

UCH-FC  
MAG-EDE  
D 872  
C.2

VARIACIÓN LATITUDINAL Y MODULACIÓN AMBIENTAL DEL CICLO DE  
VIDA DE LA PLANTA ANUAL *CHAETANTHERA MOENCHIOIDES* LESS.

(ASTERACEAE)

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas con mención en

Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

por

Kester John Bull Hereñu

Octubre, 2004

Directora de Tesis Dra. Mary Kalin Hurley

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

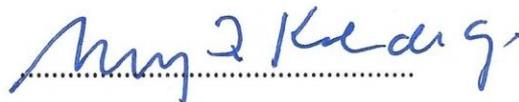
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

KESTER JOHN BULL HEREÑU

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 23 de Septiembre del año 2004.

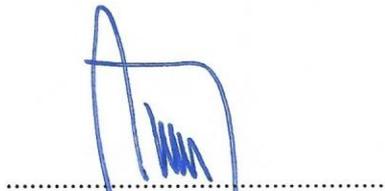
Director de Tesis:

Dra Mary Kalin Hurley

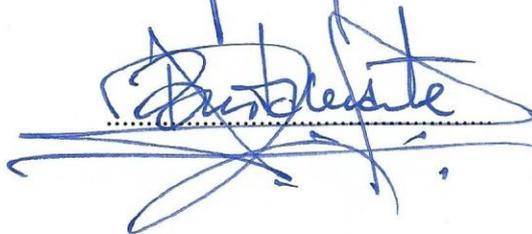


Comisión de Evaluación de Tesis:

Dr. Rodrigo Medel



Dr. Ramiro Bustamante



## ÍNDICE DE MATERIAS

	<i>Página</i>
LISTA DE TABLAS	iv
LISTA DE FIGURAS	v
RESUMEN	vii
ABSTRACT	ix
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS, PREGUNTAS Y OBJETIVO	5
METODOLOGÍA	6
RESULTADOS	15
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	25
BIBLIOGRAFÍA	29

## LISTA DE FIGURAS

	<i>Página</i>
Figura 1. Promedio de lluvias caídas entre 1961-2000 según latitud.	2
Figura 2. <i>Chaetanthera moenchioides</i> . Hábitat y aspecto.	4
Figura 3. Sistema de cultivo. Invernadero, bandejas, tensiómetro y riegos.	14
Figura 4. Tiempo a la última semillación según origen y riego.	15
Figura 5. Efecto de la desecación sobre la extensión del ciclo de vida	17
Figura 6. Tiempo a la primera floración, según localidad de origen.	18
Figura 7. Tiempo medio a la germinación, según latitud.	19
Figura 8. Tiempo medio a la ramificación, según latitud.	19
Figura 9. Diferencias en la fenología hacia la semana 11 de cultivo.	20
Figura 10. Tasa diaria de producción de hojas en el eje principal, según latitud.	21
Figura 11. Tasa diaria de incremento en altura del eje principal, según latitud.	21

Figura 12. Tasa diaria de desecación de hojas en el eje principal, según latitud. 22

Figura 13. Aspecto de las plantas en la 6a semana de desarrollo, según latitud. 22

Figura 14. Aspecto de *C. moenchioides* hacia las 17 semanas de desarrollo. 24

## RESUMEN

Se ha desarrollado un experimento de Jardín Común de la planta anual *Chaetanthera moenchioides*, a partir de semillas provenientes desde un gradiente latitudinal-climático dentro del ambiente mediterráneo chileno (30°S-36°S), que fueron sometidas a distintos regímenes temporales de disponibilidad hídrica. Se observó que los individuos originarios del norte tendieron a presentar sus etapas fenológicas gradualmente más temprano que sus relativos del sur. De esta manera, el tiempo medio a la germinación resultó ser tres veces mayor y el tiempo medio a la ramificación del eje principal dos veces mayor en poblaciones del extremo sur en relación a las del extremo norte. Además, el tiempo a la primera floración difirió en 26 días entre los extremos de la distribución. La senescencia, medida como el momento de última semillación, resultó ser más tardía en la población del extremo austral. Junto al apuro fenológico, existió también una mayor tasa de producción de hojas y de incremento en altura en las plantas del norte. Este desarrollo diferencial repercutió sobre el aspecto final de los ejemplares de fenologías veloces, que presentaron caracteres morfológicos vegetativos y florales

más reducidos en comparación a sus relativos del sur. Paralelamente, el crecimiento de las plantas bajo condiciones que involucraron una temprana disminución del aporte hídrico, provocó en ellas una más temprana cesación del ciclo de vida, de 5 días en promedio. De este modo, eventual variabilidad geográfica natural en el ciclo de vida de esta planta anual podría verse explicada tanto por las distintas condiciones de precipitaciones regionales que existen a lo largo del gradiente mediterráneo, como por las diferentes tasas de desarrollo que poseen las variantes latitudinales.

## ABSTRACT

A Common Garden experiment was undertaken in annual *Chaetanthera moenchioides*, using seed obtained from populations along the climatic-latitude gradient in the Mediterranean climate area of Chile (30°-36°S). Plants were subjected to different watering regimes. Individuals originating from northern initiated their various phenological stages at earlier dates relative to the south. Germination half-life was three times higher in the north and half-date of branching two times higher. Time to first flowering differed by 26 days between the two extremes. Senescence, measured as time to last seeding, was later in the extreme southernmost populations. The more rapid phenological changes were also accompanied by a faster rate of leaf production and height growth in plants from the northern part of the gradient. The differential growth rates were reflected in smaller vegetative and floral structures in the northern populations. Parallely, plants grown in the driest water regime completed their life-cycles 5 days earlier on the average. Eventual natural geographic variation in the life-cycle of annual *C. moenchioides* could be explained as an effect of the different rainfall regimes and the distinct rates of development of the latitudinal variants.

## INTRODUCCIÓN

El ciclo de vida de las plantas anuales se desarrolla íntegramente dentro de un año, siendo determinada su extensión principalmente por el largo de la temporada de crecimiento disponible en el campo (Reader 1982, Rathcke y Lacey 1985, Winn y Gross 1993, citas en Olsson y Agren 2002). Los climas mediterráneos suelen presentar una fuerte estacionalidad que acota drásticamente la temporada de crecimiento de las anuales. Chile central presenta un clima de este tipo (Aschmann 1973), que se caracteriza por presentar una estación fría y lluviosa en los meses de otoño - invierno (Mooney y Dunn 1970, Del Pozo et al 1989), momento de germinación de las especies anuales (Montenegro et al 1978), y una segunda estación seca y calurosa, que alberga la mayoría la floración, fructificación y senescencia, presentándose como un límite natural de la temporada de crecimiento. Dentro de la extensión latitudinal de la zona mediterránea existe además variabilidad en las condiciones ambientales. Las precipitaciones en latitudes septentrionales son de menor extensión y cantidad que en latitudes australes (Ramírez y Lucabeche 2001, Figura 1), mientras que las temperaturas

medias y tasas de evaporación resultan ser mayores<sup>1</sup>. Se ha descrito que plantas sometidas a ambientes relativamente xéricos tienden a presentar longevidades más cortas que en las regiones más húmedas (Fox 1989, citas en Rathcke y Lacey 1985). De este modo, es posible que un fenómeno análogo ocurra con la longevidad de las plantas anuales dentro del gradiente mediterráneo chileno.

