



UNIVERSIDAD DE CHILE – FACULTAD DE CIENCIAS – ESCUELA DE
PREGRADO

“EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA SOBRE LA
GERMINACIÓN DE *ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA*: UN
EXPERIMENTO DE JARDÍN COMÚN ENTRE TRES REGIONES
BIOGEOGRÁFICAS”.

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial
de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio
Ambiente.

Vania Andrea Osses Bustamante

Director del Seminario de Título Dr. Ramiro Osciell Bustamante Araya

Enero, 2019

Santiago – Chile

Nací en la ciudad de Santiago, un 17 de Noviembre de 1991. Desde pequeña me llamó la atención la naturaleza, los animales y las plantas. Con esta inclinación hacia el Medio Ambiente entré en el 2006 al Liceo 7 de niñas de Providencia, el cual reafirmó mi gusto por la Ciencia. Ya en el 2009 luego de una pequeña crisis vocacional opté por estudiar esta nueva carrera: Biología Ambiental. A pesar de haber tenido uno que otro año difícil en esta vida universitaria, no me rendí y ahora finalmente estoy cumpliendo mi meta.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mi tutor, Ramiro Bustamante Araya por el continuo apoyo académico y personal durante estos años, a la paciencia que ha tenido conmigo desde que llegué por casualidad al laboratorio en esos tiempos llamado “laboratorio de invasiones”; a todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología Geográfica por sus aportes, consejos y paciencia; a mi familia por su apoyo incondicional y sobre todo emocional a lo largo de esta etapa; a mis amigos de carrera con quienes compartí innumerables horas de estudios, clases, paros, almuerzos y terrenos, y que hicieron de este proceso un grato recuerdo; y finalmente a mis amigos de la vida, quienes a pesar de todo continuaron apoyándome.

Muchas gracias a todos quienes fueron parte de todo este proceso, a los que ya no están y a los que siguen a mi lado.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Hipótesis.....	6
Metodología.....	7
Resultados.....	11
Discusión.....	16
Conclusiones.....	20
Referencias.....	21
Material complementario.....	27

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Temperaturas medias anuales de las poblaciones estudiadas en las tres regiones biogeográficas: Chile central (Farellones a 1300 m.s.n.m y Farellones a 1900 m.s.n.m); B) Nueva Zelanda (Clutha y Eyre); y California (Frazier y Highway).....	7
Tabla 2: Análisis de varianza sobre el efecto de la disponibilidad de agua en la germinación de <i>Eschscholzia californica</i> en tres regiones diferentes: Chile, Nueva Zelanda y California.....	10
Tabla 3: Análisis de varianza sobre el tiempo de saturación en la germinación de <i>Eschscholzia californica</i> con respecto a la disponibilidad de agua en tres regiones geográficas: Chile, Nueva Zelanda y California.....	14

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Localización georeferenciada de las seis poblaciones estudiadas de <i>Eschscholzia californica</i> . Chile Central (Farellones 1300 y Farellones 1900); Nueva Zelanda (Clutha y Eyre); y California (Frazier y Highway).....	6
Figura 2: Porcentaje de germinación en semillas de <i>Eschscholzia californica</i> obtenidos bajo condición control provenientes de tres regiones biogeográficas: Chile, Nueva Zelanda y California.....	9
Figura 3: Efecto de la disponibilidad de agua con los 4 tratamientos sobre la germinación de <i>Eschscholzia californica</i> en tres regiones diferentes: Chile, Nueva Zelanda y California.....	11
Figura 4: Tiempo de saturación en la germinación de <i>Eschscholzia californica</i> obtenidos bajo tres tratamientos de disponibilidad de agua en tres regiones geográficas: Chile, Nueva Zelanda y California.....	15

RESUMEN

La introducción de especies exóticas es una amenaza a la biodiversidad. Atributos de las semillas como su tamaño y su capacidad de germinación pueden ayudar al éxito de la invasión. Estos rasgos pueden tener una base genética o bien estar determinada por el ambiente. Comparamos la germinación de semillas de *Eschscholzia californica*, provenientes de tres regiones biogeográficas y bajo un gradiente de estrés simulado experimentalmente en un experimento de jardín común. La germinación fue mayor en semillas de zonas invadidas que en semillas de áreas nativas siguiendo el siguiente orden: Chile > Nueva Zelanda > California. La germinación decreció significativamente con el estrés hídrico en las semillas provenientes de las tres regiones biogeográficas. Por otro lado, el tiempo de máxima germinación se mantuvo similar para cada país y tratamiento, a excepción del tratamiento expuesto a menor disponibilidad de agua en Chile, donde el tiempo fue significativamente mayor. Nuestros resultados sugieren que la germinación de semillas es un rasgo de historia de vida que ha cambiado durante los procesos de invasión. Se sugiere una base genética para este rasgo. La respuesta al estrés sugiere limitaciones a la invasión hacia zonas áridas de nuestro país.

ABSTRACT

The introduction of exotic species is a threat to biodiversity. Attributes of the seeds as their size and germination capacity can benefit the success of the invasion. These traits may have a genetic basis or be determined by the environment. We compared seed germination of *Eschscholzia californica*, from three biogeographic regions and under a stress gradient simulated experimentally in a common garden experiment. Germination was greater in seeds from invaded areas than in seeds from native areas in the following order: Chile > New Zealand > California. Germination decreased significantly with water stress in the seeds from the three biogeographic regions. On the other hand, the maximum germination time remained similar for each country and treatment, except for the treatment exposed to less water availability in Chile, where the time was significantly longer. Our results suggest that seed germination is a feature of life history that has changed during invasion processes. A genetic basis for this trait is suggested. The response to stress suggests limitations to the invasion towards arid zones of our country.

INTRODUCCIÓN

La introducción de especies exóticas a nuevos ambientes ha ido en aumento durante los últimos 200 años debido a que las actividades antrópicas les han permitido superar barreras biogeográficas y expandirse así más allá de sus rangos naturales (Blackburny col., 2015; Hulme, 2009; Seebens et al., 2017; Tittensor et al., 2014). Si estas especies introducidas se vuelven invasoras exitosas pueden transformarse en un problema para la biodiversidad del ambiente invadido (Sala et al., 2000; Williamson, 1996).

Para que una especie exótica se vuelva una invasora exitosa, debe atravesar diferentes barreras que dificultan su colonización y que debe superar para una eventual invasión (Richardson, 2000), tales como a) transporte: el transporte de la especie al nuevo ambiente mediada a través del humano ya sea de manera accidental o intencional. Sin embargo, la gran mayoría de las especies no resisten esta etapa y mueren. b) Naturalización: Una vez que la especie introducida sobrevive al transporte, ésta debe crear poblaciones autosustentables en el tiempo. c) Expansión: La especie una vez instalada en el nuevo ambiente, incrementa su densidad poblacional y puede colonizar nuevos territorios a lo largo del tiempo. Por otro lado, atributos fenotípicos y de historia de vida como elevadas tasas de crecimiento y reproducción, la plasticidad fenotípica y/o capacidad de hibridar, pueden incrementar su invasividad (Saucedo, 2009; Marck & Pyke, 1983; Arredondo et al., 1998; Esqueda et al., 2005; James & Drenovsky, 2007; Linhart & Grant, 1996; Pigliucci et al., 2006).

La plasticidad fenotípica se puede observar en especies que se encuentran en un rango de distribución extenso y que generalmente ocupan una amplia gama de ambientes (Gianoli, 2004), tal como *Convolvulus chilensis*, herbácea perenne de Chile, quien presenta plasticidad fenotípica en la forma de sus hojas al ser expuestas a diversas intensidades de luz (Gianoli & González, 2005).

