



**DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA ENTRE POBLACIONES DE *ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA*,
UNA PLANTA INVASORA DE CHILE CENTRAL: ¿PLASTICIDAD FENOTÍPICA O
ADAPTACIÓN LOCAL?**

Tesis

Entregada a la Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

Gloria Dennise Gallegos Haro

Director de Tesis:

Ramiro O. Bustamante

Co-director de Tesis:

Rachel Gauci

Santiago, Marzo 2020

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata.

GLORIA DENNISE GALLEGOS HARO

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas mención en Ecología y Biología Evolutiva en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día

Director de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante.

Co-Director de Tesis:

Dra. Rachel Gauci.

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Alejandra González.

Dra. María Fernanda Pérez.

DEDICATORIA

“A mi familia, mi pilar fundamental, los seres que más amo”

RESUMEN BIOGRÁFICO



Gloria Dennise Gallegos Haro, oriunda de la ciudad Punta Arenas, inició su camino siguiendo estudios comerciales, en el Liceo Comercial José Menéndez, donde egresó de la carrera técnica Administración de Empresas. Siempre motivada por conocer y disfrutar su entorno natural, cambió su camino e ingresó a la carrera de Licenciatura en Ciencias Biológicas en la Universidad de Magallanes. Gracias a su paso por la UMAG, Gloria pudo conocer gran parte de la Región de Magallanes, fascinándose con la flora, y en especial con los maravillosos “bosques” formados por los pequeños musgos. Su interés por conocer más en profundidad los musgos, y las comunidades que éstos forman, fue lo que la motivaron a partir, en el año 2008, a la ciudad de Concepción, dejando su ciudad natal, a cursar el Magíster en Ciencias con mención en Botánica, en la Universidad de Concepción, lugar en el cual aprendió que su conocimiento es ínfimo, y que el camino es largo, camino que estaba dispuesta a recorrer. Finalmente, en el año 2011 entró al Magíster en Ciencias Biológicas de la Universidad de Chile, programa que está finalizando con la entrega de este documento.

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia agradezco enormemente al Dr. Ramiro Bustamante, que no tan solo fue el tutor y guía de esta tesis, fue más bien un apoyo constante, y un guía en ámbitos que van más allá de lo simplemente académico, sin su presencia constante, y conversas varias, este trabajo no hubiese sido posible.

También agradezco a Rachel Gauci, cotutora de esta tesis, quien fue un apoyo fundamental en entender a la “*Eschscholzia*”, en saber qué y cómo hacerlo, y por estar siempre conmigo en terreno, hombro con hombro.

Agradezco así también a quienes participaron conmigo de las actividades de terreno, llevándose muchas veces el trabajo más pesado, Ronny y Pancho.

A mis amigos entrañables, Andrea, Alicia, Camila, Silvio, y por sobre todo a Diego, quien estuvo siempre apoyando y enseñando sin interés de por medio. Por supuesto, también a todos quienes son parte del laboratorio de Invasiones Biológicas, quienes siempre estuvieron dispuestos a prestar su apoyo y ayuda.

Al financiamiento de Beca CONICYT para estudio de Magister en Chile, beca sin la cual no hubiese podido realizar mis estudios.

Finalmente agradezco el financiamiento otorgado por los Proyectos de los cuales esta tesis formó parte, y que corresponden a los Proyectos FONDECYT N° 1100076, y N° 140009, del Profesor Ramiro Bustamante, al Proyecto ICM-P02-005 del Instituto de Ecología y Biodiversidad, y a los Fondos Basales PFB 023.

ÍNDICE DE MATERIAS

Dedicatoria	ii
Resumen Biográfico.....	iii
Agradecimientos	iv
Índice de Materias	v
Índice de Figuras	vi
Índice de Tablas	vii
1. Resumen.....	viii
2. Abstract	ix
3. Introducción	1
Hipótesis de Trabajo	9
Objetivos	10
Objetivo General	10
Objetivos Específicos.....	10
4. Metodología	11
5. Resultados	19
6. Discusión.....	32
7. Bibliografía	41

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Norma de Reacción. Se observa dos especies, una cuyo origen es el ambiente a (línea roja), respecto de una cuyo origen es el ambiente b (línea roja). Se observa que al desarrollarse en otro sitio, presentarán un fenotipo distinto al que presentan al desarrollarse en su ambiente de origen.	3
Figura 2. Representación gráfica de la variable Germinación, para cada una de las poblaciones bajo estudio.	20
Figura 3. Representación gráfica de la variable Número total de estructuras reproductivas, para cada una de las poblaciones bajo estudio.	21
Figura 4. Representación gráfica en la cual se muestra la comparación del número de individuos para cada una de las poblaciones (círculos negros), respecto del número de individuos que presentaron al menos una estructura reproductiva (cuadrados negros).	23
Figura 5. Norma de Reacción porcentaje final de Germinación en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.	25
Figura 6. Gráfica correspondiente al promedio del porcentaje de Germinación tanto para los individuos provenientes del GP Norte, como del GP Centro, independiente del Grupo Poblacional en el cual fue realizado el transplante.	25
Figura 7. Norma de Reacción porcentaje final de Supervivencia en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.	27
Figura 8. Norma de Reacción correspondiente a la variable Altura (cm) en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.	29
Figura 9. Gráfica que representa el promedio de Altura, tanto para los distintos orígenes de los individuos (izquierda), como así también para los distintos sitios en los cuales fue realizado el transplante (derecha).	29
Figura 10. Norma de Reacción correspondiente a la variable Número Total de Estructuras Reproductivas en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.	31
Figura 11. Gráfica que representa el promedio del Número Total de Estructuras Reproductivas, tanto para los distintos orígenes de los individuos (izquierda), como así también para los distintos sitios en los cuales fue realizado el transplante (derecha).	31

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Ubicación geográfica, altitud, temperatura media anual y precipitaciones media anual, de poblaciones naturales de <i>Eschscholzia californica</i> utilizadas en el experimento de Jardín Común.....	12
Tabla 2. Ubicación geográfica y altitud de poblaciones naturales de <i>Eschscholzia californica</i> utilizadas en el experimento de Transplante Recíproco.....	13
Tabla 3. Número de semillas total para cada Población de Origen, en las distintas Poblaciones de Transplante.....	15
Tabla 4. Resultados obtenidos para todas las variables analizadas en el experimento de Jardín Común. Los valores en color rojo corresponden a aquellos que presentan diferencias significativas ANDEVA, utilizando un Modelo Lineal Generalizado.....	20
Tabla 5. Datos correspondientes al número de individuos para cada población, respecto del número de individuos que presentaron estructuras reproductivas.	22
Tabla 6. Comparación entre el número de individuos para cada una de las poblaciones bajo estudio, y el número de individuos que presentan estructuras reproductivas. T-test.....	23
Tabla 7. Resultados obtenidos para la variable Germinación (%). Los valores en color rojo corresponden a aquellos que presentan diferencias significativas (ANDEVA Factorial).	24
Tabla 8. Resultados Análisis de Varianza Factorial (Modelo Lineal Generalizado) obtenidos para la variable Supervivencia (%).	27
Tabla 9. Resultados Análisis de Varianza Factorial (Modelo Lineal Generalizado) obtenidos para la variable Altura (cm).	28
Tabla 10. Resultados Análisis de Varianza Factorial (Modelo Lineal Generalizado) obtenidos para la variable Número Total de Estructuras Reproductivas.	30

1. RESUMEN

Las especies invasoras son aquellas que ya han logrado vencer las barreras que limitan su dispersión, y tienen una tasa de crecimiento positiva, más allá de su rango de distribución nativo. Por otra parte, las invasiones biológicas son conocidas como una de las principales amenazas para la biodiversidad local. Dentro de este contexto, existen dos teorías ampliamente respaldadas, la primera de ellas, corresponde a la plasticidad fenotípica y la segunda, adaptación local. El presente trabajo, estudia el caso de *Eschscholzia californica* en Chile, especie originaria de California, Estados Unidos, y que en Chile posee un amplio rango de distribución. Se ha reportado que *E. californica* presenta variación en la expresión de rasgos fenotípicos y de historia de vida en su rango de distribución invadido (Chile), sin embargo, no existe claridad respecto del origen de dichas variaciones, y si estas tienen o no un componente genético (adaptación local). Considerando la literatura disponible, se propuso que las diferencias observadas en las poblaciones de *E. californica* se deben principalmente a que esta especie posee una alta plasticidad fenotípica. Para poner a prueba lo anterior se realizó experimentos de jardín común, empleando semillas de *E. californica* de todo su rango de distribución en Chile; y experimentos de trasplante recíproco, los cuales fueron realizados en Grupos Poblacionales ubicados en la zona norte y centro de distribución de *E. Californica* en Chile. Los resultados obtenidos del experimento de Jardín Común indican que efectivamente hay diferencias en la expresión del fenotipo de esta especie, no obstante, estas diferencias no fueron significativas para todas las variables bajo estudio. Por otra parte, del experimento de Trasplante Recíproco, se obtuvo que los individuos si bien expresan distintos fenotipos dependiendo del origen de las semillas, éstas diferencias no implican un mayor desempeño en sus grupos poblacionales de origen, por lo cual no se puede indicar que las poblaciones están adaptadas localmente.

Palabras clave: Invasión, Adaptación local, Plasticidad Fenotípica, *Eschscholzia californica*.

2. ABSTRACT

Invasive species are those that have already overcome the barriers that limit their dispersion, and have a positive growth rate, beyond their native range of distribution. Moreover, biological invasions are known as one of the main threats to local biodiversity. Within this context, there are two widely supported theories on how biological invasions occur, the first of which corresponds to phenotypic plasticity and the second, local adaptation. The present work studies the case of *Eschscholzia californica* in Chile, a species originally from California, United States that now has a wide range of distribution in Chile. It has been reported that *E. californica* presents variations in the expression of phenotypic traits and life history in its invaded range of distribution (Chile), however, there is no clarity regarding the origin of such variations, and if they have a Genetic component (local adaptation). Considering the available literature, it was proposed that the differences observed in *E. californica* populations are mainly due to the fact that the differences observed in *E. californica* populations are seen mainly because this species has a high phenotypic plasticity. To test the above hypothesis, common garden experiments were carried out using *E. californica* seeds from the entire range of distribution in Chile; and reciprocal transplant experiments were carried out in Population Groups located in the northern and center Chilean distribution range of *E. californica*. The results from the Common Garden experiment indicate that there are indeed differences in the expression of the phenotype of this species; however, these differences are not significant for all the variables under study. On the other hand, when performing the Reciprocal Transplant experiments, it was seen that although the individuals express different phenotypes depending on the origin of the seeds, these differences do not imply a greater performance in their population groups of origin. This is a reason why it cannot be indicated that populations are locally adapted.

Key words: Invasion, Local adaptation, Phenotypic plasticity, *Eschscholzia californica*

3. INTRODUCCIÓN

Las especies invasoras son aquellas que pueden ampliar su rango de distribución más allá de sus barreras geográficas naturales, colonizando exitosamente nuevos ambientes, siendo el Hombre el vector responsable de su transporte (Richardson *et al.* 2000). Durante el proceso de invasión es posible identificar tres fases principales: (1) la introducción de los propágulos en un nuevo sitio, (2) el establecimiento de los individuos en el sitio de introducción, lo que implica que éstos son capaces de generar descendencia fértil manteniendo viables a sus poblaciones; y finalmente, (3) la propagación de los individuos más allá del sitio en el que fueron originalmente introducidos (Richardson *et al.* 2000).