Se ha mostrado que, evolutivamente las especies vegetales pueden generar variedades locales, producto de fenómenos de adaptación local (ver citas en revisión de Helsop-Harrison 1964). Este fenómeno se ha observado particularmente en atributos del

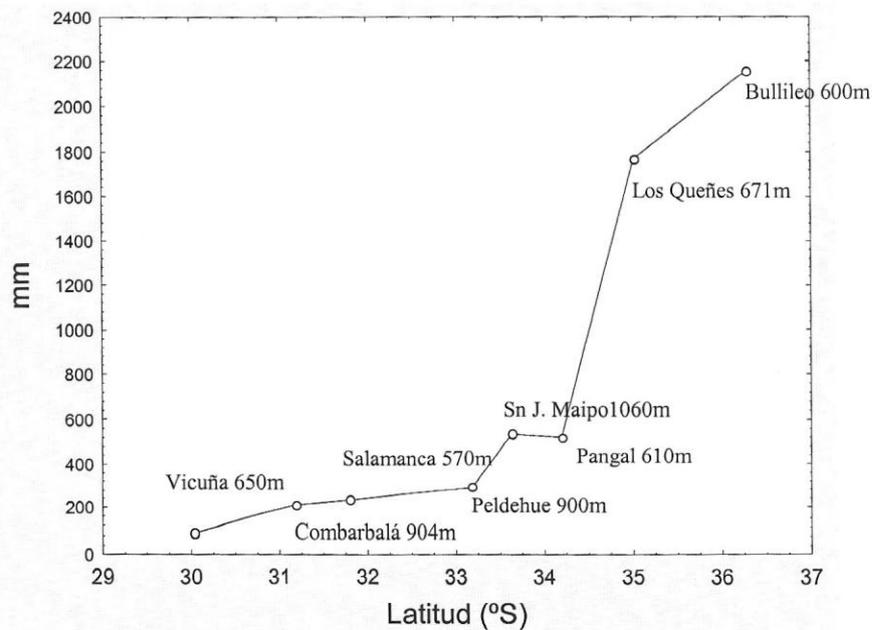


Figura 1. Promedio de lluvias caídas entre 1961-2000 según latitud a alturas cercanas a los 1000 msnm, según Ramírez y Lucabeche 2001. En cada punto se indica localidad de medición junto a su altura en metros sobre el nivel del mar.

<sup>1</sup> Según Anuarios y Boletines Agrometeorológicos de la Dirección Meteorológica de Chile

ciclo de vida de las plantas anuales, que en experimentos de jardín común, suelen mantener una diferenciación fenotípica en los rasgos fenológicos (Kannenberg y Allard 1965, Lacey 1988, Fox 1990a, Rice y Mack 1991a, Aronson et al 1992, Schmitt 1983, citas en Heslop-Harrison 1964).

De este modo, cabe preguntarse si la diferenciación fenotípica observada en un gradiente latitudinal es consecuencia de un proceso de adaptación local o fruto de respuesta plástica fisiológica a las condiciones ambientales diferenciales.

Para abordar esta materia fue seleccionada *Chaetanthera moenchioides* Less. (Asteraceae), una hierba anual autógama (Arroyo y Uslar 1993, Figura 2), presente de modo abundante entre la cuarta y novena región de Chile desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 2300 msnm (Cabrera 1937). Se encuentra comúnmente en laderas soleadas de cerros o planicies cercanas a ríos (Figura 2). La amplia distribución latitudinal de *C. moenchioides*, notorio desfase fenológico y marcada variabilidad interpoblacional, situaron a la especie como un taxón idóneo para el estudio de la variabilidad latitudinal de su ciclo de vida, y su respuesta plástica frente a un gradiente ambiental impuesto.

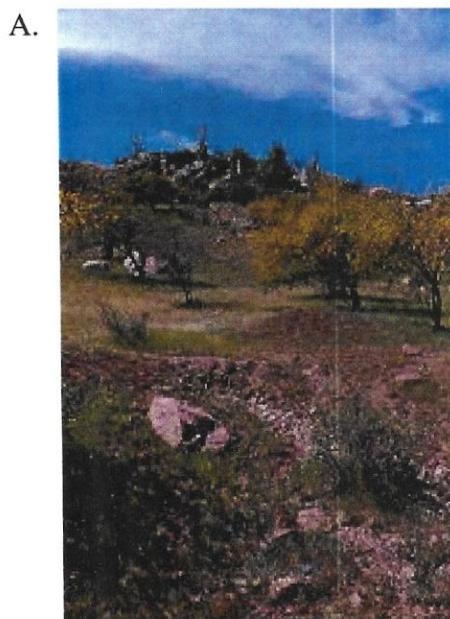


Figura 2. *Chaetanthera moenchioides*. A) Hábitat común. B) Aspecto de la inflorescencia (capítulo). C) Aspecto de los frutos (aquenios). D) Aspecto de la planta en su hábitat.

## HIPÓTESIS, PREGUNTAS Y OBJETIVO

1. La longevidad de *C. moenchioides* crecida bajo un Jardín Común es menor en individuos de origen norte.
2. La longevidad de *C. moenchioides* es reducida frente a restricciones tempranas de disponibilidad hídrica.
3. Fenofases de *C. moenchioides* se encuentren adelantadas en plantas de ciclo de vida más corto.
4. El crecimiento de *C. moenchioides* es más veloz en plantas de ciclo de vida más corto.

El objetivo de esta tesis fue comparar rasgos del ciclo de vida de variantes latitudinales de *C. moenchioides*, y describir la respuesta plástica de la especie frente a un gradiente temporal de restricción hídrica.

¿Qué relación existe entre la velocidad de crecimiento y la sucesión de las etapas fenológicas?

¿Existe algún efecto de los riegos sobre el tiempo a la floración?

## METODOLOGÍA

### *Realización*

Se llevó a cabo un experimento de Jardín Común, en que semillas de *C. moenchioides* provenientes de siete localidades dentro de un gradiente latitudinal entre 30° y 36° S (Tabla 1) fueron cultivadas bajo cuatro condiciones de riego, que representaron un gradiente temporal en la disponibilidad hídrica del sustrato (Tabla 3). De este modo, el

Tabla 1. Localidades de muestreo.

Localidad	Long O	Lat S	Altura (msnm)
Vicuña	70°42'	30°06'	1050
Combarbalá	71°05'	31°08'	960
Cuncumén	70°36'	31°56'	1092
Colina	70°35'	33°11'	1075
Cauquenes	70°32'	34°15'	1000
Curicó	70°58'	34°58'	600
Talca	70°56'	35°48'	990

diseño experimental fue factorial de dos vías, considerando los siete orígenes de la planta y las cuatro condiciones de riego como los factores principales, obteniendo un total de 28 tratamientos.

Las semillas fueron colectadas durante la primavera del año 2002 y guardadas en sobres de papel. Se sometieron a un calentamiento de 40°C durante dos semanas el mes de Junio del 2003, para asegurar su completa desecación. Se procedió con la germinación de las semillas entre los días 23 y 24 de Junio, en cápsulas petri con papel Nova humedecido, en presencia de luz y a 4°C. Los propágulos se trasplantaron entre el 27 de junio y 2 de Julio a cavidades de 135cc, presentes en bandejas de cultivo de aislapol de 7 x 12 cavidades, que fueron puestas en un invernadero ubicado en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile (Figura 3). Las 20 bandejas contenían tierra de campo proveniente de la cuesta Lo Prado (33°29'S, 70°56'O), que previamente había sido colada con un arnero, esterilizada en un autoclave, homogenizada y mezclada con una parte de arena fina. En total, se trasplantaron al invernadero un total de 919 individuos (Tabla 2). El día primero de Julio fue definido como día 1 para todas las consideraciones temporales del experimento. El riego de las plantas se realizó por capilaridad, mediante la flotación de las bandejas en un contenedor de agua (Barrett y Wilson 1980), manteniendo el control de la humedad por medio de tensiómetros mecánicos marca Irrometer (Figura 3). Después de cada evento de riego, las bandejas eran aleatorizadas en su posición dentro del invernadero.

