

UCH-FC
MAG-EBE
A774
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE POST GRADO

PROGRAMA MAGISTER EN CIENCIAS MENCIÓN ECOLOGÍA Y BIOLOGÍA EVOLUTIVA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

**DIFERENCIACIÓN DE LOS SISTEMAS REPRODUCTIVOS Y
DESPLIEGUES FLORALES EN *ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA***

(PAPAVERACEAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL

Tesis

**Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

**Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología
y Biología Evolutiva**

Facultad De Ciencias

Por

Alicia Ximena Arredondo Núñez

Abril, 2011

Director de Tesis Dr: Ramiro O. Bustamante Araya

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

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

ALICIA XIMENA ARREDONDO NUÑEZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendida el día 22 de Junio de 2010.

Director de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Rodrigo Vásquez

Dr. Luis Felipe Hinojosa



The image shows two handwritten signatures in blue ink. The top signature is over a circular stamp that reads "FACULTAD DE CIENCIAS BIBLIOTECA CENTRAL U. DE CHILE". The bottom signature is over a horizontal dotted line.



DEDICATORIA

A mi amada hija por las horas de ausencia y la escasez de alita durante los períodos críticos, a mis padres por el esfuerzo y el aliento, a mi hermana (mi monona amada) por que riendo y llorando en su compañía, las alegrías fueron enormes y las penas menos eternas.

A mi eterna amiga, por decir siempre: Alicita mi pollita usted puede.

Por último quiero agradecer a mi querido Ramiro, por la confianza y el cariño, por el soporte y los abrazos de oso y también a mis amigos, Pauli, Gricel, Carmen Gloria y Carlitos, por que sin su presencia en este proyecto yo tendría menos sonrisas en la boca y muchísimas más arrugas en la cara.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco particularmente a mi profesor y tutor Ramiro Bustamante por las horas de trabajo que invirtió en mí, así como por generar los espacios para que aprendiera haciendo.

A Lohengrin Cavieres por sus positivos y desafiantes comentarios, que contribuyeron a dar mayor relevancia a mi trabajo, y también a Rodrigo Vásquez y Javier Simonetti, mis profesores del laboratorio de Ecología Terrestre, por hacer que mi estadía en este espacio haya sido de aprendizaje con amistad y cariño.

Agradezco también al Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM p05-002) por el financiamiento de esta tesis

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Dedicatoria	ii
Agradecimientos.....	iii
Índice de figuras.....	v
Resumen.....	vi
Abstract.....	vii
Introducción.....	1
Hipótesis.....	5
Objetivos.....	6
Métodos.....	7
Resultados.....	12
Discusión.....	14
Referencias bibliográficas.....	18

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Imagen ubicación de las poblaciones de <i>Eschscholzia californica</i> en camino a Farellones	23
Figura 2. Fotografía <i>Eschscholzia californica</i>	24
Figura 3. Comparación densidades de <i>E. californica</i> en dos altitudes.....	25
Figura 4. Fecundidad diferencial de <i>E. californica</i> en dos altitudes.....	26
Figura 5. Comparación tamaño de las flores de <i>E. californica</i> en dos altitudes.....	27
Figura 6. Duración de las flores en dos altitudes.....	28
Figura 7. Tasa de visitas en dos altitudes.....	29
Figura 8. Comparación porcentaje de órdenes presentes en dos altitudes.....	30
Figura 9. Comparación sistemas reproductivos de <i>E. californica</i> en dos altitudes.....	31
Figura 10. Índice de autoincompatibilidad de <i>E. californica</i> en dos altitudes.....	32
Figura 11. Fecundidad versus índice de autoincompatibilidad por individuo en dos altitudes	33
Figura 12. Promedio índice autoincompatibilidad para cada altitud versus número de semillas producidas por individuo.....	34
Figura 13. Porcentaje de autocompatibilidad, autocompatibilidad parcial y autoincompatibilidad por población.....	35
Figura 14. Comparación masa de las semillas por tratamiento de polinización a baja y alta altitud.....	36

RESUMEN

Las invasiones biológicas concitan gran interés entre los ecólogos principalmente por su potencial de afectar negativamente la biodiversidad. Una buena aproximación para determinar el éxito de las invasiones biológicas es evaluar su desempeño en condiciones limitantes, tales como los que ocurre a altas altitudes. Los gradientes altitudinales presentan fuertes variaciones microclimáticas en cortas distancias y una notoria disminución del número de polinizadores a medida que aumenta la altitud. Así, las especies sometidas a estos ambientes se adaptan a condiciones extremas tanto bióticas como abióticas. Por ejemplo, modificando sus sistemas reproductivos desde la autoincompatibilidad hacia la autocompatibilidad, y/o aumentando tanto el tamaño como la duración de las flores, estrategias que disminuirían el efecto de la escasez de polinizadores.

En este estudio se utilizó como modelo la especie invasora *Eschscholzia californica*, herbácea originaria de California y autoincompatible en su origen geográfico. Se estudiaron cuatro poblaciones de esta especie en un gradiente altitudinal en la Cordillera de los Andes (Camino a Farellones 900 y 2200 m s.n.m), donde se evaluaron las diferencias en sus sistemas reproductivos, tamaño y duración de las flores de esta especie y se obtuvieron los índices de autoincompatibilidad para cada población estudiada.

Los resultados muestran que *E. californica* no se comporta de acuerdo a lo esperado teóricamente respecto a sus sistemas reproductivos, siendo en promedio, autoincompatible a alta altitud y parcialmente autocompatible a baja altitud. También se observó que tanto la duración de las flores como el tamaño floral aumentan conforme aumenta la altitud, así como la presencia de variabilidad en los sistemas reproductivos coexistiendo tanto a baja como a alta altitud, lo que sugiere que esta especie se encontraría en condiciones de enfrentar con éxito diversos ambientes.

ABSTRACT

Biological invasions primarily concern ecologists for their potential to negatively affect biodiversity. A good determining factor of the success of biological invasions is to evaluate their success in limiting conditions such as altitudinal gradients. These conditions present strong microclimatic variation in short distances and a notable decrease in the number of pollinators as altitude increases. The species subjected to these environments should adapt to extreme conditions, both biotic and abiotic. For example, modifying their reproductive systems from self incompatibility to self compatibility, and/or increasing the size as well as the duration of flowers are strategies that diminish the effect of pollinator shortage.

In this study we used the invasive species *Eschscholzia californica*, an herb originating from California that is self incompatible in its geographic origin, as a model. We studied four populations of this species on an altitudinal gradient in the Cordillera de los Andes (Camino a Farellones 900 y 2200 m. s. n. m). We evaluated differences in reproductive systems, size and duration of flowers of this species and we obtained the rates of self incompatibility for each population under study

Our results show that *E. californica* does not behave as we theoretically expected in respect to its reproductive system, being self incompatible in high altitudes and partially compatible in low altitudes on average. We also observed that both size and duration of flowers increase with increasing altitude. This study draws attention to the high variability of the reproductive system, coexisting at both low and high altitude, which suggests that this species could be in a good position to successfully confront diverse environments

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas, es decir, la proliferación y persistencia de las especies en un nuevo rango biogeográfico (Vermeij 1996; Bohlen 2006; Falk-Petersen, Bohn et al. 2006), han concitado gran interés entre los ecólogos, habiendo consenso en que las invasiones biológicas son una consecuencia directa de las actividades humanas, un componente del cambio global y tienen el potencial de afectar negativamente a la biodiversidad (Rejmanek 1996).

Las explicaciones más plausibles para el éxito invasivo de las plantas se fundamentan básicamente en dos miradas, por una parte con hipótesis ecológicas, ya que para que una invasión sea exitosa deben existir atributos propios de la especie invasora, (tales como la secreción de sustancias alelopáticas y su superioridad competitiva), como también algunas propiedades de las comunidades receptoras (ausencia de enemigos naturales, y baja competitividad) (Kennedy 2002; Von Holle 2005). No obstante lo anterior, existe consenso que las determinantes más importantes para una invasión exitosa en plantas, son la presión de propágulos (Gewin 2005; Callaway R. 2006), la existencia de caminos y la fragmentación de hábitat (Pauchard and Alabak 2004), la perturbación antrópica y la ausencia de enemigos naturales (Lonsdale 1999; Hinz & Schwarzlaender 2004; ver Bossdorf 2005; Gross 2005; Garcia-Serrana 2007).

Una segunda mirada corresponde a hipótesis evolutivas, donde a nivel comunitario las relaciones que se establecen entre los atributos florales y los atributos de los polinizadores nativos residentes son claves para determinar el éxito invasivo de las plantas exóticas, ya que son los caracteres reproductivos quienes afectan a los procesos micro-evolutivos, modificando la transmisión y variación genética, la estructura poblacional, la respuesta selectiva y los patrones de diversificación genética (Barrett 2008). De hecho, la evolución de los sistemas reproductivos

de las plantas invasoras es considerada un mecanismo importante para entender su éxito una vez que han encontrado un hábitat ideal para colonizar.

La variación altitudinal puede ser considerada como un buen ejemplo de variación ambiental (Körner 2000) y en la medida que las plantas colonizan mayores alturas, encuentran más limitaciones para el establecimiento (Pauchard & Alabak 2004; Becker 2005); lo cual se debería, por una parte a que la estación de crecimiento está muy acotada a los meses de primavera y verano (Arroyo et al. 1982). Los gradientes altitudinales ofrecen también la oportunidad de encontrar cambios ambientales importantes a una escala espacial relativamente pequeña (Peterson et al. 1997). Dichos cambios pueden ser, el aumento en la velocidad del viento, bajas temperaturas (Di Castri & Hajek 1979) y disminución de los nutrientes en el suelo (Körner 2000); estas condiciones limitantes generan una disminución tanto del número como de la cobertura de las especies con el aumento en la altitud (Cavieres et al. 2000). Lo anterior sumado a la baja presencia de polinizadores genera en las plantas un escenario en que las probabilidades de reproducción son menores comparadas con altitudes más bajas (Arroyo et al. 1983).