Considerando que las especies invasoras son una de las principales amenazas a la biodiversidad (English & Keith 2015), es que uno de los objetivos centrales en el estudio de las invasiones biológicas es examinar las condiciones que determinan que una especie exótica sea además, invasora (Gurevitch *et al.* 2011, Perkins & Nowak 2013). De los diversos estudios realizados, se ha obtenido que en las plantas existen diferentes atributos que favorecen dicha condición, entre los que se encuentran: alta tasa de crecimiento poblacional, bajos niveles de herbivoría en los sitios invadidos, y una alta plasticidad en

rasgos funcionales frente a las nuevas condiciones ambientales (Sakai *et al.* 2001, Daehler 2003, Ordonez *et al.* 2010, Davidson *et al.* 2011).

Por otro lado, una alta presión de propágulos y la posibilidad de procesos micro-evolutivos facilitarían también el éxito de las especies invasoras (Alpert *et al.* 2000, Lee 2002, Von Holle & Simberloff 2005, Simberloff 2009). Ha sido documentado que estas plantas, presentan variaciones graduales tanto en la expresión de rasgos fenotípicos funcionales, como también en rasgos de historia de vida, como respuesta a las variaciones ambientales tanto en sus ambientes nativos como invadidos (Weber 1998, Kollmann & Bañuelos 2004, Leger & Rice 2007, Montague *et al.* 2007).

Entre los mecanismos que podrían explicar las diferencias fenotípicas observadas en plantas tanto en sus rangos nativos como introducidos están la plasticidad fenotípica (Richards *et al.* 2006, Pysek & Richardson 2007, Hulme 2008, Ross *et al.* 2009, Matesanz *et al.* 2012), y los procesos de adaptación local (Sultan 1995, Leger & Rice 2003, Kawecki 2008), aún cuando según lo reportado por Maron *et al.* (2007) se han realizado pocos estudios que den cuenta de la prevalencia de de mecanismos de adaptación local en especies exóticas o invasoras.

Tanto los mecanismos de plasticidad fenotípica, como de adaptación local, pueden ser visualizados gráficamente como un patrón de expresión fenotípica en diferentes ambientes, denominado *Norma de Reacción* (Stearns 1989), Figura 1.

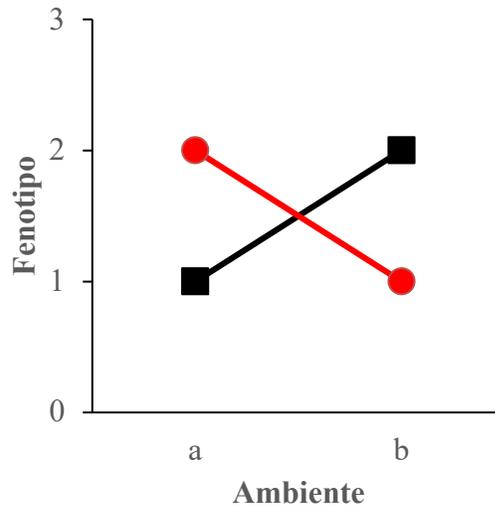


Figura 1. Norma de Reacción. Se observa dos especies, una cuyo origen es el ambiente a (línea roja), respecto de una cuyo origen es el ambiente b (línea roja). Se observa que al desarrollarse en otro sitio, presentarán un fenotipo distinto al que presentan al desarrollarse en su ambiente de origen.

Plasticidad fenotípica (PF)

La PF, está definida como la habilidad de un genotipo para producir más de una alternativa morfológica, estado fisiológico y/o comportamiento, en respuesta a las condiciones ambientales, sin que ello implique un cambio genético (*i.e.* el genotipo generalista *sensu* Baker 1955, West-Eberhard 1989). Así como otros rasgos, la plasticidad fenotípica puede estar sujeta a Selección Natural (Richards *et al.* 2006). Por lo anterior, puede ser vista como un mecanismo potencial para la colonización exitosa de nuevas áreas ecológicamente heterogéneas (Gianolli 2004, Droste *et al.* 2010).

Suponiendo que la PF, implica nichos ecológicos amplios y por lo tanto confiere una ventaja para las plantas que la poseen, se ha planteado la hipótesis de que este rasgo permite explicar su éxito invasivo (Richards *et al.* 2006). Alta PF en rasgos ecológicamente importantes tales como la asignación de energía a diferentes estructuras o

funciones, conducirían a un mayor potencial de invasión (Droste *et al.* 2010; Gupta & Narayan 2012). De esta manera, una misma especie puede presentar variaciones en la asignación de biomasa dependiendo de las condiciones ambientales a las cuales se encuentre sometida. Por ejemplo, si la planta utiliza como “estrategia de invasión” un incremento de tamaño, bajo ciertas condiciones ecológicas, esto debería traducirse a su vez en una mayor producción de semillas (Kang & Primack 1991; Leger & Rice 2003; Gupta & Narayan 2012).

Adaptación Local

Las poblaciones de especies invasoras, al ampliar su rango de distribución, siguen un patrón metapoblacional del tipo “fuente-sumidero” (Holt 2003, Hooftman *et al.* 2006). Al respecto, esto es que existen poblaciones en lugares óptimos (*i.e.* poblaciones fuente), en los cuales la tasa de crecimiento es positiva y por lo tanto son capaces de autosustentarse, y a la vez, existen poblaciones en ambientes marginales (*i.e.* poblaciones sumidero), donde las condiciones no permiten en principio, la autosustentación de la población, y éstas pueden ser mantenidas únicamente por la inmigración de propágulos provenientes de la población fuente (Holt 1985, Pulliam 1988, Kawecki 2008). En estos ambientes marginales, se puede dar la posibilidad de adaptación local (Kawecki & Ebert 2004, Riis *et al.* 2010), conllevando a la evolución de nuevos eco-tipos adaptados a las nuevas condiciones ambientales (Sultan 1995, Leger & Rice 2003).

A través de la adaptación local, las especies invasoras, pueden sobrellevar las condiciones inicialmente desfavorables y eventualmente pueden seguir ampliando su rango de

distribución (Kawecki 2008). De esta manera, la rápida expansión del rango de distribución de estas especies, implicando ambientes óptimos y subóptimos, expone a las poblaciones a la posibilidad de fuertes cambios genéticos, los que pueden ocurrir a través de la deriva génica o bien a través de selección natural, siendo esta última la única fuerza evolutiva que conduce a procesos de adaptación local (Lande & Arnold 1983; Sakai *et al.* 2001, Maron *et al.* 2004, Xu *et al.* 2010). Así, la diferenciación genética de las poblaciones de plantas invasoras, puede ser el resultado de la selección natural combinada con la deriva génica, mientras que los genotipos adaptados localmente pueden ser mantenidos por la selección a pesar de un bajo flujo de genes entre las poblaciones (Kawecki 2008). Bajo este marco, una rápida evolución adaptativa estaría tomando un rol fundamental para entender el éxito de las especies invasoras (Vellend *et al.* 2007).

Eschscholzia californica en Chile

América del Sur, ha sido ampliamente invadida por especies alóctonas, provenientes principalmente de Europa y América del Norte (Arroyo *et al.* 2000). Una de las especies invasoras que ha llamado la atención en Chile, principalmente por su alta versatilidad, es la herbácea *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae), originaria de California, costa oeste de Estados Unidos. Esta especie se encuentra ampliamente distribuida en los ecosistemas mediterráneos, donde es considerada una exitosa invasora (Leger & Rice 2003). En Chile, fue introducida aproximadamente entre mediados de 1890 y comienzos de 1900 (Arroyo *et al.* 2000), presumiblemente con fines ornamentales, ampliando luego su rango de distribución a lo largo de las líneas del tren (Frías *et al.*

1975); actualmente su rango de distribución latitudinal va de los 30° a los 38°S y desde los 0 hasta los 2.200 m de altitud (Arroyo *et al.* 2000).

Se han encontrado diferencias morfológicas y de rasgos de historia de vida entre las poblaciones invasoras y nativas de esta planta (Leger & Rice 2003; Peña-Gómez 2009; Castillo 2011). Leger & Rice (2003), encontraron que los individuos de las poblaciones invasoras eran mucho más grandes y fecundas que los individuos de las poblaciones nativas. Por otra parte, también se han encontrado diferencias significativas entre las poblaciones invasoras en Chile (Peña-Gómez 2009; Castillo 2011; Peña-Gómez & Bustamante 2012). Entre estas diferencias, se encuentra lo señalado por Arredondo-Nuñez (2011), quien encontró que las flores de las poblaciones desarrolladas a baja altitud, presentan autocompatibilidad parcial, mientras que las poblaciones desarrolladas a mayor altitud, son incompatibles, manteniendo así el rasgo que esta especie expresa en su rango nativo (Cook 1961). Peña-Gómez & Bustamante (2012), encontraron diferencias en atributos de historia de vida y en las tasas finitas de crecimiento entre poblaciones de bajas y altas altitudes. Zamorano (2014) al analizar distintas poblaciones de *Eschscholzia californica* en Chile, encontró que había diferencias significativas en lo que respecta al peso y número de semillas producidas por las plantas. Además, la evidencia genética ha demostrado que las poblaciones en Chile poseen una diferenciación inter-poblacional significativa, indicando así que éstas estarían poco conectadas unas de otras (Véliz *et al.* 2012, Castillo 2015, tesis).

Considerando la notable diferenciación fenotípica documentada para *Eschscholzia californica*, es que se considera que esta especie es un buen modelo para poder determinar

si dichas diferencias son producto de plasticidad fenotípica, o bien de adaptación local. Entre los procedimientos metodológicos más utilizados para determinar el origen de la variación fenotípicas entre poblaciones, se encuentran los experimentos de jardín común y los de trasplante recíproco (Lee 2002; Leger & Rice 2003; Genton *et al.* 2005; Erfmeier *et al.* 2011). Los experimentos de jardín común consisten en el cultivo de plantas de distintas procedencias bajo condiciones ambientales homogéneas. Estos experimentos permiten determinar si las diferencias observadas en caracteres medibles, de plantas de una misma especie provenientes de distintas poblaciones, corresponden a una respuesta plástica frente a variación ambiental, o bien, si poseen una base genética. De esta manera, si al realizar un experimento de jardín común los individuos tienden a presentar un fenotipo similar, tales diferencias serán atribuidas a Plasticidad Fenotípica, por otra parte, si al realizar dichos experimentos, las diferencias fenotípicas observadas entre las distintas poblaciones se mantienen, se considerará que éstas poseen una base genética (Colautti *et al.* 2009).

Aún cuando los experimentos de jardín común nos permiten determinar si las diferencias fenotípicas entre poblaciones naturales poseen o no base genética, éstos no proveen información del valor adaptativo de tales diferencias (Premoli & Mathiasen 2011). Los experimentos de trasplantes recíprocos (*i.e.* experimentos en donde plantas y/o semillas de ambientes contrastantes son retiradas de su ambiente natural para ser traslocadas a un ambiente distinto al de origen) permiten comparar el desempeño de los individuos en las nuevas condiciones ambientales respecto de su desempeño en la población de origen. La premisa básica de esta aproximación es que el desempeño de la planta debería ser mayor

en su población de origen (*home*) respecto de cualquier otro ambiente (*away home*) (Roy 1998, Li *et al.* 2015).

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Considerando la evidencia reportada por diversos autores, en los cuales se indica que *Eschscholzia californica* presenta diferencias fenotípicas a lo largo de su rango de distribución tanto altitudinal, como latitudinal en Chile, se espera que dichas diferencias se deban a que la especie posee una alta plasticidad fenotípica, por lo tanto:

- a) De existir plasticidad fenotípica, se espera que al realizar experimentos de Jardín Común, con semillas de *Eschscholzia californica* provenientes de distintas poblaciones, los fenotipos convergerán y se expresarán de manera similar.
- b) En este mismo sentido, de existir plasticidad fenotípica, se espera que al realizar experimentos de Transplante Recíproco de plantas ubicadas en localidades ecológicamente contrastantes, presenten un desempeño indistinto independiente de la localidad de origen de estas. Alternativamente, un mayor desempeño en su lugar de origen debería presentarse por adaptación local de las plantas.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar la existencia de plasticidad de rasgos morfológicos, observados en poblaciones de *Eschscholzia californica* provenientes de diferentes poblaciones.