Dentro de las primeras ocho semanas del experimento, se cultivaron las plantas bajo condiciones de humedad alta, manteniendo una disponibilidad hídrica mayor a la

capacidad de campo, es decir, con valores de potencial matricial promedio más positivos que -15 cbar (Larcher 1995, Tabla 3). Se definieron los cuatro niveles de riego de acuerdo al tiempo total de permanencia en estas condiciones iniciales de humedad alta: 8 semanas, 12 semanas, 16 semanas e indefinido (Tabla 3). Después de cumplido el período correspondiente, se disminuyeron los contenidos de humedad en el sustrato, reduciendo el período de flotación de las bandejas. Este procedimiento tuvo como fin simular una transición estacional de tipo mediterránea en la disponibilidad hídrica del suelo (Royce y Cunningham 1982, Mooney y Dunn 1970).

El cambio de la intensidad de riego tuvo un efecto significativo sobre la humedad del sustrato en cada nivel de riego (ver test de t-student de la Tabla 3). La humedad promedio durante el período de humedad alta fue cercana a los -10 cbar y no difirió entre niveles (Anova  $F_{3,106} = 0,14$ ;  $p = 0,93$ ), mientras que durante el período de desecación, la humedad se mantuvo cerca de los -40 cbar y tampoco difirió entre niveles (Anova  $F_{2,103} = 1,48$ ;  $p = 0,23$ ). De este modo, se logró una transición de humedad efectiva y de igual magnitud en los tres niveles de riego, siendo la única diferencia entre ellos, el tiempo que transcurrió desde el comienzo del experimento hasta la desecación.

#### *Extensión del ciclo de vida*

Para cuantificar la longitud del ciclo de vida, se consideró el tiempo que transcurrió entre el trasplante y la última semillación, con una incerteza de hasta 2 días.

Tabla 2. Número de individuos vivos durante el experimento bajo cada nivel de riego desde el trasplante hasta la floración. t = trasplante, I-V = eventos de medición, f = floración. Bajo la columna G se encuentra el número de familias observadas durante la germinación con n > 10 semillas. Para el tiempo de medición de cada evento ver Tabla 4.

Localidad	Número de plantas																																			
	G	Total							Seco							Dos							Tres							Húmedo						
		t	I	II	III	IV	V	f	t	I	II	III	IV	V	f	t	I	II	III	IV	V	f	t	I	II	III	IV	V	f	t	I	II	III	IV	V	f
Vicuña	13	72	58	58	55	52	48	46	18	10	10	9	7	7	6	17	14	14	13	12	12	11	20	17	17	16	16	14	14	17	17	17	17	17	15	15
Combarbalá	-	113	86	85	83	76	68	63	29	22	22	20	17	14	13	28	20	20	20	16	14	13	27	20	20	20	20	18	17	29	24	23	23	23	22	20
Cuncumén	29	173	144	136	99	77	65	60	45	38	34	22	18	16	13	42	33	32	22	18	13	12	44	36	36	28	21	19	19	42	37	34	27	20	17	16
Colina	20	110	88	87	84	72	63	58	29	22	21	18	14	13	12	28	22	22	22	20	18	15	26	22	22	22	19	16	16	27	22	22	22	19	16	15
Cauquenes	18	163	125	120	114	101	95	80	40	34	33	30	26	22	17	40	28	27	25	23	22	17	42	32	30	30	26	26	23	41	31	30	29	26	25	23
Curicó	13	137	109	105	101	87	71	52	35	29	27	24	21	17	13	34	27	25	20	16	12	36	27	27	26	22	19	12	32	26	26	26	24	19	15	
Talca	16	151	125	123	116	104	89	46	37	32	31	30	28	22	9	40	32	32	27	20	18	8	39	30	29	28	25	23	9	35	31	31	31	31	26	20
Total	109	919	735	714	652	569	499	405	233	187	178	153	131	111	83	229	176	172	154	129	113	88	234	184	181	170	149	135	110	223	188	183	175	160	140	124

Tabla 3. Características de los cuatro niveles de riego. EE = Error estándar, n = número de observaciones, t = test de t Student entre la humedad promedio de los dos períodos, p = probabilidad que las muestras provengan de una misma distribución.

Nivel	Período Húmedo			Semanas en período húmedo	Período de Desección			T	p
	Tensión media (c-bar)	EE	n		Tensión media (-cbar)	EE	n		
Seco	13,3	3,0	12	8	39,0	3,0	48	4,80	<0,001
Dos	11,5	2,2	20	12	46,4	3,5	36	9,00	<0,001
Tres	11,3	2,0	26	16	46,0	5,0	22	7,91	<0,001
Húmedo	11,7	1,0	52	todas	-	-	-	-	-
Todos	11,7	0,8	110		43,0	2,1	106		

El 9 de enero del 2004 se registró la última semillación de la última planta, 195 días después del comienzo del experimento. Para descomponer la varianza fenotípica de esta variable y probar las dos primeras hipótesis, se realizó un Análisis de Varianza factorial de dos vías, considerando al origen y riego como factores principales. Un efecto significativo del factor origen denotaría diferencias genéticas entre poblaciones, un efecto significativo del factor riego implicaría una respuesta plástica para el carácter y un efecto significativo de interacción delataría diferencias en la calidad de la respuesta ambiental entre poblaciones (Schlichting 1986, Aronson et al 1992, Zhang y Lechowicz 1994). Para detectar diferencias entre grupos se realizó el test a posteriori de Tukey para n desiguales. Se testeó la homogeneidad de varianzas según el test de Browne-Forsythe. Leves desvíos de la condición de homoscedasticidad no fueron impedimento para realizar las Anovas (Zar 1999).

### *Fenofases*

Se consideraron otros tres tiempos fenológicos a fin de someter a prueba la hipótesis 3: el tiempo a la apertura del primer capítulo, el tiempo medio a la ramificación y el tiempo medio a la germinación.

El tiempo a la apertura del primer capítulo de la planta fue tomado y analizado del mismo modo que se procedió con el tiempo a la última semillación

El tiempo medio a la germinación fue estimado previo al trasplante, a partir de las proporciones germinadas por población. Una semilla se consideró como germinada apenas manifestara la aparición de radícula. Durante dos semanas, se midió al menos en cuatro ocasiones la proporción acumulada de semillas germinadas en familias con al menos 10 individuos (Tabla 2). Esta información fue sometida, según Orozco-Segovia et al (2000), al ajuste de la función sigmoídea:

$$P_g = P_{fe} / (1 + b * e^{-rt})$$

en que  $P_g$  es la proporción germinada en el tiempo  $t$ ;  $P_{fe}$ ,  $b$  y  $r$  parámetros a estimar, siendo  $P_{fe}$  la proporción final de semillas germinadas. Obtenidos los parámetros de la ecuación, fue posible calcular tiempo en que la  $P_g$  equivaliera a la mitad de la  $P_{fe}$ , lo que corresponde al tiempo medio a la germinación, según:

$$t_{1/2} = \ln(b) / r$$

El tiempo medio a la ramificación se obtuvo de modo análogo al anterior, a partir de la proporción de individuos ramificados por población, la que fue medida en tres ocasiones (Tabla 4). En esta modulación, el parámetro *Pfe* fue reemplazado por el valor de 1, ya que la totalidad de las plantas terminó ramificada.

Ambos tiempos medios fueron correlacionados con la latitud de origen de cada variante según el coeficiente de Pearson.