Pese a las difíciles condiciones de las altas altitudes, las plantas invasoras han logrado extender su dispersión altitudinal, quizás como resultado de una adaptación local al crecimiento a grandes altitudes (Becker 2005). Una de estas adaptaciones podría ser la existencia de diferentes mecanismos que permitan el aseguramiento reproductivo, donde la selección favorece el aumento de la autopolinización dado que los polinizadores son escasos (Baker 1955). Diversos artículos apoyan esta idea (Eckert & Schaefer 1998; Fausto et al. 2001; Elle & Carney 2003); no obstante su rol pionero en el estudio de la evolución de los sistemas reproductivos, existen estudios en que no se ha podido confirmar de manera inequívoca esta hipótesis.

Por otra parte existe una tendencia a aumentar el número de semillas producidas como mecanismo de aseguramiento reproductivo, aunque algunas especies mantienen su auto

incompatibilidad (Berry & Calvo 1989; Rovere et al. 2006), lo que evita las consecuencias negativas de la autofecundación (Li & Newbiggin 2002) y es una barrera genética a la autofertilización, lo que promueve a su vez un incremento de la variabilidad genética. Opuestamente, las plantas auto-compatibles pueden proveer aseguramiento reproductivo e involucra bajos costos en términos de sus requerimientos energéticos para producir semillas (Franklin-Tong 2008). Estas últimas, de acuerdo a la regla de Baker, tienen más probabilidades de ser colonizadoras exitosas que aquellas auto-incompatibles (Rambuda and Johnson 2004).

La autopolinización implica transferencia del grano de polen desde las anteras al estigma en la misma flor (autogamia intrafloral) o entre flores de la misma planta (geitonogamia). La primera puede o no requerir de servicios de polinización, pero en el segundo mecanismo, la presencia de polinizadores es obligada (Arroyo, 1976). Por otra parte, si existe transferencia de polen mediante polinizadores entre flores de diferentes individuos, se habla de xenogamia o polinización cruzada.

Mientras los polinizadores decrecen en altitud, las plantas promueven básicamente dos estrategias para aumentar las probabilidades de producir semillas. La primera corresponde a un aumento en las probabilidades de auto-polinización (hipótesis de aseguramiento reproductivo), lo que implica aumentar su tasa reproductiva sin la presencia de polen exógeno. La segunda estrategia dice relación con el aumento del atractivo de las flores hacia los polinizadores, lo que puede ocurrir aumentando la longitud del período de floración (Arroyo et al. 1981), aumentando el tamaño floral o ambas respuestas en conjunto (véase Arroyo et al. 2006).

En resumen, un mecanismo para explicar el éxito invasivo de algunas especies es estudiando sus sistemas reproductivos, sus fenotipos florales y atributos de historia de vida, conectando así fisiología, demografía y evolución (Obeso 2002). Ésta aproximación puede ser particularmente importante en especies exóticas.

Chile cuenta con cerca de 700 especies de plantas exóticas, la mayoría originarias de Eurasia y norte de África (70,1%). Considerando que el número de especies invasoras va a seguir incrementando en el futuro (Pauchard et al. 2004), es relevante evaluar empíricamente en qué medida el gradiente altitudinal modifica la biología reproductiva de las plantas introducidas, de modo de poder comprender los mecanismos ecológicos y evolutivos que las pueden hacer exitosas incluso en ambientes estresantes. Este punto es relevante también en un contexto de cambio global, pues dado que se ha estimado que en los ecosistemas alto-andinos se espera un incremento significativo de la temperatura (Halloy and Mark 2003), es necesario contar con información básica que nos permita predecir el potencial de una especie exótica de ampliar su rango altitudinal.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la existencia de cambios en los sistemas reproductivos y atributos florales en *Eschscholzia californica* en un gradiente altitudinal.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Caracterizar la diversidad y abundancia de polinizadores de *E. californica* en poblaciones ubicadas a diferentes altitudes.
- 2) Caracterizar los sistemas reproductivos de *E. californica* en poblaciones ubicadas a diferentes altitudes.
- 3) Caracterizar la longevidad y tamaño floral en poblaciones ubicadas a diferentes altitudes
- 4) Caracterizar fecundidad y tamaño de semillas en *Eschscholzia californica* en poblaciones ubicadas a diferentes altitudes.

METODOLOGÍA

El sitio de estudio se concentró camino a Farellones, Región metropolitana, a dos alturas sobre el nivel del mar: 900 y 2200 m s.n.m.; las condiciones climáticas son del tipo mediterráneo a baja altura y de condiciones alto-andinas a mayores alturas, con grandes fluctuaciones de temperatura en verano y fuertes acumulaciones de nieve en el período invernal (DiCatri and Hajek 1979). Se trabajó con cuatro poblaciones de *E. californica*: dos ubicadas en la localidad de Farellones (33°21'08'' S, 70°18'58''W) a los 2256 m s.n.m y dos ubicadas en los contrafuertes cordilleranos: San Carlos de Apoquindo (33° 23' 45.28''S, 70° 30' 1.86''W) a los 900 m s.n.m., y Camino a Farellones (33°21'54''S, 70°23'03''W) a los 890 m s.n.m. (Figura 1)

Eschscholzia californica (Papaveraceae), es una planta originaria de California (EEUU), descrita como anual o perenne. Requieren de polinización cruzada para su reproducción (Cook 1961) y tanto en su ambiente original como en los invadidos ocupa una variedad de hábitats perturbados. Es una especie frecuente en los bordes de los caminos y líneas férreas (Hoffman 1998) y ocupa un rango altitudinal que va desde el nivel de mar hasta aproximadamente los 2000 m.s.n.m en California (Cook 1961), ocupando en Chile altitudes similares (Arredondo-Núñez, datos no publicados). Se ha reportado como invasora en Nueva Zelanda, Tasmania, Australia y Chile (Cook 1961). En este último país, se ha reportado como introducida desde el año 1850 (Leger and Rice 2007). Esta especie posee resistencia a la herbivoría en ambientes introducidos, no así en su rango nativo (Leger and Forister 2005). En los ambientes invadidos, el tamaño de las plantas tienden a ser más grandes que en sus rangos originales (Leger and Rice 2003). En cuanto a su sistema reproductivo se ha descrito como autoincompatible en su rango nativo (Cook 1961)

En Chile central *E. californica* posee gran número de flores por individuo y su período de floración comienza a fines de agosto en la altitud más baja (900 m s.n.m) para terminar a inicios

de febrero en la altitud mayor (Arredondo-Núñez AX., observaciones personales). Tanto el número de flores como su masa varían con la altura, al igual que con las estructuras vegetativas donde se ha reportado un aumento en su biomasa y tamaño (Duran 2009). Por otra parte, la fecundidad de esta especie se describe como mayor en los sitios colonizados que en su ambiente natural (Leger and Rice 2003). Sin embargo esta condición también varía con la altitud, y es dependiente de la disponibilidad de agua (Leger and Rice 2007). Los experimentos y la recolección de datos ocurrieron desde mediados de septiembre de 2008 a principios de febrero de 2009. En cada población se midieron las siguientes variables:

I. Caracterización de polinizadores

Se elaboraron transectos de 200 m de largo por 2 m de ancho, y dentro de ellos, 10 cuadrantes de 1m x 2m, con dos metros de separación entre ellos. Dentro de ellos se contabilizaron el número de flores de *E. californica* y el número de visitas de insectos recibidas durante un período de 10 minutos, proceso que se repitió en cada cuadrante de forma aleatoria hasta completar una hora de observación por cuadrante. Como resultado de este procedimiento se obtuvo la diversidad y composición de los polinizadores a nivel de Orden, así como las tasas de visita (visitas/flor/10minutos) a dos altitudes, con un total de 4 horas de observación por población en el mes de Noviembre de 2009.

II. Caracterizar atributos florales y de historia de vida

a) Tamaño floral

De un total de 50 flores por población provenientes de 25 flores escogidas al azar, se midió la apertura superior máxima, mínima y la altura desde la base del pétalo (Figura 2). El área se estimó a partir de un del volumen de un cono (V_c):

$$V_c = \left[\frac{\pi * dA * dB * h}{12} \right] (1)$$

, donde dA es el diámetro mayor de apertura floral, dB corresponde al diámetro menor de apertura y h la altura de la flor.

b) Longevidad floral

Se marcaron aleatoriamente dos botones en un total de 25 plantas, obteniendo cincuenta botones florales por población, una vez que estuvieron maduros se contó el número de días que las flores permanecían abiertas hasta que se produjera la dehiscencia de las ramas estigmáticas, como indicador del inicio de la fructificación.

III. Fecundidad

Se escogieron aleatoriamente 50 plantas en fase reproductiva, i.e. con botones y flores en desarrollo. Para cada flor se obtuvieron las siguientes medidas: altura de la parte aérea, número de flores y número de vainas. Paralelamente, se colectaron cinco vainas maduras por individuo, midiendo su longitud y el número de semillas por vaina. Finalmente, las semillas fueron pesadas utilizando una balanza analítica HiTech ($\pm 0.0001g$ de precisión).