Objetivos Específicos

- i. Determinar si existen diferencias en la expresión del fenotipo de plantas de *E. californica*, provenientes de distintas poblaciones de Chile, al ser sometidas a las mismas condiciones ambientales.
- ii. Identificar y caracterizar los fenotipos de los individuos de *E. californica* en experimentos de trasplante recíproco.
- iii. Determinar si los individuos de *E. californica* presentan diferencias en su desempeño al crecer en su población de origen respecto de cuando son trasplantados a sectores con condiciones ambientales contrastantes.

4. METODOLOGÍA

4.1. Caracterización de los Sitios de Estudio

4.1.1. Ubicación geográfica y Climatología.

4.1.1.1. *Jardín Común.* Para realizar el experimento de jardín común se trabajó con semillas provenientes de un total de 12 poblaciones de *Eschscholzia californica* cuyo origen se ubica entre los 30 y 36° de Latitud Sur, y los 70 y 73° de Latitud Oeste (Tabla 1), abarcando completamente el rango de distribución reportado para esta especie en Chile.

Respecto de las condiciones meteorológicas de las poblaciones bajo estudio, la temperatura media anual, tiene un patrón descendente, variando entre los 17,2° C, en la población de Pedegua (32°19'29,19"S - 71°03'34,46"O), y los 11,6°C en la Población de Coya (34°11'42,36"S - 70°33'46,08"O). Por otra parte, en lo que respecta a las precipitaciones medias anuales, éstas tienen un patrón ascendente desde el norte (129 mm/año Camino La Serena), hacia el sur (1.063 mm/año Treguaco) (Tabla 1).

Tabla 1. Ubicación geográfica, altitud, temperatura media anual y precipitación media anual, de poblaciones naturales de *Eschscholzia californica* utilizadas en el experimento de Jardín Común.

Población	Latitud	Longitud	Altura (m.s.n.m)	Temperatura Media Anual (°C)	Precipitación Media Anual (mm/año)
Camino La Serena	30°30'11,88"S	71°09'02,72"O	354	15,1	129
Ovalle por Socos	30°39'12,96"S	71°15'03,23"O	260	15,5	136
Pichicuy	32°08'42,72"S	71°30'54,00"O	41	16,6	264
Pedegua	32°19'29,19"S	71°03'34,46"O	340	17,2	270
Puchuncaví	32°43'55,20"S	71°26'30,48"O	43	14,5	349
Quintero	32°47'30,12"S	71°28'44,04"O	62	13,9	369
Camino Melipilla	33°23'07,44"S	71°23'34,44"O	291	15,0	514
Navidad	33°57'51,48"S	71°51'52,20"O	99	16,6	571
Coya	34°11'42,36"S	70°33'46,08"O	1076	11,6	875
Rengo	34°24'35,24"S	70°52'44,43"O	305	14,9	544
Treguaco	36°24'47,71"S	72°38'32,43"O	160	14,1	1063
Hualqui	36°53'35,52"S	73°01'07,61"O	177	11,9	1042

4.1.1.2. *Transplante Recíproco.* En el experimento de transplante recíproco se trabajó con un total de seis (6) poblaciones de *Eschscholzia californica*, distribuidas entre los 30 y 33° de Latitud Sur, y todas ubicadas alrededor de los 71° de Longitud Oeste (Tabla 2). Los análisis estadísticos fueron realizados agrupando las poblaciones en 2 macro grupos; 1) Grupo Poblacional Norte (GP Norte), compuesto por las poblaciones ubicadas alrededor de los 30° de Latitud Sur, y 71° de Longitud Oeste, y que corresponden a Camino La Serena, Recoleta y Ovalle-Socos, y 2) Grupo Poblacional Centro (GP Centro), compuesto por las poblaciones ubicadas entre los 32 y 33° de Latitud Sur, y 71° de Longitud Oeste, y que corresponden a Puchuncaví, Melipilla y Santo Domingo (Tabla 2).

Respecto de las condiciones meteorológicas, las poblaciones pertenecientes al Grupo Poblacional Norte, tienen en promedio una temperatura media anual de 15,3°C, y un promedio de precipitaciones de 130 mm/año. Por otra parte, las poblaciones que

componen el Grupo Poblacional Centro, poseen una temperatura promedio anual que oscila alrededor de los 15,5°C, y precipitaciones de 439 mm/año (Tabla 2).

Tabla 2. Ubicación geográfica y altitud de poblaciones naturales de *Eschscholzia californica* utilizadas en el experimento de Transplante Recíproco.

Grupo Poblacional	Población	Latitud	Longitud	Altura (m.s.n.m)	Temperatura Media Anual (°C)	Precipitación Media Anual (mm/año)
Norte	Camino La Serena	30° 29' 41,41"	71° 09' 10,47"	313	15,3	125
Norte	Recoleta	30° 30' 51,72"	71° 06' 17,80"	327	15,2	128
Norte	Ovalle - Socos	30° 39' 13,06"	71° 14' 52,12"	237	15,5	137
Centro Costa	Puchuncaví	32° 43' 50,48"	71° 26' 11,81"	45	14,5	349
Centro Costa	Melipilla	33° 23' 14,99"	71° 23' 41,51"	257	15,2	507
Centro Costa	Santo Domingo	33° 40' 42,84"	71° 35' 36,94"	120	16,9	461

4.2. Trabajo Experimental

4.2.1. Jardín Común. El experimento fue llevado a cabo entre los meses de Junio y Diciembre del año 2011, en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, Santiago de Chile. Previo a ello, durante el año 2010, se recolectó semillas maduras de un total de 12 poblaciones naturales de *Eschscholzia californica* (Tabla 1). Las semillas fueron sembradas en recipientes plásticos con una capacidad de un litro, en los cuales se realizó una mezcla de tierra (compost) y arena, en proporciones de 2:1, respectivamente.

En cada uno de los recipientes, y con el fin de asegurar al menos una germinación se sembró un total de 5 semillas (pertenecientes a la misma planta), aproximadamente a 1 cm de profundidad, realizando un total de 14 réplicas (recipientes) para cada una de las

poblaciones. Los recipientes fueron regados cada dos días, durante la totalidad del periodo de realización del experimento.

Cada dos (2) días, se procedió a realizar el conteo de las semillas germinadas. Una vez que realizados 2 conteos consecutivos no ocurrió una nueva germinación, se procedió a realizar el registro de estructuras, contando del número de días transcurridos para la aparición de la primera hoja fotosintética, el número total de estructuras reproductivas, y la altura de los individuos. Cabe destacar, que posterior a la germinación, y con el fin de evitar la competencia intraespecífica, se procedió a dejar tan solo un individuo por cada uno de los potes.

4.2.1.1. *Variables respuesta.* Para el experimento de jardín común, fueron las siguientes: a) Germinación (%), b) Número de días transcurridos hasta la aparición de la primera hoja fotosintética (abreviado como “N° DT”), c) Altura (cm) y d) Número de estructuras reproductivas (*i.e.* sumatoria de botones, flores y vainas), abreviado como “N° ER”.

4.2.2. *Transplante Recíproco.* El experimento fue llevado a cabo entre los meses de Mayo y Diciembre del año 2011¹. Para este experimento se comparó un total de 6 poblaciones (Tabla 2): 3 correspondientes al GP Norte (*i.e.* Camino La Serena, Recoleta

¹ Aun cuando este debía durar dos (2) temporadas de crecimiento, esto no fue posible de realizar, puesto que debido a las condiciones de extrema sequía a las cuales fueron sometidas las plantas de la zona norte, éstas no sobrevivieron para tomar datos la segunda temporada (año 2012).

y Ovalle-Socos), y 3 correspondientes al GP Centro (*i.e.* Puchuncaví, Melipilla y Santo Domingo).

La recolección de semillas fue realizada durante el año 2010. Estas semillas, fueron sembradas tanto en la población de origen, como así también en todas las demás poblaciones que son parte del estudio.

Para cada una de las poblaciones bajo estudio se realizó un total de 24 cuadrantes - 4 en cada una de las poblaciones de transplante - sembrando un total de 25 semillas en cada uno de los cuadrantes, aproximadamente a 1 cm de profundidad, teniendo así un total de 100 semillas sembradas en cada una de las poblaciones de transplante (Tabla 3).

Tabla 3. Número de semillas total para cada Población de Origen, en las distintas Poblaciones de Transplante.

Población de Origen	Total cuadrantes por Población de Transplante	Semillas por cuadrante	Total semillas en cada población de Transplante
La Serena	4	25	100
Recoleta	4	25	100
Ovalle	4	25	100
Puchuncaví	4	25	100
Melipilla	4	25	100
Santo Domingo	4	25	100

Cada cuadrante tuvo un tamaño de 1m², y las semillas fueron sembradas de forma equidistante (*i.e.* 5 en cada esquina, y 5 en la zona central).

Los cuadrantes fueron preparados quitando la primera capa de suelo orgánico en cada uno de ellos, previo a la siembra de semillas. Lo anterior, con el fin de prevenir que germinen

semillas de otras plantas, y que por competencia interespecífica limiten la germinación de las semillas de *Eschscholzia californica*.

Posterior al periodo de germinación, se procedió a dejar tan solo un individuo por punto sembrado sembrado (*i.e.* esquinas y centro del cuadrante), para que de esta manera se evite la competencia intraespecífica.

Los sitios fueron visitados de forma regular (una vez al mes), entre los meses de Mayo y Diciembre del año 2011.

4.2.2.1. *Variables respuesta.* Estas corresponden a: Germinación (%), Sobrevivencia (%), Altura (cm), y Número de estructuras reproductivas (*i.e.* sumatoria de botones, flores y vainas).

4.3. Análisis Estadístico

4.3.1. *Jardín Común.* En primera instancia se realizó un análisis exploratorio de los datos, con el fin de determinar el tipo de distribución a la cual estos se ajustan de mejor manera.

Posterior a ello, y con el fin de determinar si existen diferencias significativas en el comportamiento de las poblaciones bajo estudio al desarrollarse bajo las mismas condiciones ambientales, se procedió a realizar un Análisis de Varianza, utilizando para

ello un Modelo Lineal Generalizado, ajustando el análisis a la distribución detectada en el análisis exploratorio de los datos. Además, considerando que en base a observaciones *in situ* realizadas al momento de hacer el conteo de estructuras reproductivas, fue posible establecer que existía una diferencia entre el número total de plantas, y el número de plantas que presentaban estructuras reproductivas, se procedió a realizar un T-test, con el fin de determinar si estas diferencias eran significativas o no. Los análisis fueron realizados utilizando el programa estadístico Statistica 8.0 (StatSoft).

4.3.2. Transplante Recíproco. En primera instancia se realizó un análisis exploratorio de los datos, con el fin de determinar si estos se distribuían de forma normal o no. A partir de dicho análisis, se obtuvo que la única variable que se distribuye de forma normal es la Germinación (%). Considerando lo anterior, y con fin de determinar si existen diferencias significativas con relación al comportamiento de las plantas, tanto al desarrollarse en su lugar de origen respecto de los sitios de transplante, y considerando además, que el muestreo posee un diseño del tipo factorial completo, se procedió a realizar una ANDEVA Factorial para la variable Germinación (%), y una ANDEVA Factorial, utilizando un Modelo Lineal Generalizado, para las variables, Supervivencia (%), Altura (cm), y Número Total de Estructuras Reproductivas.