#### *Velocidad de crecimiento*

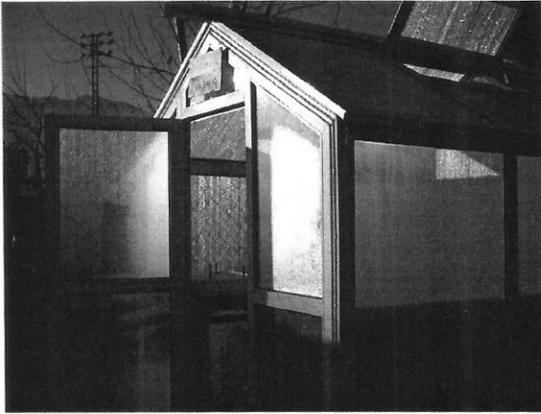
A fin de poner a prueba la cuarta hipótesis, se midió en distintas ocasiones el número de hojas presentes en el eje principal, la altura de la planta y el número de hojas secas en el eje principal (Tabla 4), con el fin de realizar una regresión lineal de cada variable con el tiempo y así obtener parámetros acerca de la velocidad de crecimiento y de degeneración de cada variante. También se caracterizaron variables morfológicas que representaran el estado maduro de la especie (Tabla 4). Aunque en el tiempo de las mediciones IV y V existió un diferencial de riegos, se comprobó que no existió influencia de éstos sobre las variables vegetativas medidas. Sin embargo, las variables morfológicas florales presentaron susceptibilidad al riego, por lo que sólo se consideraron los datos obtenidos bajo el nivel de riego húmedo. La información de velocidad y de morfología se correlacionó con la latitud de origen de las variantes (Olsson y Agren 2002), a fin de poder comparar los atributos del ritmo de desarrollo y del fenotipo final de las variantes según la latitud de origen. En base a las mediciones

realizadas, pudo mantenerse un censo de los individuos vivos a lo largo del experimento (Tabla 2).

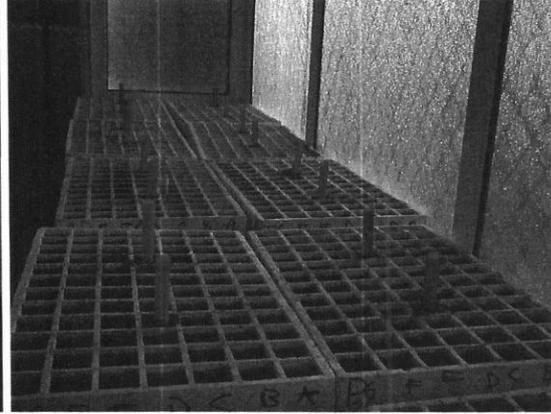
Tabla 4. Variables medidas durante el desarrollo de *C. moenchioides*. Consultar Tabla 2 para los  $n$  observados. La letra  $m$  representa variables descriptoras del fenotipo maduro.

Medición	Variable	Semana
G	Proporción semillas germinadas	-
I	Número de hojas en eje principal Altura de la planta	4
II	Número de hojas en eje principal Altura de la planta	6
III	Número de hojas en eje principal Altura de la planta Número de hojas secas en eje principal Proporción de plantas ramificadas	8
IV	Número de hojas secas en eje principal Proporción de plantas ramificadas $m$ Altura a la ramificación $m$ Número de hojas bajo ramificación	12
V	Proporción de plantas ramificadas Altura a la ramificación $m$ Número de hojas bajo ramificación	14
Floración		-
$m$	Largo de hoja basal involucre	
$m$	Largo pedicelo floral	
$m$	Número de capítulos	
$m$	Grosor del involucre	
$m$	Altura del capítulo	
$m$	Número de lígulas en el capítulo	

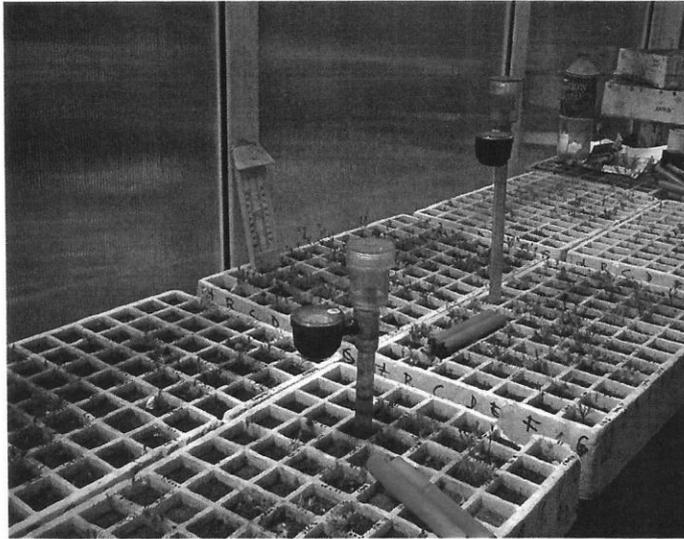
A.



B.



C.



D.

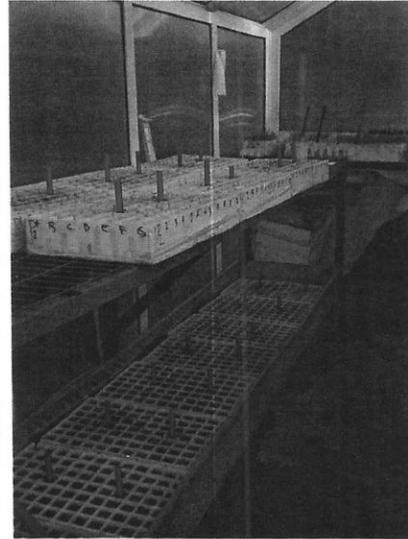


Figura 3. Sistema de cultivo. A) Aspecto del invernadero. B) Aspecto de bandejas. C) Tensiómetros. D) Sistema de riego por flotación.

## RESULTADOS

El tiempo a la última semillación presentó un efecto significativo de los factores origen y riego, según el Análisis de Varianza Factorial (Figura 4, Tabla 5 ). Al indagar en el

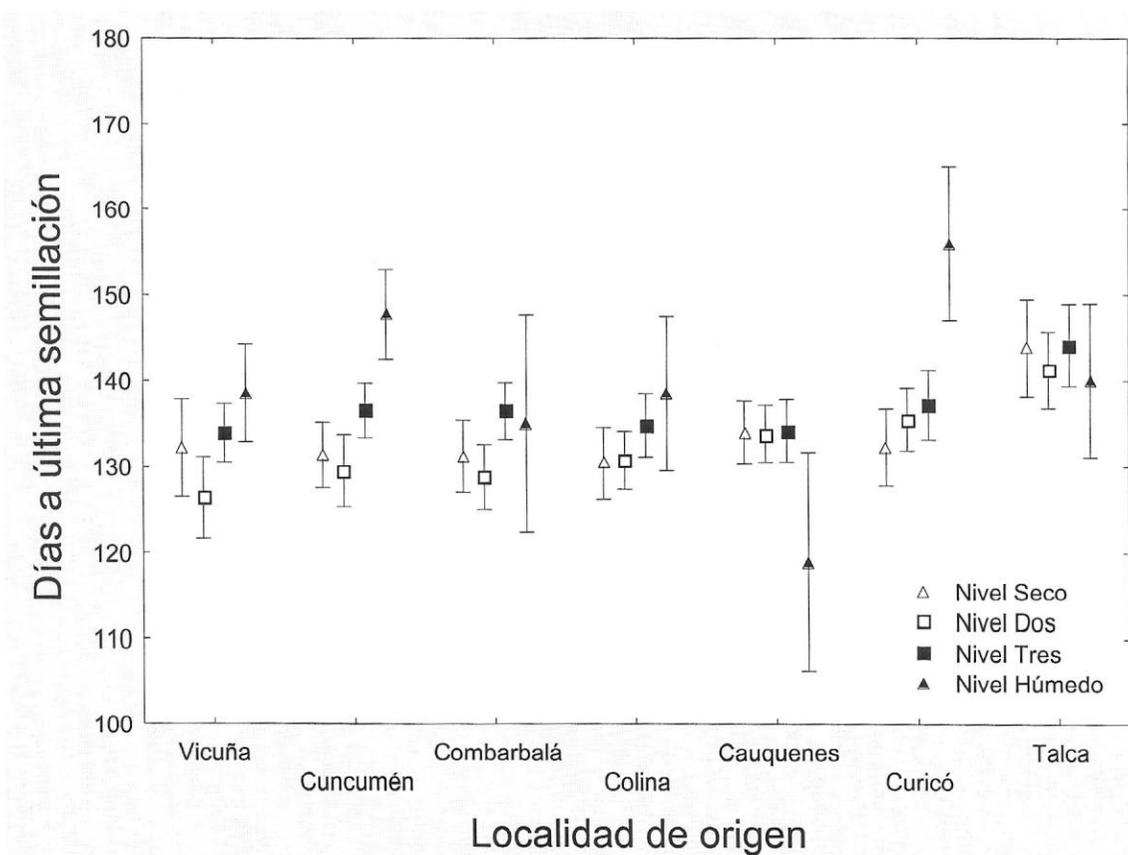


Figura 4. Tiempo a la última semillación según origen y riego. Las barras representan intervalo de confianza al 95%.

