

UCH-FC  
B. Ambiental  
C352  
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE PREGRADO

**“Fotoblastismo negativo y tamaño de semillas  
en la planta invasora *Eschscholzia californica*  
Cham.: una comparación local y regional”**

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

**MARÍA LORETO CASTILLO CASTILLO**

Dr. Ramiro Bustamante  
Director de Seminario de Título.

Mg. Alicia Arredondo N.  
Co- Directora de Seminario de Título.

Septiembre de 2011  
Santiago - Chile



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la Srta.

**“MARÍA LORETO CASTILLO CASTILLO”**

**“Fotoblastismo negativo y tamaño de semillas en la planta invasora *Eschscholzia californica* Cham.: una comparación local y regional”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

*Dr. Ramiro Bustamante*  
**Director Seminario de Título**

A handwritten signature in blue ink, written over a horizontal line.

*Mg. Alicia Arredondo N.*  
**Co-Directora**

A handwritten signature in blue ink, written over a horizontal line.

**Comisión de Evaluación**

*Dra. Alejandra González*  
**Presidente (a) Comisión**

A handwritten signature in blue ink, written over a horizontal line.

*Dra. Carezza Botto*  
**Evaluador**

A handwritten signature in blue ink, written over a horizontal line.



Santiago de Chile, septiembre 2011



Nací en Punta Arenas el 24 de Julio de 1983, pero prontamente me trasladé a Santiago, ciudad en la que he vivido hasta ahora. Desde muy pequeña sentí una gran pasión por la naturaleza y decidí que mi profesión estaría ligada a ella. Es por ello, que al finalizar mis estudios de Enseñanza Media, ingresé a la Universidad de Santiago a estudiar Ingeniería Ambiental, pero el enfoque de la carrera no respondía a mis expectativas, comprendiendo que tendría a la biología por disciplina, aplicándola en la ecología y la conservación. Es así como en el año 2006 entré a estudiar en la Universidad de Chile la carrera de Biología Ambiental, la que ha satisfecho completamente mis expectativas y me insta a continuar por el mismo sendero.



A mis padres y hermanos  
por creer en mí  
y amarme incondicionalmente...

## AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer profundamente a mi madre Carmen, por mostrarme que cada atardecer es el más hermoso y que la belleza de las cosas simples es infinita, tal como el amor que nos une. También quiero agradecer a mis padres Ricardo y Claudio, y a mis hermanos, por entregar tanto amor, creer en mi y apoyarme.

A mi hermosa familia, cuyo amor es una fuerza y un soporte fundamental de mi vida. Quiero agradecer a mi amiga del alma Pauli y a mi compañero de camino Juank, por enseñarme la magia de este mundo, por instarme a seguir en los momentos difíciles, y reír conmigo al recordarlos.

A Jorge, por acompañarme en este último tiempo, por abrirme su mundo.

A mis amigos Cinthya, Carolina y Hugo por ser mis angelitos y mi alegría.

A mis compañeros Xío, Karla, Chiki, Camila, Marilyn, Claudio, Jp, Juan, Pablo, Víctor, Roxana y Paty, que se han vuelto en mis grandes amigos y que hicieron de ésta una hermosa época.

A mi tutor Ramiro Bustamante, por creer en mí, y ser un pilar fundamental en esta última etapa. Eres un gran guía y maestro.

A mi co-tutora Alicia Arredondo, por confiarme el material utilizado, quien junto a Pancho y Gioco, hicieron valiosos aportes. A mis compañeros de laboratorio, por brindarme su acogida y hacer a nuestro laboratorio tan especial.

A mis revisoras, Alejandra González y Carezza Botto, por la dedicación y sus acertados comentarios que permitieron la realización de este manuscrito.

Al proyecto FONDECYT 1100076 y al Proyecto ICM P05-002 IEB, por el financiamiento otorgado para la realización de este seminario.



## ÍNDICE

Índice de figuras.....	vi
Índice de tablas.....	vi
Índice de anexos.....	vi
Resumen.....	vii
Abstract.....	ix
Introducción.....	1
• Objetivo General.....	4
• Objetivos específicos.....	5
Métodos.....	5
• Sitio de estudio.....	5
• Diseño Experimental.....	7
▪ Caracteres morfológicos semillas.....	7
▪ Experimento de germinación.....	8
• Análisis de Datos.....	9
Resultados.....	11
• Variación en el Peso de las Semillas.....	11
• Variación Índice de Fotoblastismo.....	11
Discusión.....	14
Bibliografía.....	20

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Ubicación área de sitio de estudio.	6
Figura 2	Semillas germinadas de <i>E. californica</i> .	7
Figura 3	Variación regional y local en el peso de las semillas de <i>E. californica</i> .	12
Figura 4	Variación regional y local del Índice de Fotoblastismo.	13

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Diseño utilizado en el experimento de germinación de "jardín común" para <i>E. californica</i> .	9
---------	--	---

## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1	Especies fotoblásticas negativas consideradas como invasoras.	27
Anexo 2	Variación regional y local en el porcentaje final de germinación y $T_{50}$ de las semillas de <i>E. californica</i> .	28

## RESUMEN

Las invasiones biológicas son definidas como la introducción, establecimiento y dispersión de especies más allá de su rango de distribución. Los nuevos ambientes pueden originar presiones selectivas sobre estas especies, promoviendo diferenciación vía selección natural. Algunos estudios han documentado que las especies invasoras habrían evolucionado hacia la adquisición de mayores tamaños que sus contrapartes nativas, o han presentado variaciones en algunos atributos fisiológicos. El fotoblastismo negativo se define como el efecto inhibitorio de la luz sobre la germinación de las semillas, este rasgo evitaría la mortalidad temprana de las plántulas, ya que se incrementa en presencia de condiciones estresantes, como disponibilidad de agua o cambios de temperatura. Este rasgo ha sido descrito para *Eschscholzia californica* Cham (Papaveraceae), una planta originaria de California e invasora en Chile. Aunque este rasgo puede constituir un aspecto importante para entender la invasibilidad de las plantas, existen pocos trabajos que exploren la existencia de diferenciación entre poblaciones nativas e introducidas, tampoco se han realizado estudios que evalúen si los rasgos morfológicos de las semillas tienen alguna relación con el fotoblastismo negativo. El objetivo de este trabajo es examinar variación en el fotoblastismo negativo y el tamaño de las semillas de *E. californica* entre poblaciones de Chile central y California en un gradiente altitudinal. En el caso del fotoblastismo negativo, se realizaron experimentos de "jardín común" evaluando la germinación de semillas expuestas a distintos tratamientos de luz y temperatura. Debido a que California y la zona central de Chile presentan una alta similitud climática y geográfica, y bajo la teoría de la conservación del nicho, el estrés abiótico que experimentan las semillas en el rango introducido no diferiría del existente en el rango



nativo, por lo que a nivel regional se esperaría que el fotoblastismo negativo se conserve entre poblaciones nativas e introducidas. Por otra parte, frente a las variaciones existentes en gradientes ambientales, como mayor radiación solar, alta variación en la temperatura y escasez de agua a medida que se asciende en altitud, a nivel local se esperarían respuestas plásticas del fotoblastismo negativo. Los resultados indican que no existe variación en el fotoblastismo a nivel regional, por lo que sería un atributo fisiológico conservado, sin embargo, una significativa variación altitudinal sugiere la existencia de diferenciación con base genética al menos dentro de la región de California. El tamaño de las semillas no varió en el rango altitudinal de California, pero sí dentro del rango de Chile. Esto podría indicar que no existe una relación entre el tamaño de las semillas y la intensidad del fotoblastismo negativo.

