



UNIVERSIDAD DE CHILE-FACULTAD DE CIENCIAS-ESCUELA DE PREGRADO

“Dinámica del banco de semillas de una especie invasora en un gradiente altitudinal: el caso de *Eschscholzia californica* en Chile central”

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

RICARDO ANTONIO ROJAS HERNÁNDEZ

Director del Seminario de Título: Dr. Ramiro O. Bustamante Araya

Co- director del Seminario de Título: Francisco T. Peña-Gómez

Enero, 2019

Santiago - Chile

BIOGRAFÍA



Ricardo Antonio Rojas Hernández nació un 6 de agosto de 1991 en Quinta Normal, llevando una vida normal hasta los 5 años donde entró al Colegio Lo Cañas en La Florida, comuna donde ha vivido toda su vida. Debido a su desempeño, en 5° básico postuló y quedó seleccionado al entonces llamado “Programa Educacional para Niños con

Talentos Académicos de la Universidad Católica” o PENTA UC. En 7° Básico entró al Instituto Nacional donde descubriría que quizás no era tan inteligente como pensaba, egresando de este establecimiento en 4° Medio, sin pena ni gloria. Siguiendo los pasos del profesor que en ese tiempo admiraba, intentó entrar a Ingeniería Civil en la Universidad Católica, lo cual no fue posible debido a que necesitaba casi 2 puntajes nacionales gracias al NEM. Debido a esto, se dirigió a la Feria de Carreras de la Universidad de Chile donde encontró la carrera de Biología Ambiental, postulando y quedando seleccionado en el puesto n° 19 de 40. Estos 5 8 años también pasaron sin pena ni gloria en el ámbito académico, aunque conoció a grandes amigos, y asistió a 2 congresos de la SOCECOL. También fue parte del difunto JGM Recicla, cuyo logro más grande fue crear un sistema de basureros diferenciados, y hacer plantatones de las cuales sólo un arbusto logró sobrevivir. En 2016 entró a trabajar en el PentaUC (el nombre cambió en el tiempo y las siglas ya no significan lo mismo), conociendo por dentro cómo funciona el programa y la pasión de sus trabajadores por la educación, teniendo que renunciar en diciembre del 2018 para enfocarse en el seminario de título

que se presenta a continuación. Actualmente Ricardo se encuentra desempleado, dedicado a tiempo completo en terminar este seminario de título para poder buscar un empleo formal.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Sebastián Contreras, Laureana Muñoz y Vania Osses por la facilitación de sus datos, y además con ayudarme junto a Sofía Figueroa y Nicolás Sáez con el eterno, doloroso y sucio conteo de semillas y otros experimentos. De paso agradecer a Ronny Zúñiga por acompañarme a los terrenos. También agradecer a los proyectos Fondecyt 114000, Fondecyt 1180193, ICM-P05-002 (IEB) y PFB-23 por ayudar con el financiamiento del proyecto, al Profesor Ramiro Bustamante por acogerme en su laboratorio, a Francisco Peña-Gómez por todo el apoyo brindado antes y durante la realización del seminario de título y en general al laboratorio de Ecología Geográfica. Finalmente quiero agradecer al programa PentaUC, a mi cuy Yue (QEPD) que me acompañaba en las noches de “estudio” y me despertaba a las 5 de la mañana porque tenía hambre, al SEMDA de Ingeniería por arreglarme física y mentalmente, a mi bicicleta, el automail que me pusieron en el hombro por no dejarme manco, a mis amigos, enemigos, profesores de toda la vida, y a mi familia, los cuales que de una forma u otra me guiaron y apoyaron en este (larguísimo) camino que hoy por fin llega a su fin.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Introducción	1
Hipótesis	6
Objetivo General	6
Objetivos Específicos	6
Materiales y Métodos	7
Área de Estudio	7
Diseño del muestreo	8
Obtención y análisis de datos	9
Análisis Estadístico	12
Resultados	14
Discusión	20
Conclusiones	23
Bibliografía	25
Anexo	30

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Promedios de la temperatura mínima anual (T° min), temperatura máxima anual (T° max), temperatura media anual (T° prom) y de las precipitaciones anuales (precip) para diferentes altitudes de la zona de estudio. Los datos provienen de Hijmans (2005).	7
Tabla 2. Valores de p de la prueba de Dunn para comparaciones múltiples con corrección de Bonferroni, para la comparación de la lluvia de semillas por rango altitudinal. En rojo están destacados los valores significativos.	15
Tabla 3. Tabla del ANOVA Factorial realizado para la comparación entre A_1 y C_1 . En rojo están destacados los valores significativos.	16
Tabla 4. Resultados de la prueba de diferencias significativas honestas con N desigual a posteriori para la comparación intraanual del banco de semillas. En rojo están destacadas las comparaciones con diferencia significativa, mientras que en negrita se destacan los valores relevantes para las comparaciones hechas.	17
Tabla 5. Tabla del ANOVA Factorial realizado para la comparación entre C_1 y C_2 . En rojo están destacados los valores significativos.	18
Tabla 6. Resultados de la prueba de diferencias significativas honestas con N desigual a posteriori para la comparación interanual del banco de semillas. En rojo están destacadas las comparaciones con diferencia significativa, mientras que en negrita se destacan los valores relevantes para las comparaciones hechas.	19

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Representación hipotética de tres casos de la cantidad de semillas presentes en el banco de semilla a lo largo del tiempo durante una temporada. El punto A representa al banco de semillas antes de la lluvia de semillas, el punto B es inmediatamente después de esta lluvia y el punto C es posterior a la lluvia de semillas. Cada caso indica un escenario posible durante la dinámica del banco de semillas. En esta figura, sólo el caso 1 estaría en equilibrio, ya que hay una cantidad similar de semillas en el punto A y C, mientras que en los casos 2 y 3 esto no ocurre. 2
- Figura 2:** Modelo simplificado de la dinámica del banco de semillas de *E. californica*, basado en el realizado por Harper (1977). 9
- Figura 3:** Representación de la cantidad de semillas presentes en el banco de semilla a lo largo del tiempo en una escala interanual. 12
- Figura 4:** Gráfico de la lluvia de semillas en el banco de semillas de *E. californica* a lo largo del gradiente altitudinal. 14
- Figura 5:** Gráfico comparativo de la cantidad de semillas en el banco de semillas de *E. californica* para cada altitud, para los periodos previos (A_1) y posterior (C_1) a la lluvia de semillas de la temporada 2014 – 2015. NS significa que no hay diferencias significativas para los pares de comparaciones. 16

Figura 6: Gráfico comparativo de la cantidad de semillas en el banco de semillas de *E. californica* para cada rango de altitud, para los periodos posterior a la lluvia de semillas 2014 – 2015 (C1) y 2016 – 2017 (C2), donde NS significa que no hay diferencias significativas para la comparación respectiva.