Tabla 5. Análisis de Varianza Factorial para tiempo a la última semillación. (Transformación logarítmica de los datos).

	SC	g.l.	CM	F	p
<b>Riego</b>	0,056	3	0,019	8,066	<b>&lt;0,001</b>
<b>Origen</b>	0,102	6	0,017	7,326	<b>&lt;0,001</b>
<b>Interacción</b>	0,095	18	0,005	2,281	<b>0,003</b>
<b>Error</b>	0,490	211	0,002		

análisis a posteriori, se apreció que la población del extremo sur, Talca, difirió significativamente de las demás (Tabla 6a). En referencia a los riegos, los dos niveles de mayor disponibilidad temporal hídrica, Tres y Húmedo, difirieron significativamente de los otros niveles (Tabla 6b), retrasando en general el tiempo a la última semillación (Figuras 4 y 5).

Tabla 6a. Análisis a posteriori de Tukey para n desiguales. Factor Origen.

	Combarbalá	Cuncumén	Colina	Cauquenes	Curicó	Talca
<b>Vicuña</b>	0,737	1,000	1,000	0,998	0,306	<b>&lt;0,001</b>
<b>Combarbalá</b>		0,684	0,524	0,933	0,994	<b>0,004</b>
<b>Cuncumén</b>			1,000	0,998	0,304	<b>&lt;0,001</b>
<b>Colina</b>				0,987	0,205	<b>&lt;0,001</b>
<b>Cauquenes</b>					0,642	<b>&lt;0,001</b>
<b>Curicó</b>						<b>0,027</b>

Tabla 6b. Análisis a posteriori de Tukey para n desiguales. Factor Riego.

	Dos	Tres	Húmedo
<b>Seco</b>	0,951	<b>0,038</b>	<b>&lt;0,001</b>
<b>Dos</b>		<b>0,002</b>	<b>&lt;0,001</b>
<b>Tres</b>			<b>0,034</b>



Figura 5. Efecto de la desecación sobre la extensión del ciclo de vida de *C. moenchioides* en la semana 21 de cultivo. A la izquierda una bandeja en período de desecación con la mayoría de sus plantas muertas. A la derecha una bandeja en período de alta humedad presentando sus plantas en plena floración.

El tiempo a la primera floración manifestó un efecto del origen según el Análisis de Varianza (Tabla 7), siendo menor hacia las poblaciones del norte (Figura 6). El riego no presentó efecto significativo sobre este parámetro (Tabla 7).

De modo análogo al tiempo a la primera floración, los tiempos medios a la germinación y a la ramificación, se correlacionaron positivamente con la latitud, siendo mayores estos tiempos en las variantes australes de la especie (Tabla 8, Figuras 7 y 8).

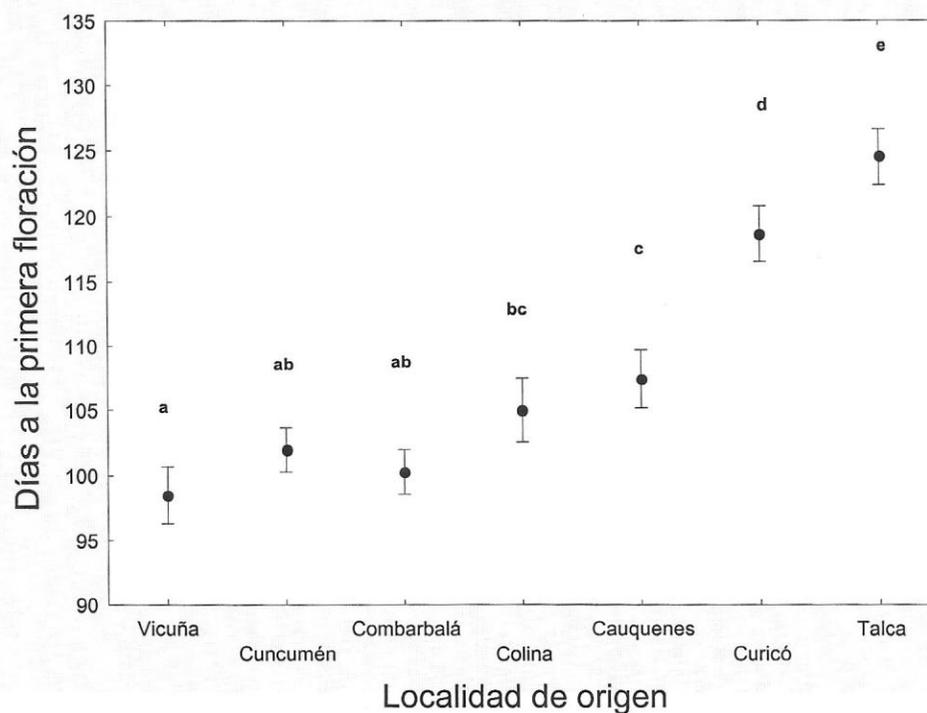


Figura 6. Tiempo a la primera floración, según localidad de origen. Ya que el riego no presentó un efecto significativo, se grafican los datos en conjunto con medias “unweighted”. Las barras representan intervalos de confianza al 95%. Las letras representan diferencias entre poblaciones según el análisis de Tuckey para n desiguales.

De este modo, las variantes australes se encontraron en un permanente desfase ontogenético, más retrasado, respecto de sus pares del norte (Figura 9).

Tabla 7. Análisis de Varianza Factorial para tiempo a la primera floración. (Transformación logarítmica de los datos).

	SC	g.l.	CM	F	p
<b>Riego</b>	0,015	3	0,005	1,528	0,208
<b>Origen</b>	1,598	6	0,266	83,694	<0,001
<b>Interacción</b>	0,083	18	0,005	1,456	0,107
<b>Error</b>	0,741	233	0,003		

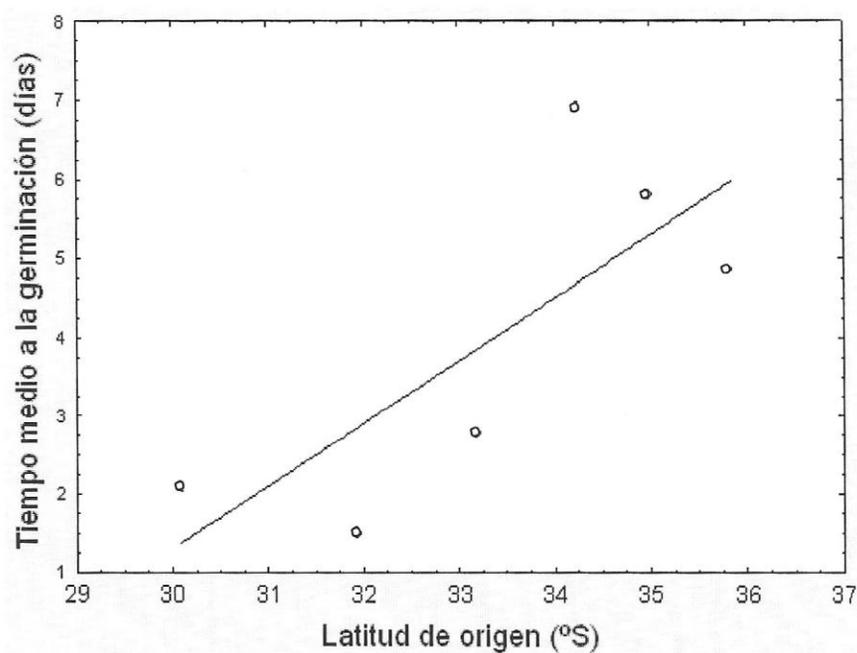


Figura 7. Tiempo medio a la germinación. ( $p = 0,07$ ,  $R^2 = 0,59$ ).