**Palabras clave:** *Eschscholzia californica*, California, fotoblastismo negativo, jardín común, invasiones biológicas, tamaño de semillas.



## ABSTRACT

Biological invasions are defined as the introduction, establishment and spread of species beyond their distribution range. The novel environment can originate selective pressures over these species, promoting differentiation via natural selection. Some studies have shown that invasive species would have evolved toward acquisition of greater sizes than their native counterparts, and have varied in some physiological attributes. Negative photoblastism is recognized as the inhibitory effect of light on seed germination, this trait would prevent early mortality of seedlings, as is increased in the presence of stressful conditions, such as water availability or temperature changes. This trait has been documented for *Eschscholzia californica* Cham (Papaveraceae), a native plant of California and invasive in Chile. Although this trait may constitute an important aspect for understanding the invasiveness of plants, few studies explore the existence of differentiation between native and introduced populations; neither study have assessed whether the morphological features of seeds have some relationship with the negative photoblastism. The aim of this study is to examine variation in negative photoblastism and seed size of *E. californica* between populations of central Chile and California in an altitudinal gradient. In the case of negative photoblastism, experiments will be conducted in "common garden" evaluating the germination of seeds exposed to different light and temperature treatments. Because California and central Chile have a high climatic and geographical similarity, and under the theory of the conservation of the niche, abiotic stress experienced by seeds in the introduced range would not differ from that in the native range, so at the regional level it would be expected that negative photoblastism would be retained between native and introduced populations. Moreover, due to variations in environmental gradients, such as increased

solar radiation, high variation in temperature and water shortage as one ascends in altitude; locally it would be expected plastic responses of negative photoblastism. Results indicate that there is no variation in negative photoblastism at regional level, however, significant variation across altitudinal range suggests the existence of differentiation genetically based at least within the region of California. Seed size did not change in the altitude range in California, but it did within the range of Chile. This could indicate that there is no relationship between seed size and negative photoblastism intensity.

**Keywords:** *Eschscholzia californica*, California, photoblastism negative, common garden, biological invasions, seed size.



## INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son definidas como la introducción, establecimiento y propagación de especies más allá de su rango de distribución (Richardson & Pyšek, 2006). Diversas explicaciones han sido invocadas para entender el éxito invasivo de una especie, ya sea a través de los rasgos que poseen las especies invasoras, o bien, examinando los atributos que hacen a un ambiente más o menos invasible (Crawley, 1986; Fox & Fox, 1986; Myers & Bazely, 2003; Pyšek & Richardson, 2007). Todas estas explicaciones suponen que las especies traen el potencial invasivo desde sus ambientes originales, o sea, no evolucionan. Sin embargo, investigaciones más recientes indican que las especies pueden evolucionar una vez que llegan a los nuevos ambientes. En efecto, los nuevos ambientes pueden promover diferenciación vía selección natural (Novak, 2007; Sax *et al.*, 2007; Prentis *et al.*, 2008), la cual ha sido considerada una explicación más para entender el éxito invasivo de muchas especies de plantas (Barrett *et al.*, 2008; Caño *et al.*, 2008; Ren & Zhang, 2009). Algunos estudios han documentado que las especies invasoras habrían evolucionado hacia la adquisición de mayores tamaños que sus contrapartes nativas (Blossey & Notzold, 1995; Siemann & Roger, 2001; Jakobs *et al.*, 2004; Ricklefs *et al.*, 2008) o han presentado variaciones en otros atributos fenotípicos, como estructuras vegetativas y rasgos florales (Barrett *et al.*, 1989). Algunos atributos fisiológicos que experimentan diferenciación poblacional durante los procesos de invasión, como los relacionados con la adquisición y uso de nutrientes (Qing *et al.*, 2010) o la tasa de crecimiento (Siemann & Rogers, 2003b), también han sido documentados en otras investigaciones. Por otro lado, algunos estudios no han encontrado variación fenotípica entre individuos nativos e introducidos (Willis *et al.*, 2000; Thébaud & Simberloff, 2001; DeWalt *et al.*, 2004). Sin

embargo, recientemente se ha reportado que cambios genéticos también pueden implicar incrementos en la plasticidad fenotípica, lo que les permitiría ocupar estos nuevos ambientes (Richards *et al.*, 2006).

El fotoblastismo negativo se define como el efecto inhibitorio de la luz sobre la germinación de las semillas (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). Si bien esta respuesta inhibitoria la presentan el 40% de las plantas invasoras (ver Anexo 1), existen pocos estudios acerca del fotoblastismo negativo, a pesar de que este atributo fisiológico puede definir el destino de una semilla. En general, se ha registrado que el fotoblastismo negativo se ve incrementado en presencia de condiciones estresantes como disponibilidad de agua o cambios de temperatura, evitando así la mortalidad temprana de las plántulas (Thannos *et al.*, 1991). Además, puesto que este atributo lo presentan ciertas especies que habitan ecosistemas desérticos, se cree que sería una adaptación para evitar la germinación en la superficie del suelo, donde la disponibilidad de agua puede ser limitada (Thannos *et al.*, 1991, 1994).

*Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae) es una planta originaria de California y una exitosa colonizadora de ecosistemas Mediterráneos (Stebbins, 1965). Su introducción a Chile ocurrió entre mediados de 1800 y principios de 1900, presentando actualmente una extensa distribución tanto latitudinal, desde los 18° a 38° S; como altitudinal, encontrándose desde el nivel del mar hasta los 2200 m.s.n.m. (Arroyo *et al.*, 2000). Esta herbácea se caracteriza por establecerse en lugares abiertos e intervenidos (Cook, 1962), y se ha registrado que poblaciones introducidas de *E. californica* exhiben un incremento en talla y fecundidad cuando crecen sin competencia con otras plantas, demostrando así una diferenciación notable entre

poblaciones nativas e introducidas (Leger & Rice, 2003). Un rasgo fisiológico notable en esta especie es su fotoblastismo negativo (Goldthwaite *et al.*, 1971). Aunque dentro de la fisiología de la germinación, la respuesta de las semillas a la luz puede constituir un aspecto importante para entender la invasibilidad de las plantas (Baskin & Baskin, 1998), existen pocos estudios que exploren la existencia de diferenciación entre poblaciones en su rango nativo e introducido. Por ende, resulta interesante realizar estudios comparativos a nivel regional (Chile central versus California) y a nivel local (comparando poblaciones ubicadas en los extremos de su distribución altitudinal). De forma general, se sabe que el fotoblastismo positivo (efecto estimulador de la luz sobre la germinación) aumenta a medida que disminuye el tamaño de las semillas (Grime *et al.*, 1981; Fenner & Thompson, 2005). Por lo que también sería interesante caracterizar el tamaño de las semillas, en primer lugar, para buscar si existen diferencias a nivel regional y local, y en segundo lugar, evaluar la existencia de alguna relación entre este rasgo morfológico y el fotoblastismo negativo.