LISTA DE ABREVIATURAS

A₁: Previo a la lluvia de semillas de la temporada 2014 - 2015

BS: Banco de semillas

C₁: Posterior a la lluvia de semillas de la temporada 2014 - 2015

C₂: Posterior a la lluvia de semillas de la temporada 2016- 2017

DE: Desviación estándar

EE: Error estándar

Fa: Fecundidad de plantas adultas

N: Densidad de plantas adultas por parcela

NS: No significativo

SR: Seed rain o lluvia de semillas

RESUMEN

Un banco de semillas es una acumulación de semillas en el suelo con potencial de germinar, y se encuentra en equilibrio cuando la cantidad de semillas presentes en este no varían significativamente a lo largo del tiempo. Un desequilibrio del banco de semillas puede poner en riesgo la supervivencia de una población local. El aumento en la altitud provoca cambios ambientales, generando estrés ambiental sobre las poblaciones, alterando la producción y sobrevivencia de semillas, lo cual puede afectar al banco de semillas, por lo que determinar el balance del banco a distintas altitudes ayuda en parte a entender las limitaciones a la expansión de una especie invasora hacia mayores alturas. En este estudio se analizó el equilibrio del banco de semillas de *Eschscholzia californica*, especie invasora en Chile, entre los 1000 a 2300 msnm en el camino que une Santiago y Farellones, Chile central. El equilibrio del banco fue analizado en dos escalas de tiempo: intraanual, medido en la misma temporada antes y después de la lluvia de semillas; e interanual, estudiado a lo largo de los años. Se esperaba un desequilibrio a escala intra e interanual en el banco de semillas a medida que se asciende por un gradiente altitudinal, causado por un aumento del estrés ambiental, donde a mayores altitudes ocurre una mayor salida de semillas por muerte y/o una menor entrada por fecundidad, mientras que, a bajas altitudes, ocurriría todo lo contrario. Se encontró que para las escalas inter e intraanual, el banco de semillas está en equilibrio para todos los rangos altitudinales medidos. El balance del banco de semillas se produjo posiblemente por una gran salida de semillas por depredación, dispersión, hundimiento, o germinación, que en total igualen el ingreso por lluvia de semillas.

ABSTRACT

A seed bank is an accumulation of seeds in the soil with the potential to germinate, and is in equilibrium when the amount of seed present does not vary significantly over time. An imbalance in the seed bank can jeopardize the survival of a local population. An increase in altitude is associated with environmental change, generating environmental stress on populations, altering the production and survival of seeds, which can affect the size of seed bank. Determining the balance of the bank at different altitudes helps in part to understand the limitations to the expansion of an invasive species towards greater altitudes. In this study, the equilibrium of the seed bank of *Eschscholzia californica*, an invasive species in Chile, was analyzed between 1000 and 2300 meters above sea level along the road that unites Santiago and Farellones, central Chile. The balance of the bank was analyzed in two temporal scales: intraannual, measured in the same season before and after the seed rain; and interannual, studied over two years. An imbalance of intra and interannual scale was expected in the seed bank as altitude increases caused by an increase in environmental stress, where at greater altitudes there is greater seed output due to death and/or a lower input by fecundity, while, at low altitudes, the opposite is expected. It was found that the seed bank is in equilibrium for all measured altitudinal ranges at both the inter and intraannual scales. The balance of the seed bank was possibly due to high seed loss due to predation, dispersion, subsidence, or germination, which in total equals the income of seed via the seed rain.

INTRODUCCIÓN

El estado de semillas es crítico en el ciclo de vida de una planta, independiente de si es anual o perenne, ya que determina cuál es el potencial reproductivo que tendrá el individuo entre una generación y la siguiente (Harper 1977, Peña-Gomez 2009). Cuando una planta libera sus semillas, estas pueden germinar en los meses subsecuentes, o pueden mantenerse en estado de latencia por un periodo de tiempo que puede durar varios meses o años, hasta que estén las condiciones adecuadas para la sobrevivencia y crecimiento de la planta (Fenner & Thompson, 2005). Esta acumulación de semillas con potencial de germinar (Baker, 1989) enterradas en el suelo por periodos variables de tiempo es lo que se conoce como el banco de semillas (Thompson & Grime 1979, Fenner & Thompson 2005, Peña-Gomez 2009).

John L. Harper (1977), creó un modelo simplificado de la dinámica del banco de semillas, el cual consiste en un reservorio de semillas en el suelo; un flujo de entrada, que es la lluvia de semillas, la cual se define como el flujo de propágulos (frutos y/o semillas) desde la planta progenitora hasta un sitio de arribo por medio de agentes y síndromes de dispersión (Cano-Salgado y col., 2012, Baskin & Baskin, 2014); y un flujo de salida, el que se puede dividir en: salida por germinación, depredación, desplazamiento por algún factor físico (dispersión), y por muerte fisiológica de las semillas.

Un banco de semillas está en equilibrio o en balance cuando la cantidad de semillas presentes no varían significativamente en el tiempo, y para que esto ocurra la entrada de semillas al banco debe ser similar a la salida de éstas. En la Fig. 1 se muestran

diferentes casos hipotéticos por los que puede pasar el banco de semillas durante una temporada.

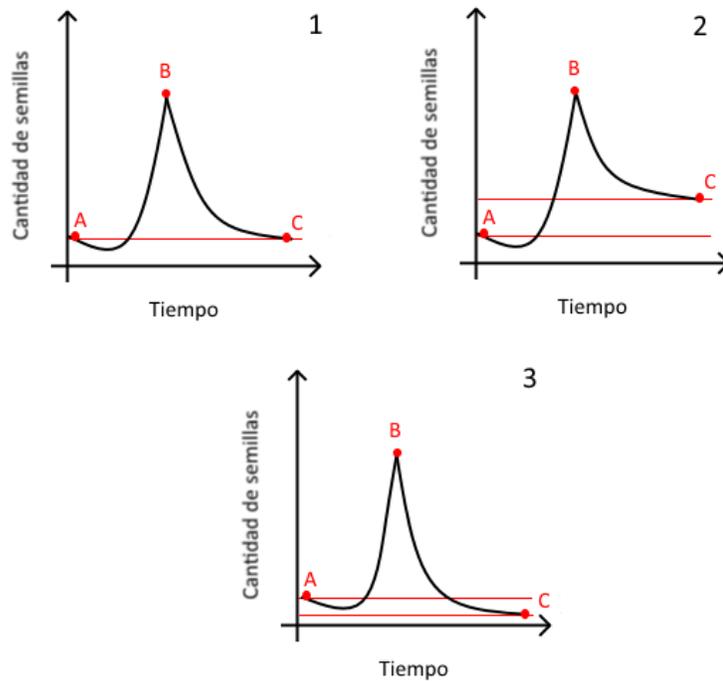


Figura 1: Representación hipotética de tres casos de la cantidad de semillas presentes en el banco de semilla a lo largo del tiempo durante una temporada. El punto A representa al banco de semillas antes de la lluvia de semillas, el punto B es inmediatamente después de esta lluvia y el punto C es posterior a la lluvia de semillas. Cada caso indica un escenario posible durante la dinámica del banco de semillas. En esta figura, sólo el caso 1 estaría en equilibrio, ya que hay una cantidad similar de semillas en el punto A y C, mientras que en los casos 2 y 3 esto no ocurre.

En el caso 1 el banco de semillas está en equilibrio, ya que la cantidad de semillas en el punto A es igual a la del punto C, indicando que egresó la misma cantidad de semillas que ingresó con la lluvia de semillas. No obstante, en el caso 2 y 3 el banco no está en equilibrio, ya que hay una diferencia en la cantidad de semillas entre el punto A (antes de la lluvia) y C (después de la lluvia). En el caso 2 hay una retención de semillas, mientras que en el caso 3 habría un éxodo de semillas mayor al ingresado por la lluvia de semillas.

Este equilibrio del banco de semillas se puede analizar en dos escalas de tiempo: escala intraanual, que consiste en comparar, dentro de la misma temporada, el banco de semillas previo a la lluvia de semillas con el posterior a esta; y la escala interanual, en donde se compara a través de los años los bancos de semillas posteriores a la lluvia de semillas. Un ejemplo de equilibrio intraanual sería el caso 1 de la Fig. 1. Para el equilibrio interanual, un ejemplo sería que la cantidad de semillas en el punto C para un tiempo T_1 , sea similar en un tiempo T_2 .