IV. Caracterización de los sistemas reproductivos y experimentos de polinización controlada.

Se escogieron al azar 20 plantas, en cada una de ellas se marcaron 8 botones, dos de ellos como controles, y dos flores para el tratamiento de autoincompatibilidad (xenogamia), dos para autocompatibilidad manual (geitonogamia) y dos para autocompatibilidad intrafloral (autogamia obligada). Las flores marcadas fueron monitoreadas semanalmente hasta el término de su fructificación. Al final del experimento, a los frutos obtenidos se les midió longitud de la vaina y el número y peso de las semillas producidas. Con la información obtenida, se obtuvo el índice de autocompatibilidad (ISI) definido como la relación existente entre el número de semillas producidas por tratamiento de geitonogamia (G) y el número de semillas producidas por xenogamia (X). Valores iguales a 1 indican autocompatibilidad, valores entre 0,2 y 1 indican autocompatibilidad incompleta y valores menores a 0,2 indican autoincompatibilidad (Suarez, González et al. 2004):

$$ISI = \frac{n^{\circ} sG}{n^{\circ} sX} \quad (2)$$

, donde sG corresponde a las semillas producidas por tratamiento de autopolinización manual obligada y sX a las semillas producidas por polinización cruzada manual.

Para la realización del tratamiento de xenogamia o polinización cruzada manual, se procedió a emascular dos botones por planta y a realizar una polinización cruzada por medio de un pincel utilizando polen obtenido de una población cercana. Una vez realizada la polinización, los botones florales se embolsaron con bolsas de tul y se mantuvieron hasta su fructificación. Para el tratamiento de geitonogamia o autopolinización manual, se polinizaron manualmente las flores (dos por planta) con polen proveniente de flores de la misma planta, recién abiertas, tratando de evitar posible contaminación con polen exógeno que pudiese haber caído sobre ellas.

Del mismo modo que el tratamiento anterior, las flores fueron cubiertas con bolsas de tul. Para la evaluación de autogamia obligada, se excluyeron de polinizadores dos botones florales por planta, cubriéndolos con una bolsa de tul antes de la ocurrencia de la antesis.

RESULTADOS

I. Caracterización poblacional

La densidad de *E. californica* no difiere significativamente entre altitudes ($F_{(1,128)} = 2,7413$; $P > 0,05$) (Figura 3). Mientras que el número de flores por planta ($F_{(1, 206)} = 29,951$; $P < 0,01$) (Figura 4), así como el tamaño de las flores ($F_{(1, 208)} = 10, 01$; $P < 0,01$) (Figura 5) y la longevidad floral (Kolmogorov-Smirnov $P < 0,01$) (Figura 6) aumentan conforme aumenta la altitud

II. Tasa de visitas

Las tasas de visita en las dos altitudes comparadas no difiere significativamente (Kolmogorov-Smirnov; $P = 0,1$), con medias en sus distribuciones ($\pm 2EE$) a baja altitud de $1,48 \pm 0,4103$ y a mayor altitud de $3,523 \pm 1,579$ (Figura 7). Sin embargo al comparar entre tipos de polinizadores los mayores porcentajes de estos varían dependiendo de la altitud, siendo dominantes a baja altitud los coleópteros (48,4%) e Himenópteros (41, 8%), y en cambio a mayor altitud, los Himenópteros (84,4%) y los Dípteros (15,6%) (Figura 8).

III. Caracterización de los sistemas reproductivos y experimentos de polinización controlada.

La producción de semillas entre tratamientos muestra diferencias significativas en general entre altitudes (ANOVA de medidas repetidas, $F_{4, 53} = 6.2269$; $P < 0.01$) (Figura 9), además se detectó una interacción estadística entre tratamientos y altitud (ANOVA de medidas repetidas $F_{(4, 55)} = 97,13859$ $P < 0,001$). No se observan diferencias significativas entre el número de semillas totales producidas por polinización natural entre altitudes (Tukey; $P = 0.99$) (Figura 9), así como tampoco existen diferencias entre altitudes en los tratamientos de autogamia obligada (Tukey $P = 1$; Figura 9).

A mayor altitud existen diferencias significativas entre tratamientos de geitonogamia (Tukey $P < 0,001$) (Figura 9) y de xenogamia (Tukey, $P < 0,001$), siendo superior el valor para ésta última. A menor altitud el tratamiento de polinización natural (control) difiere significativamente del tratamiento de geitonogamia (Tukey; $P=0,014$), autogamia obligada (Tukey; $P < 0,001$) y de la xenogamia (Tukey; $P < 0,001$; Figura 9), en este último es donde se observa una mayor producción de semillas.

Se observaron diferencias significativas en los índices de auto-compatibilidad a nivel de altitud (ANDEVA anidado, población (altitud) $F_{1,69}=7.6048$; $P=0.0074$) (Figura 10), siendo mayores los valores para las poblaciones ubicadas a menor altura sobre el nivel del mar. Y al contrastar el número de semillas producidas por individuo con su respectivo índice de autoincompatibilidad se observó una alta dispersión de datos. No se observa correlación entre los valores de fecundidad y el índice de autoincompatibilidad ($R^2=0,0041$, figura 11).

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que *E. californica* presenta variabilidad poblacional en su sistemas reproductivos. En términos de los niveles de autocompatibilidad, ésta es parcial ($0,2 < ISI < 1$) a baja altitud, mientras que a mayor altitud las poblaciones son autoincompatibles ($ISI < 0,2$). Es decir, la diferencia poblacional en los niveles de autocompatibilidad no se ajustó a las expectativas teóricas, las cuales predecían una tendencia a la autocompatibilidad a mayor altura.

Esta diferencia entre lo esperado y observado en los sistemas reproductivos sugiere que si bien *E. californica* presenta en California un sistema autoincompatible (Cook 1961), ésta especie habría evolucionado hacia la autocompatibilidad parcial al arribar a ambientes poco estresantes como los que se encuentran a baja altitud, lo que probablemente le habría permitido una rápida colonización bajo estas nuevas condiciones ambientales, sobrepasando largamente los costos de la autocompatibilidad como lo es la endogamia (French et al. 2005). Lo anterior llevaría a la pérdida paulatina de variabilidad genética. Por el contrario, en ambientes de mayor estrés ambiental, se esperaría una evolución hacia la autoincompatibilidad debido a que se requiere de mayor variabilidad genética para lidiar con estas nuevas condiciones ambientales (Kalisz et al. 2004). En esta línea, creemos que se ha producido una reversión de los sistemas reproductivos en *E. californica* desde la autocompatibilidad (parcial) en los sitios de baja altura, hacia una fuerte autoincompatibilidad hacia los sitios de mayor altitud, permitiendo así la expresión de fenotipos que resultan más ventajosos en condiciones más extremas. Un ejemplo de ello podría ser la asignación de mayor cantidad de energía a los atributos florales (que le confieren ventajas reproductivas), y con ello la mantención e incluso el incremento del crecimiento poblacional (Peña 2009).

En función a los resultados, se puede concluir que el rol de los polinizadores bióticos en la evolución de los sistemas reproductivos tendría poca importancia relativa para esta especie, al menos en el gradiente ambiental estudiado.

¿Cómo aquellas plantas autoincompatibles que viven a mayor altura aseguran su éxito reproductivo? Es posible que el viento tenga un rol preponderante para asegurar la fecundación cruzada, independizándose así en cierta medida de los polinizadores bióticos. Esta propuesta tiene sentido en la medida que las flores de esta especie producen abundante cantidad de polen el cual se libera fácilmente con el viento o cualquier otro agente físico (Arredondo-Núñez AX, observaciones personales). Si bien en esta investigación no se evaluó el rol del viento, podría ser una investigación necesaria para comprender de mejor forma la autoincompatibilidad observada a altas altitudes.

Así, los atributos florales analizados muestran cómo el aumento en el tamaño floral, en la longevidad floral y en la fecundidad en relación al incremento altitudinal, están de acuerdo a lo postulado teóricamente, y de acuerdo a lo señalado por Glaetli (2008) aumentando las probabilidades de polinización a mayor altitud. Por otro lado, el número de semillas obtenidas por polinización natural respecto de la polinización cruzada manual a mayor altitud no difiere significativamente, lo que sugiere que la producción de semillas no se encuentra limitada por la actividad de los polinizadores (Bierzychudek 1981), contrariamente a lo que ocurriría a baja altitud.

Otra importante característica a considerar es el número de semillas producidas por flor, donde no se observan diferencias significativas cuando comparamos las poblaciones ubicadas en alta y baja altitud. Esta fecundidad similar entre poblaciones sugiere que no obstante las diferencias en sistemas reproductivos y atributos florales encontrados, las poblaciones expresarían una respuesta demográfica similar a nivel de procesos de pre-dispersión. Ciertamente estas

respuestas similares no se detectan en el reclutamiento en estados más avanzados del ciclo de vida, los cuales son marcadamente menores a alta altitud (Peña 2009), traduciéndose finalmente en que la tasa de crecimiento poblacional es significativamente mayor a baja altura (Peña 2009).

Existirían así fuertes presiones selectivas en los procesos post-dispersión en las poblaciones de mayor altura, lo cual explicaría el notorio incremento en la masa promedio de las semillas respecto de las poblaciones ubicadas a menor altitud (Arredondo-Núñez AX, datos no publicados); incrementos en la masa de semillas favorecen de modo importante la sobrevivencia de las plántulas y el reclutamiento hacia estados mayores del ciclo de vida (Silvertown 1989; Chacon and Bustamante 2001), más aún si consideramos que los futuros individuos deberán permanecer bajo nieve por un período de al menos 4 meses durante el período invernal.

Un hecho notable es que detectamos que *E. californica* presenta producción de semillas, aunque en número variable, a través de todos los mecanismos reproductivos estudiados incluso por apomixis (datos no publicados). En este sentido, pareciera no aplicar la regla de Baker que apunta a que las colonizadoras exitosas, en general, son plantas autoincompatibles (Baker 1955). *E. californica* se presenta como una especie que cuenta con variadas estrategias reproductivas que le permitirían ser exitosa como especie invasora, así también presenta un algún grado de autoincompatibilidad aunque parcial, la combinación de estos factores pudiera permitir su colonización exitosa en ambientes pobres en polinizadores. Los resultados de esta tesis sugieren que si existen mecanismos que limiten su éxito invasivo, éstos deberían encontrarse en los eventos post-dispersión.