La ANDEVA Factorial, es utilizada cuando es necesario considerar el efecto de más de un factor en las diferencias en una variable dependiente. En este caso, cada nivel de cada factor, es cruzado con cada nivel de otro factor, incluyendo así, todas las combinaciones posibles en el diseño.

La normalidad de los datos fue analizada utilizando el programa estadístico PAST, mientras que los Análisis de Varianza Factorial, fueron utilizando para ello el programa estadístico Statistica 8.0 (SatSoft).

5. RESULTADOS

5.1. Experimento de Jardín Común

Con relación a los experimentos de Jardín Común, el análisis exploratorio inicial de los datos arrojó como resultado, que tanto la germinación como el N° ER (*i.e.* sumatoria de botones, flores y vainas observadas en un momento determinado), se ajustaba a una distribución del tipo Poisson, por otra parte, la variable N° DT, se ajustó a una distribución Gamma, y finalmente, la variable altura, presentó una distribución Normal. Considerando lo anterior, se realizó una ANDEVA, utilizando para ello un Modelo Lineal Generalizando, especificando el tipo de distribución para cada variable.

Realizado el Análisis de Varianza, se obtuvo que tanto la variable germinación como, el N° ER, presentaron diferencias significativas (Tabla 4). Por otra parte, las variables N° DT, y altura, no presentaron diferencias entre las poblaciones bajo estudio. Al respecto, de un total de 840 semillas sembradas, correspondientes a 12 poblaciones, con 14 réplicas en las que se sembró un total de 5 semillas, se obtuvo una germinación promedio del 54,29%, lo que corresponde a 456 semillas germinadas.

Las poblaciones que presentaron un mayor porcentaje de germinación, corresponden a Hualqui (65,71%) y Camino La Serena (64,29%) ubicadas en el extremo sur y norte del rango de distribución de *Eschscholzia californica* en Chile (Figura 1).

Tabla 4. Resultados obtenidos para todas las variables analizadas en el experimento de Jardín Común. Los valores en color rojo corresponden a aquellos que presentan diferencias significativas ANDEVA, utilizando un Modelo Lineal Generalizado.

Efecto	DF	Wald – Stat.	P
Germinación	11	123,2	0,000000
N° DT	11	12,6	0,321586
Altura	11	10,7153	0,467418
N° ER	11	79,73304	0,000000

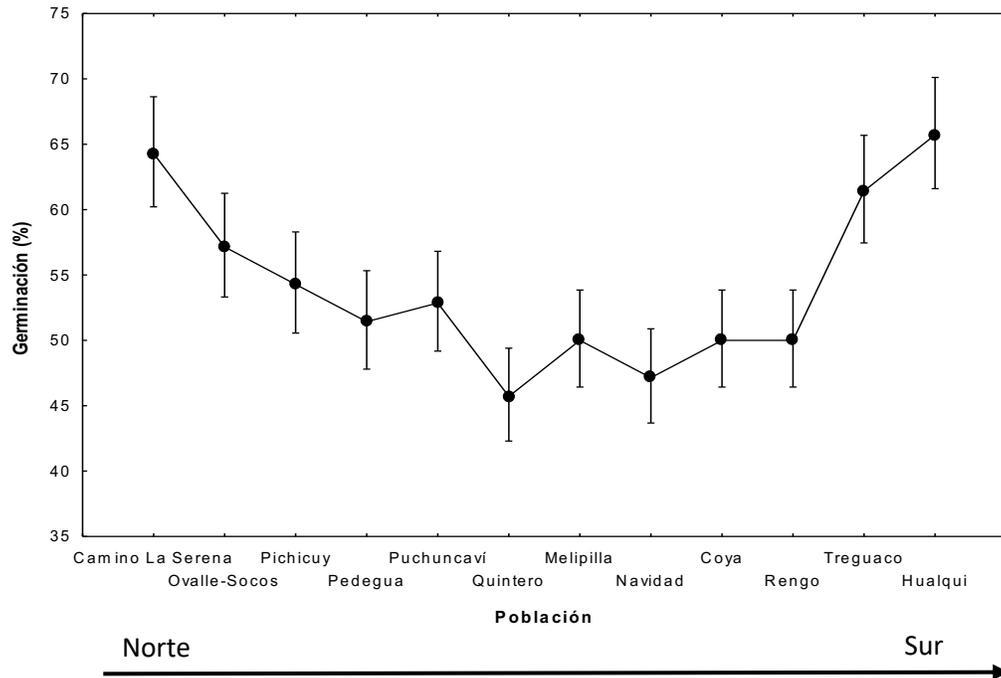


Figura 2. Representación gráfica de la variable Germinación, para cada una de las poblaciones bajo estudio.

Respecto del N° DT, esta presentó valores similares para todas las poblaciones bajo estudio, y varió entre 33 y 53 días. Así también, la variable altura, presentó resultados similares para todas las poblaciones bajo estudio, siendo Pichicuy la que presenta en promedio la mayor altura, con un valor de 20,22 +/- 7,26 cm, y la que presenta una menor altura corresponde a Hualqui, con un promedio de 12,93 +/- 4,36 cm.

Finalmente, en lo que respecta al N° ER, ésta presentó diferencias significativas entre las poblaciones bajo estudio, siendo Treguaco la que presentó el mayor promedio por individuos (6,9 +/- 11,21), y Coya, la que presentó el promedio más bajo, con tan solo 2 +/- 2,2 estructuras por individuo (Figura 3).

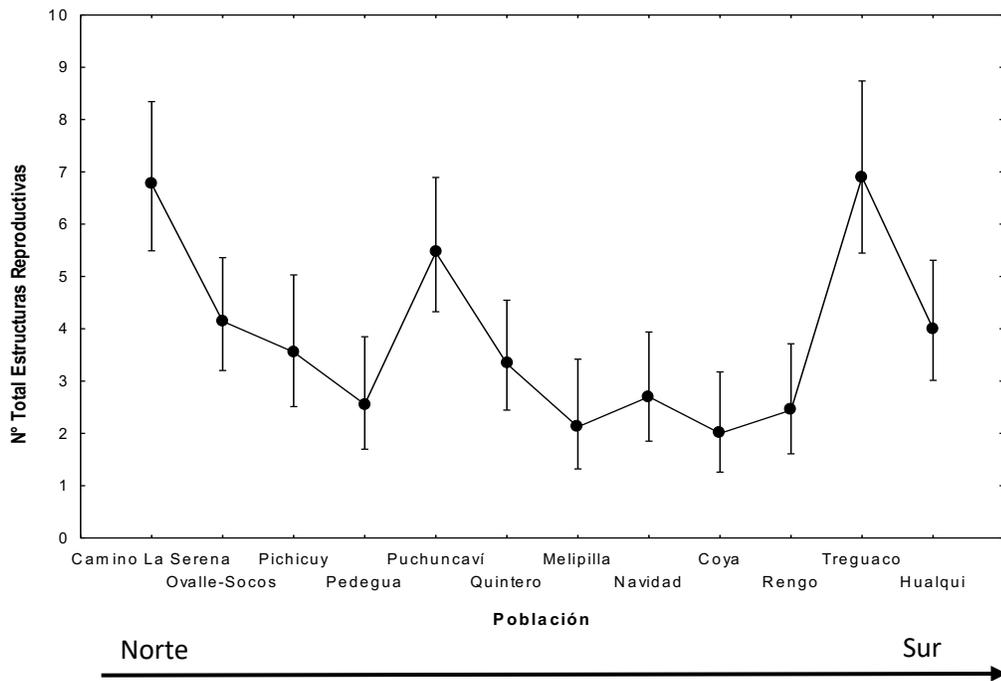


Figura 3. Representación gráfica de la variable Número Total de Estructuras Reproductivas, para cada una de las poblaciones bajo estudio.

Por otra parte, no todos los individuos presentes para cada una de las poblaciones bajo estudio presentó estructuras reproductivas (Tabla 5). Encontrando diferencias significativas entre el número de plantas por población y el número de éstas que presentan estructuras reproductivas ($p < 0,05$). Sin embargo, no hay diferencias significativas si se evalúa de forma independiente el número de individuos entre poblaciones, y el número de individuos con estructuras reproductivas (Figura 4 y Tabla 6).

Tabla 5. Datos correspondientes al número de individuos para cada población, respecto del número de individuos que presentaron estructuras reproductivas.

Población	N° Individuos	N° Individuos con Estructuras	Media	Desv. Est.	Min.	Max.
Camino La Serena	13	7	6.77	9.51	0	26
Ovalle-Socos	14	9	4.14	5.30	0	17
Pichicuy	9	8	3.56	2.51	0	7
Pedegua	9	7	2.56	2.19	0	6
Puchuncaví	13	8	5.46	7.64	0	26
Quintero	12	7	3.33	5.18	0	18
Melipilla	8	3	2.13	3.40	0	8
Navidad	10	6	2.7	4.88	0	16
Coya	9	6	2	2.24	0	7
Rengo	9	6	2.44	2.79	0	7
Treguaco	10	6	6.9	11.21	0	36
Hualqui	12	7	4	4.63	0	12

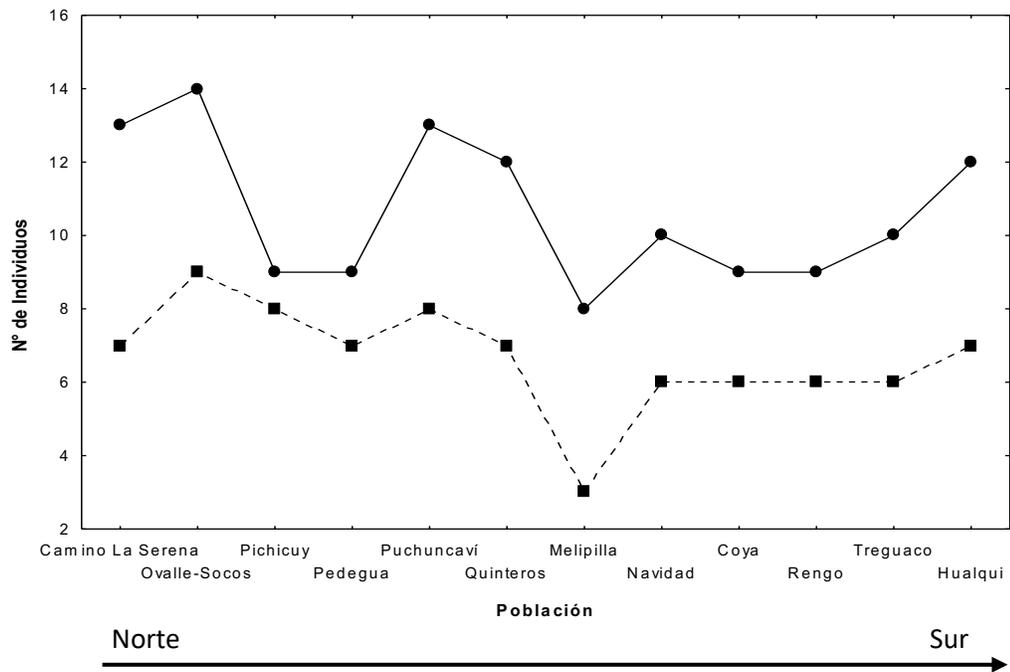


Figura 4. Representación gráfica en la cual se muestra la comparación del número de individuos para cada una de las poblaciones (círculos negros), respecto del número de individuos que presentaron al menos una estructura reproductiva (cuadrados negros).

Tabla 6. Comparación entre el número de individuos para cada una de las poblaciones bajo estudio, y el número de individuos que presentan estructuras reproductivas. T-test.