Dado que en general la variación fenotípica se encuentra determinada por factores genéticos, factores ambientales y su interacción (Falconer & Mackay, 1996), en especies invasoras que expresan diferencias significativas en sus rasgos fenotípicos, es clave hacerse la pregunta de las causas últimas de esta variación (Miaud & Merila, 2000).

Una forma de responder esta pregunta es a través “experimentos de jardín (o ambiente) común”, donde individuos de ambientes contrastantes son expuestos a un ambiente común de laboratorio. Si en este experimento la expresión del rasgo seleccionado posee una base ambiental, las diferencias observadas en la naturaleza desaparecerán cuando los organismos sean criados en el ambiente común, mientras que si posee una base genética estas diferencias persistirán (Conover & Shultz, 1995).

La germinación de las semillas es un rasgo de historia de vida crítico para la reproducción en plantas (Baskin & Baskin, 2014). La germinación va a depender de factores intrínsecos de la semilla como la especie a la cual pertenece, el tamaño de la semilla, su capacidad de latencia, entre otras., pero también va a depender de las condiciones ambientales en las cuales se desenvuelva, donde la disponibilidad de agua es clave (Hernández, 2002). Las especies exóticas para tener alguna posibilidad de ser invasoras deben encontrar las condiciones ambientales mínimas para germinar y

establecerse (el segundo filtro de acuerdo con Richardson, 2000). En este contexto, si bien se analiza sólo las primeras fases del ciclo de vida, comprender el proceso de invasión en especies exóticas, nos entrega una idea del potencial invasor que tienen las especies frente a las nuevas condiciones ambientales.

En este trabajo, se estudiará el rasgo de germinación de *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae), herbácea nativa de California, Estados Unidos, especie invasora exitosa en diversos países como Nueva Zelanda y Chile. Esta especie, al ser una planta invasora, ampliamente distribuida por diferentes regiones biogeográficas, se convierte en un buen modelo ecológico para examinar cambios en respuestas germinativas sometidas a diferentes grados de estrés hídrico (Sax et al., 2007; Cadotte & Colautti, 2005; Hernández, 2002).

En este estudio se simulará a través de un experimento de jardín común, el efecto de la disponibilidad de agua sobre la germinación de semillas de *Eschscholzia californica* provenientes de tres regiones biogeográficas: Nueva Zelanda, Chile y California. Para ello, las semillas serán sometidas a diferentes grados de estrés hídrico.

HIPOTESIS

Dado que la disponibilidad de agua es clave para la germinación de semillas, se espera encontrar reducciones significativas en la germinación de semillas al ser sometidas a estrés hídrico. Si existe plasticidad en las respuestas de germinación, entonces no se deberían encontrar diferencias germinativas entre plantas de diferentes regiones sometidas a un mismo estrés hídrico.

El objetivo general de este trabajo es

Evaluar el efecto de la disminución de disponibilidad de agua en la germinación de *Eschscholzia californica* en semillas provenientes de tres regiones biogeográficas: California, Chile y Nueva Zelanda.

Objetivo específico:

Evaluar respuestas de germinación en semillas sometidas a diferentes disponibilidades de agua.

MÉTODOS

Recolección de muestras

Se recolectaron semillas de plantas de *Eschscholzia californica* de manera aleatoria en dos poblaciones diferentes de Chile (enero 2016), dos poblaciones diferentes en Nueva Zelanda (febrero 2015) y dos poblaciones diferentes en California (junio 2016), detalladas geográficamente en la figura 1.

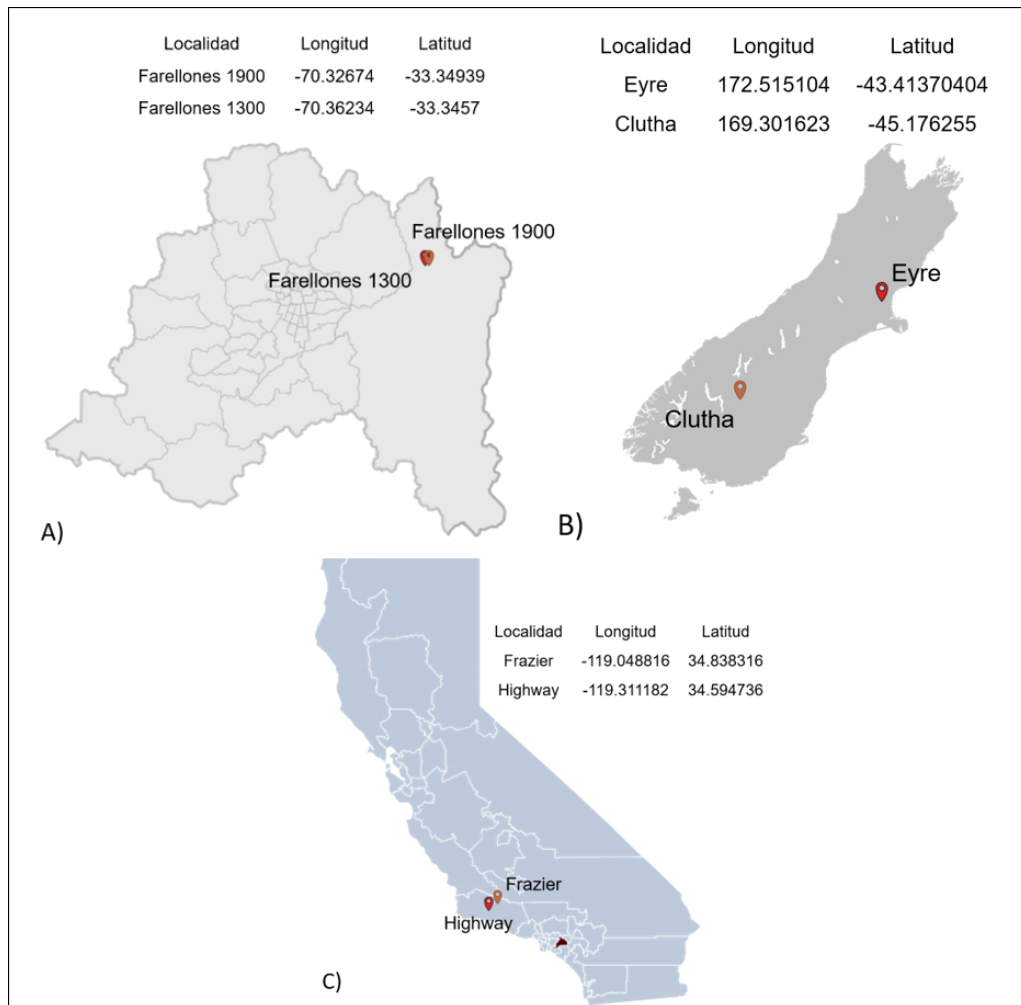


Figura 1. Localización georeferenciada de las seis poblaciones de *Eschscholzia californica*. A) Chile Central (Farellones 1300 y Farellones 1900); B) Nueva Zelanda (Clutha y Eyre); C) California (Frazier y Highway).

El criterio utilizado para la elección de las dos poblaciones para cada región corresponde a la temperatura media anual registrada en cada población, de este modo, en cada región se dispone de dos poblaciones que se encuentran a temperaturas medias anuales con una diferencia de aproximadamente 2°C. Estos valores de temperatura se obtuvieron de WorldClim (<http://www.worldclim.org/>), las cuales se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1. - Poblaciones estudiadas en tres regiones biogeográficas. A) Chile Central (Farellones 1300 y Farellones 1900); B) Nueva Zelanda (Clutha y Eyre); C) California (Frazier y Highway). Se indican las temperaturas medias anuales para cada población.