De las cinco regiones del mundo que presentan un clima de tipo Mediterráneo, Chile central y California tienen la mayor similitud en clima y geomorfología (Mooney, 1977; di Castri, 1991; Sax, 2002; Jiménez *et al.*, 2008). Bajo la teoría de la conservación del nicho (Wiens & Graham, 2005), es decir, suponiendo que la especie no ha cambiado sus requerimientos bióticos y abióticos; lo anterior podría implicar que el estrés abiótico que experimentan las semillas en el rango introducido no diferiría del existente en el rango nativo. Debido a esto, a nivel regional se esperaría que las respuestas germinativas frente a la luminosidad no cambien después de la invasión, o sea, el fotoblastismo negativo debería conservarse entre poblaciones nativas e introducidas. Por otra parte, frente a las variaciones existentes en gradientes

ambientales, como mayor radiación, alta variación en la temperatura y escasez de agua a medida que se asciende en altitud (Fenner & Thompson, 2005), a nivel local se esperarían respuestas plásticas del fotoblastismo negativo.

Para examinar las causas de la variación fenotípica, los experimentos de "jardín común" han demostrado ser particularmente útiles (Blossey & Notzold, 1995; Siemann & Roger, 2001; Leger & Rice, 2003, Montague *et al.*, 2007; Williams *et al.*, 2008), ya que pueden ser usados para demostrar si la variación fenotípica detectada tiene o no una base genética (Colautti *et al.*, 2009). En este trabajo se realizará este tipo de aproximación experimental para el estudio del fotoblastismo negativo en poblaciones nativas e introducidas.

### **Objetivo General**

Establecer la existencia de diferenciación poblacional en el fotoblastismo negativo, y en el tamaño de las semillas, entre poblaciones nativas e introducidas de *E. californica*, ubicadas en los extremos de su distribución altitudinal.



## Objetivos Específicos

- a) Comparar niveles de fotoblastismo negativo entre poblaciones nativas e introducidas de *Eschscholzia californica* en altitudes contrastantes.
- b) Comparar el tamaño de las semillas entre poblaciones nativas e introducidas de *Eschscholzia californica* en altitudes contrastantes.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

Las regiones de Chile central y California presentan climas de tipo Mediterráneo, en que la mayoría de las precipitaciones se presentan durante el invierno, seguido de veranos secos. Además, ambas regiones muestran un gradiente climático latitudinal similar, donde las lluvias aumentan y las temperaturas disminuyen hacia las latitudes polares (Mooney, 1977; di Castri, 1991; Sax, 2002; Jiménez *et al.*, 2008). Ambas áreas también exhiben un cordón montañoso interior y costero que corren paralelo uno de otro de norte a sur, alrededor de un valle central, generando efectos climáticos locales similares (Mooney, 1977).

Se utilizaron semillas de *Eschscholzia californica* provenientes de Chile central y California. Para Chile central, se utilizaron semillas extraídas de dos poblaciones, Algarrobo (33°23'28"S; 71°41'34"W) ubicada a nivel del mar y Farellones (33°21'08" S; 70°18'58"W) situada a 2256 m.s.n.m. Las semillas de California se colectaron en Punta



Dume ( $34^{\circ}00'17''\text{N}$ ;  $118^{\circ}48'18''\text{W}$ ) ubicada a 31 m.s.n.m., y Big Bear ( $34^{\circ}16'05''\text{N}$ ;  $116^{\circ}48'00''\text{W}$ ) situada a 2051 m.s.n.m. (Fig. 1).



Fig. 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio. Arriba: En California Punta Dume y Big Bear. Abajo: En Chile central Algarrobo y Farellones (Extraído de Google Earth).

### Caracteres morfológicos semillas

Todas las semillas provenían de plantas que crecieron durante las estaciones estivales equivalentes entre ambos países (Septiembre de 2008 en California y Febrero de 2009 en Chile). Para cada población se colectaron semillas de un número variable de vainas provenientes de un número variable de individuos (24 a 45 individuos). Este material fue guardado en bolsas de papel a una temperatura ambiental que fluctuó entre los 15° y 25° C. Las semillas fueron pesadas entre 4 a 6 meses posteriores a la recolección. Se desestimó posibles variaciones en el peso de las semillas debido a la pérdida de humedad, ya que las semillas de *E. californica* son del tipo ortodoxas, es decir, tienen muy bajo contenido de humedad (Royal Botanic Gardens Kew, 2008). Para examinar el tamaño de las semillas entre poblaciones se comparó el peso de una semilla por vaina. Para ello, se evaluó el peso total de semillas para cada vaina y luego se dividió por el número de semillas contenidas en dicha vaina.

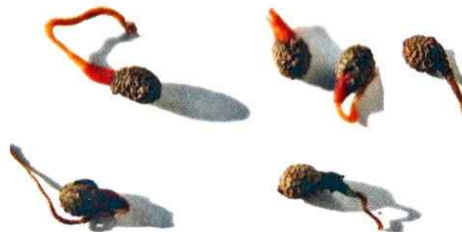


Fig. 2. Semillas de *Eschscholzia californica* de Chile central germinadas *in situ*.

### Experimento de germinación

Las semillas fueron puestas a germinar bajo condiciones experimentales controladas; las fuentes de variación fueron en este caso: (i) región (Chile/California), (ii) altitud (Alta/Baja), (iii) exposición a la luz (24 hrs. Luz/24 hrs. Oscuridad) y (iv) temperatura ( $15^{\circ}/24^{\circ} \pm 1^{\circ}$  C) como co-variante. Los diferentes tratamientos se ilustran en la Tabla 1. Con respecto a las temperaturas elegidas, se seleccionó una temperatura inferior de germinación de  $15^{\circ}$  C para desestimar la aplicación de otros fotoperíodos; ya que a esta temperatura se han registrado los mismos efectos inhibitorios sobre la germinación en tratamientos de 24h luz como en 12h luz/12h oscuridad (Marey, datos no publicados). Además, la germinación de sus semillas ocurre durante los meses más lluviosos (McClintock, 1976), y para las cuatro localidades, la temperatura máxima promedio del trimestre más húmedo es de  $13^{\circ}$  C (Hijmans *et al.*, 2005), que es una temperatura cercana a los  $15^{\circ}$  C escogidos. La temperatura superior de germinación utilizada fue de  $24^{\circ}$  C, que corresponde a la temperatura promedio del mes más cálido, para las cuatro localidades (Hijmans *et al.*, 2005). Para cada tratamiento se dispusieron de 15 placas de Petri (9 cm de diámetro) con 15 semillas cada una ( $n = 225$  semillas por tratamiento), las placas utilizadas para el tratamiento de oscuridad fueron tapadas con papel aluminio. Se utilizó vermiculita como sustrato y se agregó agua *ad-libitum*. Se estimó que las semillas habían germinado si al menos 2 mm de la radícula era visible, cuando no se observó germinación adicional el experimento se consideró terminado.