	Media	Desv. Est.	Df	t-value	p
N° Individuos	10,667	2,02	11	-	0,443
N° Individuos con Estructura Reproductiva	6,67	1,50	11	-	0,443
N° Individuos * N° Individuos con Estructura Reproductiva	-	-	22	5,52	0,00015

5.2. Experimento de Transplante Recíproco

i.- Germinación:

Al realizar el análisis de la distribución de los datos correspondientes a la germinación, se obtuvo que estos presentan una distribución normal (Shapiro-Wilk $W= 0,9556$; $p=0,157$). Considerando lo anterior, se realizó una ANDEVA Factorial para determinar si al ser sometidas las semillas a desarrollarse en distintos sitios de destino (GP Transplante), el porcentaje de germinación (Germinación (%)) difiere significativamente.

Al realizar dicho análisis se obtuvo que al agrupar las poblaciones por Grupos Poblacionales (Norte y Centro), únicamente existen diferencias significativas en lo que respecta al origen de las plantas, y no así, respecto del GP Poblacional en el cual se realiza el transplante, ni en la interacción entre el origen de las plantas y el GP Poblacional en el cual se realiza el transplante (Tabla 7 y Figura 5).

De esta manera, en la Figura 6 se observa que las plantas provenientes del GP Centro, presentan un porcentaje de germinación mayor que aquellas provenientes del GP Norte ($F_{(1,32)}= 4,6033$, $p=0,03960$).

Tabla 7. Resultados obtenidos para la variable Germinación (%). Los valores en color rojo corresponden a aquellos que presentan diferencias significativas (ANDEVA Factorial).

Efecto	SS	DF	MS	F	P
Origen	568,03	1	568,03	4,6033	0,039600
Transplante	12,25	1	12,25	0,0993	0,754748
Origen * Transplante	4,69	1	4,69	0,0380	0,846588

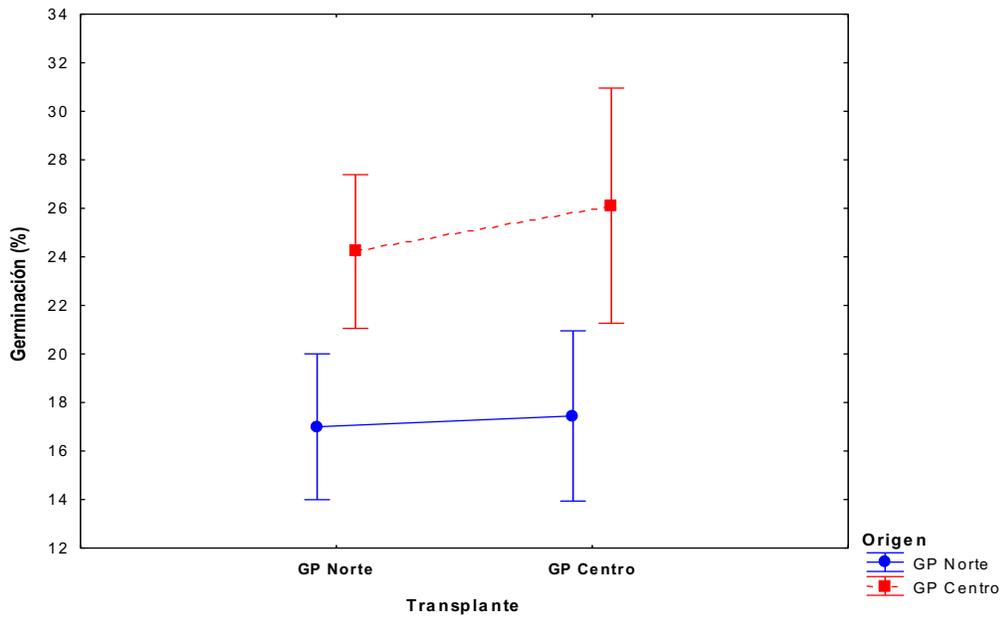


Figura 5. Norma de Reacción porcentaje final de Germinación en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.

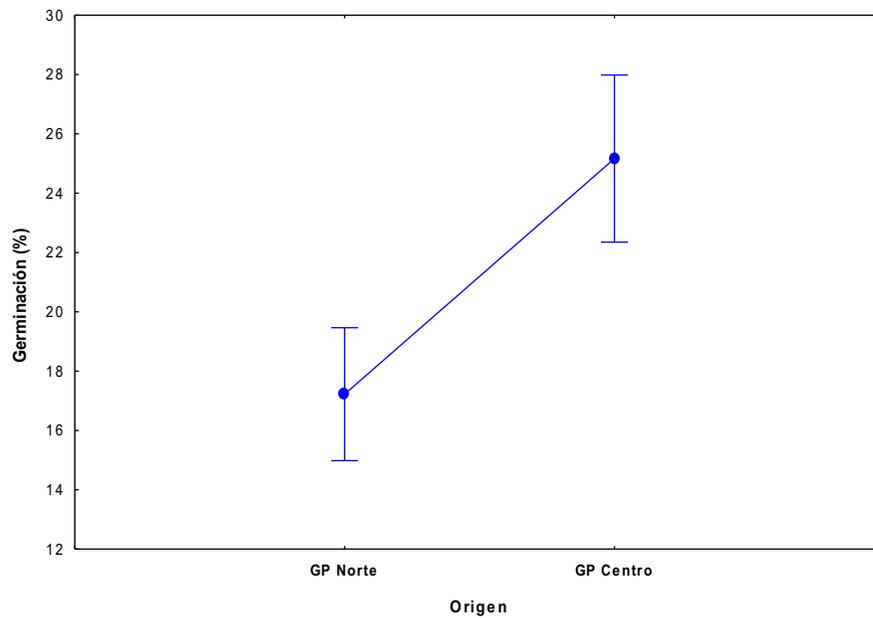


Figura 6. Gráfica correspondiente al promedio del porcentaje de Germinación tanto para los individuos provenientes del GP Norte, como del GP Centro, independiente del Grupo Poblacional en el cual fue realizado el transplante.

ii.- Supervivencia:

Al realizar el análisis de la distribución de los datos correspondientes a la supervivencia, se obtuvo que estos presentan una distribución no normal (Shapiro-Wilk $W= 0,9159$; $p < 0,05$). Considerando lo anterior, se realizó un Análisis de Varianza Factorial, utilizando para ello un Modelo Lineal Generalizado, con el fin de determinar si al desarrollarse los individuos en distintos sitios de destino (GP Transplante), estos presentaban diferencias significativas, respecto de haberse desarrollado en su Grupo Poblacional de Origen.

Al realizar dicho análisis se obtuvo que al agrupar las poblaciones por Grupos Poblacionales (Norte y Centro), no se observan diferencias significativas en el origen de los individuos de *Eschscolzia californica*, ni en el Grupo Poblacional en el cual se realizó el transplante, y tampoco en la interacción de estos factores (Wald $W^2_{(1)}= 0,74338$; $p=0,38858$) (Tabla 8 y Figura 7).

Tabla 8. Resultados Análisis de Varianza Factorial (Modelo Lineal Generalizado) obtenidos para la variable Sobrevivencia (%).

Efecto	DF	Wald – Stat.	P
Origen	1	0,0294	0,863870
Transplante	1	3,5847	0,058314
Origen * Transplante	1	0,7434	0,388581

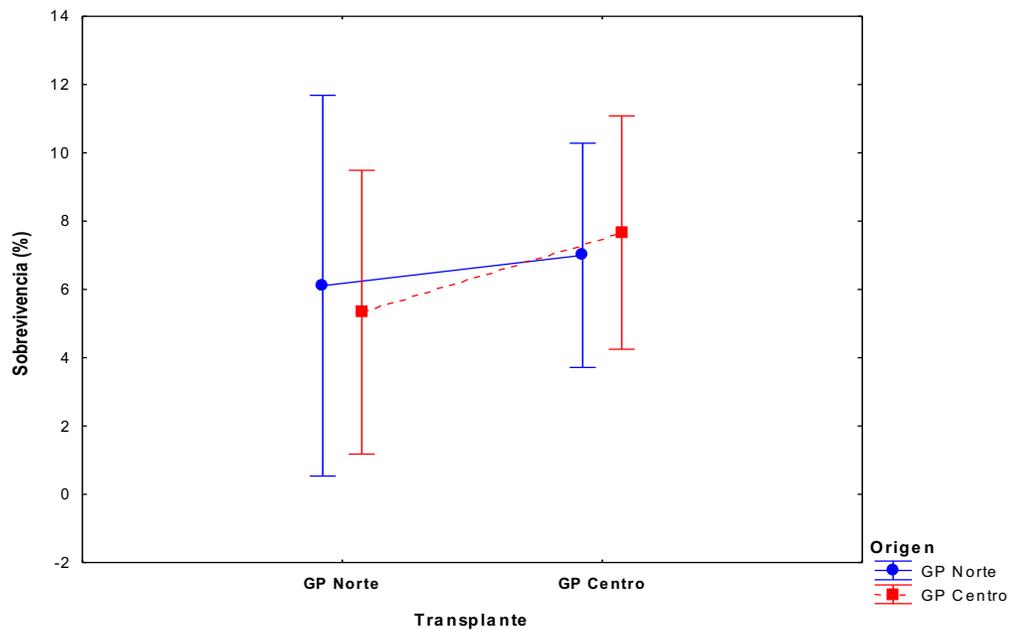


Figura 7. Norma de Reacción porcentaje final de Sobrevivencia en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.

iii.- Altura(cm):

Respecto de la variable altura, al realizar el análisis de la distribución de los datos, se obtuvo que estos presentan una distribución no normal (K-S $d= 0,08112$; Lilliefors $p < 0,01$). Considerando lo anterior, se realizó un Análisis de Varianza Factorial, utilizando para ello un Modelo Lineal Generalizado, asumiendo una distribución del tipo Poisson, para determinar si el comportamiento de los individuos difiere significativamente al ser sometidos a crecer tanto en su lugar de origen, respecto de sitios con condiciones ambientales contrastantes.

Al realizar dicho análisis agrupando a las poblaciones en Grupos Poblacionales (Norte y Centro), tanto para el origen de los individuos, como así también para el sitio de transplante, se obtuvo que presentan diferencias significativas, y no así la interacción entre ambas variables (Wald $X^2_{(1)} = 1,8233$; $p = 0,17692$) (Tabla 9 y Figura 8). En la Figura 9 se observa con mayor detalle las diferencias tanto en lo que respecta al origen de los individuos de *Eschscholzia californica*, y respecto del lugar en el cual se realiza el transplante. En ambos casos la altura es mayor en el Grupo Poblacional Norte.

Tabla 9. Resultados Análisis de Varianza Factorial (Modelo Lineal Generalizado) obtenidos para la variable Altura (cm).