REGIÓN	POBLACIÓN	TEMPERATURA MEDIA ANUAL (°C)
Chile	Farellones 1900	8.8
	Farellones 1300	11.8
Nueva Zelanda	Clutha	9.7
	Eyre	11.7
California	Frazier	9.4
	Highway	11.3

Experimento de jardín común:

Para realizar el experimento de jardín común, se seleccionaron aleatoriamente 400 semillas por cada población, las cuales fueron sometidas a un proceso de estratificación de acuerdo con el protocolo de Wege y colaboradores en el 2007, en el cual las semillas se mantuvieron a una temperatura de 4°C durante 7 días en contenedores sellados para evitar el ingreso de humedad.

Posteriormente, para cada población, se situaron 10 semillas de *Eschscholzia californica* en placas de Petri, obteniendo un total de 10 réplicas por tratamiento. Los tratamientos utilizados corresponden a:

- i) control (rociadas con agua destilada, es decir, a un potencial osmótico de 0Mpa),
- ii) tratamiento 1 (rociadas con concentración de manitol 0.1M, generando un potencial osmótico de -0.25MPa),
- iii) tratamiento 2 (rociadas con concentración de manitol 0.2M, generando un potencial osmótico de -0.5MPa) y
- iv) tratamiento 3 (rociadas con concentración de manitol 0.4M, generando un potencial osmótico de -1MPa).

Luego se midió la germinación diariamente, y después de 16 días se midió cada 2 días durante 34 días. El experimento duró hasta el momento en que las curvas de germinación se estabilizaron (material complementario en el anexo). Una semilla fue considerada germinada cuando se observaba claramente la salida de la radícula (Laboriau, 1983; Cordero & Di Stéfano, 1991). Debido a que se ha reportado que la especie posee fotoblastismo negativo (Castillo y et al., 2013), el experimento se llevó a cabo en oscuridad y bajo condiciones constantes de temperatura (15 ± 1 °C); el agua fue suministrada cuando el sustrato se encontraba seco al tacto; dosificando 1 ml en cada oportunidad obteniendo un total de 5ml de agua administrada en cada placa de Petri. Las placas de Petri se mantuvieron tapadas para evitar la evaporación del agua. El sustrato utilizado fue vermiculita. No se incluyó el potencial osmótico -1MPa dentro de los análisis estadísticos ya que no se obtuvo germinación alguna.

Para el análisis estadístico se realizó un ANOVA simple para comparar el porcentaje de germinación con respecto a la región de origen. Se realizó un ANOVA de dos vías para la comparación entre tratamientos suministrados y las regiones de origen. Y finalmente se realizó otro ANOVA de dos vías para obtener el tiempo de saturación de la germinación de las semillas. El tiempo de máxima germinación o tiempo de saturación, corresponde al tiempo (en días) donde la curva de germinación comienza a estabilizarse, y no existe más germinación de semillas de *Eschscholzia californica* durante el tiempo que se mantuvo el experimento. Esta medida pretende conocer la influencia de la disminución en la disponibilidad de agua en el tiempo de germinación de las semillas.

Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Statistica 7.0.

RESULTADOS

Comparaciones regionales en ausencia de estrés hídrico

Al evaluar la germinación de *Eschscholzia californica* en ausencia de estrés hídrico (figura 2), se observaron diferencias entre las regiones ($p < 0.05$). Siendo California aquella con menor porcentaje de germinación (figura 2).

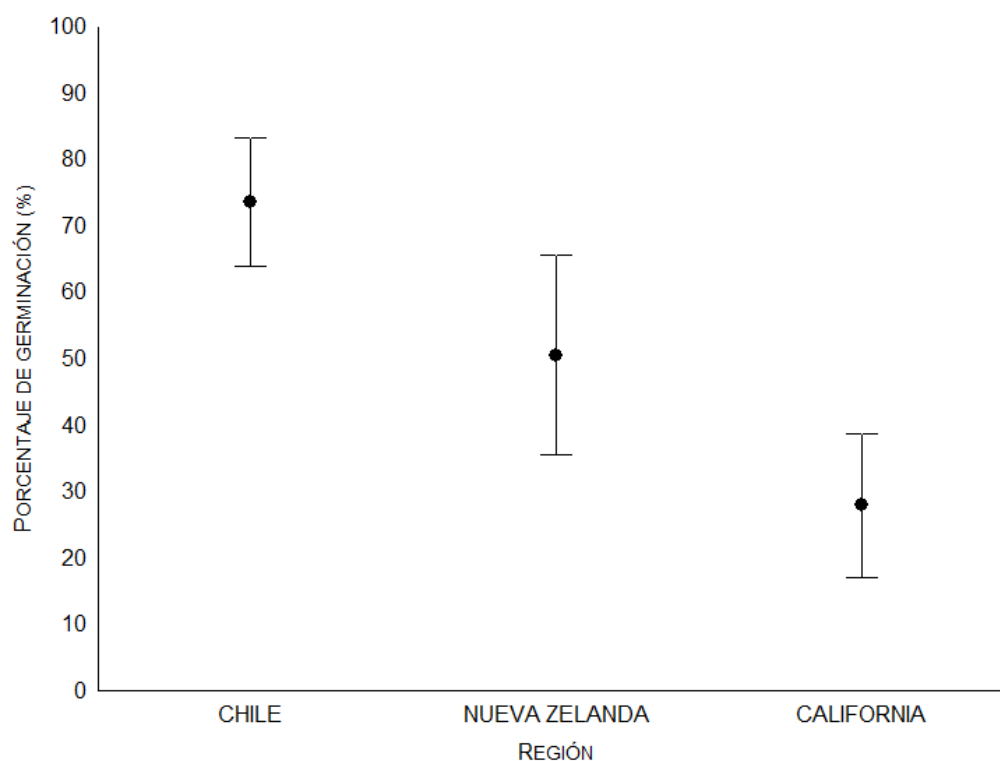


Figura 2. Porcentaje de germinación en semillas de *Eschscholzia californica*, provenientes de tres regiones biogeográficas: Chile, Nueva Zelanda y California. Se presentan los resultados obtenidos bajo la condición control, es decir sin estrés hídrico.

Comparaciones entre tratamientos

Posteriormente al evaluar el efecto global de la disponibilidad de agua sobre la germinación de *Eschscholzia californica* englobando las poblaciones frías y cálidas, se detectaron diferencias entre las regiones, siendo la germinación significativamente menor en California (Tabla 2, Figura 3). La reducción de agua afectó negativamente la germinación de las semillas (Tabla 2, Figura 3); no se detectó interacción estadística entre región y tratamiento (Tabla 2, Figura 3), lo que indica que las semillas de las tres regiones fueron igualmente afectadas por la reducción en la cantidad de agua.

Tabla 2. - Efecto de la disponibilidad de agua sobre la germinación de *Eschscholzia californica* en tres regiones diferentes. Los tratamientos de disponibilidad de agua son los siguientes: TC: Control 0Mpa, T1: -0.25Mpa y T2: -0.5Mpa. Se presentan los análisis para las semillas provenientes de Chile, Nueva Zelanda y California.