Finalmente, si consideramos que los caracteres reproductivos son particularmente relevantes al afectar tanto los procesos microevolutivos como los patrones macroevolutivos (Barrett 2008), y observamos tanto la variedad de sistemas reproductivos que presenta *E. californica* a nivel inter e intrapoblacional, como la escasa correlación existente entre el número de semillas producidas y

su respectivo índice de autoincompatibilidad en ambas poblaciones ($R^2=0,0041$), nuestros resultados sugieren que esta especie posee un amplio espectro de posibilidades para potenciar su expansión. Ciertamente, el resultado más interesante en esta tesis es el hecho de que en ambas poblaciones se observaron individuos autocompatibles y autoincompatibles (aunque con abundancias relativas diferentes). Además, el que los fenotipos reproductivos no presenten diferencias significativas en su fecundidad, sugiere que ambas estrategias reproductivas pueden coexistir en el largo plazo. Así, cada población dispondrá de una variabilidad de sistemas reproductivos para enfrentar con éxito la heterogeneidad ambiental que se le presente al colonizar nuevos ambientes.

REFERENCIAS

- Arroyo, M. T. K, J. Armesto, et al. (1981). "Plant phenological Patterns in the High Andean Cordillera of Central Chile." The Journal of Ecology 69(1): 205-223.
- Arroyo, M. T. K, R. Primack, et al. (1982). "Community studies in pollination ecology on the high temperate andes of central Chile. I. Pollination Mechanisms and altitudinal variation." American Journal of Botany 69(1): 82-97.
- Arroyo, M. T. K, J. Armesto, et al. (1983). "Tendencias altitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamerica." Revista Chilena de Historia Natural 56: 159-180.
- Arroyo, M. T. K., M. S. Muñoz, et al. (2006). "Erratic pollination, high selfing levels and their correlates and consequences in an altitudinally widespread above-tree-line species in the high Andes of Chile."
- Baker, H. G. (1955). "Self-compatibility and establishment after "long distance" dispersal." Evolution 9: 347-348.
- Barrett, S. C. H. (2008). "Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: an overview." Annual Review of Ecology and Systematics 169(1): 1-5.
- Barrett, S. C. H. (2008). "Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: an overview." International Journal of plants sciences 169(1): 1-5.
- Becker Thomas, D. H., Billeter Regula, Buschmann Holger, Edwards Peter. (2005). "Altitudinal distribution of alien plants species in the Swiss Alps." Perspectives in plant ecology 7: 173-183.
- Berry, P. E. and R. N. Calvo (1989). "Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the High Andean genus *Espletia* (Asteraceae)." American Journal of Botany 76(11): 1602-1614.

- Bohlen, P. J. (2006). "Biological invasions: Linking the aboveground and belowground consequences." Applied Soil Ecology **32**: 1-5.
- Bossdorf, O., H. Auge, et al. (2005). "Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations." Oecologia **144**(1): 1-11.
- Callaway R., M. J. (2006). "What have exotic plant invasion taught us over the past 20 years." Trends in Ecology and Evolution **21**(7): 369-374.
- Cook, S. A. (1961). "Genetic system, variation, and adaptation in *Eschscholzia californica*." Evolution **16**(3): 278-299.
- Chacon, P. and R. O. Bustamante (2001). "The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocaria alba* (Laureaceae) under two contrasting moisture regimes." Plant Ecology **152**: 137-144.
- DiCastri, F. and E. Hajek (1979). Bioclimatología de Chile. Santiago, Universidad Católica de Chile.
- Duran, P. A. (2009). "Patrones de variación morfológica e historia de vida de la planta invasora *Eschscholzia californica* (papaveraceae) en un gradiente altitudinal, Chile central. Seminario de título. Biología Ambiental. Santiago, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias.
- Eckert, C. G. and A. Schaefer (1998). "Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)?" American Journal of Botany **85**(7): 919-924.
- Elle, E. and R. Carney (2003). "Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (scrophulariaceae)." American Journal of Botany **90**(6): 888-896.
- Falk-Petersen, J., T. Bohn, et al. (2006). "On the numerous concepts in invasion biology." Biological Invasions **8**(6): 1409-1424.
- Fausto, J. A. J., V. M. Eckhart, et al. (2001). "Reproductive assurance and the evolutionary Ecology of Self-Pollination in *Clarkia xantiana* (onagraceae)." American Journal of Botany **88**(10): 1794-1800.

- Franklin-Tong, V. E. (2008). Self-incompatibility in flower plants. Evolution, Diversity and Mechanisms. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag.
- French, G., R. Ennos, et al. (2005). "The relationship between flower size, inbreeding coefficient and inferred selfing rate in British *Euphrasia* species." Heredity **94**: 44-51.
- Garcia-Serrana, H., F. X. Sans, et al. (2007). "Interspecific competition between alien and native congeneric species." Acta Oecologica-International Journal of Ecology **31**(1): 69-78.
- Gewin, V. (2005). "Eco-Defense against Invasion." PloS Biology **3**(12): 2066-2071.
- Gross, K. M., Garry. & Reynolds, Heather. (2005). "Grassland invasibility and diversity: responses to nutrients, seed input, and disturbance." Ecology **86**(2): 476-486.
- Halloy, S. R. and A. F. Mark (2003). "Climate-Change Effects on Alpine Plant Biodiversity: A New Zealand Perspective on Quantifying the Threat." Arctic, Antarctic, and Alpine Research **35**(2): 248-254.
- Hinz, H. L. and M. Schwarzlaender (2004). "Comparing invasive plants from their native and exotic range: What can we learn for biological Control?" Weed Technology **18**: 1533-1541.
- Hoffman, A. (1998). Flora silvestre de Chile Central. Ed. Fundación Claudio Gay. Santiago de Chile.
- Kalisz, S., D. W. Vogler, et al. (2004). "Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating." Nature **430**: 884-887.
- Kennedy, T. N., Shaid. Howe, Katherine. Tilman, David. & Reich Peter. (2002). "Biodiversity as a barrier to ecological invasion." Nature **417**: 436-438.
- Körner, C. H. (2000). "The alpine life zone under global change." Gayana Botánica **57**: 1-17.
- Leger, E. A. and M. L. Forister (2005). "Increased resistance to generalist herbivores in invasive populations of the California poppy (*Eschscholzia californica*)." Diversity and Distributions **11**(4): 311-317.

- Leger, E. A. and K. J. Rice (2003). "Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition." Ecology Letters **6**(3): 257-264.
- Leger, E. A. and K. J. Rice (2007). "Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*)." Journal of Evolutionary Biology **20**(3): 1090-1103.
- Li, J. and E. Newbigin (2002). Self-incompatibility in flowering plants: the ribonuclease-based systems. Sheffield UK, Sheffield Academic Press Ltd.
- Lonsdale, W. M. (1999). "Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility." Ecology **80**(5): 1522-1536.
- Obeso, J. R. (2002). "The cost of reproduction in plants." New Phytologist **155**: 321-248.
- Pauchard, A. and P. Alabak (2004). "Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plants invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile." Conservation Biology **18**(1): 238-248.
- Pauchard, A., L. Cavieres, et al. (2004). "Increasing the understanding of plant invasion in southern South America: first symposium on Alien Plant Invasion in Chile." Biological Invasions **6**: 255-257.
- Peña, F. (2009). Dinámica del banco de semillas de *Eschscholzia californica* en un gradiente altitudinal: consecuencias para la regeneración. Seminario de título, Biología ambiental. Santiago, Universidad de Chile.
- Peterson, D. L., E. G. Schreiner, et al. (1997). "Gradients, vegetation and climate: spacial and temporal dynamics in the Olympic mountains, USA." Glob. Ecol. Biogeogr. Lett **6**: 7-17.
- Rambuda, T. D. and S. D. Johnson (2004). "Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply?" Diversity and Distributions **10**: 409-416.
- Rejmanek, M. (1996). "A theory of seed plant invasiveness: The first sketch." Biological conservation **78**: 171-181.

- Rovere, A. E., C. Smith-Ramírez, et al. (2006). "Breeding system of *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in two populations on different slopes of the Andes." Revista Chilena de Historia Natural **79**: 225-232.
- Silvertown, J. (1989). "The paradox of seed size and adaptation." *Trends in Ecology & Evolution* **4**(1): 24-26.
- Suarez, L. H., W. L. González, et al. (2004). "Biología reproductiva de *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae) en una población de Aucó (centro-norte de Chile)." Revista Chilena de Historia Natural **77**: 581-591.
- Vermeij, G. (1996). "An agenda for invasion biology." Biological conservation **78**: 3-9.
- Von Holle, B. S., D. (2005). "Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure." Ecology letters **88**(2): 3212-3218.