Efecto	DF	Wald – Stat.	P
Origen	1	23,69	0,000001
Transplante	1	106,55	0,000000
Origen * Transplante	1	1,82	0,176925

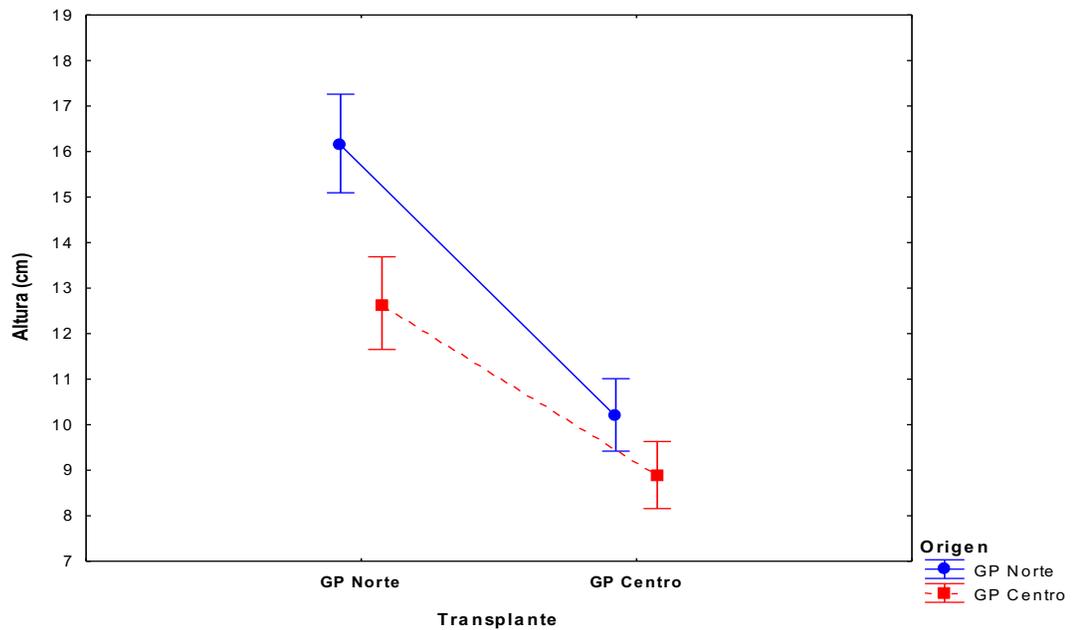


Figura 8. Norma de Reacción correspondiente a la variable Altura (cm) en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.

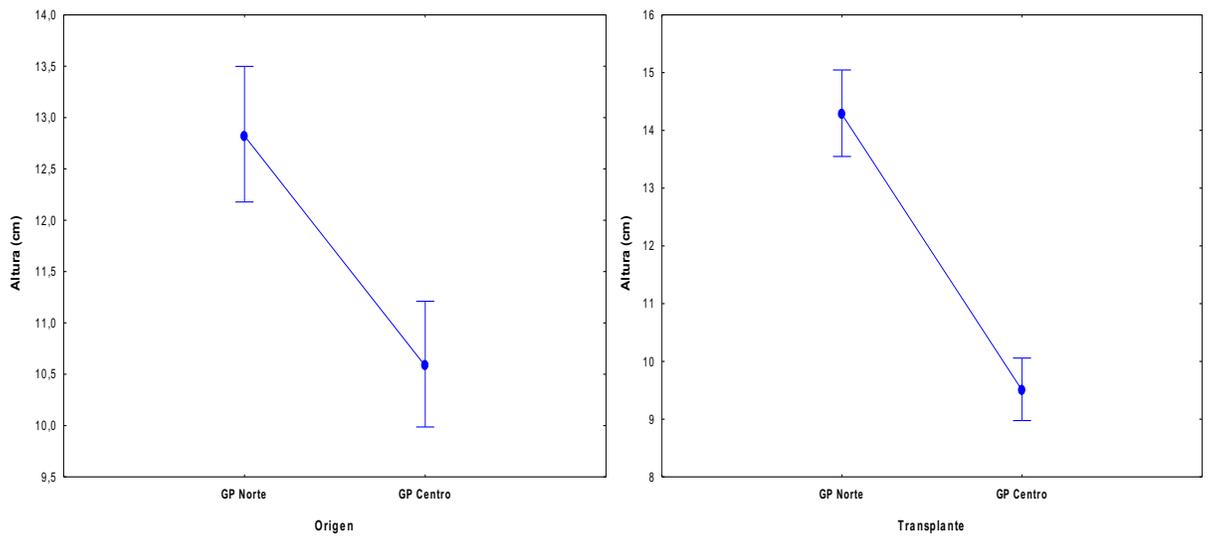


Figura 9. Gráfica que representa el promedio de Altura, tanto para los distintos orígenes de los individuos (izquierda), como así también para los distintos sitios en los cuales fue realizado el transplante (derecha).

iv.- Número Total de Estructuras Reproductivas (N° ER):

Respecto de la variable N° ER, al realizar el análisis de la distribución de los datos, se obtuvo que estos presentan una distribución no normal (K-S $d= 0,37959$; Lilliefors $p < 0,01$). Considerando lo anterior, se realizó un Análisis de Varianza Factorial, utilizando para ello un Modelo Lineal Generalizado, asumiendo una distribución del tipo Poisson, para determinar si el comportamiento de los individuos difiere significativamente al ser sometidos a crecer tanto en su lugar de origen, respecto de sitios con condiciones ambientales contrastantes.

Al realizar dicho análisis agrupando a las poblaciones en Grupos Poblacionales (Norte y Centro), se encontró que existen diferencias significativas tanto en lo que respecta al origen de las plantas, como así también al lugar en el cual se realiza el transplante, y finalmente, también se observan diferencias significativas en lo que respecta a la interacción entre el origen y el lugar de transplante (Tabla 10 y Figura 10).

Así, en la Figura 11, se observa que las plantas que presentan un mayor número de estructuras reproductivas, son aquellas provenientes del GP Norte, mientras que el Grupo Poblacional de Transplante en el que se presenta mayor número de estructuras reproductivas, es el GP Centro.

Tabla 10. Resultados Análisis de Varianza Factorial (Modelo Lineal Generalizado) obtenidos para la variable Número Total de Estructuras Reproductivas.

Efecto	DF	Wald – Stat.	P
Origen	1	30,417	0,000000
Transplante	1	1425,537	0,000000
Origen * Transplante	1	14,108	0,000173

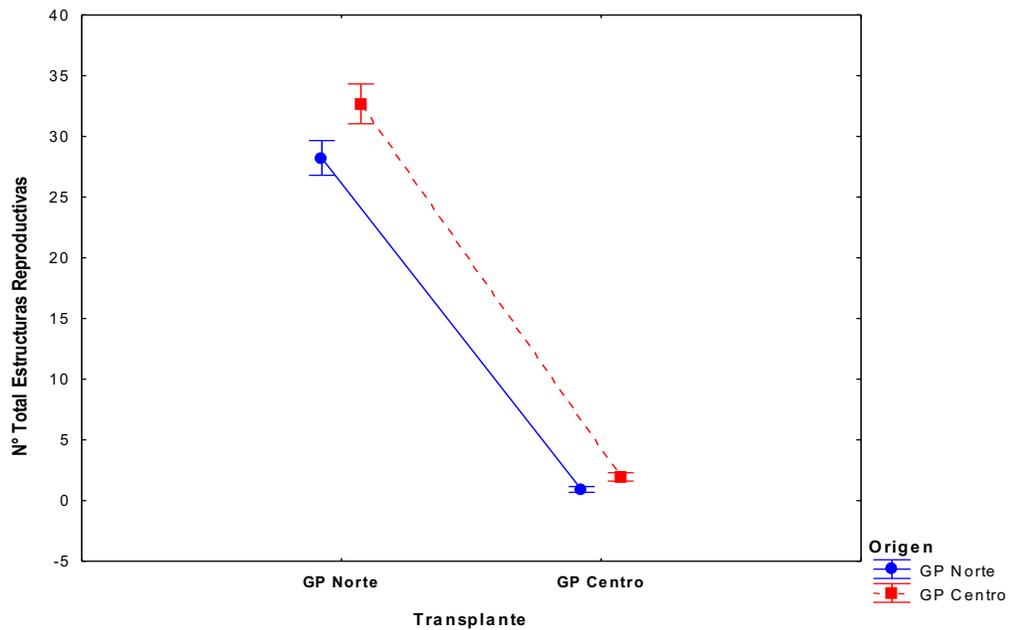


Figura 10. Norma de Reacción correspondiente a la variable Número Total de Estructuras Reproductivas en experimento de Transplante Recíproco. Resultados obtenidos a partir de la agrupación de las poblaciones en Grupos Poblacionales.

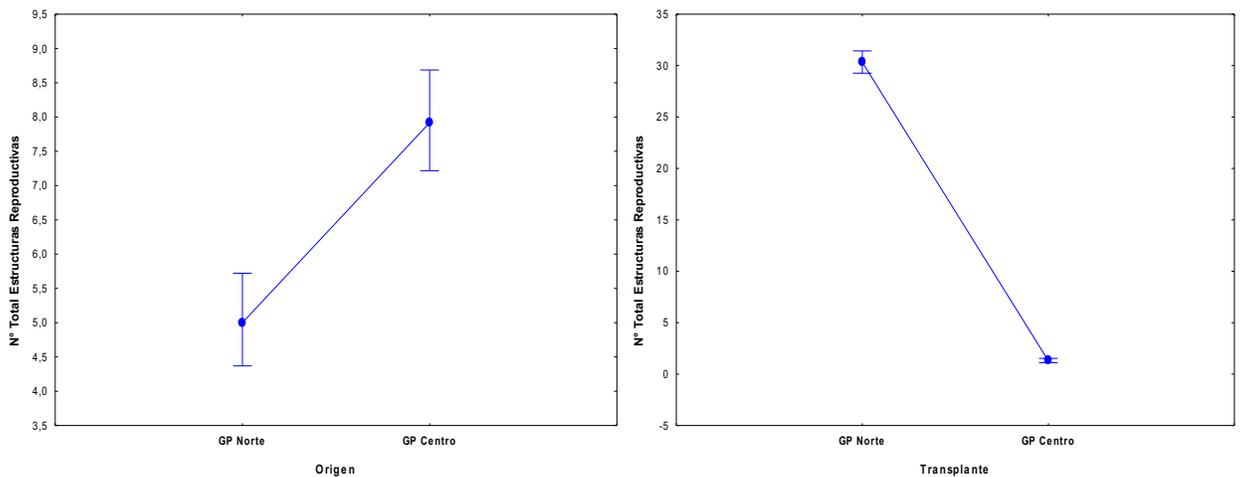


Figura 11. Gráfica que representa el promedio del Número Total de Estructuras Reproductivas, tanto para los distintos orígenes de los individuos (izquierda), como así también para los distintos sitios en los cuales fue realizado el transplante (derecha).

6. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos, dan cuenta de que las diferencias fenotípicas observadas en las poblaciones naturales de *Eschscholzia californica* en su rango de distribución en Chile, presentan diferencias en su expresión del fenotipo, pero sin embargo estas diferencias no pueden ser atribuidas exclusivamente a plasticidad fenotípica, ni a adaptación local. En línea con el trabajo de Maron *et al.* (2007), quienes al realizar experimentos de jardín común utilizando como modelo la hierba de San Juan (*Hypericum perforatum*), determinaron que en un proceso de invasión ocurren a la vez, y sobre diferentes rasgos, mecanismos de plasticidad fenotípica y adaptación local.

¿Plasticidad fenotípica?

A partir del experimento de Jardín Común, se obtuvo que las poblaciones de *Eschscholzia californica* presentan diferencias en la expresión de su fenotipo, siendo éstas estadísticamente significativas en las variables germinación y N° ER. Para ambas variables se obtuvo un patrón similar, encontrando los valores más altos en los límites de la distribución de *E. californica* en Chile (a excepción de la población Hualqui, para el caso el N° ER).