EFFECTO	GRADOS DE LIBERTAD	F	P
REGIÓN	2	38.58	<0.001
TRATAMIENTO	2	8.05	<0.001
REGIÓN x TRATAMIENTO	4	0.70	0.59
ERROR	169		

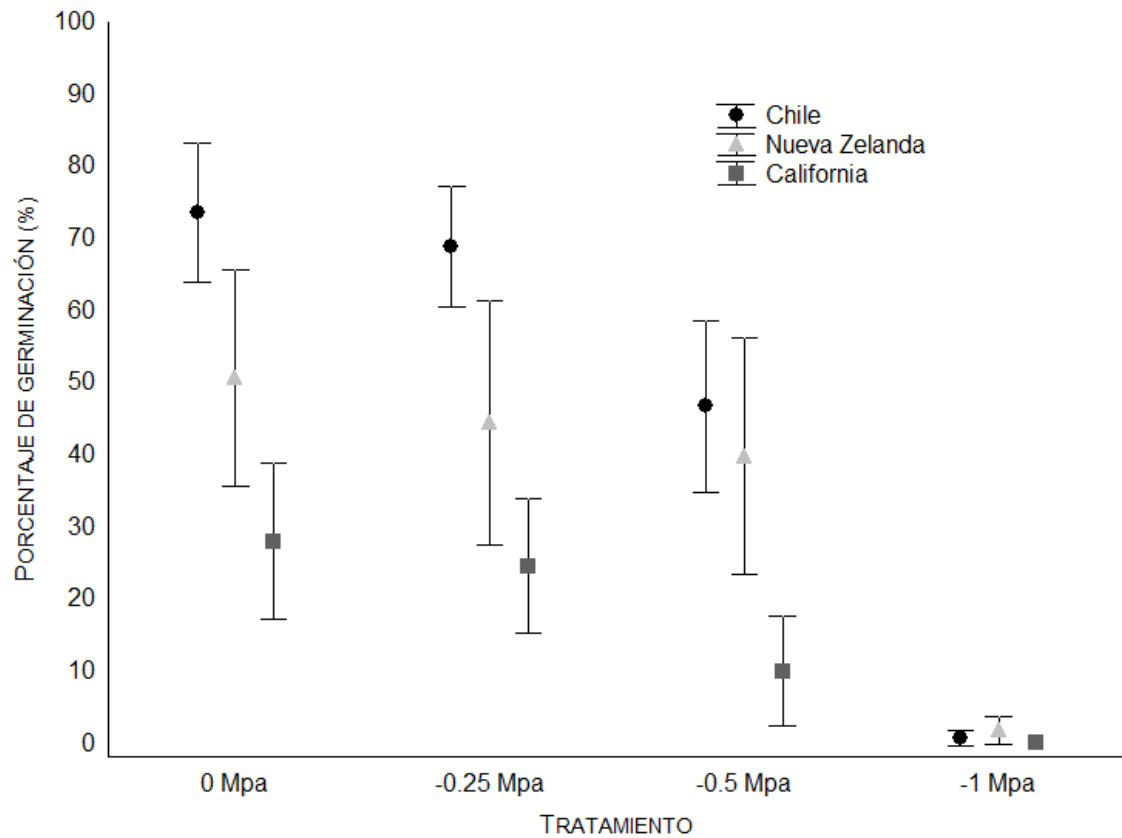


Figura 3. Efecto de la disponibilidad de agua sobre la germinación de *Eschscholzia californica* en tres regiones diferentes. Los tratamientos de disponibilidad de agua son los siguientes: TC: 0Mpa Control, T1: -0.25Mpa, T2: -0.5Mpa y T3: -1Mpa. Se presentan los análisis para las semillas provenientes de la región de Chile, Nueva Zelanda y California. Se presenta gráficamente el tratamiento 3, sin embargo, este no se encuentra dentro de los análisis estadísticos.

Tiempo de saturación en la germinación de Eschscholzia californica

Al evaluar el tiempo de saturación (figura 4) obtenido de las curvas de germinación (figuras en el anexo), se obtuvo que tratamiento control, tratamiento 1 y tratamiento 2 poseen similar tiempo de saturación, reportando sólo una diferencia en el tiempo de saturación de Chile con el tratamiento 2 (figura 4). Se detectó interacción estadística entre región y tratamiento (tabla 3, figura 4), lo que indica que el tiempo de saturación de las tres regiones no fue afectado por la reducción en la cantidad de agua de la misma manera.

Tabla 3. - Tiempo de saturación en la germinación de *Eschscholzia californica* en tres regiones geográficas expuestas a tres tratamientos: tratamiento control (TC: 0Mpa), tratamiento 1 (T1: -0.25Mpa) y tratamiento 2 (T2: -0.5Mpa). Se presentan los análisis para las semillas provenientes de la región de Chile, Nueva Zelanda y California.

EFFECTO	GRADOS DE LIBERTAD	F	P
REGIÓN	2	21.5	<0.001
TRATAMIENTO	2	13.2	<0.001
REGIÓN x TRATAMIENTO	4	11.3	<0.001
ERROR	171		

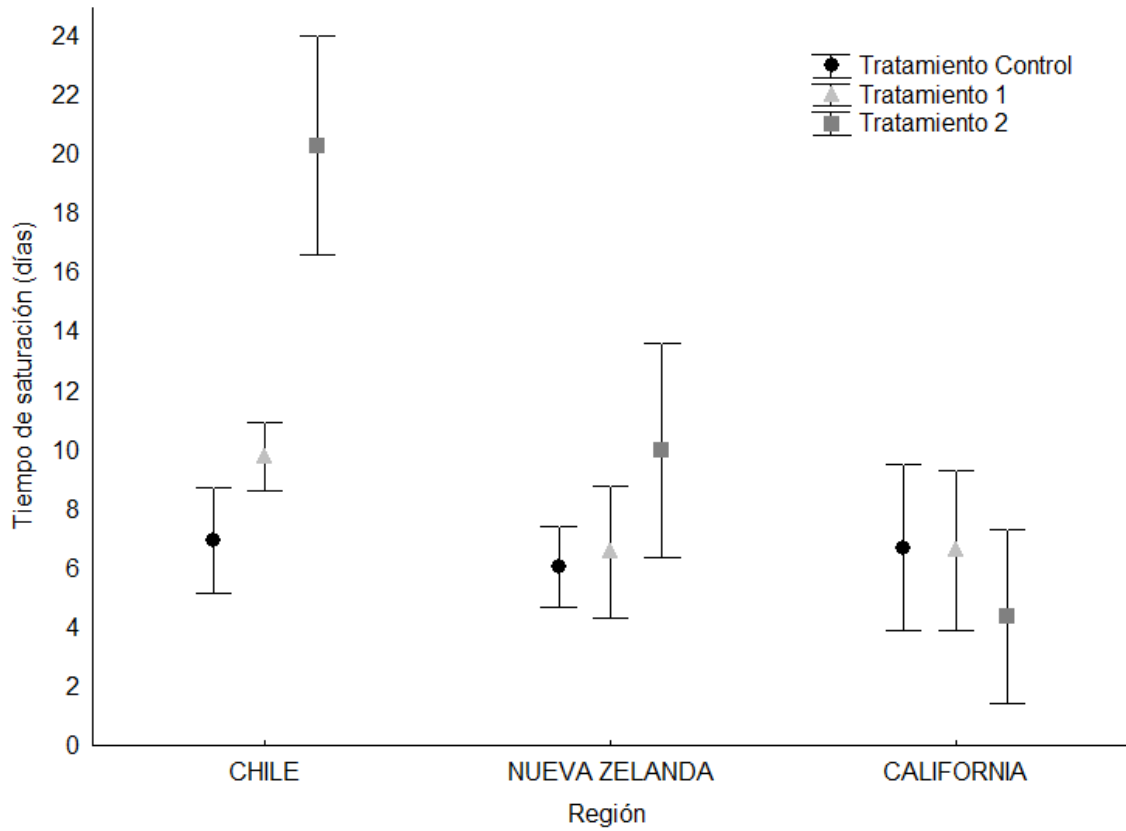


Figura 4. Tiempo de saturación en la germinación de *Eschscholzia californica* en tres regiones geográficas expuestas a tres tratamientos: tratamiento control (TC: 0Mpa), tratamiento 1 (T1: -0.25Mpa) y tratamiento 2 (T2: -0.5Mpa). Se presentan los análisis para las semillas provenientes de la región de Chile, Nueva Zelanda y California.