La presencia de un banco de semillas puede facilitar la recuperación de una población luego de una perturbación (Grime 1989, Leishman 2000), además de almacenar diversidad genética, lo cual otorga mayor flexibilidad frente a los cambios provocados por deriva genética, inmigración o selección, variabilidad y/o el cambio climático (Baker 1989, Levin 1986, Leishman 2000). Es por esto que, si un banco de semillas no está en equilibrio debido a que hay una mayor salida que entrada de semillas, este puede vaciarse haciendo más riesgosa la conservación del patrimonio genético, y más probable la extinción local de una población.

Por otro lado, poseer un banco de semillas es un atributo importante para que una planta invasora sea exitosa, siendo esta reserva un gran obstáculo para erradicar o controlar a

las especies invasoras alrededor del mundo (Richardson & Kluge, 2008), por lo que un desequilibrio que conduzca a la desaparición del banco de semillas de una planta invasora podría limitar su expansión en el territorio.

Peña-Gómez & Bustamante (2012) encontraron que las poblaciones de plantas de *E. californica* estaban en un equilibrio demográfico en el frente superior de invasión (entre los 1200 a 2200 msnm). Si bien este equilibrio demográfico no necesariamente implica que el banco de semillas también lo esté, el destino de las semillas dentro de este banco es vital para el destino de estas poblaciones de plantas, principalmente a altas altitudes (Peña-Gómez & Bustamante, 2012).

Al ir aumentando la altitud las condiciones ambientales van cambiando de forma abrupta, siendo estas cada vez más limitantes para las plantas (Körner, 2003, Peña-Gomez 2009), afectando posiblemente al equilibrio del banco de semillas. Estos cambios ambientales se expresan en bajas temperaturas del aire y suelo, inestabilidad del sustrato, alta radiación, corta estación de crecimiento, elevada evapotranspiración generada por el viento, cobertura de nieve durante gran parte del año y el suelo congelado en el invierno (Ives & Barry, 1974; Barry, 1981; Bliss 1985; Castor, 2002; Körner, 2003; Cavieres y col., 2006, Peña-Gomez 2009, Peña-Gomez & Bustamante 2012), los cuales pueden afectar el desempeño de las plantas, generando en ellas estrés fisiológico y/o restricciones a la fotosíntesis (Broker & Callaghan 1998, Peña-Gomez 2009), pudiendo expresarse en una reducción de la producción y sobrevivencia de semillas, para finalmente provocar una reducción en la abundancia de la población (Peña-Gomez 2009; Peña-Gomez & Bustamante 2012). De esta manera, a medida que se asciende por un gradiente altitudinal la dinámica del banco de semillas puede verse modificada. El estrés ambiental puede provocar que las semillas no germinen

inmediatamente (Arroyo y col., 1999; Körner, 2003, Peña-Gomez 2009), acumulándose en el banco de semillas hasta que las condiciones ambientales sean adecuadas, o en el caso de que no ocurra, hasta su muerte por pérdida de viabilidad (Thompson & Grime, 1979, Fenner & Thompson, 2005, Peña-Gomez 2009). El incremento en altitud puede reducir la fecundidad de las plantas (Broker & Callaghan 1998, Peña-Gomez 2009), lo que trae consigo una reducción del tamaño del banco de semillas. Del mismo modo, la lluvia y el deshielo puede reducir el tamaño del banco de semillas al arrastrar las semillas hacia otros lugares, por ejemplo, a menores alturas (Castor 2002, Peña-Gomez 2009). Así, determinar cómo varía el balance del banco de semillas a diferentes altitudes permite en parte entender las limitaciones a la expansión de una especie invasora hacia mayores alturas.

Eschscholzia californica (Cham., Horae Phys. Berol., 74, 1820) es una planta herbácea perenne (Smith 2010), invasora en Chile, nativa de California (EEUU); se distribuye en Chile entre los 30 ° a 38 ° S de latitud y entre los 0 a 2300 msnm (Arroyo y col. 2000, Peña-Gómez & Bustamante 2012). Esta planta usualmente invade zonas de clima mediterráneo, y crece en lugares con intervención humana (Leger & Rice 2003). Las semillas se producen en vainas cilíndricas, en un número variable que van de unas cuantas a más de cien. Las vainas presentan dispersión explosiva, lanzando las semillas hasta unos 1.8 m (Smith, 2010). Según observaciones personales, esta dispersión ocurre aproximadamente entre los meses de noviembre a enero, dependiendo de la altitud y año. Por lo tanto, para observar si el banco de semillas está en equilibrio, es necesario medir la cantidad presentes antes y después de la dispersión o lluvia de semillas. Estos dos periodos son llamados como Previo a la lluvia de semillas y Posterior a la lluvia de semillas, respectivamente.

En este estudio, se analizará el balance del banco de semillas de *Eschscholzia californica* en un gradiente altitudinal, desde los 1000 a 2300 msnm, en áreas ubicadas en el camino que une Santiago con Farellones.

Hipótesis

Debido al aumento del estrés ambiental al incrementar la altitud, que puede restringir el desempeño de las plantas y afectar el banco de semillas de las mismas, entonces se debiera esperar que a lo largo del gradiente altitudinal se observe un desbalance a escala intra e interanual en el banco de semillas, debido a que a mayores altitudes ocurre una mayor salida de semillas y/o una menor entrada por lluvia de semillas, mientras que a bajas altitudes, existiría una mayor entrada de semillas (por lluvia de semillas) y una menor salida.

Objetivo General

Analizar el balance del banco de semillas de *E. californica* en el gradiente altitudinal de Chile Central.

Objetivos específicos

-Analizar las diferencias en la cantidad de semillas intraanual e interanual del banco de semillas de *E. californica* en el gradiente altitudinal.

-Analizar las variaciones en la lluvia de semillas de *E. californica* en el gradiente altitudinal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

La zona de estudio se encuentra en el contrafuerte cordillerano, camino a Farellones, Chile Central, aproximadamente en los 33 ° S, 70 ° O. Posee un clima mediterráneo (Di Castri & Hajek 1976), con una temperatura mínima promedio de 1.5 °C entre los 1900 y 2300 msnm, y una máxima promedio de 18.9 °C a los 1000 msnm (Tabla 1) (Hijmans, 2005). Las precipitaciones anuales ocurren principalmente en invierno, y por sobre los 2000 msnm principalmente en la forma de nieve (por encima del estrato arbóreo), con un promedio anual de precipitación que varía por los 515 mm entre los 1000 a 1300 msnm, a 495 mm entre los 2100 a 2300 msnm (Tabla 1) (Hijmans, 2005). La nieve puede persistir hasta 3 meses a bajas alturas (1200 a 1600 msnm), mientras que los rangos superiores (2200 msnm) puede estar hasta 5 meses (Cavieres y Arroyo 2001, Peña-Gómez 2009). Esta zona presenta una alta intervención antropogénica debido a la creación y mantención de caminos que se dirigen hacia centros de ski y minas presentes en la localidad.

Tabla 1. Promedios de la temperatura mínima anual (T° min), temperatura máxima anual (T° max), temperatura media anual (T° prom) y de las precipitaciones anuales (precip) para diferentes altitudes de la zona de estudio. Los datos provienen de Hijmans (2005).