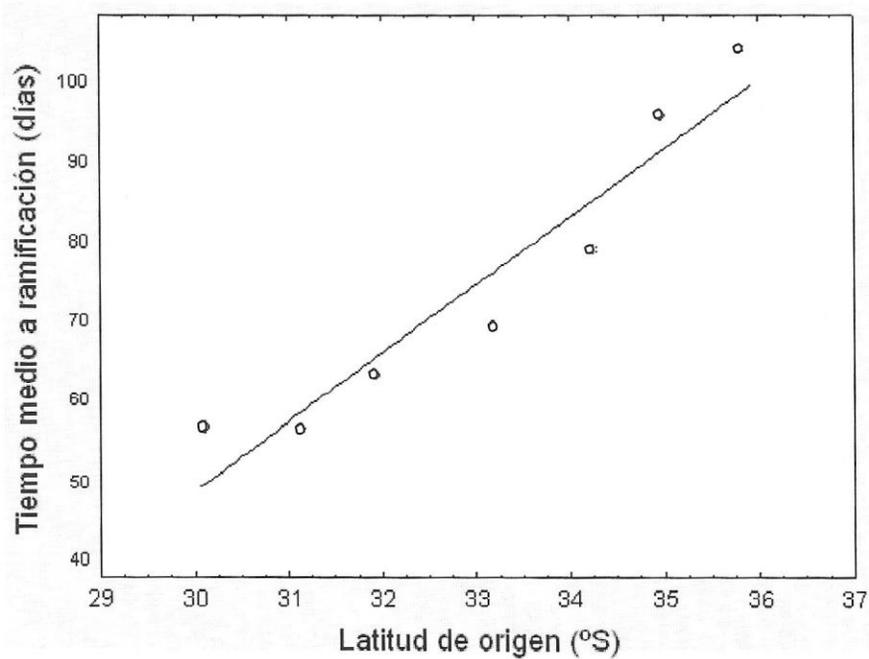


Figura 8. Tiempo medio a la ramificación ( $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,86$ ).



Figura 9. Diferencias en la fenología hacia la semana 11 de cultivo. A la izquierda se aprecia una planta de Talca (extremo sur) sin ramificar, mientras que a su lado, una planta de la localidad más nortina de Colina, presenta un estado ontogenético más avanzado con ramificación y floración.

Las dos tasas de crecimiento y la tasa de degeneración de hojas calculadas para cada población dentro de las primeras 12 semanas de desarrollo, resultaron ser mayores hacia el norte, lo que resultó en correlaciones latitudinales significativas, de pendiente negativa, para estas variables (Tabla 8, Figuras 10, 11 y 12).

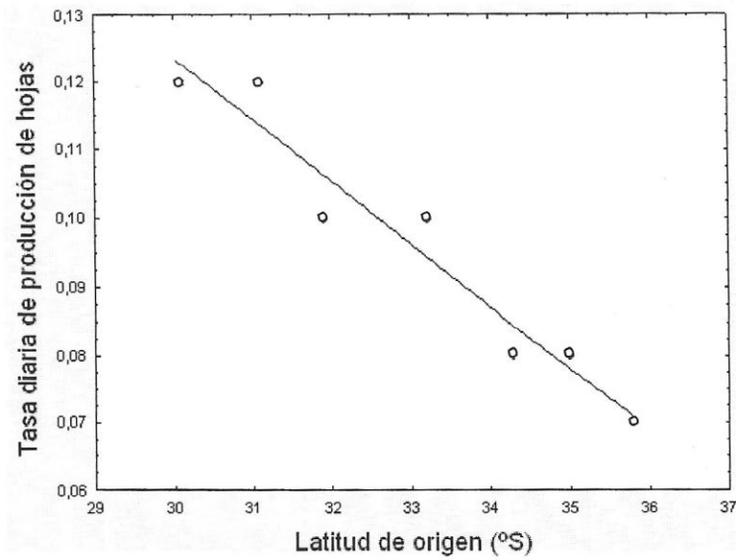


Figura 10. Tasa diaria de producción de hojas en el eje principal (hojas nuevas/día) dentro de las primeras 8 semanas de desarrollo, según latitud ( $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,94$ ).

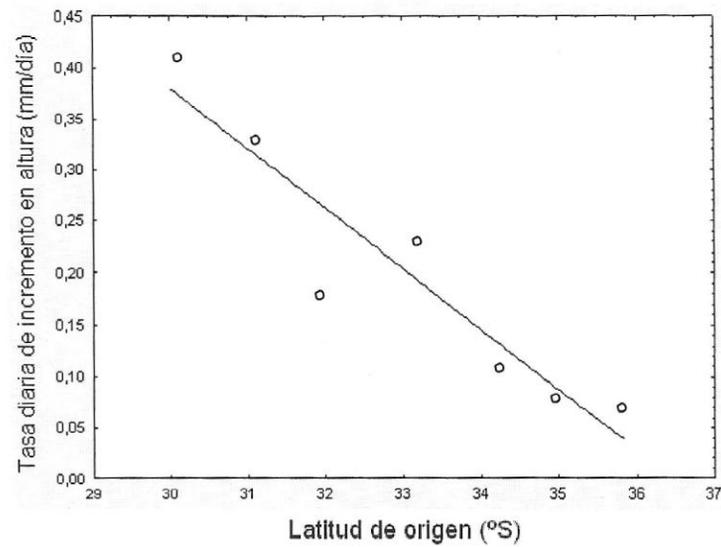


Figura 11. Tasa diaria de incremento en altura del eje principal (mm/día) dentro de las primeras 8 semanas de desarrollo, según latitud ( $p < 0,01$ ,  $R^2 = 0,88$ ).

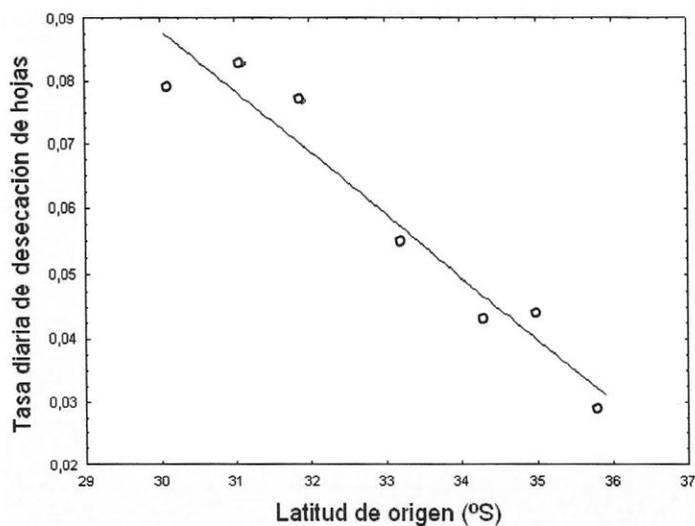
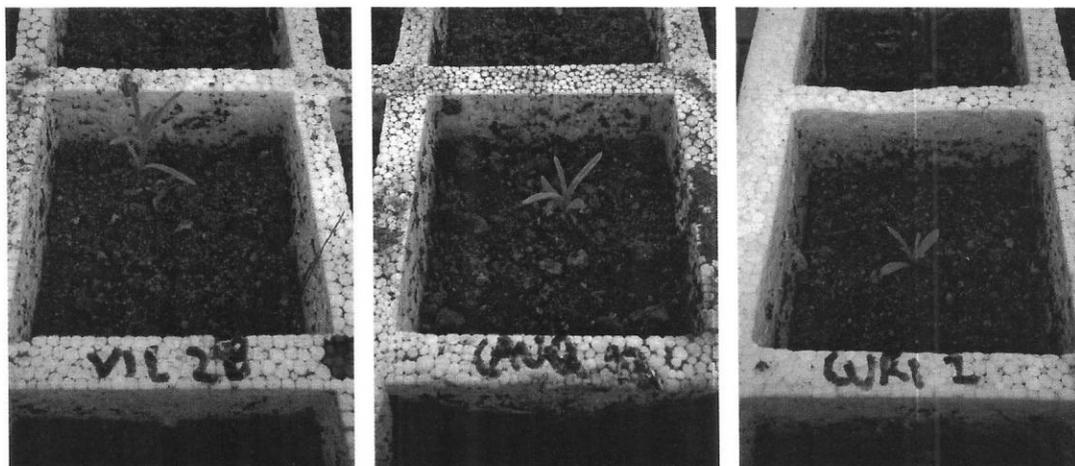