DISCUSIÓN

En este estudio se ha demostrado que (i) el potencial germinativo de *Eschscholzia californica* varía entre regiones biogeográficas: Siendo en Chile y Nueva Zelanda mayor que en California; estas diferencias se expresan en condiciones de jardín común; (ii) el estrés hídrico afecta negativamente la germinación de las semillas y este efecto negativo es equivalente entre las tres regiones biogeográficas.

Nuestro experimento de jardín común indica claramente que la capacidad de germinación es un rasgo variable y que tiene una base genética producto de procesos locales como deriva o adaptación. Se destaca el hecho que en Chile la capacidad de germinación es siempre mayor que en California. Es posible que estas diferencias regionales en germinación, sea un subproducto de diferencias en el tamaño de semillas, el cual, es significativamente mayor en Chile que en las otras dos regiones, de acuerdo con la idea general que semillas de mayor tamaño tienen una mayor capacidad de germinar (Stanton, 1984; Weis, 1980; Chacon et.al., 1998; Cipollini & Stiles, 1991). Esto concuerda con resultados sin publicar de Figueroa en el 2018, los cuales indican que el tamaño de la semilla de *Eschscholzia californica* es mayor en Chile seguida por Nueva Zelanda y finalmente por California. Este sesgo en el tamaño de las semillas de *Eschscholzia californica* en Chile puede estar explicado por su introducción con fines ornamentales a fines del siglo XIX (Frias et al., 1975; Arroyo et al., 2000; Leger & Rice, 2003). Este rasgo puede estar revelando la diferencia en el porcentaje de germinación de las semillas con respecto a la región de origen, sin embargo, la tendencia en la germinación con respecto a la baja disponibilidad de agua se mantiene.

En este experimento no se pudieron eliminar efectos maternos, es decir el impacto que tiene el ambiente materno sobre el desempeño de la progenie (Mousseau & Fox, 1998; Leger & Rice, 2007), el cual puede afectar, entre otros rasgos, la germinación de las semillas, influenciando el fenotipo maduro de un individuo (Roach & Wulff, 1987). Debido a esta limitación, estos efectos pasan a formar parte del error estadístico. Futuros estudios de trasplantes recíprocos, los cuales permiten comparar la capacidad de adaptación de los individuos a condiciones ambientales diferentes a las de su origen (Premoli & Mathiasen, 2011) en adición de experimentos de germinación con varias generaciones de semillas podrían examinar con más detalle estos aspectos. Sin embargo, este trabajo es una buena aproximación para conocer el comportamiento de la germinación bajo estrés hídrico.

A pesar de que la disponibilidad de agua es un factor crucial para la germinación de las semillas en general, al parecer para las semillas de *Eschscholzia californica*, existe un umbral a partir del cual la germinación decae significativamente; en el caso de Chile, California y Nueva Zelanda, este umbral fue de -1Mpa. Sugiriendo para estas regiones una reducción no lineal en la germinación.

Una de las razones de que las semillas no germinen frente a una baja disponibilidad de agua podría deberse a un mecanismo de latencia, el cual impide la germinación de la semilla ya que el ambiente en el cual se encuentra no es lo suficientemente resistente como para mantener el crecimiento posterior de las plántulas (Matthews, 1976; Evans & Etherington, 1990).

Es interesante notar que la germinación de semillas fue mayor en ambiente invadido que en el nativo. Si estas diferencias se mantuvieron en condiciones de jardín común, entonces es posible sugerir cambios microevolutivos importantes inducidos por los ambientes invadidos. La hipótesis de la evolución de la capacidad competitiva aumentada (EICA) puede explicar este acontecimiento, ya que indica que una vez que las especies se encuentren en un ambiente libre de enemigos naturales, las plantas evolucionan con mayor vigor debido a que la selección natural favorece los genotipos que poseen mayor asignación de recursos para el crecimiento y no para la defensa de enemigos que no se encuentran en el nuevo ambiente (Blossey & Nötzold, 1995; Elton, 1958; Crawley, 1987). Variados estudios indican que, en diversas especies invasoras, la asignación de recursos para el crecimiento ya sea biomasa, área de la hoja, tamaño de semillas, etc., aumenta en ambientes invadidos, debido a diversos factores, como la falta de competencia, la ausencia de depredadores, etc. (Leger y Rice, 2003; Hierro et. al, 2009; Bossdorf, 2005; DeWalt et al, 2004; Kaufman & Smouse, 2001), lo que coincide con la diferencia en la germinación de *Eschscholzia californica* en su ambiente nativo e invadido.

Otro aspecto que sorprende es que la mayor diferencia de germinación se dio entre Chile y California, dos regiones con ambientes muy similares, por lo cual se espera una cierta conservación de rasgos. ¿Cómo explicar estas diferencias? Es posible que haya habido una selección de semillas de mayor tamaño en el rango invadido, para fines ornamentales, lo cual explica a su vez la mayor germinación observada en Chile y Nueva Zelanda respecto de California.

Un resultado interesante, es que el tiempo de saturación en la germinación de *Eschscholzia californica* se mantuvo de igual manera en todos los tratamientos (a

excepción del tratamiento con menor potencial osmótico en Chile), indicando que la máxima germinación ocurre en un tiempo similar a pesar de que el porcentaje de germinación sea totalmente diferente. En el caso del tratamiento 2 en Chile, es decir, aquellas semillas que germinaron con una menor disponibilidad de agua tuvieron un porcentaje de germinación de alrededor de un 50%, revelando que, para esta región, un aumento en el estrés hídrico retrasa el tiempo de máxima germinación de *Eschscholzia californica*. Por otro lado, en Nueva Zelanda y California, la baja disponibilidad de agua no influye en este tiempo de saturación.

Finalmente, estos datos aportan una buena aproximación para conocer el comportamiento de la germinación de *Eschscholzia californica* bajo estrés hídrico, y por lo tanto puede ser un antecedente para los diversos comportamientos de otras especies de plantas, ya sean invasoras o nativas. Por otro lado, este estudio puede servir de pronóstico para evaluar el desempeño de la especie ante un eventual cambio en las condiciones climáticas, como la disminución de las precipitaciones debido al cambio climático. Asimismo, este estudio contribuye al conocimiento en la variación de rasgos fenotípicos que puede existir en una especie entre su ambiente nativo e invadido.

CONCLUSIONES

Se comprueba la hipótesis donde la reducción de la disponibilidad de agua afecta de manera negativa la germinación de *Eschscholzia californica* en las regiones de Chile, Nueva Zelanda y California. La condición limitante de disponibilidad de agua corresponde a -1MPa para la germinación de *Eschscholzia californica*. La disminución en la disponibilidad de agua no interviene en el tiempo de máxima germinación de las semillas para la mayoría de los tratamientos y regiones.

La germinación de *Eschscholzia californica* posee una fuerte base genética frente a la disminución de disponibilidad de agua.

El porcentaje de germinación de *Eschscholzia californica* es mayor en los rangos invadidos que en el rango nativo.

A la luz de los resultados, los datos sugieren que, la disponibilidad de agua es un factor de gran importancia en la germinación de *Eschscholzia californica*, donde no se obtiene germinación alguna luego -1Mpa. Se recomienda que, en estudios posteriores, se realicen experimentos de trasplante recíproco y con un mayor número de generaciones para descartar los posibles efectos maternos vinculados a los sesgos en la germinación diferenciada entre regiones. Además, realizar los experimentos con semillas del mismo tamaño para descartar de la misma manera, la influencia de la dimensión de la semilla en la germinación. Por otro lado, sería interesante medir además de la germinación, otros atributos fenotípicos de la especie, como biomasa, número de estructuras reproductivas, área foliar, etc., para tener un estudio más completo de los rasgos fenotípicos presentes en las diferentes regiones donde se encuentra *Eschscholzia californica*.