Rango altitudinal (msnm)	T° min (°C)	T° max (°C)	T° prom (°C)	Precip (mm)
1000 – 1300	3.19	18.30	10.74	515.5
1400 – 1700	2.88	17.83	10.35	510
1800 – 2000	1.93	16.34	9.13	500
2100 – 2300	1.45	15.60	8.53	495

Con respecto a la cantidad de plantas adultas a lo largo del gradiente altitudinal, la densidad de plantas adultas por parcela sólo es significativamente distinta entre los 1400 a 1700 msnm con el resto de los rangos, con cerca de 24 plantas promedio por parcela, mientras que para los demás rangos altitudinales este valor varía entre 43 y 49 plantas en promedio (Anexo 1 y 2).

Diseño del muestreo

Representación del banco de semillas

Para visualizar los flujos de entrada y salida de semillas en el banco, se diseñó un modelo cerrado basado en el de Harper (1977), el que consiste en: un reservorio de semillas, un flujo de entrada determinado por la lluvia de semillas generadas por las plantas, y uno de salida, como se puede apreciar en la Fig. 2. Este último flujo está subdividido en varios más, tales como germinación, depredación, dispersión, y salida por muerte de la semilla asociado a algún factor ambiental o pérdida de viabilidad.

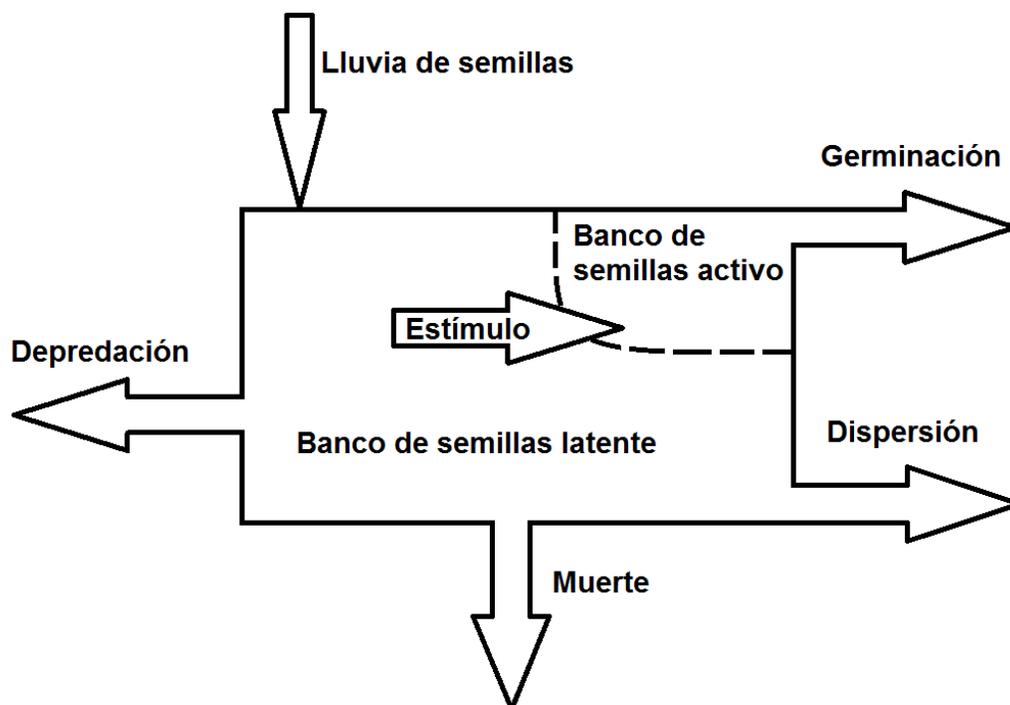


Figura 2: Modelo simplificado de la dinámica del banco de semillas de *E. californica*, basado en el realizado por Harper (1977).

Obtención y análisis de datos

1. Lluvia de semillas

Para obtener los datos que permitan calcular la lluvia de semillas se utilizó la metodología descrita por Peña-Gomez & Bustamante (2012). Este método consiste en crear parcelas de 1 m² separadas cada 10 a 15 metros entre ellas a lo largo de un transecto, y luego contar la cantidad de plantas adultas (N) presentes en el centro de cada parcela. Posteriormente en cada parcela se escogieron entre cuatro a cinco plantas adultas, se contabilizó la cantidad de ejes reproductivos (flores y frutos) presentes en cada una de ellas, y se extrajeron entre cuatro a cinco vainas maduras por planta, para luego en

laboratorio contar la cantidad de semillas por vaina. Con esto se calcula la fecundidad de plantas adultas (F_a), la cual corresponde a la cantidad de semillas promedio por vaina multiplicado por la cantidad de ejes reproductivos por planta promedio por parcela (Peña-Gomez & Bustamante 2012).

Finalmente, la lluvia de semillas (SR , por sus siglas en inglés) para cada parcela se estima con la fórmula presente en Peña-Gomez & Bustamante (2012).

$$SR = N \times Fa$$

donde N es la densidad de plantas adultas por parcela (Anexo 1 y 2) y F_a es la fecundidad de plantas adultas promedio por parcela. Posteriormente se obtiene el valor de la lluvia de semillas promedio para cada altitud.

Para realizar el cálculo de la lluvia de semillas se utilizaron los datos obtenidos en el periodo 2014 – 2015 en todas las altitudes previamente indicadas.

2. Banco de semillas

Se realizaron 3 salidas a terreno, una previo a la lluvia de semillas de la temporada 2014 - 2015, exactamente el 31 de julio del 2014, otra posterior a la lluvia de semillas durante el mismo periodo (9 de noviembre del 2015), y finalmente posterior a la lluvia de semillas, en la siguiente temporada, 2016 - 2017 (10 de abril del 2017). Se escogió tomar las muestras en estos periodos ya que en un estudio realizado por Russi y col. (1992) se encontró que la mayor cantidad de semillas en el banco se encuentran durante la lluvia de semillas, mientras que el mínimo fue observado antes de que maduraran. En las 3 salidas a terreno se utilizó el mismo método de muestreo. Se tomaron muestras de 50

cc de tierra en una gradiente altitudinal desde los 1000 hasta los 2300 msnm, midiendo cada 100 metros de altitud. En cada altura se realizó un transecto de 50 metros de largo, donde cada 5 metros, se tomó una muestra de suelo de 1 cm de profundidad, obteniendo diez muestras en total por cada altitud. Estas muestras posteriormente fueron llevadas al laboratorio donde se separaron las semillas de *E. californica* de la tierra utilizando diferentes tamices. Finalmente, estas semillas fueron contadas y guardadas en un lugar seco. Sólo fueron contadas semillas que estuviesen enteras. Entendemos que aquí puede haber un sesgo debido a que esas semillas no contadas podrían haber sido afectadas en el banco y no producto de alguna malformación durante el período de formación de la semilla en la planta madre.

3. Equilibrio del banco de semillas

Se realizarán análisis para determinar si hay equilibrio a dos escalas: interanual e interanual. Para la comparación intraanual se utilizarán datos obtenidos en terreno de la cantidad de semillas presentes en los bancos previos (A_1) y posteriores (C_1) a la lluvia de semillas de la temporada 2014 – 2015, mientras que para la comparación interanual se usaron los datos de los bancos de semillas posteriores a la lluvia de las temporadas 2014 – 2015 (C_1) y 2016 – 2017 (C_2), como se muestra en la Fig. 3. Todas estas comparaciones se realizaron en cada rango altitudinal previamente definido.