		Región									
		Chile				California					
Altitud		Alta		Baja		Alta		Baja			
Luminosidad		Luz	Oscuridad	Luz	Oscuridad	Luz	Oscuridad	Luz	Oscuridad		
Temperatura (°C)		15	24	15	24	15	24	15	24	15	24

Tabla 1. Diseño utilizado en el experimento de germinación de "jardín común" para *Eschscholzia californica*. Factores considerados: región (Chile/California); altitud (alta/baja); condición lumínica (luz constante/oscuridad constante) y temperatura (15°/24° ± 1° C). En total se efectuaron 16 tratamientos, 15 réplicas por tratamiento y 15 semillas por réplica (n=225 semillas por tratamiento; total = 3600 semillas).

### Análisis Estadísticos

En un primer análisis, se compararon los pesos de una semilla por fruto según el país de origen (región) y la altitud de las poblaciones, usándose un modelo factorial de 2 x 2 con diseño desbalanceado. Debido a que las transformaciones estándares no lograron que los datos cumplieran los supuestos de homocedasticidad y normalidad requeridos para realizar un ANOVA paramétrico (Sokal & Rohlf, 1995), se decidió aplicar un ANOVA con los datos ranqueados (Conover & Iman, 1981).

Para los experimentos de germinación, se elaboró un índice de Fotoblastismo utilizando los porcentajes finales de germinación (ver detalle en Anexo 2) obtenidos en los tratamientos de luz y oscuridad permanente, para una misma región, temperatura y altitud:

$$\text{Índice de Fotoblastismo} = (G_o - G_L) / (G_o + G_L) \quad (1)$$

donde,  $G_o$  = Porcentaje de germinación en oscuridad y  $G_L$  = Porcentaje de germinación a la luz. El índice de Fotoblastismo puede asumir valores entre 1 (fotoblastismo

negativo completo) y -1 (fotoblastismo positivo completo); valores iguales a cero indicarían una respuesta neutra frente a la luz.

Este índice de fotoblastismo fue la variable dependiente, las variables independientes fueron temperatura, altura y región; teniéndose 15 réplicas por factor. Debido a que la temperatura no afectó significativamente este índice ( $F_{1,106}=2,94$ ;  $p=0,09$ ) y tampoco se detectó interacción estadística con los demás factores (altitud:  $F_{1,106}=2,00$ ;  $p=0,16$  y región:  $F_{1,106}=0,32$ ;  $p=0,57$ ); este factor se eliminó de los análisis estadísticos posteriores, quedando así 30 réplicas por factor. Dado que los datos presentaron distribución normal (K-S,  $d=0,07$ ), se analizaron mediante un ANOVA de dos vías (Sokal & Rohlf, 1995). El peso de las semillas se agregó a los análisis como una co-variable, para ello, desde cada población se extrajeron al azar valores y se asignaron a cada uno de los índices de fotoblastismo obtenidos para dicha población. Debido a que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad, se realizó un análisis de correlación de Spearman (Sokal & Rohlf, 1995) entre el peso de las semillas y los valores del índice de fotoblastismo obtenidos para cada población. Todos los análisis estadísticos se realizaron usando el programa Statistica 7.0.

## **RESULTADOS.**

### **Variación en el Peso de las Semillas.**

El peso de las semillas varió entre regiones y altitudes, siendo significativamente mayor en Chile ( $F_{1,497} = 788,15$ ;  $p < 0,001$ ) y en poblaciones ubicadas a baja altitud ( $F_{1,497} = 14,0$ ;  $p < 0,001$ ). Se observó una interacción significativa entre altitud y país de origen ( $F_{1,497} = 14,95$ ;  $p < 0,001$ ), de tal forma, que en Chile el peso de las semillas es significativamente mayor en poblaciones que se encuentran a menor altitud (Tukey,  $p < 0,001$ ), mientras que entre las poblaciones de California no se detectó una diferencia significativa (Tukey,  $p = 1,0$ ) (Fig. 3).

### **Variación Índice de Fotoblastismo.**

No se encontraron diferencias significativas en la respuesta fotoblástica entre regiones ( $F_{1,110} = 0,18$ ;  $p = 0,67$ ), siendo la varianza de este índice significativamente mayor en California que en Chile central (Varianza en California = 0,31; Varianza en Chile = 0,09; Prueba de Bartlett,  $p < 0,001$ ). Se detectaron diferencias significativas entre altitudes ( $F_{1,110} = 9,58$ ;  $p < 0,01$ ), de tal manera que las poblaciones ubicadas a mayor altitud expresaron mayores valores del índice de fotoblastismo. Se detectó una interacción significativa entre región y altitud ( $F_{1,110} = 9,61$ ;  $p < 0,01$ ; Fig. 4), indicando que sólo en California las poblaciones de mayor altitud presentaron mayores valores del índice de fotoblastismo (Tukey,  $p < 0,001$ ). En contraste, en Chile no se registraron diferencias significativas entre altitudes (Tukey,  $p = 1,00$ ). Todas las poblaciones presentaron un comportamiento fotoblástico negativo, y sólo las poblaciones de California ubicadas a baja altitud mostraron algunos valores del índice negativos y/o

iguales a cero (Fig. 4). Por último, no se encontró una correlación significativa entre el peso de las semillas y la intensidad del fotoblastismo negativo (RS,  $p=0,12$ ).

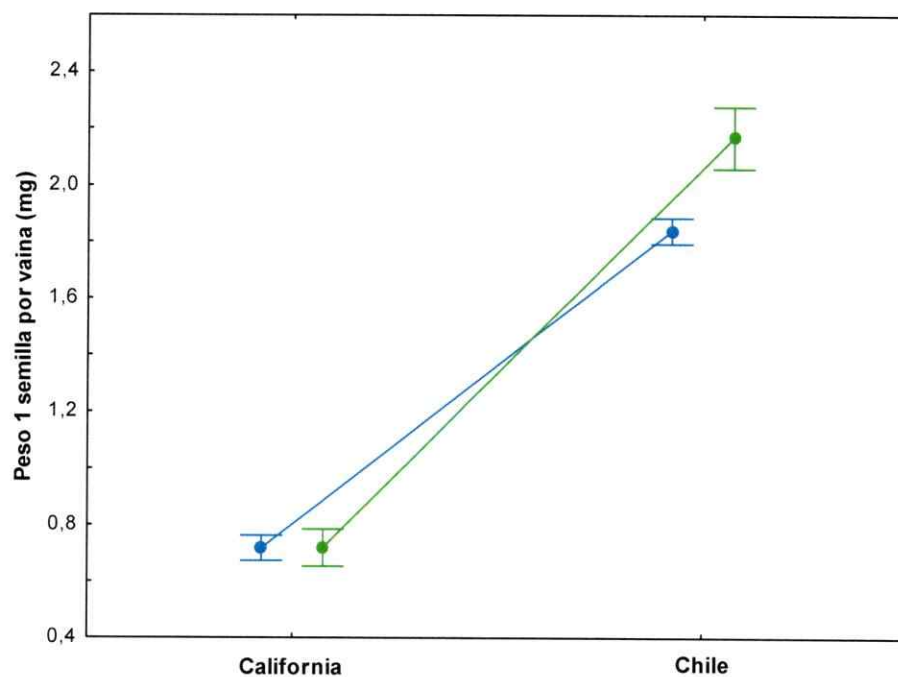


Fig. 3. Peso de una semilla por vaina para poblaciones *E. californica*, en relación a diferentes regiones (Chile/California) y altitudes (baja en verde/alta en azul). Barras verticales indican un intervalo de confianza del 95%.