REFERENCIAS

- Arredondo, J.T., Jones, T.A., y Johnson, D.A. 1998. Seedling growth of intermountain perennial and weedy annual grasses. *J Range Manage* 1998;(51):584-589.
- Arroyo, M.T.K., Marticorena, C., Matthei, O., y Cavieres, L. 2000. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. *Invasive species in a changing world* (ed. by H.A. Mooney and R.J. Hobbs), pp. 385–421. Island Press, Washington, DC.
- Baskin, C. C., y Baskin, J. M. 2014. *Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. Elsevier.
- Blackburn, T. M., Lockwood, J. L., y Cassey, P. 2015. The influence of numbers on Invasion success. *Molecular ecology*, 24(9), 1942-1953.
- Blossey, B., y Notzold, R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Ecology*, 83, 887–889.
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W. E., Siemann, E., y Prati, D. 2005. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, 144(1), 1-11.
- Cadotte, M. W., y Colautti, R. I. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future. In *Invasive Plants: Ecological and agricultural aspects* (pp. 19-43). Birkhäuser Basel.
- Castillo, M. L., Bustamante, R. O., Peña-Gómez, F. T., Gutiérrez, V. L., Reyes, C. A., Arredondo-Núñez, A., y Marey, M. 2013. Negative photoblastism in the invasive species *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae): Patterns of altitudinal variation in native and invasive range. *Gayana. Botanica*, 70(2), 330.

Chacon, O., Bustamante, R. O., y Henriquez, C. 1998. The effect of size on germination and seedling growth of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 189-197.

Cipollini, M., y Stiles, E. 1991. Seed predation by the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos* 60: 205-214.

Conover, D. O. y Schultz, E. T. 1995 Phenotypic similarity and the evolutionary significance of counter gradient variation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 248-252.

Cordero, S. R. A., & Di Stéfano, J. F. 1991. Efecto del estrés osmótico sobre la germinación de semillas de *Tecoma stans* (Bignoniaceae). *Rev. Biol. Trop.* 39(1), 107-110.

Crawley, M.J. 1987. What makes a community invasible? In: *Colonization, Succession and Stability* (eds Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 429–453.

DeWalt, S. J., Denslow, J. S., & Hamrick, J. L. 2004. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia*, 138(4), 521-531.

Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman & Hall, London.

Esqueda, M.H., Melgoza, A., Sosa, M., Carrillo, R., y Castro, J. 2005 Emergencia y sobrevivencia de gramíneas con diferentes secuencias de humedad/sequía en tres tipos de suelo. *Téc Pecu Méx* 2005;43(1):101-115.

Evans, C. E., Etherington, J. R. 1990. The effect of soil water potential on seed germination of some British plants. *New Phytol.* 115, 539-548.

Falconer, D. S., Mackay, T. F. C., y Bulmer, M. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. *Genetical Research*, 68(2), 183.

Figueroa, S. 2018. Variation of phenotypic attributes of the invasive plant *Eschscholzia californica* across three biogeographic regions. Santiago: Laboratorio de Ecología Geográfica, Universidad de Chile (no publicado).

Frias, D.L., Godoy, R., Iturra, P., Koref- Santibanez, S., Navarro, J., Pacheco, N. y Stebbins, G.L. 1975. Polymorphism and geographic variation of flower color in Chilean populations of *Eschscholzia californica*. *Plant Systematics and Evolution*, 123, 185–198.

Gianoli, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. *Fisiología Ecológica en plantas. Mecanismos y Respuestas a Estrés en los ecosistemas*, 13-25.

Gianoli, E. y González-Teuber, M. 2005. Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology* (2005) 19: 603-613.

Hernández, R. 2002. Nutrición mineral de las plantas. En: Libro botánica Online, versión 2.0., <http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/nutricionmineral/#níquel>; consulta: febrero de 2018.

Hierro, J. L., Eren, Ö., Khetsuriani, L., Diaconu, A., Török, K., Montesinos, D., y Estanga-Mollica, M. E. 2009. Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos*, 118(4), 529-538.

Hulme, P. E., Pyšek, P., Nentwig, W., y Vilà, M. 2009. Will threat of biological invasions unite the European Union?. *American Association for the Advancement of Science*.

James, J.J., y Drenovsky, R.E. 2007. A basis for relative growth rate differences between native and invasive forbs. *Range Ecol Manage* 2007;60(4):1-7.

Kaufman, S. R., & Smouse, P. E. 2001. Comparing indigenous and introduced populations of *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake: response of seedlings to water and pH levels. *Oecologia*, 127(4), 487-494.

Laboriau, L. G. 1983. Germination das sementes. Organización de Estados Americanos. Washington, D.C . 174p.

Leger, E.A. y Rice, K.J. 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters*, 6, 257–264.

Leger, E. A., y Rice, K. J. 2007. Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). *Journal of Evolutionary Biology*, 20(3), 1090-1103.

Linhart, Y. B., y Grant, M. C. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 27(1), 237-277.

Mack, R. N., y Pyke, D. A. 1983. The demography of *Bromus tectorum*: variation in time and space. *The Journal of Ecology*, 69-93.

Matthews, S. 1976. Seed in relation to ecology. *Advances in Research and technology of seeds* 2 86-106.

Miaud, C. y Merilä, J. 2001 Local adaptation or environmental induction? Causes of population differentiation in Alpine amphibians. *Biota* 2 (1): 31-50.

Mousseau, T.A. & Fox, C.W. 1998. *Maternal Effects as Adaptations*. Oxford University Press, New York.

Pigliucci, M., Murren, C. J., y Schlichting, C. D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2362-2367.

Premoli, A. C., y Mathiasen, P. 2011 Respuestas ecofisiológicas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. *Ecología Austral* 21:251-269.

Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., y West, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.

Roach, D.A. y Wulff, R.D. 1987. Maternal effects in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 209–235.

Sala, O.E., Chapin, F.S., J.J. Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., y Wall, D.H. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

Saucedo, S. M. C., Moreno, J. T. A., Sannwald, E. H., y Rivas, J. D. F. 2009. Comparación en la germinación de semillas y crecimiento de plántulas entre gramíneas nativas y exóticas del pastizal semiárido.

Sax, D. F., Stachowicz, J. J., Brown, J. H., Bruno, J. F., Dawson, M. N., Gaines, S. D., y O'Connor, M. I. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 22(9), 465-471.

Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., y Bacher, S. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications*, 8, 14435.

Stanton, M. 1984. Seed size variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65(4): 1105-1112.

Tittensor, D. P., Walpole, M., Hill, S. L., Boyce, D. G., Britten, G. L., Burgess, N. D., y Baumung, R. 2014. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science*, 346(6206), 241-244.

Wege, S., Scholz, A., Gleissberg, S., y Becker, A. 2007. Highly efficient virus-induced gene silencing (VIGS) in California poppy (*Eschscholzia californica*): an evaluation of VIGS as a strategy to obtain functional data from non-model plants. *Annals of Botany*, 100(3), 641-649.

Weis, I. M. 1980. The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsute*. *Canadian Journal of Botany* 60:1868-1874.

Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.