Las poblaciones que presentaron un mayor porcentaje de germinación corresponden Camino La Serena, en el extremo norte, y Hualqui, en el extremo sur. A diferencia de lo encontrado en este estudio, Sugiyama (2002), al estudiar el comportamiento de *Dactylis glomerata* realizando para ello experimentos de jardín común, encontró que las plantas provenientes de los extremos de distribución de la especie (en un área invadida), germinaban menos que las que provenían de la zona centro de la distribución, atribuyendo dicho fenómeno al tamaño de las semillas, y a cómo esto influye en el éxito del establecimiento de las especies. Castillo (2015), a partir de estudios genéticos, indica que no existiría un efecto de las variables ambientales sobre la dispersión efectiva de *Eschscholzia californica*. En la misma línea Alpert y Holzapfel (2000), señalan que el comportamiento de las especies invasoras y el éxito de su invasibilidad será dependiente de qué tan estresante sea el hábitat en el cual se desarrollen, de esta manera, mientras menos estresante sea el ambiente, más exitosa será la invasión, algo similar a lo reportado por Erfmeier *et al.* (2010), quienes determinaron que al menos para el caso de *Acer negundo* las condiciones del hábitat, si bien son relevantes en lo que respecta al éxito de invasión, son menos importantes que las características de origen de las semillas utilizadas para los experimentos realizados. Por otra parte, similar a lo encontrado por Castillo *et al.* (2013), quien al sembrar semillas de *E. californica* enterradas y protegidas de la luz obtuvo una germinación promedio de 55%, en este estudio el porcentaje promedio de germinación fue de un 54,17%.

Respecto del N° ER, se obtuvo los valores más altos en Treguaco y en Camino La Serena, con un promedio de 6,9 +/- 11,2 y de 6,7 +/- 9,5 estructuras por individuo, respectivamente

(Figura 3). Cabe destacar que la desviación estándar tan grande, se atribuye en este caso a que un gran número de individuos no presentaron estructuras reproductivas, por ejemplo, para el caso de Treguaco, de los 10 individuos vivos 4 no presentaron estructuras reproductivas (Tabla 5).

Los resultados reportados tanto para la variable germinación como así también para el Número Total de Estructuras Reproductivas es consistente con lo reportado por Castillo (2015), donde, a partir del análisis genético de *E. californica*, fue posible diferenciar dos grandes grupos poblacionales, estando juntas, en uno de ellos, las poblaciones del extremo norte y sur de la distribución de *E. californica* en Chile.

A diferencia de lo reportado por Meilhac *et al.* (2020), quienes indicaron que la altura es un rasgo altamente plástico, así como también Leger & Rice (2007), quienes encontraron que al realizar experimentos de jardín común con semillas de *E. californica*, provenientes de diferentes poblaciones en Chile, éstas presentaban diferencias significativas en cuanto al tamaño de las plantas, cuando el origen de estas era el interior, o la costa; los resultados de este trabajo indican que no hay diferencias significativas en la altura de los individuos, para las poblaciones estudiadas. De la misma manera, para la variable N° DT, ésta no presentó diferencias significativas.

Los resultados obtenidos a partir del experimento de jardín común, coinciden con otras investigaciones que plantean que la plasticidad fenotípica no tiene que ocurrir para todos los rasgos, de hecho, un genotipo puede ser plástico para ciertos rasgos en ciertos conjuntos de ambientes, o bien para el mismo rasgo en otros conjuntos de ambientes

(Sultan 1995, Pligliucci 2001, Russo & Kitajima 2016), por lo tanto, no necesariamente todas las variables bajo estudio deben presentar el mismo comportamiento. De todos modos, en caso de que se observe plasticidad fenotípica en rasgos funcionales, y a su vez, estos mejoren la supervivencia y la reproducción de los individuos, esta puede ser considerada adaptativa (Griffith & Sultan 2005, Richards *et al.* 2006).

Cabe destacar, que la plasticidad fenotípica puede verse expresada tanto a nivel de individuos, lo que se observa a través de una mejoría en su desempeño (*i.e.* presentando mayor crecimiento, germinación, etc.), o bien a nivel poblacional, afectando así, la demografía de la especie a través de una mayor sobrevivencia, fecundidad, y posiblemente adecuación biológica (Richards *et al.* 2006; Funk 2008; Pichancourt & Klinken 2012; Maldonado-Chaparro *et al.* 2017).

O ¿Adaptación local?

A partir de los resultados obtenidos del experimento de Transplante Recíproco, se obtuvo que si bien existen diferencias en la expresión del fenotipo entre individuos de *Eschscholzia californica* éstos no presentan un mayor desempeño al desarrollarse en su Grupo Poblacional de origen, sino que más bien tienden a comportarse de manera similar dependiendo el lugar en el cual sea realizado el Transplante.

Para el caso de la variable germinación, se obtuvo que existen diferencias significativas respecto del origen de los individuos, y no respecto del lugar en el cual se realiza el transplante, ni respecto de la interacción entre ambos factores, similar a lo indicado por Castillo (2015) y Erfmeier *et al.* (2010), quienes indican que el desempeño de las plantas

invasoras, si bien se ve influenciado por las condiciones del hábitat en el cual se desarrollan, es más relevante el origen de estas. Si bien se observó que los individuos cuyo origen es el GP Centro, presentan una mayor germinación que los provenientes del GP Norte, y que dichas diferencias son estadísticamente significativas (similar a lo observado por Sugiyama (2002)), al observar la variable sobrevivencia, se puede observar que no hay diferencias significativas entre los Grupos Poblacionales, para ninguno de los efectos estudiados, de esta manera, al analizar la variable sobrevivencia, se observa que aun cuando los individuos provenientes del GP Centro germinan significativamente más que los provenientes del GP Norte, éstos no logran sobrevivir, obteniendo finalmente un valor similar de sobrevivencia para ambos Grupos Poblacionales. Por otra parte, el resultado obtenido para la variable germinación coincide, en lo que a rango de distribución se refiere, a lo indicado en el trabajo de Peña-Gómez *et al.* (2014) quienes realizaron una proyección del nicho climático de origen de *Eschscholzia californica* (*i.e.* California, Estados Unidos) en Chile, y obtuvieron como resultado, que el sector que tiene una mayor probabilidad de ocurrencias de dicha especie, es la zona comprendida entre los 33 y 34° de Latitud Sur, lo cual es coincidente con el Grupo Poblacional Centro, el cual abarca entre los 32 y 33° de Latitud Sur.

Respecto de los resultados de la variable altura, estos indican que tanto el origen de los individuos, como así también el lugar en el cual se realiza el transplante, presentan diferencias significativas. Así, los individuos provenientes del GP Norte, presentan una altura promedio mayor que las del GP Centro (12,93cm y 10,47cm respectivamente), independiente del GP en el cual se desarrollen. De la misma manera, el Grupo Poblacional

de Transplante influye en la altura presentada por los individuos, independiente del origen de estos, considerando que los individuos que se desarrollaron en el GP Norte presentaron una altura promedio de 14,49cm, mientras que aquellos que lo hicieron en el GP Centro, presentaron una altura promedio de 9,52cm. Al respecto, en un trabajo realizado por Willis *et al.* (2000), indican que la variación en altura y el incremento de ésta, no necesariamente implica una diferenciación genética entre las poblaciones, sino que más bien, refleja una respuesta plástica a un nuevo ambiente, de forma que los sitios recientemente invadidos van a tener poblaciones con individuos de un tamaño mayor.

Respecto de los resultados obtenidos, la variable que presenta mayores diferencias es el N° ER, en el cual es significativo tanto el origen de los individuos, como así también el grupo poblacional en el cual se realiza el transplante, y la interacción entre ambos factores. Al respecto, los individuos cuyo origen es el GP Centro presentan un mayor número de estructuras reproductivas que las plantas cuyo origen es el GP Norte. No obstante, independiente de su grupo poblacional de origen, los individuos presentan en promedio un mayor número de estructuras reproductivas al desarrollarse en el GP Norte (30,28), que cuando se desarrollan en el GP Centro (1,41).

Al analizar en conjunto las variables, se observa que si bien hay diferencias en la expresión del fenotipo de los individuos de *E. californica*, pudiendo inclusive existir diferencias significativas en los efectos origen, transplante y en la interacción entre ellos, los resultados obtenidos para los experimentos de transplante recíproco no entregan evidencia suficiente para que nos podamos referir a que las poblaciones presentan adaptación local, puesto que para ninguna de las variables, el desempeño de los individuos al crecer en su

grupo poblacional de origen fue mayor al presentado en el grupo poblacional que presentaba condiciones ambientales contrastantes.

Respecto de lo anterior, similares resultados fueron obtenidos por Sanfuentes (2014), quien al realizar tanto experimentos de trasplante recíproco como así también de jardín común, obtuvo que los individuos de esta especie tienden a presentar un fenotipo similar independiente de su población de origen.

Si consideramos que la adaptación local es un patrón tal, que en un hábitat dado, el genotipo residente presenta una mayor adecuación biológica que el genotipo originario de otros hábitat (Kawecki & Ebert 2004), y que según lo señalado por Matesanz *et al.* (2012), al existir adaptación local, las plantas crecen mejor en sitios que posean las mismas características de su población de origen, frente a otras con condiciones distintas, y a lo señalado por Stearns quien en el año 1989 indicó que el criterio para la identificación de una adaptación, es un cambio en el fenotipo que se produce en respuesta a una relación ambiental específica a esa señal, y que la relación de ello puede resultar en una mejora en el crecimiento, sobrevivencia o reproducción; entonces, los resultados obtenidos del experimento de trasplante recíproco estarían dando cuenta de que las diferencias observadas entre las poblaciones de *Eschscholzia californica*, se deben a causas distintas de la adaptación local.

Eschscholzia californica, una exitosa invasora

A partir de los resultados obtenidos tanto de los experimentos de jardín común, como así también de los experimentos de trasplante recíproco, no se puede descartar que las

poblaciones de *Eschscholzia californica* analizadas en este estudio presentan mecanismos de plasticidad fenotípica, y que, a la vez, están sometidas a procesos de adaptación local. Lo anterior toda vez que ambos procesos no son excluyentes, sino que más bien trabajan en conjunto. Según lo planteado por Pligliucci (2001), la amplitud del nicho ecológico de una especie invasora, y por lo tanto, el éxito de la invasión de esta, puede ser mejorado por la habilidad de manifestar diferentes fenotipos bajo una gran variedad de condiciones ambientales. Además, se ha documentado que la plasticidad fenotípica jugaría un rol fundamental en la colonización inicial de nuevos hábitats, mientras que la adaptación local, lo haría una vez que las poblaciones ya se encuentran establecidas, fijando los fenotipos más adecuados al nuevo hábitat (Godoy *et al.* 2011). Al respecto, varios autores, han encontrado que las plantas invasoras, pueden presentar ambos mecanismos a la vez, lo que favorece la ampliación de su rango de distribución, y les permite tener mayor éxito en la invasión de nuevos sitios (Parker *et al.* 2003; Bossdorf *et al.* 2009; Ross *et al.* 2009; Godoy *et al.* 2011). Por ejemplo, Godoy *et al.* (2011) señalan que, si bien la adaptación local es un patrón bien documentado respecto de las variaciones fenotípicas de poblaciones de la misma especie para distintos ambientes, existen varios mecanismos que actúan e interactúan para permitir que las poblaciones persistan bajo condiciones ambientales variables en el ambiente invadido. Por otra parte, Palacio-López & Gianoli (2011), realizaron un estudio de meta análisis, a partir del cual obtuvieron que especies “nativas” e “invasoras” relacionadas entre sí, no presentan un patrón concluyente respecto de cuál de estas presenta mayor plasticidad fenotípica, de esta forma indican que los mecanismos de plasticidad fenotípica podrían jugar un rol fundamental en la etapa inicial de las invasiones biológicas, y una vez que las nuevas poblaciones ya están establecidas,

los mecanismos de adaptación local, serían los que permiten el verdadero éxito de la invasión.

Además, hay que señalar que las variaciones en el fenotipo de una misma especie, entre distintas poblaciones, pueden reflejar, entre otros factores, diferencias en los gradientes de recursos y en gradientes climáticos (Thuiller *et al.* 2004; Long *et al.* 2011).

Finalmente, para futuros estudios, se ha de considerar que además de hacer experimentos de campo, estos deben ser complementados con análisis genéticos, que permitan explicar con mayor profundidad, las diferencias fenotípicas observadas en poblaciones de especies invasoras.