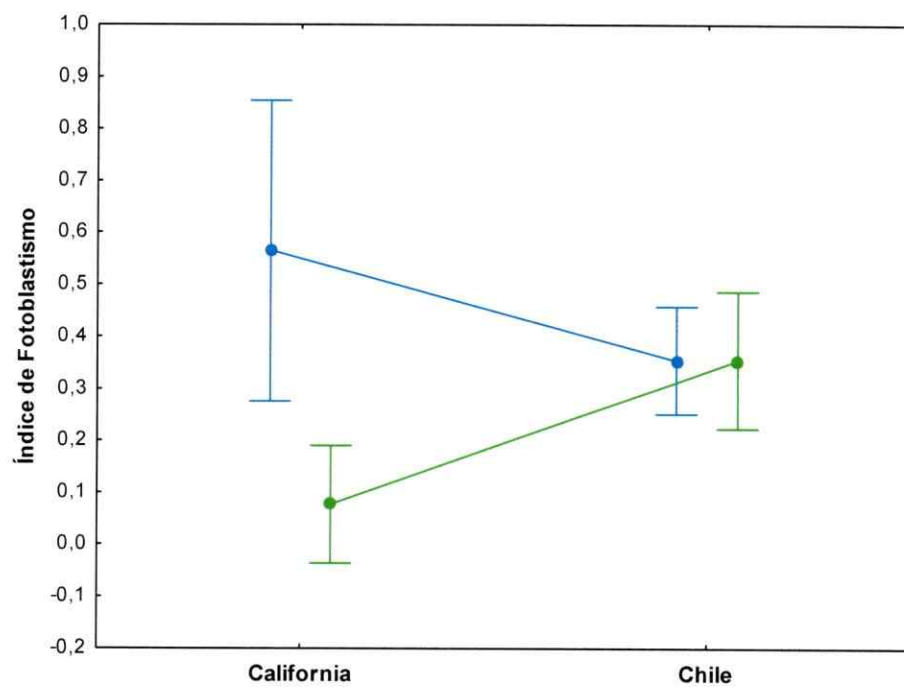


Fig. 4. Índice de fotoblastismo estimado para poblaciones de *E. californica* en diferentes regiones (Chile y California) y altitudes (baja en verde/alta en azul). Barras verticales indican un intervalo de confianza del 95%.



## DISCUSIÓN

Este estudio examinó la respuesta fotoblástica y el tamaño de las semillas de *Eschscholzia californica* entre poblaciones de Chile central y California, ubicadas en los extremos de su distribución altitudinal. Uno de los resultados más destacable, es la ausencia de variación en la respuesta fotoblástica a nivel regional (Chile versus California), pero la existencia de diferencias significativas entre altitudes sólo en el rango nativo. Por otro lado, el tamaño de semillas fue significativamente mayor en Chile y a bajas altitudes.

Tanto en las poblaciones de Chile como en las de California se encontraron valores positivos del índice de fotoblastismo, es decir, las semillas de ambas regiones experimentaron una inhibición de su germinación al estar expuestas a la luz, tal como se ha documentado (Goldthwaite *et al.*, 1971). En estudios anteriores, se han obtenido los mismos efectos inhibitorios sobre la germinación tanto en el tratamiento de 24h/luz, como en distintos fotoperíodos (Serrano-Bernardo *et al.*, 2007; Marey, datos no publicados); esto podría sugerir que sólo son necesarias pequeñas exposiciones lumínicas para generar esta respuesta inhibitoria.

La ausencia de diferenciación en el fotoblastismo negativo entre regiones sugiere, que debido a la extrema similitud climática entre Chile y California, no se estarían generando presiones que promuevan una respuesta diferencial entre ambos rangos, es decir, la variación fenotípica de este atributo se habría conservado después de la invasión. Dado que el experimento fue del tipo "jardín común", se puede suponer que este carácter presenta un componente genético o tiene base genética, lo que implica que es un carácter conservado y que la interacción genotipo-ambiente se ha mantenido

constante durante el proceso de invasión. Además, un 40% de las especie invasoras presentan fotoblastismo negativo (ver Anexo 1), por lo que este rasgo podría condicionar el éxito de los procesos de invasión, aunque esto no se aplicaría a las poblaciones de *E. californica* en Chile. Sin embargo, no se puede descartar el hecho que dichas respuestas adaptativas no sean aún evidentes. Una comparación de las respuestas fotoblásticas con poblaciones invasoras de *E. californica* en otras regiones del planeta, podría ser un interesante foco de investigación para confirmar el grado de conservación de este atributo.

Un aspecto a destacar, es que el fotoblastismo negativo se incrementó significativamente a mayores altitudes sólo en poblaciones nativas, y en el caso de poblaciones de baja altitud, algunos valores obtenidos del índice revelaron un comportamiento insensible a la luz. Esto significa que este atributo fisiológico tiene una mayor variabilidad en el rango nativo y podría implicar una diferenciación genética en este rasgo al menos entre las poblaciones de California. En efecto, los valores encontrados en Chile son menos variables y se encuentran anidados en los valores fotoblásticos encontrados en California. Este resultado sugiere, al menos en términos de la respuesta fotoblástica, que las poblaciones chilenas constituyen una submuestra de las poblaciones californianas, probablemente debido a un efecto fundador y/o porque ha ocurrido un filtro sobre la variabilidad de este rasgo; este patrón también ha sido documentado en comparaciones de los requerimientos de nicho climático observados entre Chile y California (Peña-Gómez, 2009). Es necesaria la realización de estudios tendientes a evaluar las causas genéticas y ecológicas de esta diferenciación en su rango nativo, complementando estudios del tipo "jardín común" con otras metodologías como análisis de marcadores genéticos neutrales y

transplantes recíprocos, para establecer la existencia de adaptación local (Barret *et al.*, 2008, Colautti *et al.*, 2009).