ANEXO

Figura A1. Germinación diaria de *Eschscholzia californica* en la población más cálida en Chile (11.8°C)

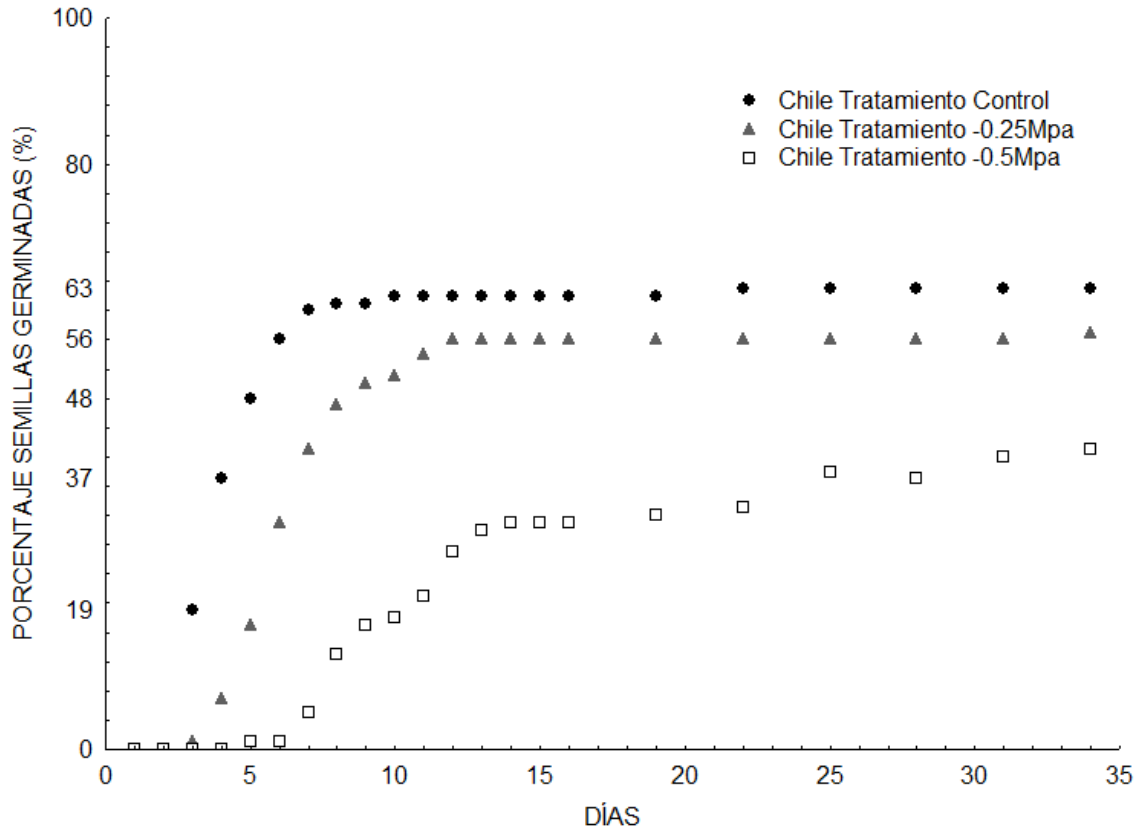


Figura A2. Germinación diaria de *Eschscholzia californica* en la población más fría en Chile (8.8°C)

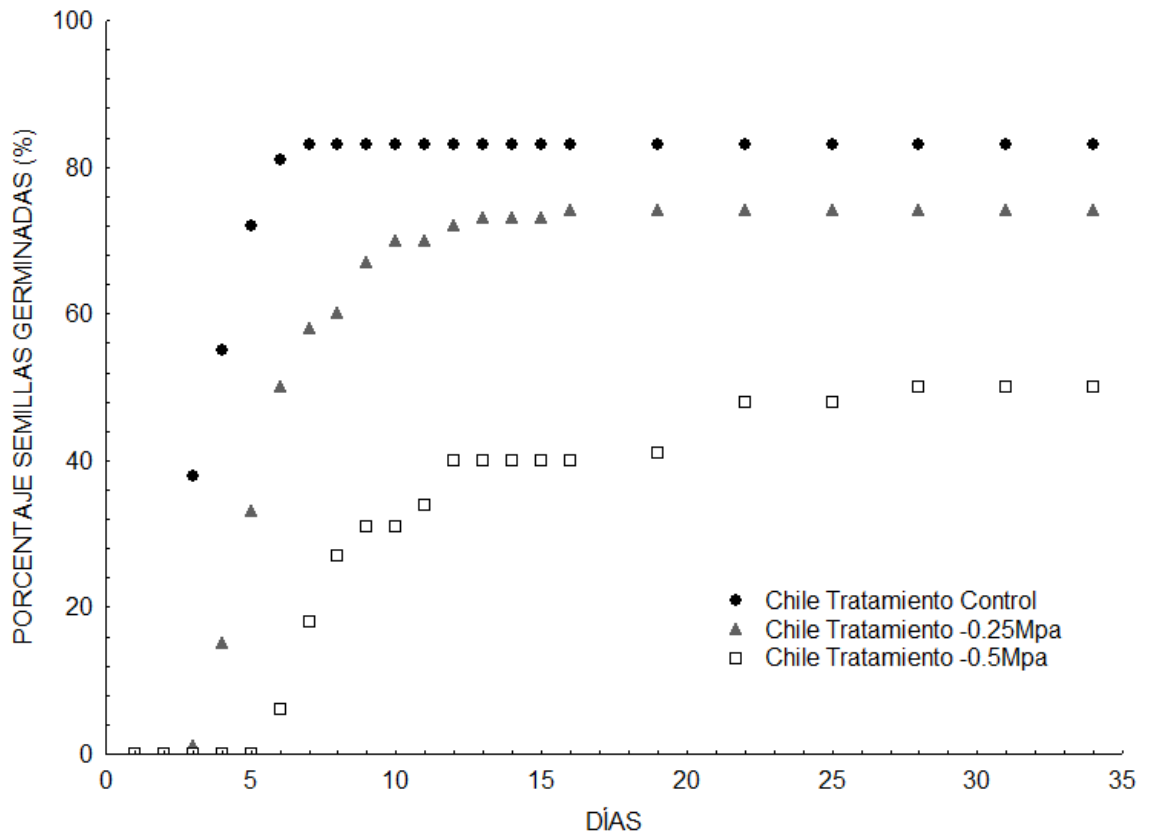


Figura A3. Germinación diaria de *Eschscholzia californica* en la población más cálida en Nueva Zelanda (11.7°C)