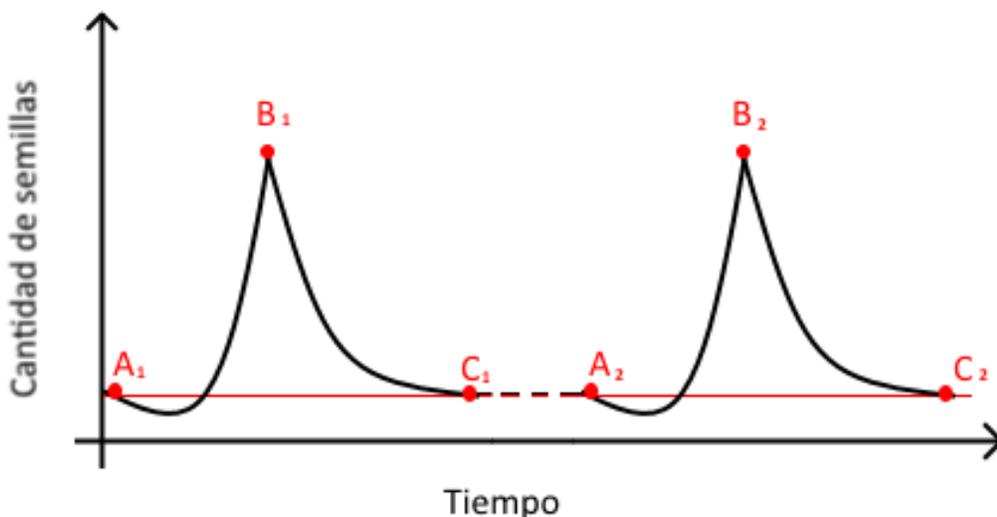


Figura 3: Representación de la cantidad de semillas presentes en el banco de semilla a lo largo del tiempo en una escala interanual.

Análisis Estadístico

Para determinar la normalidad y homocedasticidad de los datos, se realizaron Pruebas de Shapiro y Pruebas de Barlett, respectivamente, utilizando el software R, encontrándose que estos no son normales, por lo que se decidió realizar pruebas no paramétricas.

Se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para determinar si hay alguna diferencia significativa entre las distintas altitudes para la lluvia de semillas, seguido de una prueba de Dunn para comparaciones múltiples con corrección de Bonferroni a posteriori (Siegel & Castellan, 1988).

Para determinar si hay equilibrio del banco de semillas en la escala intraanual e interanual a lo largo del gradiente altitudinal, se realizó un ranking de los datos (Scheirer

y col. 1976, Conover & Iman 1981) para posteriormente realizar un ANOVA Factorial y una prueba de diferencias significativas honestas con N desigual a posteriori. En esta prueba, enfatizamos principalmente, las comparaciones entre periodos para cada rango altitudinal, siendo estas últimas las más relevantes para este estudio y en la cual se hará el mayor foco.

Todos estos análisis fueron realizados en el software STATISTICA 7.

RESULTADOS

Lluvia de semillas

La lluvia de semillas fue significativamente mayor en el rango altitudinal 1000 – 1300 msnm que en el resto de los rangos altitudinales (prueba de Kruskal - Wallis: $H_{3,119} = 21.2484$; $P = 0.0001$), los cuales no presentan una diferencia significativa entre ellos (Fig. 4, Tabla 2).

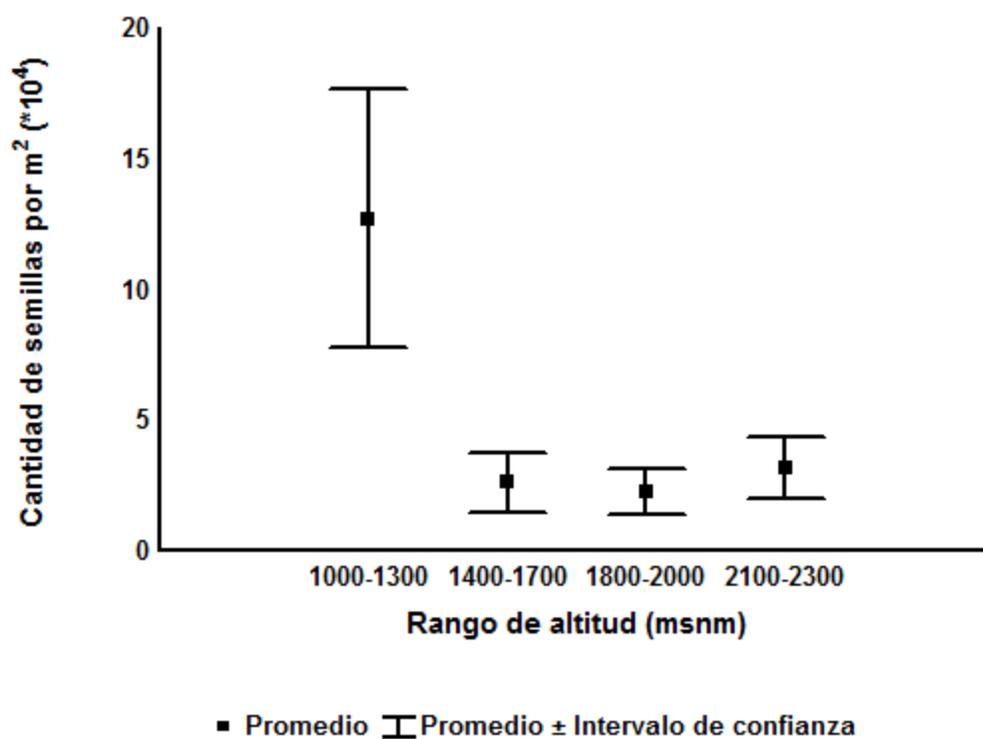


Figura 4: Gráfico de la lluvia de semillas en el banco de semillas de *E. californica* a lo largo del gradiente altitudinal.

Tabla 2. Valores de p de la prueba de Dunn para comparaciones múltiples con corrección de Bonferroni, para la comparación de la lluvia de semillas por rango altitudinal. En rojo están destacados los valores significativos.

	1000 - 1300	1400 - 1700	1800 - 2000	2100 - 2300
1000 - 1300				
1400 - 1700	0.005535			
1800 - 2000	0.000221	1.000000		
2100 - 2300	0.009256	1.000000	1.000000	

Equilibrio del banco de semillas

Equilibrio a escala intraanual

No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de semillas presentes en el banco de semillas de *E. californica* para cada comparación entre periodos por rango altitudinal (Fig. 5, Tabla 3 y 4). Se observa que los bancos de semillas en cada rango altitudinal están en un equilibrio para la escala de tiempo intraanual, con tendencias similares para ambos periodos (Fig. 5).

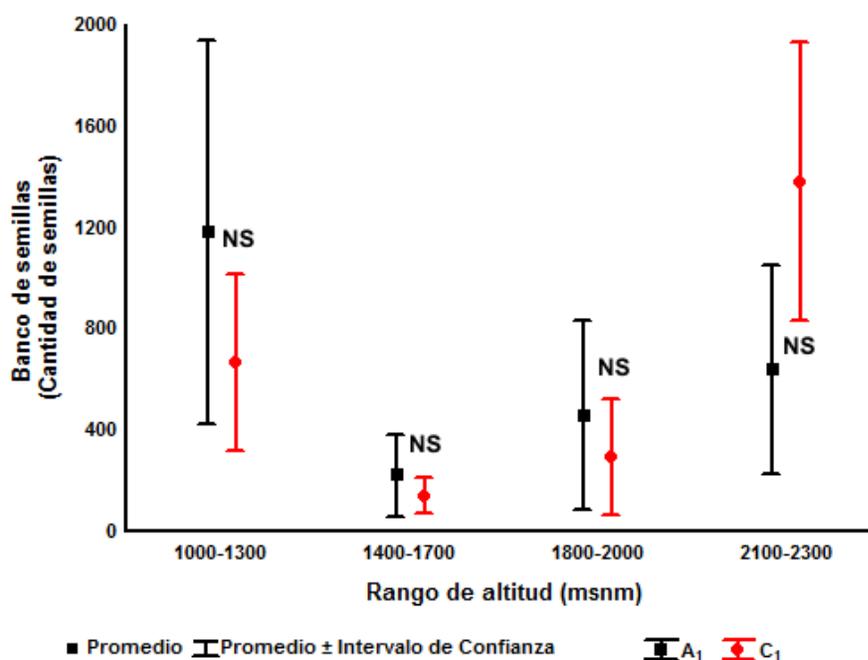


Figura 5: Gráfico comparativo de la cantidad de semillas en el banco de semillas de *E. californica* para cada altitud, para los periodos previos (A₁) y posterior (C₁) a la lluvia de semillas de la temporada 2014 – 2015. NS significa que no hay diferencias significativas para los pares de comparaciones.