ANEXO FIGURAS

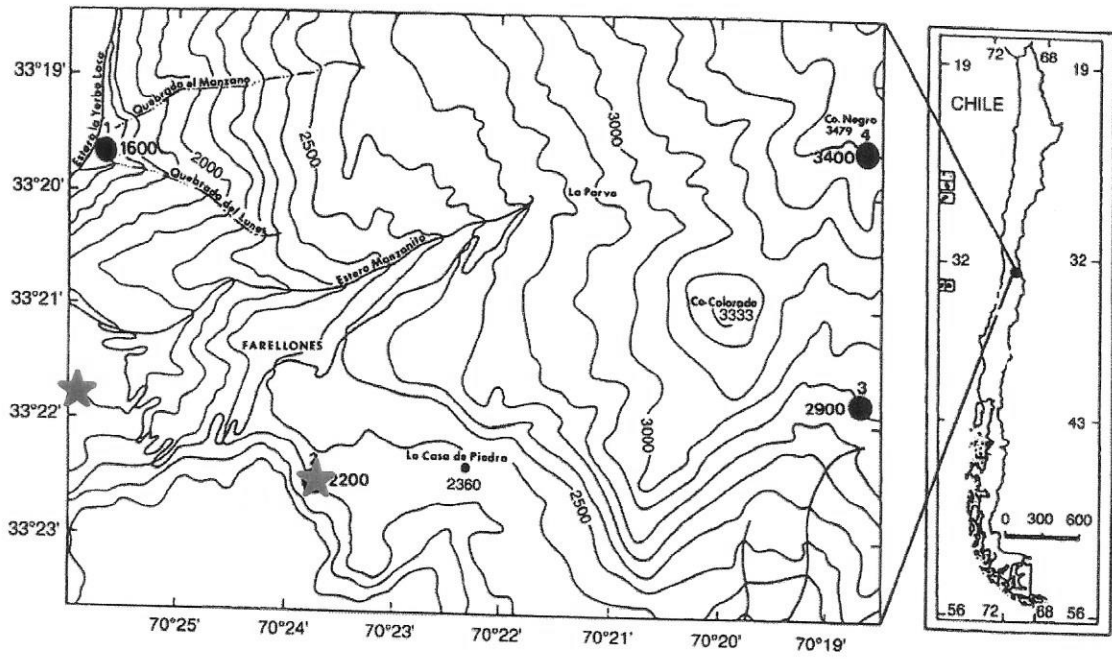


Figura 1. Mapa ubicación altitudinal., las marcas en rojo muestran las dos altitudes muestreadas 900 y 2200 msnm.

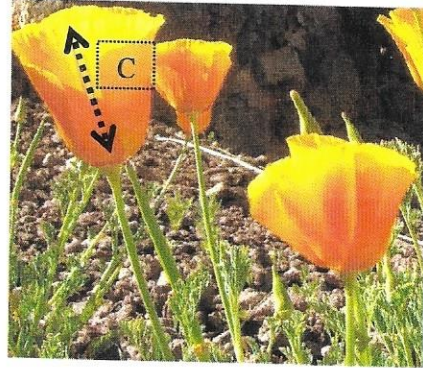
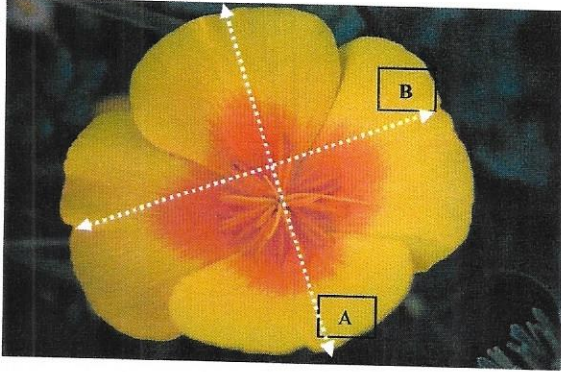


Figura 2. Fotografía *Eschscholzia californica*. Se muestra con una flecha el lugar donde se midieron los parámetros longitud mayor (B) y longitud menor (A) y altura (C) de la flor, los que fueron utilizados para obtener el valor de volumen total del cono floral (cm^3)

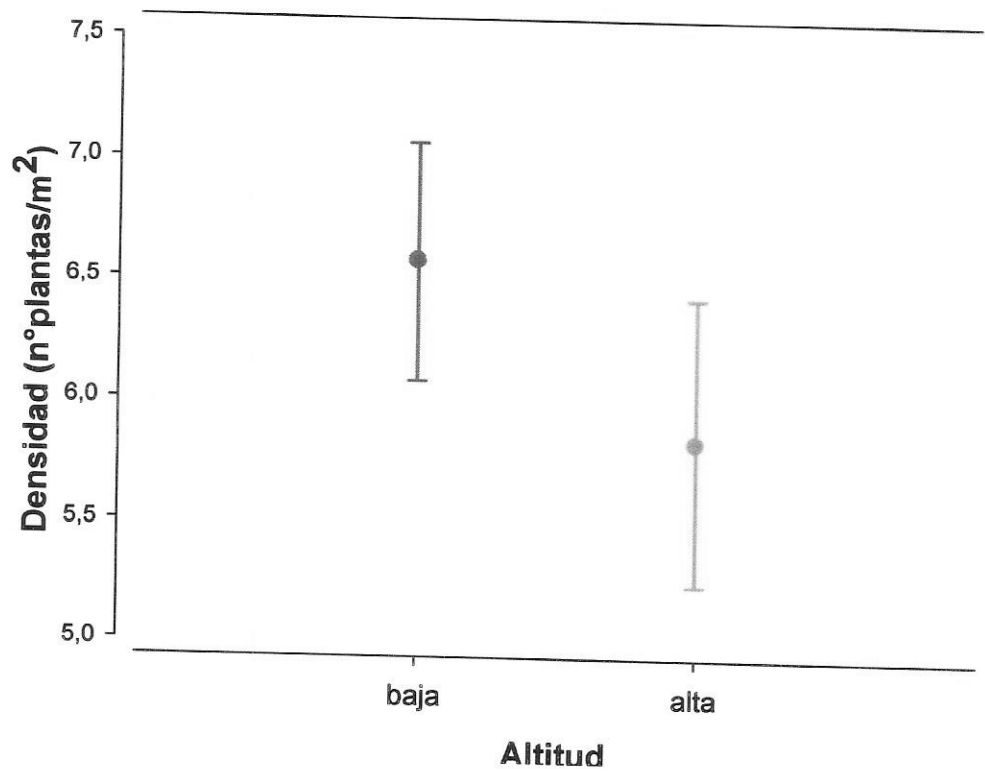


Figura 3. Densidades de *E. californica* en dos altitudes. La altitud señalada como baja corresponde a los 900 m s.n.m y la alta a los 2200 m s.n.m. Los resultados se expresan como la media ± 2 EE. ($n_{baja} = 100$ cuadrantes, $n_{alta} = 50$ cuadrantes).

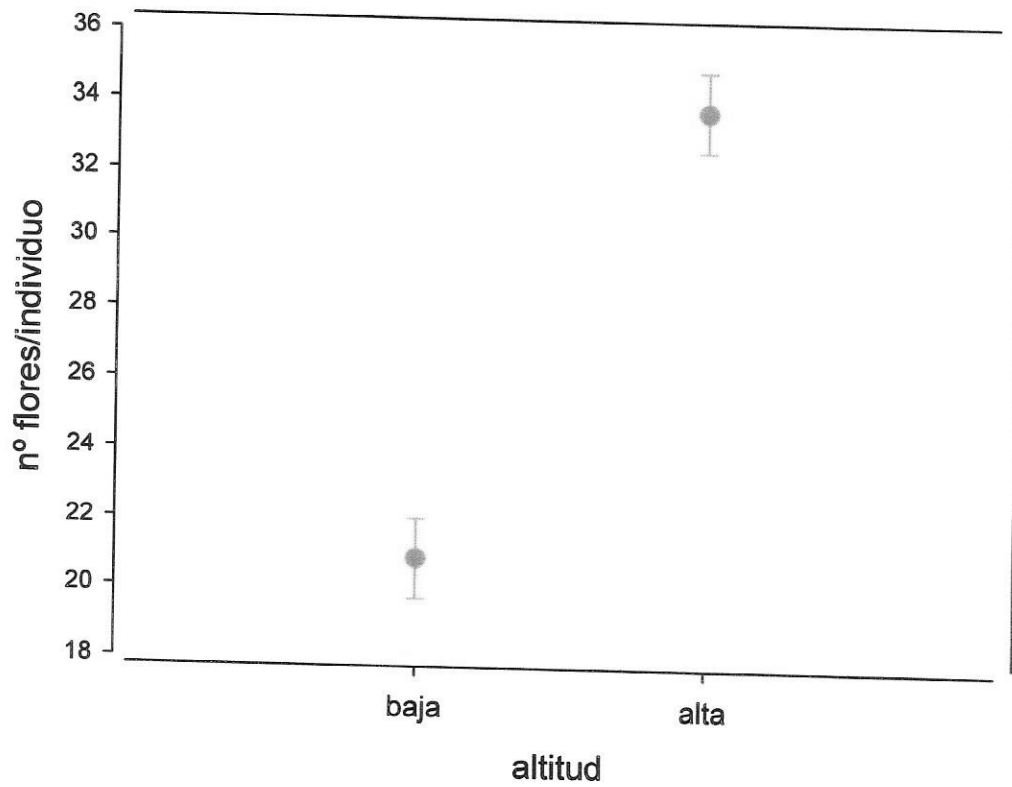


Figura 4. Fecundidad de *E. californica* en poblaciones ubicadas a dos altitudes (900 m s.n.m y 2200 m s.n.m). Se expresa el número de flores más el número de vainas presentes como medida indirecta de la fecundidad de un individuo. Los resultados se expresan como la media ± 2 EE ($n_{baja}=112$, $n_{alta}=98$)