*E. californica* es considerada una invasora exitosa en diversos ambientes mediterráneos (Stebbins, 1965). Aun cuando la germinación de las semillas, como proceso demográfico, es una etapa importante para el éxito de la invasión (Lonsdale, 1999), las respuestas fotoblásticas no variaron entre altitudes en Chile central, pero sí en California. Es decir, la teoría predice que el gradiente altitudinal constituye una barrera para la invasión (Sala *et al.*, 2000), por lo que era esperable que al incrementar la intensidad lumínica con la altura (lo cual puede ser un factor limitante para las plantas), el fotoblastismo negativo debería haber aumentado; claramente en el caso de Chile central, nuestros resultados no avalan estos planteamientos. Por otra parte, como el tamaño de las semillas varió dentro del rango altitudinal de Chile, sin encontrar diferencias en California, nuestros resultados podrían indicar que no existe una relación entre el tamaño de las semillas y la intensidad del fotoblastismo negativo. Para el caso de Chile central, es posible que las semillas al ser más pequeñas a mayores alturas, puedan evitar el estrés lumínico enterrándose con mayor facilidad, especialmente si la textura del sustrato es gruesa como es el caso de los ambientes alto-andinos, estrategia descrita en los Andes de Chile central (Castor, 2002), sin necesidad de cambiar las respuestas fotoblásticas, las cuales como ya hemos descrito, serían conservadas.

Las diferencias en el tamaño de las semillas pueden determinar diferencias ecológicas significativas en términos de la regeneración, particularmente bajo estrés ambiental (Smith & Fretwell, 1974; Fenner & Thompson, 2005). En el rango invadido

encontramos semillas de mayor tamaño que el rango nativo, y en el rango invadido, las semillas fueron de menor tamaño a mayor altitud. Es conocido el hecho que el tamaño de la semilla tiene un fuerte componente genético (Baskin & Baskin, 1998). No obstante, el tamaño de las semillas también puede variar debido a efectos maternos o variación ambiental (Baskin & Baskin, 1998), por ejemplo, se ha determinado para poblaciones en Chile central de *E. californica*, que el tipo de polinización afecta el tamaño de las semillas (Arredondo, 2011). Dilucidar la importancia del componente genético/ambiental sobre la expresión de este rasgo, es una tarea pendiente y requiere de experimentos de "jardín común", similares a los realizados para el estudio del fotoblastismo negativo.

El ambiente parental puede afectar muchos rasgos de la progenie, incluyendo la germinación (Baskin & Baskin, 1998). Los requerimientos de luz durante la germinación o la permeabilidad de la semilla, pueden depender del ambiente maternal, tal como la temperatura y el fotoperíodo (Wulff, 1995). Un ejemplo concreto, es el de la especie fotoblástica negativa *Sicyos deppei* G. Don., para la cual se determinó que el ambiente lumínico presente durante el desarrollo de las semillas afectó su tiempo de germinación, pero no la intensidad de su respuesta fotoblástica (Orozco-Segovia *et al.*, 2000). Por otra parte, la expresión del fenotipo parental puede depender del ambiente en el cual los descendientes están creciendo (Rossiter, 1998). En este caso, para calcular el índice de fotoblastismo, se consideraron los porcentajes finales de germinación (concluyendo el experimento cuando no se observó germinación adicional) y no el tiempo de germinación. Además, el experimento se realizó dentro de cámaras de germinación, donde las condiciones abióticas son altamente controladas. Comúnmente el efecto parental se mide a través de la talla de las semillas, ya que

puede influenciar la sobrevivencia de la planta (Baskin & Baskin, 1998), sin embargo, los resultados obtenidos indicarían que el tamaño de las semillas no tiene relación con la intensidad del fotoblastismo negativo. Debido a lo anterior, es poco probable que los efectos parentales puedan explicar los patrones en la respuesta fotoblástica, descritos anteriormente. Sin embargo, es necesario realizar otros experimentos para descartar esta posibilidad.

El tamaño de las semillas también permite determinar la probabilidad de la especie de mantenerse y propagarse en el espacio. Es ampliamente documentada la existencia de compromisos de historia de vida asociados al tamaño de las semillas: mientras las semillas de mayor tamaño favorecen el establecimiento y el tamaño de las plántulas (Harper, 1977; Rocha & Stephenson, 1991, 1995), las semillas de menor tamaño en tanto, favorecen la dispersión (Fenner, 1985), un proceso importante en especies invasoras que viven en espacios abiertos, como es el caso de *E. californica*. Esto significaría que a mayor altitud se estaría favoreciendo una mayor dispersión en contra de un mayor establecimiento. Dilucidar la importancia relativa de la dispersión de semillas versus el reclutamiento de nuevos individuos sobre la tasa de crecimiento poblacional requiere considerar el ciclo de vida de las plantas por completo. Estudios previos en Chile central indican que poblaciones ubicadas en el borde del rango altitudinal expresan tasas de crecimiento poblacional mayores que 1, lo cual sugiere que a pesar de que las semillas son de menor tamaño y expresan fotoblastismo negativo, las poblaciones de *E. californica* poseen el potencial de seguir expandiéndose hacia mayores altitudes (Peña-Gómez, 2009).

Actualmente, comparaciones en la respuesta fotoblástica entre poblaciones nativas e introducidas han sido extremadamente poco tratadas. Los estudios se han realizado casi únicamente a nivel intrarregional, evaluando los factores que perturbarían la respuesta fotoblástica. Por ejemplo, se ha descrito que la profundidad del suelo a la que se encuentran las semillas afecta este rasgo fenotípico (Thanos *et al.*, 1989) y se ha descrito que *E. californica* germina mejor estando bajo el suelo que sobre la superficie (Gutiérrez *et al.*, datos no publicados). La evaluación de otras fuentes de estrés que se saben pueden perturbar la respuesta fotoblástica negativa en las plantas como la salinidad (Chauhan *et al.*, 2006), la exposición al humo (Brown & van Staden, 1997), o la estratificación fría (Kulkarni *et al.*, 2006), debieran ser tratadas en futuras investigaciones.

Diversos trabajos han documentado la existencia de variación latitudinal en la expresión de caracteres en plantas dentro de sus rangos nativos, siendo esta variación clinal común en especies de amplia distribución como *E. californica* (Clevering *et al.*, 2001; Olsson & Ågren, 2002); además, estas especies pueden re-establecer dicha variación clinal en sus rangos invadidos (Montagne *et al.*, 2008). Sería interesante evaluar si a nivel latitudinal existe variación en el tamaño de las semillas y en el fotoblastismo negativo (u otros rasgos que pudieran ser ecológicamente relevantes) entre poblaciones de *E. californica* en su ambiente nativo, y si existe, examinar si este patrón se mantiene en el rango introducido de Chile.

Este trabajo contribuye a dilucidar si un atributo fisiológico tan poco frecuente, como es el fotoblastismo negativo, tiene alguna relación con el éxito invasivo de la especie *E. californica* en Chile. Estudios como éste, que incrementen el entendimiento

acerca de los mecanismos que facilitan la invasión de las plantas, son necesarios para el manejo de especies invasoras (Pyšek & Richardson, 2007).

## REFERENCIAS

ACEBIO (Asociación para la Conservación y el Estudio de la Biodiversidad). [Base de Datos en Línea]. Lista de Especies de Plantas Introducidas en Costa Rica. URL: [http://invasoras.acebio.org/list\\_especies.asp](http://invasoras.acebio.org/list_especies.asp) (19 mayo 2011).