Tabla 3. Tabla del ANOVA Factorial realizado para la comparación entre A₁ y C₁. En rojo están destacados los valores significativos.

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media cuadrática	F	p
Intercepto	5550473	1	5550473	1109.922	0.000000
Periodo	12728	1	12728	2.545	0.111795
Altitud	200130	3	66710	13.340	0.000000
Periodo*Altitud	39085	3	13028	2.605	0.052175
Error	1360211	272	5001		

Tabla 4. Resultados de la prueba de diferencias significativas honestas con N desigual a posteriori para la comparación intraanual del banco de semillas. En rojo están destacadas las comparaciones con diferencia significativa, mientras que en negrita se destacan los valores relevantes para las comparaciones hechas.

	A1 1000- 1300	C1 1000- 1300	A1 1400- 1700	C1 1400- 1700	A1 1800- 2000	C1 1800- 2000	A1 2100- 2300	C1 2100- 2300
A1 1000-1300								
C1 1000-1300	0.9571							
A1 1400-1700	0.3011	0.0163						
C1 1400-1700	0.5517	0.0550	0.9999					
A1 1800-2000	1.0000	0.9257	0.6807	0.8690				
C1 1800-2000	0.8755	0.2869	0.9986	1.0000	0.9591			
A1 2100-2300	0.9944	1.0000	0.1068	0.2320	0.9676	0.3927		
C1 2100-2300	0.0088	0.1525	0.0000	0.0000	0.0032	0.0001	0.0982	

Equilibrio a escala interanual

No hay diferencias significativas entre periodos para cada rango altitudinal (Fig. 6, Tabla 5 y 6). Además, se observa una ligera tendencia al alza en la cantidad de semillas presentes en el banco conforme aumenta la altitud para ambos periodos, presentando curvas de geometría similar (Fig. 6).

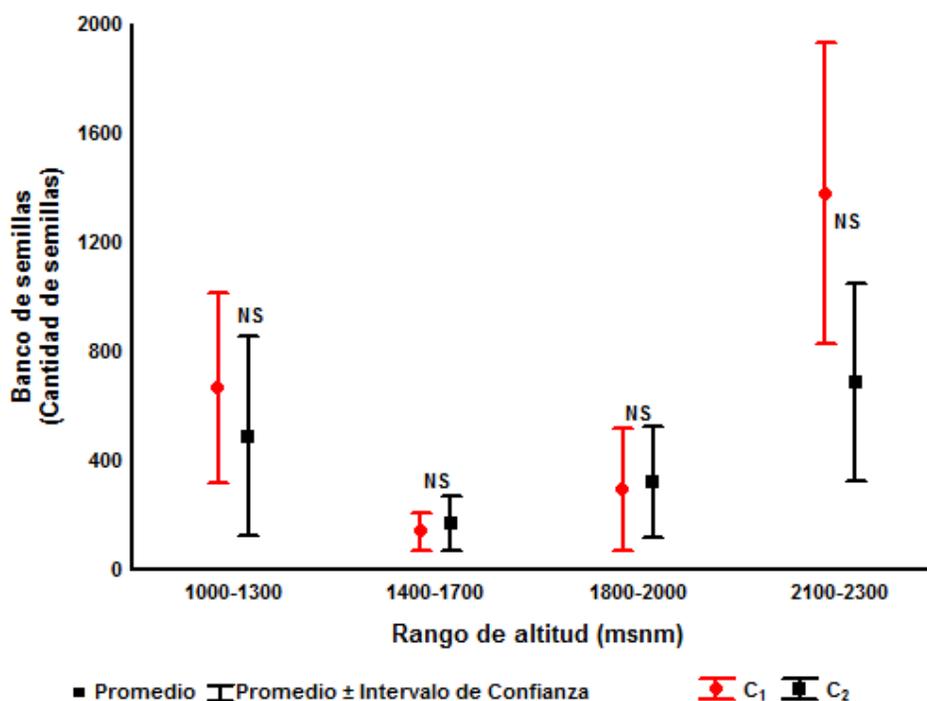


Figura 6: Gráfico comparativo de la cantidad de semillas en el banco de semillas de *E. californica* para cada rango de altitud, para los periodos posterior a la lluvia de semillas 2014 – 2015 (C₁) y 2016 – 2017 (C₂), donde NS significa que no hay diferencias significativas para la comparación respectiva.

Tabla 5. Tabla del ANOVA Factorial realizado para la comparación entre C₁ y C₂. En rojo están destacados los valores significativos.

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media cuadrática	F	p
Intercepto	5560395	1	5560395	1123.295	0.000000
Periodo	18436	1	18436	3.724	0.054663
Altitud	217217	3	72406	14.627	0.000000
Periodo*Altitud	33182	3	11061	2.234	0.084518
Error	1346421	272	4950		

Tabla 6. Resultados de la prueba de diferencias significativas honestas con N desigual a posteriori para la comparación interanual del banco de semillas. En rojo están destacadas las comparaciones con diferencia significativa, mientras que en negrita se destacan los valores relevantes para las comparaciones hechas.

	C1 1000- 1300	C2 1000- 1300	C1 1400- 1700	C2 1400- 1700	C1 1800- 2000	C2 1800- 2000	C1 2100- 2300	C2 2100- 2300
C1 1000-1300								
C2 1000-1300	0.5389							
C1 1400-1700	0.0395	0.9343						
C2 1400-1700	0.0375	0.9293	1.0000					
C1 1800-2000	0.2515	0.9965	1.0000	1.0000				
C2 1800-2000	0.6306	1.0000	0.9854	0.9839	0.9990			
C1 2100-2300	0.1181	0.0003	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002		
C2 2100-2300	1.0000	0.5887	0.0770	0.0739	0.1691	0.5025	0.1829	

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que en las escalas inter e intraanual, el banco de semillas está en equilibrio para los periodos de tiempo observados. Esto coincide con lo descrito por Peña-Gomez & Bustamante (2012), el cual menciona que las poblaciones de plantas, principalmente en el frente superior de invasión, están en equilibrio demográfico, lo cual también corrobora lo mencionado en el mismo trabajo, que el destino de las semillas dentro de un banco de semillas es vital para estas poblaciones de plantas, especialmente a altas altitudes (Peña-Gómez & Bustamante, 2012). Estos resultados difieren de la hipótesis planteada, donde se esperaba un desequilibrio en el banco de semillas a medida que se ascendía en altitud. En la lógica del balance (o desbalance) del banco de semilla sería interesante averiguar cómo se puede producir un balance en el banco de semillas a escala intra e interanual. La escala intraanual implica el cambio en abundancia de semillas antes y después de la lluvia de semillas, o sea desde primavera-verano hasta verano-otoño del siguiente año calendario. En nuestro estudio, el balance se produjo por una salida importante de semillas posiblemente por depredación, arrastre de semillas fuera de las parcelas, o bien por un enterramiento de las semillas a niveles más profundos del suelo y que no alcanzaron a muestrearse. Otra causa pudo haber sido la germinación de semillas, la cual se empieza a producir en otoño, con el inicio de las primeras lluvias. Todos estos factores deben ser evaluados experimentalmente. Lo interesante de nuestro estudio es que este balance se repitió entre años, lo cual sugiere una dinámica del banco constante en el tiempo.