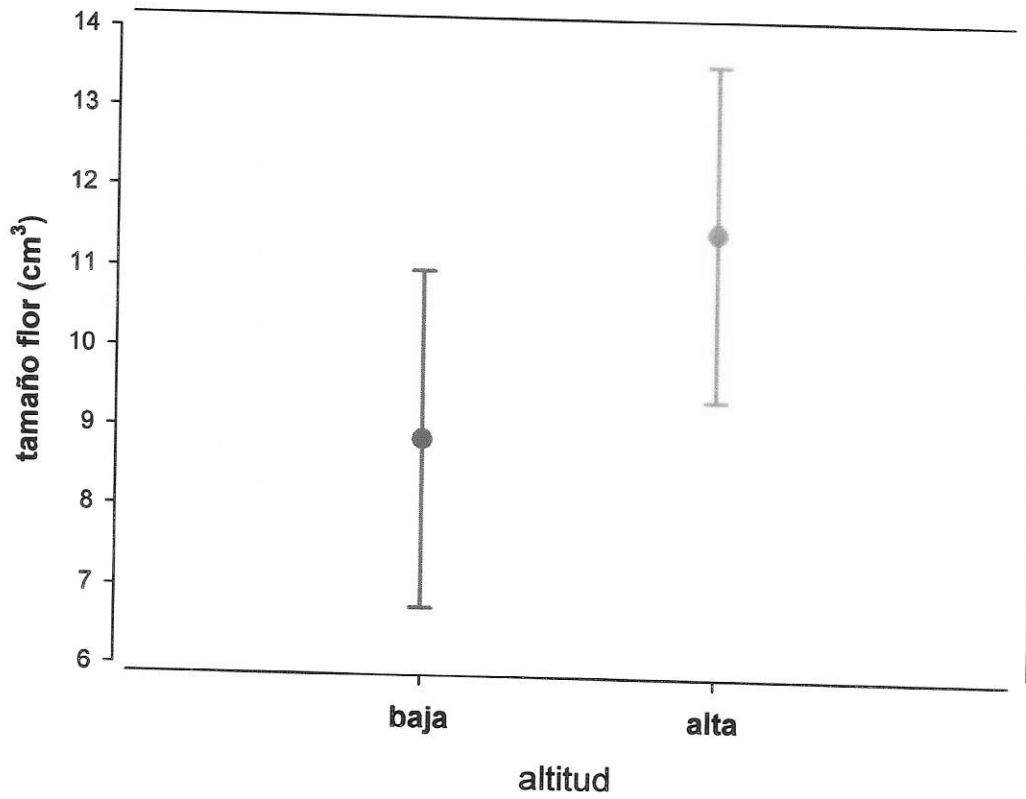


Figura 5. Tamaño de las flores de *E. californica* en dos altitudes en un gradiente altitudinal. Se consideran dos puntos del gradiente altitudinal, 900 m.s.n.m (baja altitud) y 2200 m.s.n.m (alta altitud). Los resultados se expresan como la media ± 2 EE ($n_{baja}=130$, $n_{alta}=80$)

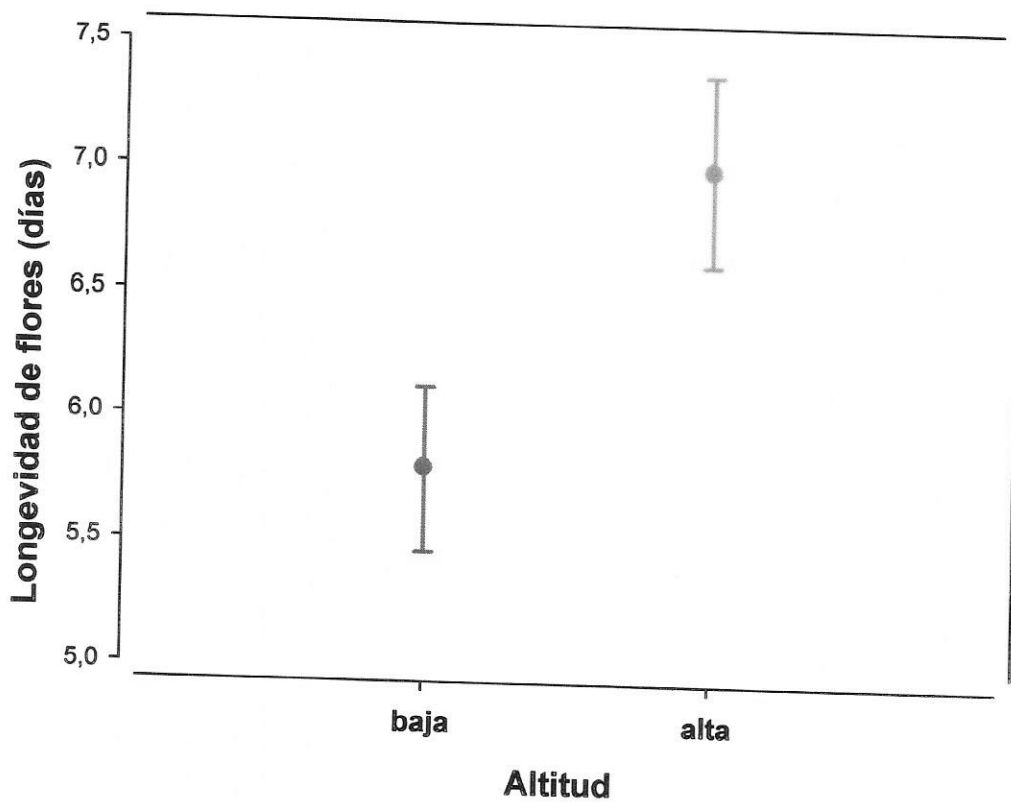


Figura 6. Duración de las flores en dos altitudes (900 m.s.n.m, y 2200 m.s.n.m.) considerando como día de inicio el día de apertura floral, el día final corresponde a la observación de envejecimiento en las ramas estigmáticas, lo que indica el inicio de la fructificación. Los valores fueron obtenidos en los períodos de máxima floración para ambas altitudes, Noviembre para la altitud mayor y Septiembre para la altitud menor. Los resultados se expresan como la media ± 2 EE ($n_{baja}=112$, $n_{alta}=98$)

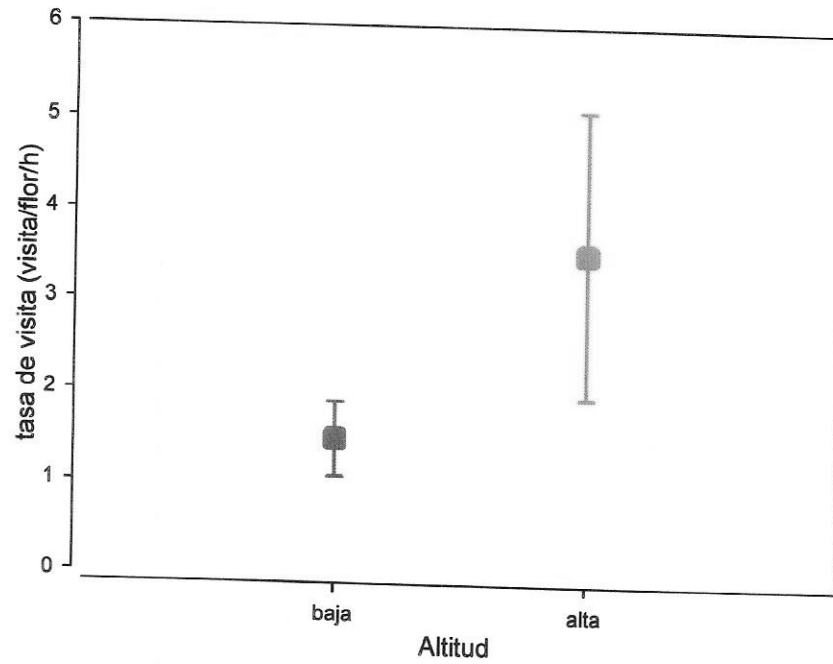


Figura 7. Tasa de visitas en dos altitudes 900 m.s.n.m (baja) y 2200 m.s.n.m. Se observan los promedios de visitas de polinizadores en *E. californica* en el período de máxima floración, a baja altitud en septiembre y en la altitud mayor en noviembre. Los resultados se expresan como la media ± 2 EE de un total de 4 horas de observación por altitud.