Figura 12. Tasa diaria de desecación de hojas en el eje principal (hojas secas/día) entre las semanas 8 y 12 de desarrollo, según latitud ( $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,92$ ).

De este modo, las plantas del norte tendieron a presentar un tamaño mayor en las etapas tempranas del desarrollo (Figura 13).



30°S

34°S

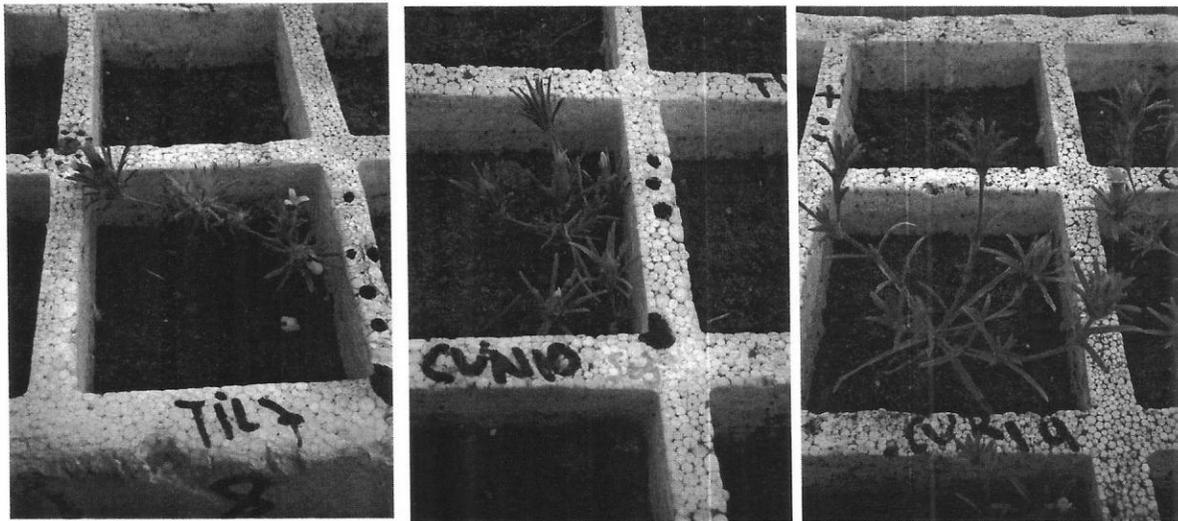
35°S

Figura 13. Aspecto de las plantas en la 6 semana de desarrollo según latitud. Se aprecia el mayor tamaño general de las plantas hacia el norte.

Tabla 8. Correlaciones latitudinales para las variables de tiempo fenológico, tasa de crecimiento y fenotipo maduro. m = pendiente de la función.

Variable	R <sup>2</sup>	p	m
<i>Fenofases</i>			
Tiempo medio a la germinación	0,59	0,07	0,80
Tiempo medio a la ramificación	<b>0,86</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>8,55</b>
Tiempo al primer capítulo	<b>0,58</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>4,24</b>
<i>Tasas</i>			
Tasa diaria de producción de hojas (4-8)	<b>0,94</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>-0,01</b>
Tasa diaria de elongación del eje principal (4-8)	<b>0,88</b>	<b>&lt;0,01</b>	<b>-0,06</b>
Tasa diaria de desecación foliar (8-12)	<b>0,92</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>-0,01</b>
<i>Fenotipo maduro</i>			
Altura a Ramificación	<b>0,16</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>-1,18</b>
Número de hojas a la ramificación	<b>0,49</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,83</b>
Largo de hoja basal invólucro	<b>0,11</b>	<b>&lt;0,01</b>	<b>0,42</b>
Largo pedicelo floral	0,06	0,06	0,73
Número de capítulos	<b>0,04</b>	<b>&lt;0,05</b>	<b>0,44</b>
Grosor del invólucro	<b>0,34</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,17</b>
Altura del capítulo	<b>0,20</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,28</b>
Número de lígulas en el capítulo	<b>0,38</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,53</b>

Sin embargo, las variables morfológicas que representaron el fenotipo maduro de la especie, ya fueran vegetativas o florales, presentaron una correlación positiva con la latitud (Tabla 8), tendiendo las plantas a presentar mayores dimensiones hacia los orígenes sur, a medida que avanzó el experimento (Figura 14).



30°S

32°S

35°S

Figura 14. Aspecto de *C. moenchioides* hacia las 17 semanas de desarrollo. Las dimensiones de las plantas aparentan ser mayores hacia las latitudes de origen austral.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Se ha observado en un Jardín Común, que plantas de *Chaetanthera moenchioides* poseen un crecimiento y una fenología gradualmente más veloces hacia orígenes latitudinales norte, lo que se ha traducido en atributos morfológicos más reducidos y la posesión de longevidad mayor en las plantas del extremo austral. Por lo tanto, esta diferenciación se encuentra presente como resultado de historias evolutivas particulares de las variantes. La naturaleza de esta diferenciación podría tener una base genética o de preconditionamiento por ambiente de gestación (Dobhansky 1970), materia que demandaría otro tipo de aproximaciones experimentales para su dilucidación (Falconer 1981).

De modo similar, la temprana restricción hídrica ha producido una reducción en la extensión del ciclo de vida, como se ha descrito en general para plantas que crecen sobre sustratos de temprana desecación estacional (Kannenberg y Allard 1965 y citas en Rathcke y Lacey 1985). Visto del modo opuesto, una permanente humedad del sustrato ha alargado el tiempo de vida de *C. moenchioides*, como se ha observado en terreno en la especie anual *Abronia angustifolia*, que crecida sobre fuentes subterráneas continuas de agua, tiende a generar fenotipos perennes (Royce y Cunningham 1982). En otras

especies anuales, también se ha observado variabilidad en este aspecto a una escala geográfica, con similar aparición de variantes perennes (Monson y Szareck 1981, Fox 1990c). En este sentido, la longevidad como carácter puede considerarse un atributo lábil y reversible filogenéticamente, lo que es coherente con los cortos tiempos evolutivos descritos en procesos de diferenciación intraespecífica en caracteres de esta naturaleza (Lacey 1988, Rice y Mack 1991b).

Tradicionalmente se ha pensado que el stress hídrico favorece una temprana floración (Rathcke y Lacey 1985, Bernier 1988, Aronson et al 1992), aunque no exista mucho sustento empírico al respecto, incluso evidencia en sentido opuesto (Marc y Palmer 1976, Fox 1990b, Mott y McComb 1975). Sin duda, gran parte de este conflicto se origina al no existir un consenso en base a definir qué se entiende por stress hídrico. Los resultados obtenidos en este experimento no demuestran que una reducción en la disponibilidad hídrica del sustrato produzca un adelanto en la floración, aunque se haya observado exploratoriamente una tendencia en este sentido. Ya que el riego no tuvo un efecto sobre la fecha a la primera floración, y sí lo tuvo sobre la última semillación, puede concluirse que la susceptibilidad ambiental pareciera ser aumentada hacia la ontogenia tardía por una “acumulación” del efecto de los riegos en el desarrollo.