La entrada de semillas (lluvia de semillas) decreció significativamente con la altura, siendo ésta muy elevada a bajas altitudes y muy menores a mayores alturas. ¿Cómo

explicar que en todas las condiciones ambientales se haya detectado un balance del banco de semillas? Una explicación es que a baja altura hay una mayor salida de semillas que a mayor altura. Nosotros suponemos que, debido al incremento del estrés ambiental, la germinación y reclutamiento de semillas es más grande a bajas alturas. En efecto, el porcentaje de germinación de semillas de *E. californica* a 1000 msnm es de 35.4 % mientras que a 2000 msnm, sólo un 18.2 % (Muñoz, datos no publicados).

El resto del porcentaje de egreso de las semillas puede ser el deshielo que ocurre al llegar la primavera, proceso el cual puede desplazar las semillas hacia alturas menores (Castor, 2002). Otro factor físico para considerar es el hundimiento de las semillas. Si bien Chippindale & Milton (1934) encontraron que en pastizales la mayoría de las semillas se encuentran en los primeros 2.5 cm de suelo, observando incluso que el 78% de las semillas de *Calluna vulgaris* se encuentran en este rango, puede ocurrir que la lluvia puede ayude a hundir las semillas si la tierra no está compactada (Harper, 1977).

En el caso de la depredación, se han observado de forma esporádica durante salidas a terreno hormigas acarreado semillas de *E. californica*, mientras que, para la depredación por herbívoros, en un estudio realizado por Muñoz (datos no publicados) no se encontraron semillas en ninguna de las heces de vaca, caballo y conejo analizadas en Farellones ni Lagunillas. Harper (1977) menciona que las semillas digeridas por rumiantes grandes pueden pasar por el tracto digestivo sin sufrir daños, por lo que la ausencia de estas en las heces podría dar indicios que al menos los caballos y las vacas no las consumen. Obtener el rango altitudinal en el que estos herbívoros se alimentan y observar detalladamente su dieta puede otorgar pistas acerca de cómo afecta al banco de semillas, si es que lo altera. Finalmente, no hay información acerca de la depredación de esta semilla por aves, aunque se podría esperar que las semillas de *E. californica*

sean parte de la dieta de especies generalistas. De todas formas, se hace necesario realizar estudios para cuantificar esta variable.

Estudios relacionados con la degradación o muerte de la semilla de *E. californica* sólo mencionan que éstas tienen una vida de unos cinco años guardadas a temperatura ambiente (Montalvo, 2002), y que disminuyen sus tasas de germinación inicial en un 50% al ser almacenadas en bolsas de papel durante ocho a diez años (Goss, 1937). En el banco de semillas, al no ser un ambiente controlado y esterilizado, estas pueden ser víctimas de hongos y otros patógenos, además del constante cambio de temperatura y humedad, lo cual hace suponer que el tiempo de vida de las semillas de *E. californica* en la naturaleza es menor al descrito. Roberts & Feast (1973) incluso mencionan que las semillas enterradas en el suelo tienen un decaimiento similar a uno exponencial. No obstante, la literatura menciona que las semillas pequeñas, de plantas anuales y ambientes alterados tienen una larga vida (Harper, 1977). Debido a todo esto es que se recomienda realizar estudios a largo plazo de degradación de las semillas en terreno.

CONCLUSIONES

Al contrario de lo planteado en la hipótesis, donde se esperaba un desequilibrio en el banco de semillas a lo largo de todo el gradiente altitudinal, ya sea por una mayor salida que entrada de semillas a mayores altitudes, o por un mayor ingreso que egreso a bajas alturas, se observó que para las escalas inter e intraanual, los bancos de semillas se encontraban en equilibrio en todos los rangos altitudinales medidos. Esto coincide en general con lo expresado por Peña-Gómez & Bustamante (2012) acerca de que las poblaciones de *E. californica* en el frente superior de invasión de la localidad de Farellones están en equilibrio. Se observó que la lluvia de semillas y germinación, los cuales son flujos de entrada y salida respectivamente, disminuyen con la altura, explicando en parte que se mantenga el equilibrio inter e intraanual. No obstante, la germinación es solo una de varios flujos de salida, por lo que para comprender cómo se mantiene el equilibrio a lo largo del gradiente altitudinal es necesario estudiar el efecto que tiene la dispersión, depredación y pérdida de viabilidad de semillas sobre el banco y como varía el peso de cada una de las variables sobre el egreso total conforme aumenta la altitud.

Una limitación de este trabajo es que las mediciones se realizaron hasta los 2300 msnm. Si bien en la literatura se indica que *E. californica* se distribuye hasta esta altitud, hay observaciones no documentadas por otros investigadores donde se aprecia que esta planta se encuentra en alturas superiores a las analizadas, llegando hasta los 2500 msnm (Arroyo, M. T. K. Arroyo, datos no publicados, comunicación personal). De hecho, Peña-Gomez y col. (2014) encontraron que *E. californica* tiene potencial para seguir expandiéndose a lo largo de Chile, especialmente en zonas cálidas y hacia mayores altitudes. Analizar el balance del banco de semillas en estas altitudes podría ayudar a

ver el comportamiento de este a una altura mayor que frente superior de invasión observado por Peña-Gómez & Bustamante (2012).

Si bien este trabajo se basa en un sistema cerrado, se propone que en estudios posteriores de la dinámica del banco de semillas de *E. californica* se incluyan variables externas. Los efectos de estas variables pueden afectar la dinámica del banco, como por ejemplo la depredación de las flores de *E. californica* por parte de orugas no identificadas, las cuales podrían ser de *Autographa californica*, *Orgyia vetusta*, *Cnephasia longana*, entre otros. Estas especies en su hábitat nativo se alimentan de los pétalos de las flores de *E. californica* (Leger, 2005), y esto incide directamente en la lluvia de semillas (Louda, 1989). Otro caso a considerar, es el efecto que puede tener dispersores como hormigas u otros insectos que se lleven las semillas y las acumulen, ya que se ha demostrado que la producción de semillas es mayor en poblaciones más grandes y menos aisladas, principalmente debido a una menor tasa de visitas de polinizadores cuando hay una menor densidad de flores (Fenner & Thompson, 2005), por lo que la creación de nuevos parches cercanos a otros ya establecidos debido a esta acumulación de semillas puede provocar un aumento en la lluvia de semillas en estos sectores. También se recomienda incluir la competencia que ocurre con bancos de semilla de otras especies de plantas, ya que se ha observado que la presencia de semillas más grandes puede favorecer a las más pequeñas debido a la preferencia de los depredadores por las primeras (Louda, 1989). Finalmente, aumentar la escala temporal del estudio serviría para confirmar si los equilibrios inter e intraanual son temporales o se mantienen a lo largo del tiempo, especialmente en el rango de los 2000 a 2300 msnm, que a pesar de estar en equilibrio, mostraban los valores más distantes entre periodos.

BIBLIOGRAFÍA

Arroyo, M. T. K., L. A. Cavieres, C. Castor y A. M Humaña. 1999. Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine sita in the central Chilean Andes. *Oecologia*. 119: 126 - 132.