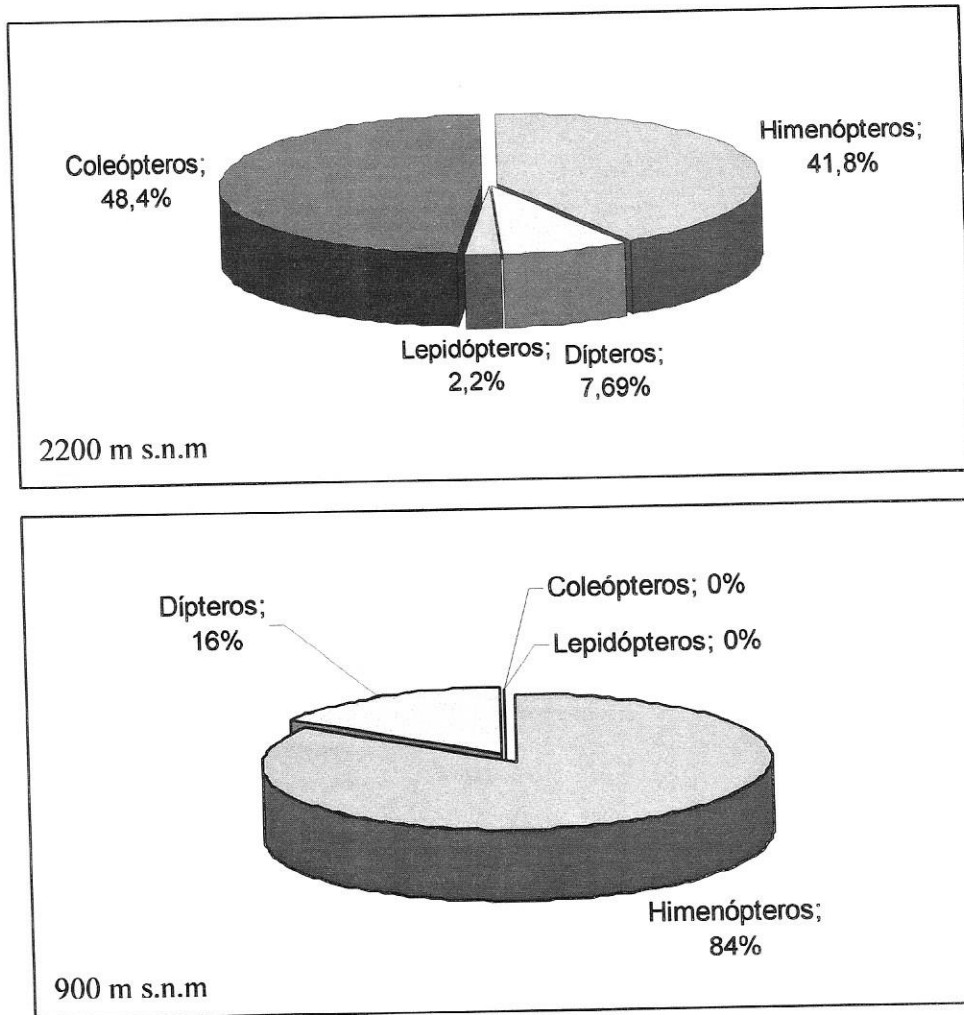


Figura 8. Composición taxonómica del ensamble de insectos (nivel de Orden) presentes a baja altitud (n=91) y a alta altitud (n=32), en los períodos de máxima floración para cada altitud.

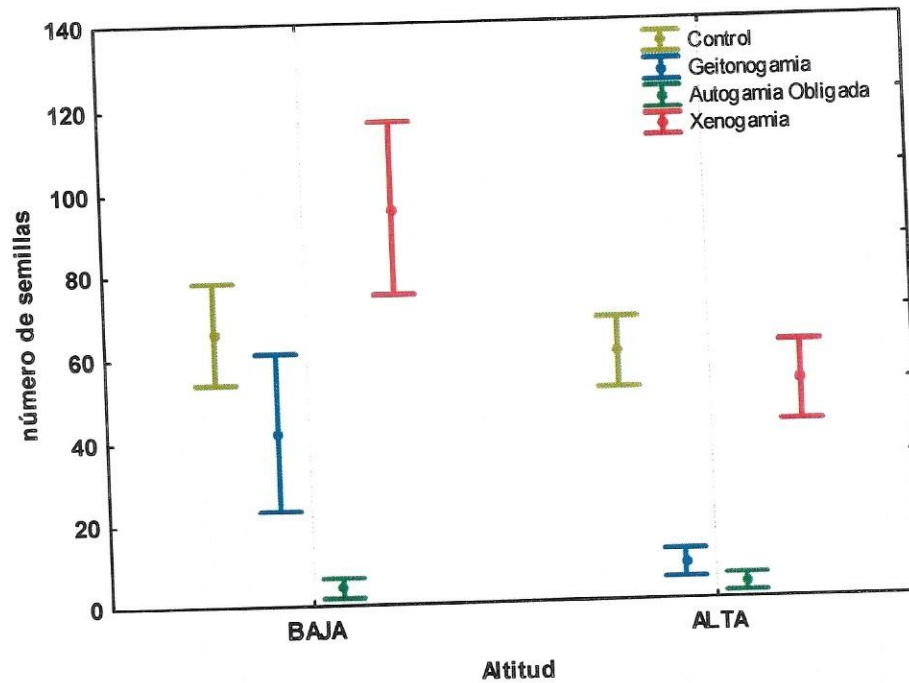


Figura 9. Número de semillas según sistema reproductivo en *Eschscholzia californica* en dos altitudes. Farellones, Chile Central. Para cada tratamiento se indica el número de semillas producidas. Los resultados se expresan como la media ± 2 EE. Los n muestrales para baja altitud por tratamiento son: $n_{\text{control}}=56$, $n_{\text{xenogamia}}=30$, $n_{\text{geitonogamia}}=33$, $n_{\text{autogamia}}=40$; para alta altitud $n_{\text{control}}=83$, $n_{\text{xenogamia}}=60$, $n_{\text{geitonogamia}}=60$, $n_{\text{autogamia}}=57$.

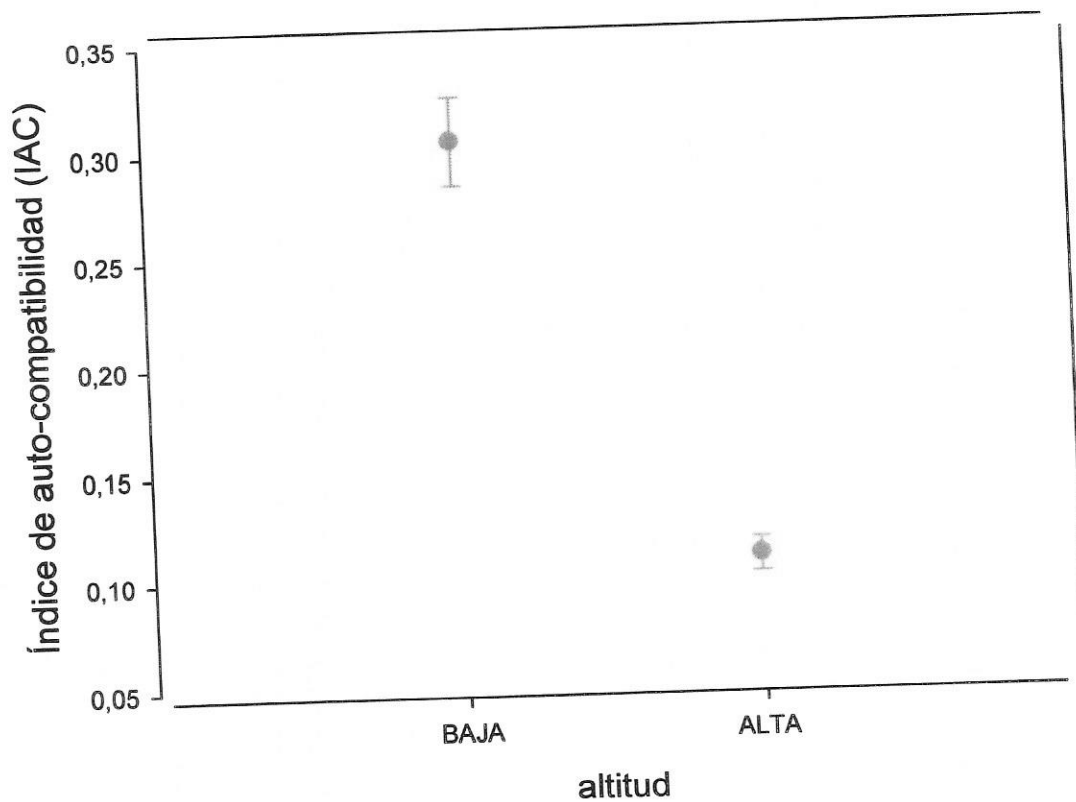


Figura 10. Índice de Auto-compatibilidad para dos poblaciones en un gradiente altitudinal en Chile Central, 900 y 2200 m.s.n.m. El índice representa la relación entre el número de semillas producidas por autopolinización manual obligada versus el número de semillas producidas por polinización cruzada manual. Los resultados se expresan como la media ± 2 EE ($n_{\text{alta}} = 49$, $n_{\text{baja}} = 27$)

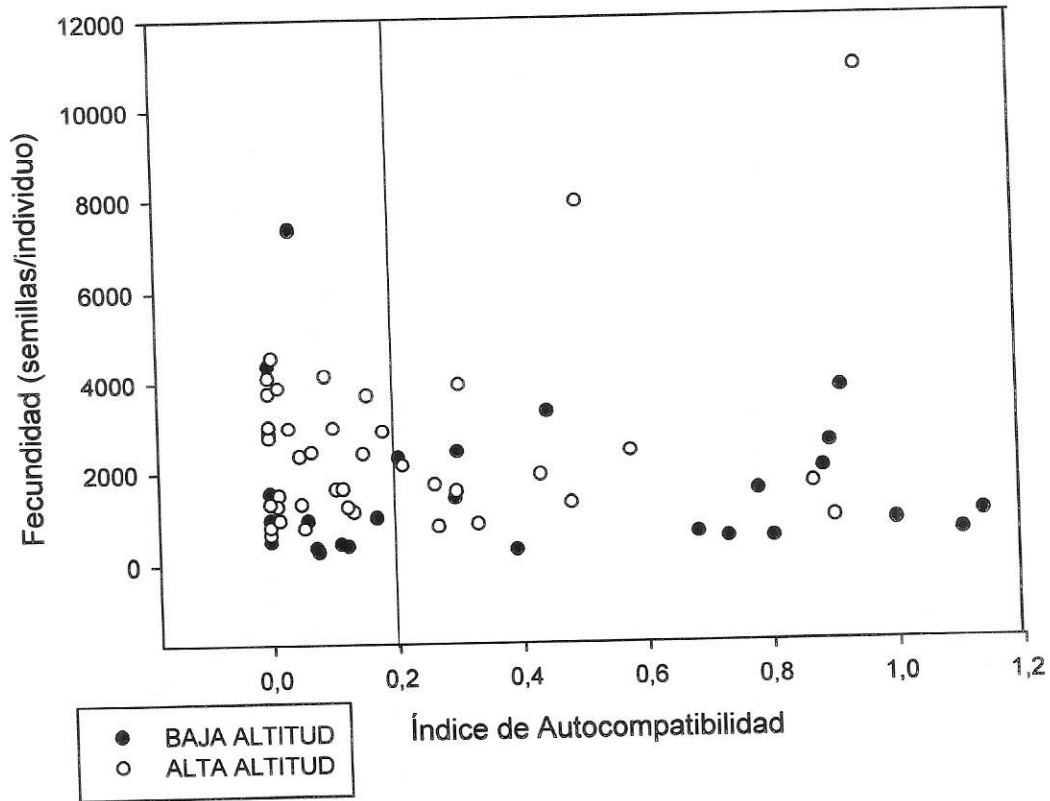


Figura 11. Fecundidad de cada individuo muestreado, asociada a su índice de autocompatibilidad (IAC). En círculos ennegrecidos aparecen los individuos de baja altitud (Camino a Farellones y San Carlos de Apoquindo 900 m.s.n.m) y en blanco los individuos de altitud superior (Farellones 2200 m.s.n.m).