Arredondo, A. 2011. Diferenciación de los sistemas reproductivos y despliegues florales en *Eschscholzia californica* (Papaveraceae) en un gradiente altitudinal. Tesis de Magíster. Facultad de Ciencias. U. de Chile.

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

Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. pp 666. Academic Press, San Diego.

Barret, S.C.H., Colautti, R.I. & Eckert, C.G. 2008. Plant reproductive system and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* **17**: 373-383.

Barrett, S.C.H., Morgan, M.T. & Husband, B.C. 1989. The dissolution of a complex genetic polymorphism: the evolution of self-fertilization in tristylous *Eichhornia paniculata*. *Evolution* **43**: 1398-1416.

Blair, A.C. & Wolfe, L.M. 2004. The evolution of an invasive plant: An experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology* **85**: 3035-42.

Blossey, B. & Notzold, R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Ecology* **83**: 887-889.

Brodersen, C., Lavergne S. & Molofsky, J. 2008. Genetic variation in photosynthetic characteristics among invasive and native populations of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea*). *Biological Invasions* **10**: 1317-1325.

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

- Brown, J., Enright, N.J. & Miller, B.P. 2003. Seed production and germination in two rare and three common co-occurring *Acacia* species from south-east Australia. *Austral Ecology* **28**: 271-280.
- Brown, N.A.C. & van Staden, J. 1997. Smoke as a germination cue: a review. *Plant Growth Regulation* **22**: 115-124.
- Caño, L., Escarré, J., Fleck, L., Blanco-Moreno, J.M., & Sans, F.X. 2008. Increased fitness and plasticity of an invasive in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. *Journal of Ecology* **96**: 468-476.
- Castor, C. 2002. Patrones, procesos y mecanismos de dispersión secundaria en plantas andinas de Chile central. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. U. de Chile.
- Center for Invasive Species and Ecosystem Health. [Base de Datos en Línea]. WeedUS Database of Plants Invading Natural Areas in the United States. URL: <http://www.invasive.org/browse/subinfo.cfm?sub=13961> (24 junio 2011).
- Chauhan, S.B., Gill, G. & Preston, C. 2006. African mustard (*Brassica tournefortii*) germination in southern Australia. *Weed Science* **54**: 891-897.
- Clemente, J. & Foster, M.C. 1994. Alien plants of the British Isles. pp 353. Botanical Society of the British Isles, Londres.
- Clevering, O.A., Brix, H. & Lukavská, J. 2001. Geographic variation in growth responses in *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* **69**: 89-108.
- Colautti, R.I., Maron, J.L. & Barrett, S.C.H. 2009. Common garden comparisons of native and introduced plant populations: latitudinal clines can obscure evolutionary inferences. *Evolutionary Applications* **2**: 187-199.
- Conover, W.J. & Iman, R.L. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *The American Statistician* **35**: 124-133.
- Cook, S.A. 1962. Genetic system variation and adaptation in *Eschscholzia californica*. *Evolution* **16**: 278-299.
- Crawley, M. J. 1986. What makes a community invasible? En A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards (eds.), *Colonization, succession and stability*. pp 429-453. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- DeWalt, S.J., Denslow, J.S. & Ickes, K. 2004. Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* **85**: 471-483.



- di Castri, F. 1991. An ecological overview of the five regions of the world with a mediterranean climate. En R.H. Groves & F. Di Castri (eds.), *Biogeography of Mediterranean invasions*. pp 3-16. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. pp 151. Chapman and Hall, Londres.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. pp 250. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fox, M.D. & Fox, B.J. 1986. The susceptibility of natural communities to invasion. En R. H. Groves & Burdon (eds.), *Ecology of biological invasions*. pp 57-66. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Goldthwaite, J.J., Gentile, A.C. & Klein, R.M. 1971. Light-suppressed germination of California poppy seed. *Canadian Journal of Botany* **49**: 1655-1659.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R. & Mowforth, M.A.G. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* **69**: 1017-1059.
- Harper, J. 1977. *Population biology of plants*. pp 892. Academic Press, New York.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surface for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965-1978.
- Invaders Database System. Rice, P.M. [Base de Datos en Línea]. Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula, MT. URL: <http://invader.dbs.umt.edu/linksearch/linksort.asp> (24 mayo 2011).
- ISSG (Invasive Species Specialist Group). The Global Invasive Species Database. [Base de Datos en Línea]. Species Survival Commission, IUCN. URL: <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=1193&fr=1&sts=sss> (24 mayo 2011).
- Jakobs, G., Weber, E. & Edwards, P.J. 2004. Introduced populations of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distribution* **10**: 11-19.
- Jiménez, A., Pauchard, A., Cavieres, L.A., Marticorena, A. & Bustamante, R.O. 2008. Do climatically similar regions contain similar alien floras? A comparison between the mediterranean areas of central Chile and California. *Journal of Biogeography* **35**: 614-624.
- Kohli, R., Jose, S., Batish, D. & Singh, H. 2009. *Invasive Plants and Forest Ecosystems*. pp 110-116. CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida.

- Kulkarni, M.G., Sparg, S.G. & van Staden, J. 2006. Dark conditioning, cold stratification and a smoke-derived compound enhance the germination of *Eucomis autumnalis* subsp. *autumnalis* seeds. *South African Journal of Botany* **72**: 157-162.
- Langlet, O. 1971. Two hundred years geneecology. *Taxon* **20**: 653-721.
- Leger, E.A. & Rice, K.J. 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* **6**: 257-264.
- Leishman, M., Wright, I.J., Moles, A.T. & Westoby, M. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. pp 31-57. Cabi. Wallingford, RU.
- Londslade, W.M. 1999. Global patterns of invasion plants and the concept of invisibility. *Ecology* **80**: 1522-1536.
- Mito, T. & Uesugi, T. 2004. Invasive alien species in Japan: the status quo and the new regulation for prevention of their adverse effects. *Global Environmental Research* **8**: 171-191.
- McClintock, E. 1976. The California poppy (*Eschscholzia californica*) natural history. *Pacific Horticulture* **37**: 3-5.
- Montague, J.L., Barrett, S.C.H. & Eckert, C.G. 2007. Re-establishment of clinal variation in flowering time among introduced populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*, Lythraceae). *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 234-245.
- Mooney, H.A. 1977. *Convergent Evolution in Chile and California: Mediterranean Climate Ecosystems*. Dowden, Hutchinson & Ross. Stroudsburg Publisher, New York.
- Myers, J.H. & Bazely, D.R. 2003. *Ecology and control of introduced plants*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Novak, S.J. 2007. The role of evolution in the invasion process. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **104**: 3671-3672.
- Olsson, K. & Ågren, J. 2002. Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria*. *Journal of Evolutionary Biology* **15**: 983-996.
- Orozco-Segovia, A., Brechú-Franco, A.E., Zambrano-Polaco, L., Osuna-Fernández, R., Laguna-Hernández G. & Sánchez-Coronado, M.E. 2000. Effects of maternal light environment on germination and morphological characteristics of *Sicyos deppei* seeds. *Weed Research* **40**: 495-506.