La observada aceleración de los ciclos de vida en plantas provenientes de ambientes xéricos, en el adelanto de las fenofases y en la mayor velocidad de crecimiento, es un fenómeno que ya ha sido documentado tanto en la germinación (Hernández-Verdugo et al 2001), como en el desarrollo general de las plantas (Fox 1990a, Aronson et al 1992, Monson y Szareck 1981, Barrett y Wilson 1980), lo que

demuestra de algún modo que las plantas provenientes de latitudes más ecuatoriales se encuentran en un estado metabólico permanentemente más acelerado que las relativas del sur (Mooney y Ehleringer 1976, Monson y Szareck 1981). La aceleración del metabolismo está fisiológicamente asociada a niveles de energía mayores (Potvin y Charest 1991), como se ha podido observar en la mayor rapidez del ciclo de plantas cultivadas al sol que cultivadas a la sombra (Andersson y Widén 1993), o en plantas crecidas en verano que en primavera (Barrett y Wilson 1980), o al observar la fenología adelantada en una ladera de exposición ecuatorial que en una ladera de exposición polar (Rozzi 1989). Se ha descrito que el ambiente de desarrollo de una planta puede tener influencia sobre el fenotipo de la siguiente generación (Rossiter 1996), lo que ha sido particularmente observado en plantas, respecto al estado metabólico acelerado adquirido bajo altas temperaturas (Potvin y Charest 1991). Si la plasticidad de un embrión es de la misma naturaleza que la plasticidad de un adulto (Underwood 1954), entonces es razonable esperar que el ambiente de gestación en los orígenes norte, relacionado a altas temperaturas, fotoperíodos y radiación, juegue algún rol de acondicionamiento del embrión a expresar un desarrollo acelerado.

La aceleración del desarrollo se ha visto asociada también con un proceso de envejecimiento o senescencia más veloz, demostrado por la mayor tasa de desecación de hojas y el tiempo más temprano de ocaso. El lento desarrollo observado en las plantas del sur implicó un retraso en los tiempos fenológicos. Mientras las plantas del norte sufrían una rápida diferenciación, las plantas australes adquirirían una mayor robustez dentro de cada etapa ontogenética. Por ejemplo, en el extremo norte la ramificación del

eje principal ocurrió cuando la planta contaba con entre 4 y 5 hojas, mientras que en Talca, recién cuando se encontraron 9 hojas en promedio. Esta condición permitió a su vez que los órganos en general resultara en atributos más holgados (comparar con Battjes y Bachmann 1994). En definitiva, el fenotipo de mayor envergadura fue consecuencia de una tasa de desarrollo lento, como se ha visto también en otros casos experimentales (Aronson et al 1992, Fox 1990a, Olsson y Agren 2002, Monson y Szareck 1981, Barrett y Wilson 1980, Winn y Gross 1993). En definitiva, las etapas fenológicas se relacionaron alométricamente con la tasa de crecimiento, ya que en las plantas de crecimiento lento, las fenofases demoraron un tiempo relativo mayor.

Los resultados observados en esta tesis abren la posibilidad de que las variadas especies de plantas anuales de la flora de Chile (Arroyo y col 1990) sujetas a gradientes ambientales de esta categoría, presenten una diversidad intraespecífica en la longevidad y atributos del ciclo de vida en general

- Dobzhansky, T. 1970. Genetics of the evolutionary process. Columbia University Press
- Ehrlén, J. y Lehtilä, K. 2002. How perennial are perennial plants? *Oikos* 98, 308-322
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. 2nd edition. Longman, London, UK. 340 pp.
- Fox, G.A. 1989. Consequences of flowering-time variation in a desert annual: adaptation and history. *Ecology* 70, 1294-1306
- Fox, G.A. 1990a. Components of flowering time variation in a desert annual. *Evolution* 44, 1404-1423
- Fox, G.A. 1990b. Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany* 77, 1508-1518
- Fox, G.A. 1990c. Perennation and the persistence of annual life histories. *American Naturalist* 135, 829-840.
- Helsop-Harrison J 1964. Forty years of genecology. *Advances in Ecological Research* 2, 159-247
- Hernández-Verdugo, S., Oyama, K. y Vásquez-Yanes, C. 2001. Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico. *Plant Ecology* 155, 245-257
- Kannenberg, L.W. y Allard, R.W. 1965. Population studies in predominantly self-pollinated species. VIII. Genetic variability in the *Festuca microstachys* complex. *Evolution* 21, 227-240.
- Lacey, E.P. 1988. Latitudinal variation in reproductive timing of a short-lived monocarp, *Daucus carota* (Apiaceae). *Ecology* 69, 220-232
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Tercera Edición. Springer-Verlag Berlin. Alemania.
- Marc, J. y Palmer, H. 1976. Relationship between water potential and leaf and inflorescence initiation in *Helianthus annuus*. *Physiologia Plantarum* 36, 101-104
- Monson, R.K. y Szareck, S.R. 1981. Life cycle characteristics of *Machaeranthera gracilis* (Compositae) in desert habitats. *Oecologia* 49, 50-55

- Montenegro, G., Rivera, O. y Bas, F. 1978. Herbaceous vegetation in the Chilean matorral: Dynamics of growth and evaluation of allelopathic effects of some dominant shrubs. *Oecologia* 36, 237-244.
- Mooney, H.A. y Dunn, E.L. 1970. Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist* 104, 447-453
- Mooney, H.A. y Ehleringer, J. 1976. High photosynthetic capacity of a winter annual in Death Valley. *Science* 194, 322-324
- Mott, J.J. y McComb, A.J. 1975. Effects of moisture stress on the growth and reproduction of three annual species from an arid region of western Australia. *Journal of Ecology* 63, 825-834
- Olsson K y Agren J 2002. Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria*. *Journal of Evolutionary Biology* 15, 983-966
- Orozco-Segovia, A. y col 2000. Effects of maternal light environment on germination and morphological characteristics of *Sicyos deppei* seeds. *Weed Research* 40, 495-506.
- Potvin, C. y Charest, C. 1991. Maternal effects of temperature on metabolism in the C<sub>4</sub> weed *Echinochloa crus-galli*. *Ecology* 72, 1973-1979.
- Ramirez, P. y Lucabeche, P. 2001. Pluviometría de Chile 1961-2000. Dirección Meteorológica de Chile.
- Rathcke, B. y Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 179-214.
- Reader, R.J. 1982. Variation in the flowering date of transplanted ericaceous shrubs in relation to their flowering season. *Journal of Biogeography* 9, 411-419
- Rice, K.J. y Mack, R.N. 1991a. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. II. Intraspecific variation in phenotypic plasticity. *Oecologia* 88, 84-90
- Rice, K.J. y Mack, R.N. 1991b. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. III. The demography of reciprocally sown populations. *Oecologia* 88, 91-101
- Rossiter, M. 1996. Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 451-476
- Royce, C.L. y Cunningham, G.L. 1982. The ecology of *Abronia angustifolia* Greene (Nyctaginaceae) I. Phenology and perennation. *Southwestern Naturalist* 27, 413-423

- Schmitt, J. 1983. Density dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. *Evolution* 37, 1247-1257
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 667-693.
- Underwood, G. 1954. Categories of adaptation. *Evolution* 8, 362-377
- Winn, A.A. y Gross, K.L. 1993. Latitudinal variation in seed weight and flower number in *Prunella vulgaris*. *Oecologia* 93, 55-62
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta edición. Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, NJ. 931 pp.
- Zhang, J. y Lechowicz, M.J. 1994. Correlation between time to flowering and phenotypic plasticity in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 81, 1336-1342.