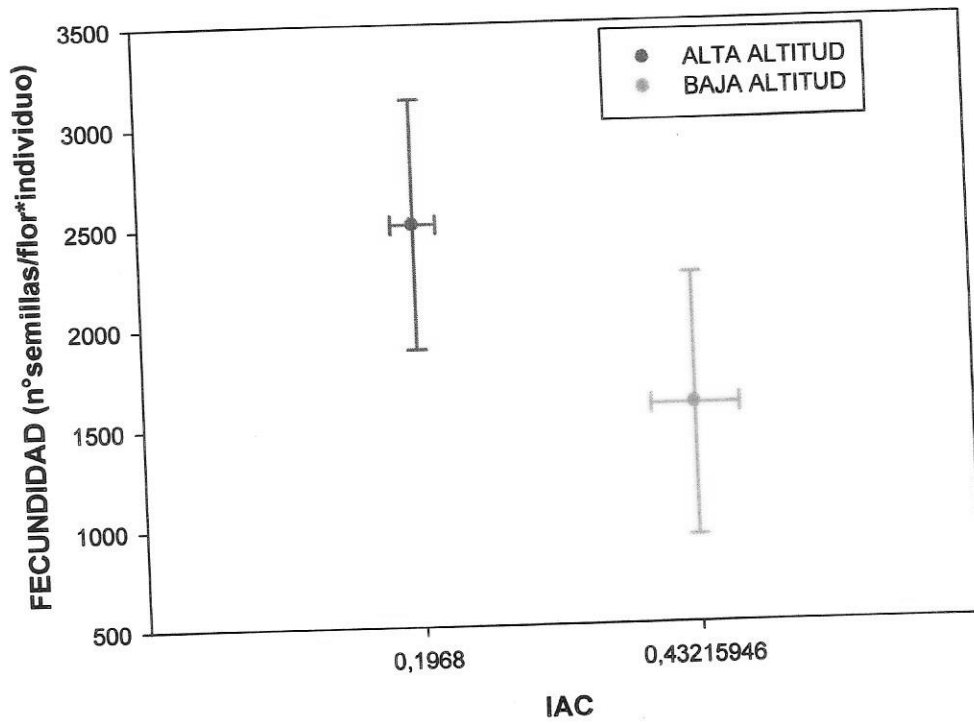


Figura 12. Promedio índice de autocompatibilidad para cada altitud ($\pm 2EE$) versus número de semillas producidas en promedio ($\pm 2 EE$) por individuo en dos altitudes. Se considera Baja altitud a 900 m.s.n.m y Alta altitud a las poblaciones ubicadas a 2200 m.s.n.m,

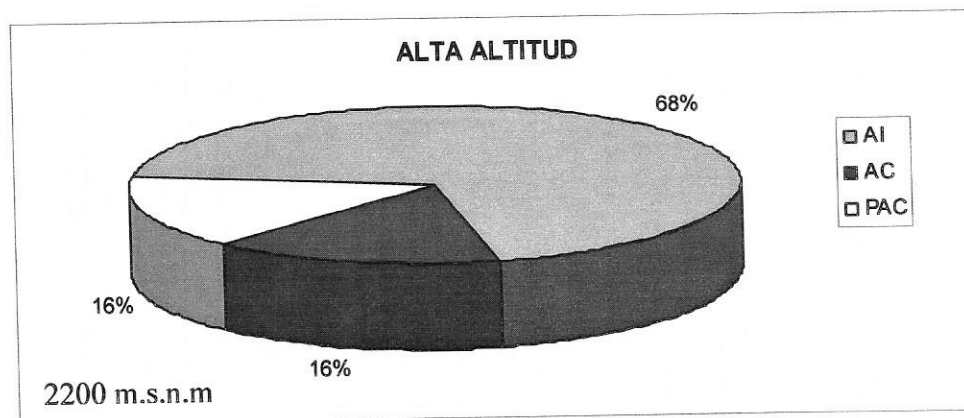
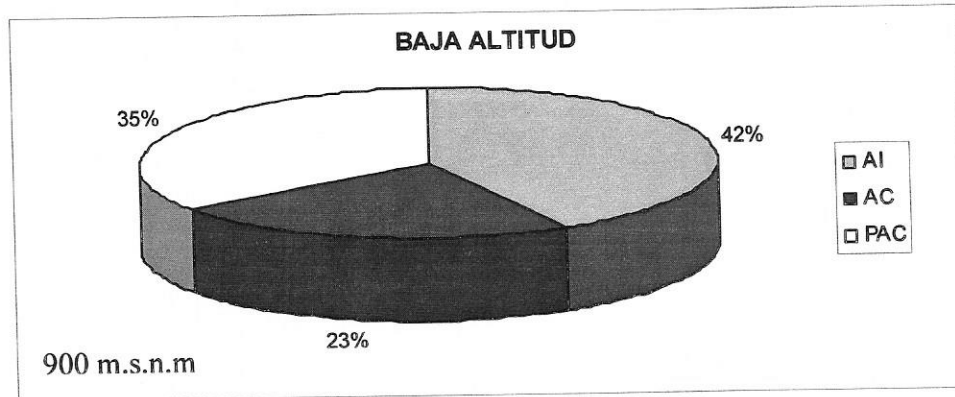


Figura 13. Porcentajes de individuos que poseen autocompatibilidad (AC), autocompatibilidad parcial (PAC) y autoincompatibilidad (AI) presentes en dos altitudes: 900 m.s.n.m (n=26) y 2200 m.s.n.m (n=40).

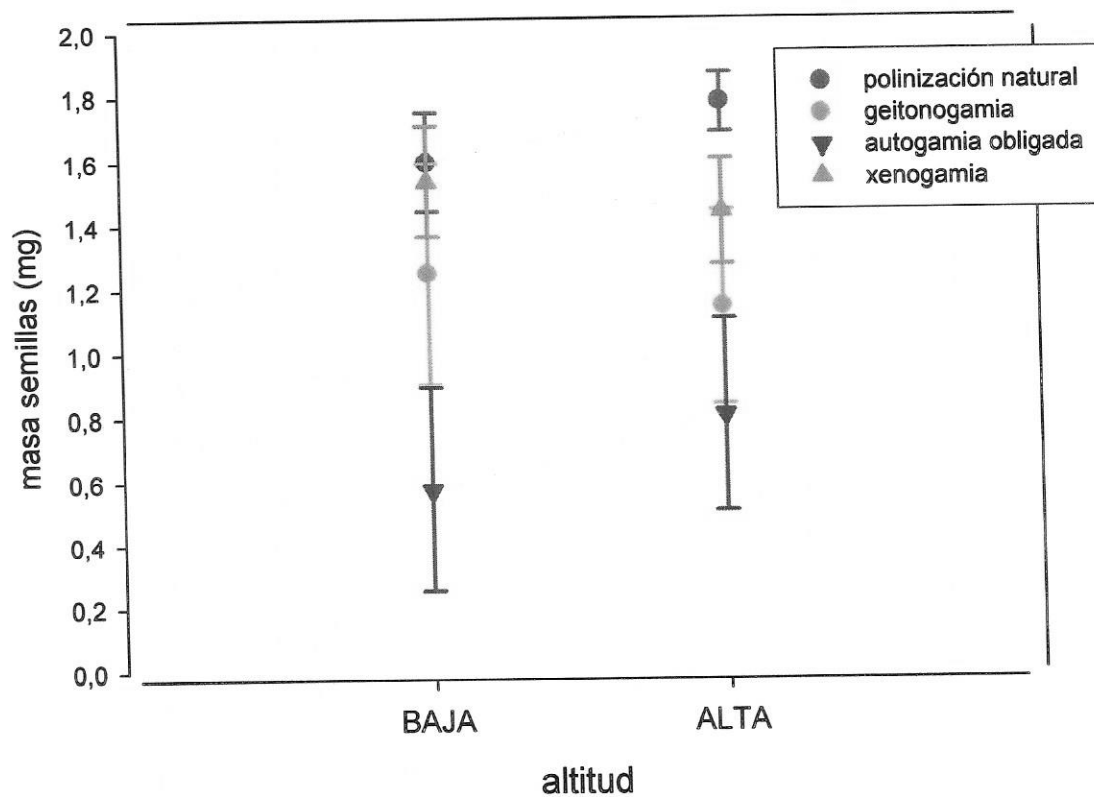


Figura 14. Comparación masa de las semillas por tratamiento en un gradiente altitudinal a baja altitud (900 m.s.n.m) y alta altitud (2200 m.s.n.m). Se muestran las masas de las semillas obtenidas por tratamiento: polinización natural (control sin manipulación), geitonogamia (autopolinización manual con polen *ad. lib.*), autogamia obligada automática (flores sin polinizar, embolsadas antes de la antesis) y xenogamia (polinización cruzada manual con polen *ad. lib.*). Los resultados se expresan como la media ± 2 EE.