- Peña-Gómez, F. 2009. Dinámica del banco de semillas de *Eschscholzia californica* en un gradiente altitudinal: consecuencias para la regeneración. Seminario de Título. Facultad de Ciencias. U. de Chile.
- Pyšek, P. & Richardson, D.M. 2007. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? En W. Nentwig (ed.), *Biological invasions*. pp 97-125. Springer, Berlin.
- Prentis, P.J., Wilson, J.R., Dormontt, E.E., Richardson, D.M. & Lowe, A.J. 2008. Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 149-158.
- Probert, R.J. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. En Fenner, M. (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. pp 261-292. R. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Qing, H., Yao, Y., Xiao, Y., Hua, F., Sun, Y., Zhou, C. & An, S. 2011. Invasive and native tall forms of *Spartina alterniflora* respond differently to nitrogen availability. *Acta Oecologica* **37**: 23-30.
- Ren, M.X. & Zhang, Q.G. 2009. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Research* **49**: 449-460.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* **9**: 981-993.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* **30**: 409-431.
- Ricklefs, R.E., Qinfeng, G. & Hong, Q. 2008. Growth form and distribution of introduced plants in their native and non-native ranges in Eastern Asia and North America. *Diversity & Distributions* **14**: 381-386.
- Rocha, O.J. & Stephenson, A.G. 1991. Effects of nonrandom seed abortion on progeny performance in *Phaseolus coccineus*. *L. Evolution* **45**: 1198-1208.
- Rocha, O.J. & Stephenson, A.G. 1995. Regulation of flower, fruit, and seed production: *Phaseolus coccineus* a study case. En P.C. Hoch & A.G. Stephenson (eds.), *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*. Vol 53. pp 245-262. Monograph in Systematic Botany from the Missouri Botanical Gardens.
- Rossiter, M. C. 1998. The role of environmental variation in parental effects expression. En T. A. Mousseau, and C. W. Fox (eds.), *Maternal effects as adaptations*. pp 112-134. Oxford University Press. New York.
- Royal Botanic Gardens Kew. 2008. [Base de Datos en Línea]. Seed Information Database (SID). URL: <http://data.kew.org/sid/SidServlet?ID=9352&Num=gvB> (2 agosto 2011).

- Sala, O.E., Chapín, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J. et al. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770-1774.
- Sax, D.F. 2002 Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity and Distributions* **8**: 193-210.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H. Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connors, M.I., & Rice, W.R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 465-471.
- Serrano-Bernardo, F., Rosúa, J.L. & Díaz-Miguel, M. 2007. Light and temperature effects on seed germination of four native species of Mediterranean (Spain). *Phytoninternational Journal of Experimental Botany* **76**: 27-38.
- Siemann, E. & Rogers, W.E. 2001. Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecology Letters* **4**: 514-518
- Siemann, E. & Rogers, W.E. 2003b. Reduced resistance of invasive varieties of the alien tree *Sapium sebiferum* to a generalist herbivore. *Oecologia* **135**: 451-457.
- Schütz, W. 1999a. Germination ecology and early seedling performance in *Nerium oleander* L. (Apocynaceae), a Mediterranean stream bank shrub. *Journal of Mediterranean Ecology* **1**: 117-128.
- Smith, C.C. & Fretwell, S.D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* **108**: 499-506.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. pp 887. W.H. Freeman and Company, New York.
- Stebbins, G.L. 1965. Colonizing species of the native California flora. En H.G. Baker & G.L. Stebbins (eds.), *The Genetics of Colonizing Species*. pp 173-195. Academic Press, New York.
- Thanos, C.A., Georghiou, K., Douma, D.J. & Marangaki, C.J. 1991. Photoinhibition of seed germination in Mediterranean maritime plants. *Annals of Botany* **68**: 469-475.
- Thanos, C.A., Georghiou, K. & Pinelopi Delipetrou. 1994. Photoinhibition of seed germination in the maritime plant *Matthiola tricuspidata*. *Annals of Botany* **73**: 639-644.
- Thanos, C.A., Georghiou, K. & Sharou, F. 1989. *Glacium flavum* seed germination: an ecophysiological approach. *Annals of Botany* **63**: 121-130.
- Thébaud, C. & Simberloff, D. 2001. Are plants really larger in their introduced ranges? *The American Naturalist* **157**: 231-236.

Vazquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 69-87.

Wiens, J.J. & Graham, C.H. 2005. Niche Conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **36**: 519-539.

Williams, J.L., Auge, H. & Maron, J.L. 2008. Different gardens, different results: native and introduced populations exhibit contrasting phenotypes across common gardens. *Oecologia* **157**: 239-248.

Willis, A.J., Memmott, J. & Forrester, R.I. 2000. Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters* **3**: 275-283.

Wulff, R. D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum* L. Factors affecting seed size. *Journal of Ecology* **74**: 87-97.

Wulff, R.D. 1995. Environmental maternal effects on seed quality and germination. En J. Kigel & G. Galili (eds.), *Seed Development and Germination*. pp 491-504. Marcel Dekker, New York.

Anexo 1: Ejemplos de especies que presentan fotoblastismo negativo, señalando aquellas que están consideradas como invasoras. Tabla modificada de Baskin & Baskin (1998).

Espece	Catalogada como Invasora	Referencia
<i>Anemone coronaria</i>	No	
<i>Amaranthus blitoides</i>	Sí	Mito & Uesugi, 2004.
<i>Asphodelus microcarpus</i>	No	
<i>Astragalus sieberi</i>	No	
<i>Bromus sterilis</i>	Sí	Kohli <i>et al.</i> , 2009.
<i>Calligonum comosum</i>	No	
<i>Centaurea alexandrina</i>	No	
<i>Citrullus colocynthis</i>	Sí	Center for Invasive Species and Ecosystem Health.
<i>Cucumis anguria</i>	Sí	ACEBIO
<i>Cynoglossum officinale</i>	Sí	ISSG
<i>Echinops spinnosissimus</i>	No	
<i>Echium sericeum</i>	No	
<i>Enarthrocarpus strangulatus</i>	No	
<i>Eremobium microcarpa</i>	No	
<i>Eryngium creticum</i>	No	
<i>Eschscholzia californica</i>	Sí	Clemente & Foster, 1994; Invaders Database System.
<i>Galium spurium</i>	Sí	Mito & Uesugi, 2004.
<i>Glaucium flavum</i>	Sí	Mito & Uesugi, 2004; Clemente & Foster, 1994.
<i>Haloxylon salicornicum</i>	No	
<i>Launaea glomerata</i>	No	
<i>Nemophila insignis</i>	No	
<i>Nigella damascens</i>	Sí	Mito & Uesugi, 2004; Clemente & Foster, 1994.
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Sí	Mito & Uesugi, 2004; Clemente & Foster, 1994.
<i>Spinifex sericeus</i>	No	