Arroyo, M.T.K., C. Marticorena, O. Matthei y L.A. Cavieres. 2000. Plant invasions in Chile: presents patterns and future predictions. In: H.A. Mooney y R. Hobbs (eds.), *Invasive Species in a Changing World*. pp.: 385-421. Island Press, Washington, DC.

Baker, H. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. En: *Ecology of Soil Seed Banks* (eds M. Leck, V. Parker y R. Simpson), pp. 9–21. Academic Press, San Diego, CA.

Barry, R. G. 1981. *Mountain weather and climate*. Methuen & Co. Ltd, London.

Baskin, C. C., y Baskin, J. M. (2014). *Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. Second Edition. Elsevier.

Bliss, L.C. 1985. Alpine. In B. F. Chabot y H. A. Mooney (eds) *Physiological ecology of North American plant communities*. pp: 41 - 65. Chapman and Hall, New York.

Brooker, R.W. y Callaghan, T. V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81: 196 - 207.

Castor, C. 2002. *Patrones, procesos y mecanismos de dispersión secundaria en plantas andinas de Chile central*. Tesis PhD, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

Cavieres, L. A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gómez-González, y M.A. Molina-Montenegro. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse

cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*. 169: 59–69.

Chippindale, H. G., y Milton, W. E. J. 1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. *The Journal of Ecology*, 508-531.

Conover, W. J., y Iman, R. L. (1981). Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *The American Statistician*, 35(3), 124-129.

Cummins, R. P. y Miller, G. R. 2002. Altitudinal gradients in seed dynamics of *Calluna vulgaris* in eastern Scotland. *Journal of Vegetation Science* 13, 859--66.

Di Castri, F. y Hajek, E. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Eds. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Fenner, M., y Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.

Goss, W. L. 1937. Germination of flower seeds stored for ten years in the California State Seed Laboratory. *Bulletin of the Department of Agriculture, State of California*. 26(3):326-333.

Grime, J.P. 1989. Seed banks in ecological perspective. En: *The Ecology of Seed Banks* (eds V. T. Parker, M. A. Leck y R. L. Simpson), pp. xv–xxii. Academic Press, London

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.

Heywood, V. H. 1989. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. *Biological invasions: a global perspective*, 31-60.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15), 1965-1978.

Hickman, J. C. 1993. *The Jepson Manual: Higher Plants of California*. University of California Press, Berkeley, California

Ives, J. D. y R. G. Barry. 1974. *Arctic and Alpine Environments*. Methuen & Co. Ltd., London

Körner, C. 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystem*, Second Edition. Springer, Berlin.

Leger, E. A., y Rice, K. J. 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology letter*

Leger, E. A., y Forister, M. L. 2005. Increased resistance to generalist herbivores in invasive populations of the California poppy (*Eschscholzia californica*). *Diversity and Distributions*, 11(4), 311-317.

Leishman, M. R., Masters, G. J., Clarke, I. P., y Brown, V. K. (2000). Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change. *Functional Ecology*, 14(3), 293-299.

Levin, D. 1986. Breeding structure and genetic variation. *Plant Ecology* (ed. M. Crawley), pp. 217–251. Blackwell Science, Oxford.

Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536.

Louda, S. M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. En: *Ecology of Soil Seed Banks* (eds M. Leck, V. Parker y R. Simpson), 25-51. Academic Press, San Diego, CA.

Montalvo, A.M., L.J. Feist-Alvey and C.E. Koehler. 2002. The effect of fire and cold treatments on seed germination of annual and perennial populations of *Eschscholzia californica* (Papaveraceae) in southern California. *Madroño*. 49(4):207-227.

Nees, V. E. CG, 1820. *Horae physicae berolinenses*.

Peña-Gomez, F. T. 2009. Dinámica del Banco de Semillas de *Eschscholzia californica* en un gradiente altitudinal: consecuencias para la regeneración. Seminario de Título, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Peña-Gomez, F. T., y Bustamante, R. O. 2012. Variación de historias de vida y demografía de la planta invasora *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae) en dos extremos altitudinales, Chile central. *Gayana. Botanica*, 69(1), 113.

Richardson, D. M., y Kluge, R. L. 2008. Seed banks of invasive Australian Acacia species in South Africa: role in invasiveness and options for management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(3), 161-177.

Russi, L., Cocks, P. S., y Roberts, E. H. 1992. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology*, 763-771.

Scheirer, C. J., Ray, W. S., y Hare, N. 1976. The analysis of ranked data derived from completely randomized factorial designs. *Biometrics*, 429-434.

Siegel, S., & John Jr, N. (6). Castellan. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York.

Smith, C. 2010. Plant guide for California poppy (*Eschscholzia californica*). USDA-Nat. Resour. Conserv. Serv. Plant Mater. Cent. Lockeford.

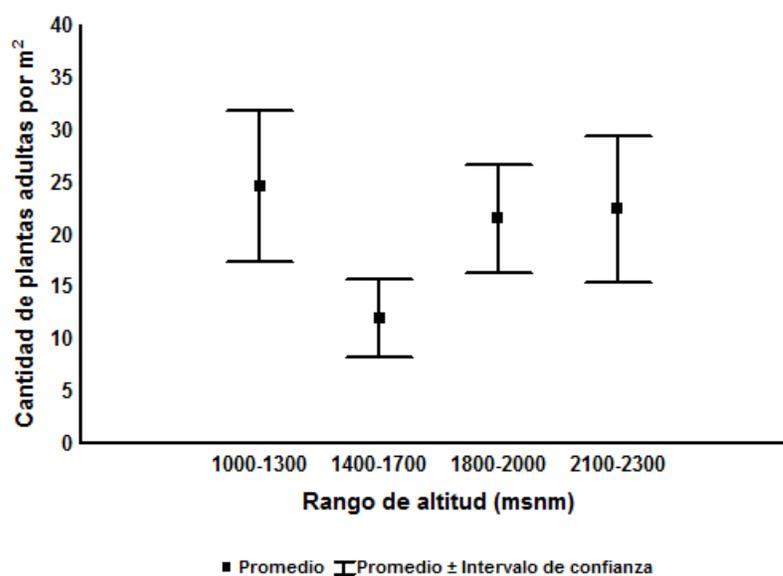
Thompson K. y Grime J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*. Vol. 67, No. 3: 893-921

Witztum, A. K. 1973. *Seed Biology*. Volume 1: Importance, Development, and Germination.

ANEXO

Anexo 1: Cantidad de plantas adultas promedio por parcela (N) \pm intervalo de confianza (EE * 1.96) para cada rango altitudinal.

Rango altitudinal (msnm)	Cantidad de adultas
1000 - 1300	24.56 \pm 7.22
1400 - 1700	11.98 \pm 3.7
1800 - 2000	21.52 \pm 5.15
2100 - 2300	22.4 \pm 6.97



Anexo 2: Gráfico de la cantidad de plantas adultas promedio por parcela para cada rango altitudinal.

Anexo 3: Cantidad de semillas promedio \pm intervalo de confianza ($EE * 1.96$) de *E. californica* por rango de altitud para el periodo previo a la lluvia de semillas de la temporada 2014 - 2015 (C_1), posterior a la lluvia de semillas 2014 - 2015 (C_1) y posterior a la lluvia de semillas 2016 - 2017 (C_2)

Rango de Altitud (msnm)	A_1	C_1	C_2
1000-1300	1179.44 \pm 374.93	665 \pm 172.37	490 \pm 181.72
1400-1700	220 \pm 80.96	140 \pm 33.74	170 \pm 48.89
1800-2000	450.37 \pm 182.40	293.33 \pm 110.48	320 \pm 99.47
2100-2300	640 \pm 201.92	1380 \pm 269.24	686.67 \pm 176.99