7. BIBLIOGRAFÍA

- ALPERT P, BONE E & C HOLZAPFEL (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 3(1): 52-66
- ARREDONDO-NÚÑEZ A (2011) Diferenciación de los sistemas reproductivos y despliegues florales en *Eschscholzia californica* (Papaveraceae) en un gradiente altitudinal. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- ARROYO MTK, MARTICORENA C, MATTHEI O & L CAVIERES (2000) Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. In: *Invasive species in a changing world* (HA Mooney & RJ Hoobs, eds), pp. 385-421. Island Press, Washington, DC.
- BAKER HG (1955) Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*. 9: 347-349
- BOSSDORF O, LIPWSKY A & D PRATI (2009) Selection of preadapted populations allowed *Senecio inaequidens* to invade Central Europe. *Diversity and Distributions*. 14: 676-685
- CASTILLO ML (2015) The invasive process with low dispersal: the case of the California poppy *Eschscholzia californica*. Tesis de Magister. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

- CASTILLO ML, BUSTAMANTE R, PEÑA-GOMEZ F, GUTIÉRREZ V, REYES C, ARREDONDO-NUÑEZ A & M MAREY (2013) Negative photoblastism in the invasive specie *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae): Patterns of altitudinal variation in native and invasive range. *Gayana Botanica*. 70(2) 331-337
- COLAUTTI R, MARON J & S BARRET (2009) Common garden comparisons of native and introduced plant populations: latitudinal clines can obscure evolutionary inferences. *Evolutionary Applications*. 2: 187-199
- COOK SA (1961) Genetic system, variation, and adaptation in *Eschscholzia californica*. *Evolution* 16(3): 278-299
- DAEHLER C (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34: 183-211
- DAVIDSON A, JENNIONS M & A NICOTRA (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*. 14: 419-431
- DROSTE T, FLORY S & K CLAY (2010) Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass. *Plant Ecology*. 207: 297-306
- ENGLISH V & D KEITH (2015) Assessing risk to ecosystems within biodiversity hotspots: a case study from southwestern Australia. *Austral Ecology*. 40: 411-422
- ERFMEIER A, BÖHNKE M & H BRUELHEIDE (2011) Secondary invasion of *Acer negundo*: the role of phenotypic responses versus local adaptation. *Biological Invasions*. 13: 1599-1614
- FRIAS LD, GODOY R, ITURRA P, KOREF-SANTIBÁÑEZ S, NAVARRO J, PACHECO N & GL STEBBINS (1975) Polymorphism and geographic variation of flower color in Chilean populations of *Eschscholzia californica*. *Plant Systematics and Evolution*. 123: 185-198
- FUNK JL (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*. 96: 1162–1173

- GENTON B, KOTANEN P, CHEPTOU PO, ADOLPHE C & J SHYKOFF (2005) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia*. 146: 404-414
- GIANOLLI E (2004) Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. In: *Fisiología ecológica en plantas: Mecanismos y respuestas al estrés en los ecosistemas*. Ed: Hernán Marino Cabrera. EUV. Valparaíso, Chile. 13-25 p.
- GODOY O, SALDAÑA A, FUENTES N, VALLADARES F & E GIANOLLI (2011) Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*. 13: 1615-1625
- GRIFFITH T, SULTAN SE (2005) Shade tolerance plasticity in response to neutral versus Green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist*. 166: 141-148
- GUPTA S & R NARAYAN (2012) Phenotypic plasticity of *Chenopodium murale* across contrasting habitat conditions in peri-urban areas in Indian dry tropics: Is it indicative of its invasiveness?. *Plant Ecology*. 213: 493-503
- GUREVITCH J, FOX G, WARDLE G, INDERJIT & D TAUB (2011) Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters*. 14: 407-418
- HOLT R (1985) Population dynamics in two-patch environments: Some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology*. 28: 181-208
- HOLT R (2003) On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*. 5: 159-178
- HOOFTMAN DAP, OOSTERMEIJER JGB & JCM DEN NIJS (2006) Invasive behavior of *Lactuca serriola* (Asteraceae) in the Netherlands: Spatial distribution and ecological amplitude. *Basic and Applied Ecology*. 7: 507-519
- HULME PE (2008) Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack?. *Functional Ecology*. 22: 3-7

- KANG H & R PRIMACK (1991) Temporal variation of flower and fruit size in relation to seed yield in *Celandine poppy* (*Chelidonium majus*: Papaveraceae). *American Journal of Botany*. 78: 711-722
- KAWECKI TJ (2008) Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 22: 415-427
- KAWECKI TJ & D EBERT (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*. 7(12): 1225-1241
- KOLLMANN J & MJ BAÑUELOS (2004) Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Diversity and Distributions*. 10: 377-385.
- LEE C (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 17: 386-391
- LANDE R & SJ ARNOLD (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*. 37: 1210-1226
- LEGER E & K RICE (2003) Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters*. 6: 257-264
- LEGER E & K RICE (2007) Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive poppies (*Eschscholzia californica*). *Journal of Evolutionary Biology*. 20: 1090-1103
- LI XM, SHE DY, ZHANG DY & WJ LIAO (2015) Life history trait differentiation and local adaptation in invasive populations of *Ambrosia artemisiifolia* in China. *Oecologia*. 177: 669-677
- LONG W, ZANG R, SCHAMP BS & Y DING (2011) Within- and among- species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. *Oecologia*. 167: 1103-1113
- MALDONADO-CHAPARRO AA, READ DW & DT BLUMSTEIN (2017) Can individual variation in phenotypic plasticity enhance population viability?. *Ecological Modelling*. 352: 19-30

- MARON J, VILÀ M, BOMMARCO R, ELMENDORF S & P BEARDSLEY (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*. 74: 261-280
- MARON J, ELMENDORF S & M VILA (2007) Contrasting plant physiological adaptation to climate in the native and introduced range of *Hypericum perforatum*. *Evolution*. 61: 1912-1924
- MATESANZ S, HORGAN-KOBELSKI T & SE SULTAN (2012) Phenotypic plasticity and population differentiation in an ongoing species invasion. *PLoS One*. 7(9): e44955
- MEILHAC J, DESCHAMPS L, MAIRE V, FLAJOULOT S & I LITRICO (2020) Both selection and plasticity drive niche differentiation in experimental grasslands. *Nature Plants*. 6: 28-33
- MONTAGUE JL, BARRETT SCH & CG ECKERT (2007) Re-establishment of clinal variation in flowering time among introduced populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*, Lythraceae). *Journal of Evolutionary Biology*. 21(1): 234-245
- ORDONEZ A, WRIGHT I & H OLFF (2010) Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology*. 24: 1353-1361
- PALACIO-LÓPEZ K & E GIANOLI (2011) Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: a meta-analysis. *Oikos*. 120: 1393-1401
- PARKER IM, RODRIGUEZ J & ME LOIK (2003) An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology*. 17: 59-72
- PEÑA-GÓMEZ F (2009) Dinámica del banco de semillas de *Eschscholzia californica* en un gradiente altitudinal: consecuencias para la regeneración. Tesis, Universidad de Chile, Chile
- PEÑA-GÓMEZ F & RO BUSTAMANTE (2012) Life history variation and demography of the invasive plant *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae), in two altitudinal extremes, Central Chile.. *Gayana Botánica*. 69: 60-69
- PEÑA-GÓMEZ F, GUERRERO P, BIZAMA G, DUARTE M & RO BUSTAMANTE (2014) Climatic Niche Conservatism and Biogeographical Non-Equilibrium in

- Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae), an Invasive Plant in the Chilean Mediterranean Region Plos One. 9(8): 1-8
- PERKINS LB & RS NOWAK (2013) Invasion syndromes: hypotheses on relationships among invasive species attributes and characteristics of invaded sites. Journal of Arid Land. 5(3): 275-283
- PICHANCOURT JB & RD VAN KLINKEN (2012). Phenotypic plasticity influences the size, shape and dynamics of the geographic distribution of an invasive plant. PlosOne. 7(2): 1-12
- PLIGLIUCCI M (2001) Phenotypic plasticity; beyond nature and nurture. John Hopkins University Press, Baltimore.
- PREMOLI A & P MATHIASSEN (2011) Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. Ecología Austral. 21: 251-269
- PULLIAM H (1988) Sources, sinks, and population regulation. The American Naturalist. 132: 652-661
- PYSEK P & DM RICHARDSON (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?. Biological Invasions(ed. W. Nentwig), pp. 97–126. Ecological Studies 193, Springer-Verlag, Berlin & Heidelberg.
- RICHARDS CL, BOSSDORF O, MUTH NZ, GUREVITCH J & M PIGLIUCCI (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. Ecology Letters. 9: 981-993
- RICHARDSON D, PYSEK P, REJMANEK M, BARBOUR M, PANETTA F & C WEST (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distributions. 6: 93-107
- RIIS T, LAMBERTINI C, OLESEN B, CLAYTON JS, BRIX H & BK SORRELL (2010) Invasion strategies in clonal aquatic plants: are phenotypic differences caused by phenotypic plasticity or local adaptation?. Annals of Botany. 106(5): 813-822
- ROSS C, FAUST D & H AUGE (2009) *Mahonia* invasions in different habitats: local adaptation or general-purpose genotypes?. Biological Invasions. 11: 441-452

- ROY BA (1998) Differentiating the effects of origin and frequency in reciprocal transplant experiments used to test negative frequency-dependent selection hypotheses. *Oecologia*. 115: 73-83
- RUSSO SE & K KITAJIMA (2016) The ecophysiology of leaf lifespan in tropical forests: adaptive and plastic responses to environmental heterogeneity: In “Tropical Tree Physiology”. Springer International Publishing. 357-383 pp.
- SAKAI A, ALLENDORF F, HOLT J, LODGE D, MOLOFSKY J et al. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 32: 305-332
- SANFUENTES C (2014) Tolerancia de *Eschscholzia californica* en ambientes saturados por cobre: ¿Adaptación local como una respuesta evolutiva?. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- SIMBERLOFF D (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40: 81-102
- STEARNS SC (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*. 39 (7): 436-445
- SUGIYAMA S (2002) Geographical distribution and phenotypic differentiation in populations of *Dactylis glomerata* L. in Japan. *Plant Ecology*. 169(2): 295-305
- SULTAN S (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*. 44: 363-383
- THUILLER W, LAVOREL S, MIDGLEY G & S LAVERGNE (2004) Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology*. 85: 1688-1699
- VELIZ D, GAUCI R & RO BUSTAMANTE (2012) Characterization of novel microsatellites markers for *Eschscholzia californica* (Papaveraceae), an invasive species in Chile. *American Journal of Botany*. 99(9): e366-e368
- VELLEND M, HARMON L, LOCKWOOD J, MAYFIELD M, RANDALL A, WARES J & D SAX (2007) Effects of exotic species on evolutionary diversification. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 22: 481-488

- VON HOLLE B & D SIMBERLOFF (2005) Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology*. 86: 3212-3218
- WEBER E (1998) The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *Journal of Biogeography*. 25: 147-154.
- WEST-EBERHARD MJ (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20: 249-278
- WILLIS A, MEMMOTT J & R FORRESTER (2000) Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species?. *Ecology Letters*. 3: 275-283
- XU CY, JULIEN M, FATEMI M, GIROD C, VAN KLINKEN R, GROSS C & S NOVAK (2010) Phenotypic divergence during the invasion of *Phyla canescens* in Australia and France: evidence for selection-driven evolution. *Ecology Letters*. 13: 32-44
- ZAMORANO D (2014) Compromiso entre el peso y el número de semillas en poblaciones de la planta invasiva *Eschscholzia californica* . Tesis de Título, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.