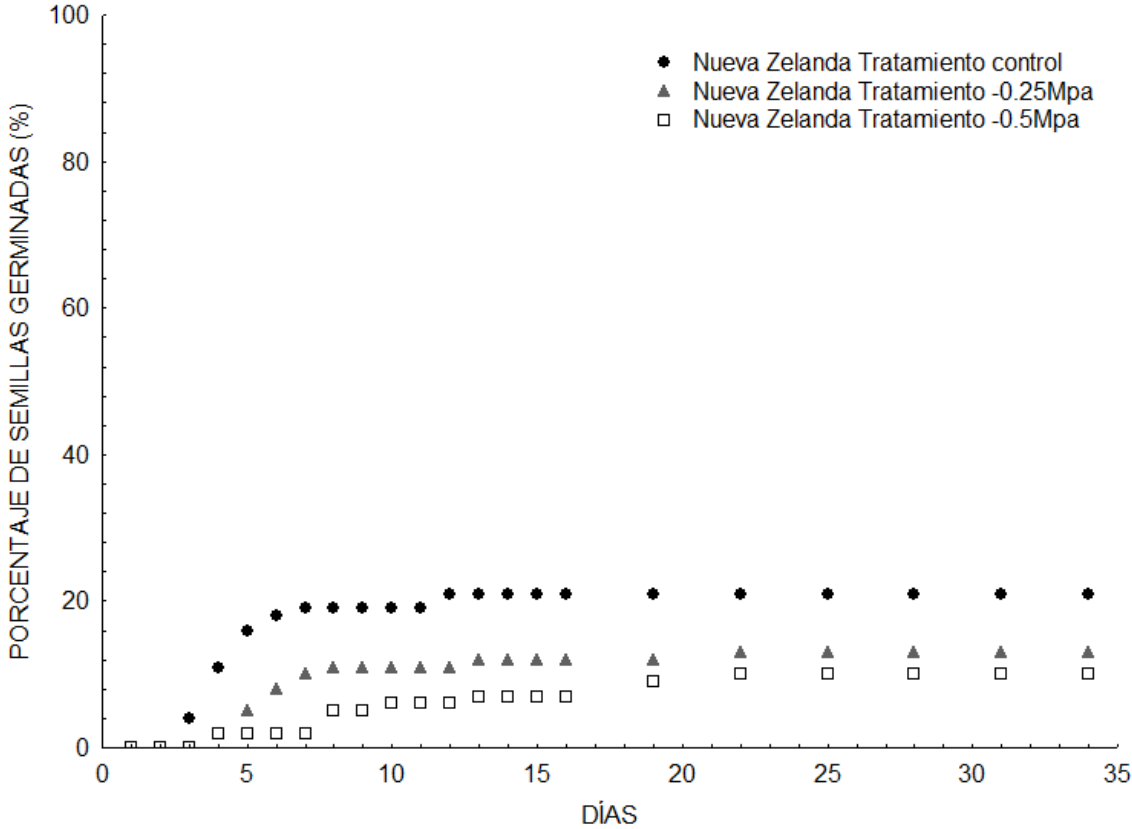


Figura A4. Germinación diaria de *Eschscholzia californica* en la población más fría en Nueva Zelanda (8.8°C)

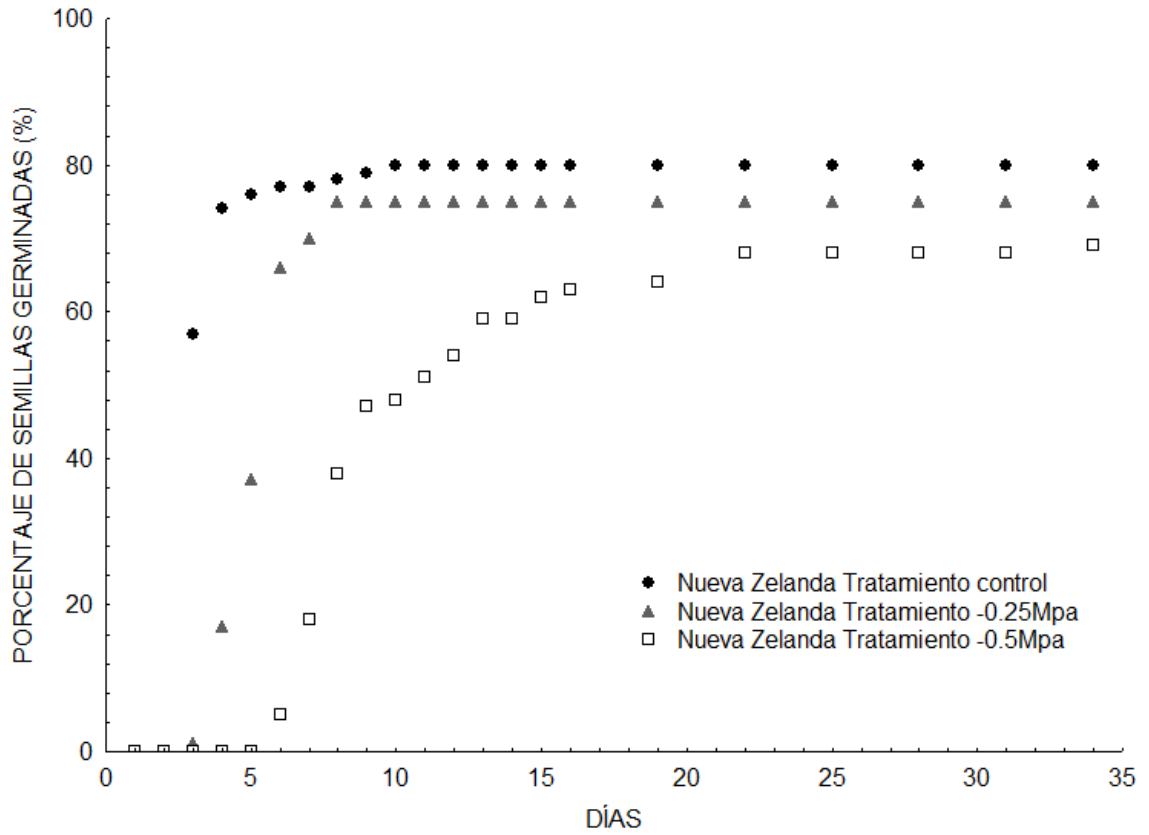


Figura A5. Germinación diaria de *Eschscholzia californica* en la población más cálida en California (11.4°C)

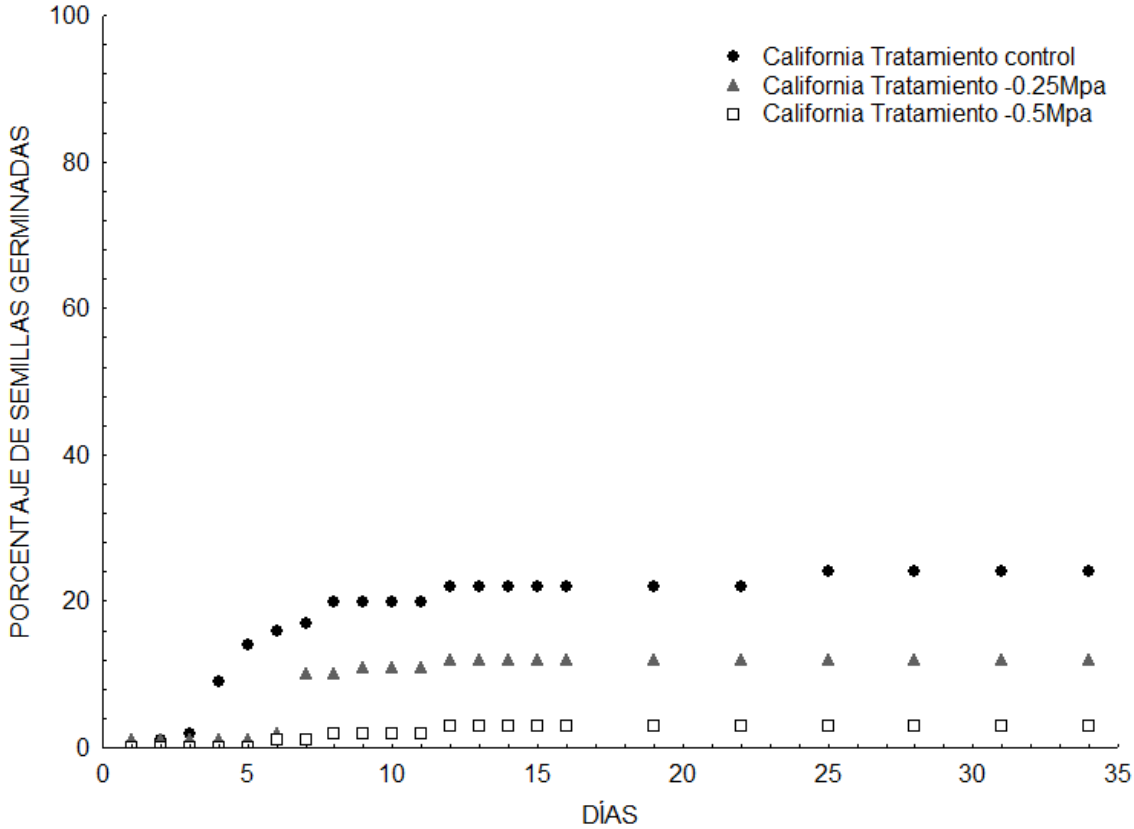


Figura A6. Germinación diaria de *Eschscholzia californica* en la población más fría en California (9.4°C)

