

UCH-FC
B. Ambiental
A474
C.1



**ESCUELA DE PREGRADO
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**DEMOGRAFÍA GEOGRÁFICA DE UNA ESPECIE INVASORA DE AMPLIA
DISTRIBUCIÓN: EL CASO DE *ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA* EN CHILE
CENTRAL**

LUA ANDREA ALVES BURGOS

Director de Seminario de Título:

Dr. Ramiro O. Bustamante Araya

-Santiago , Chile 2012-



Universidad de Chile
Facultad de Ciencias



**“DEMOGRAFÍA GEOGRÁFICA DE UNA ESPECIE INVASORA DE AMPLIA
DISTRIBUCIÓN: EL CASO DE *ESCHSCHOLZIA CALIFÓRNICA* EN CHILE
CENTRAL”**

LUA ANDREA ALVES BURGOS

Director de Seminario: Dr. Ramiro Osciel Bustamante Araya

Santiago, Chile 2012

ESCUELA DE PREGRADO- FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE



“DEMOGRAFÍA GEOGRÁFICA DE UNA ESPECIE INVASORA DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN: EL CASO DE *ESCHSCHOLZIA CALIFÓRNICA* EN CHILE CENTRAL”

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.

Lua Andrea Alves Burgos

Dr. Ramiro Osciel Bustamante Araya

Director Seminario de Título

Comisión Revisora

Dr. David Veliz

Presidente Comisión

Dr. Alejandra González

Corrector

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Santiago de Chile, Marzo del 2012



...Para mis abuelos...



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas cuyas vidas se han cruzado con la mía, por su contribución en mi constante formación como ser humano.

Agradezco a mi familia por el apoyo constante, a mis tatas Gastón Burgos y Alicia Larenas por su confianza y amor incondicional; y especialmente a mi madre por haberme entregado las herramientas necesarias para desenvolverme ante la vida sin prototipos, creyendo en las bondades del Ser apasionado y por relacionarme con la naturaleza de una manera cercana, amigable y consiente.

A mis amigos por su incondicionalidad, por su oreja infinita y por su lengua larga; por todos los bonitos momentos y experiencias compartidas.

A mi tutor por la confianza vertida y por la paciencia sabia.

Al instituto de Ecología y Biodiversidad de la facultad de Ciencias, al Proyecto milenio (ICM PO5-002) y al FONDECYT 1100076 por el financiamiento para la realización de este seminario.

...finalmente a Ignacio su ayuda y apoyo durante la realización de este seminario de título.

RESUMEN

La invasión de una especie es básicamente un proceso demográfico. Durante este, las poblaciones que se establezcan en ambientes favorables (permitiendo tasas de crecimiento poblacional positivas) constituirán las poblaciones *Fuentes* de la especie, mientras que en el caso contrario se constituirán las poblaciones *Sumidero* (con tasas de crecimiento poblacional negativas). Se examinó la variación geográfica de las respuestas demográficas en *Eschscholzia californica*, una especie invasora de amplia distribución en Chile, relacionando dichas respuestas a las variaciones climáticas asociadas al espacio. Se esperaba obtener λ positivos en el centro de la distribución, mientras que λ negativos en los bordes (o frentes) de la invasión.

Por medio de modelos de matrices poblacionales se obtuvo el valor de la tasa de crecimiento poblacional λ y valores de elasticidad. Al respecto, el valor de λ de *E. californica* no varió significativamente entre su rango latitudinal de distribución, aunque se relacionó negativamente con aquellos factores climáticos relacionados a la altitud. Esto indicaría que el rango de distribución actual de la especie no ha alcanzado aun su límite ecológico, cabiendo la posibilidad de que esta haya sobrellevado las diferencias climáticas mediante adaptación local.

Por otra parte, existiría un fenómeno de compensación biológica entre las tasas vitales que contribuyen a la elasticidad de λ . Estas tasas responden a cambios latitudinales, influidos principalmente por la precipitación anual y su estacionalidad.

Los resultados obtenidos ratifican la naturaleza expansiva de *E. californica*.

ABSTRACT

Species invasion is basically a demographic process. During this process, the new species occupy favorable environments constituting source populations ie. with a positive growth rate. Those individuals which colonize unfavorable environments are the sink population (with a negative growth rate), which we expected to find in the front of invasion.

In this study, we examined the geographic variation of demographic processes of *Eschscholzia californica*, an invasive plant species widely distributed in Chile, relating such responses to the climatic variations spatially associated.

We used matrix population models to assess the finite growth population rate and sensibility analysis. We expected positive population growth rate in the center of distribution while a negative growth rate in the border populations. Our results show that in the totality of populations the finite rate of population growth was positive or at least not significantly different from zero. This value did not differ among latitudinal ranges, but it was negatively correlated with altitude. At a lower scale, the variations of the elasticity of λ to changes in demographic parameters suggest the existence of demographic compensation between vital rates. These results suggest an active process of geographical expansion of *E. californica*, suggesting that this species is has not reached a geographical equilibrium.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Portada	i
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos	v
Resumen	vi
Abstract	vii
Introducción	1
Hipótesis	5
Objetivos Generales	5
Objetivos Específicos	5
Métodos	6
o Área de Estudio	6
o Datos Climáticos	7
o Análisis Demográfico	7
o Relaciones entre λ y el Clima	11
Resultados	12
o Tasa Finita de Crecimiento λ	12
o Tasa Finita de Crecimiento λ y Clima.....	13
o Análisis de Elasticidad.....	15
o Elasticidad y Clima	16

Discusión	17
Conclusión	21
Bibliografía	23

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación espacial de las 20 poblaciones de <i>Eschscholzia californica</i>	6
Figura 2. Ciclos de vida de <i>E. californica</i>	10
Figura 3. Tasa de Crecimiento poblacional de <i>E. californica</i> entre regiones climáticas	12
Figura 4. Tasa de crecimiento poblacional de 20 poblaciones de <i>E. californica</i>	13
Figura 5. Valores de elasticidad de λ de <i>E. californica</i> entre las regiones climáticas.....	15

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Índice de moran del λ en las 20 poblaciones de <i>E. californica</i>	13
Tabla 2. Modelos de Regresión múltiple entre la tasa finita de crecimiento y los componentes principales.....	14
Tabla 3. Modelos de regresión simple entre elasticidades de λ frente a los componentes principales.....	16

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO 1. Variables Bioclimáticas.....	29
ANEXO 2. Criterios para el establecimiento de las regiones Climáticas.....	30

INTRODUCCIÓN

Una invasión biológica corresponde a la llegada de una especie a regiones que están más allá de sus rangos biogeográficos originales. Su estudio es importante dado que son uno de los componentes más relevantes del cambio global, constituyendo una amenaza constante para la biodiversidad (Sala et al. 2000; Millennium Ecosystem Assessment 2005). Generan una homogenización de la biota (McKinney & Lockwood 1999) y afectan los procesos ecológicos a nivel poblacional, comunitario y ecosistémico, por medio de cambios en las interacciones biológicas, regímenes de perturbación y/o ciclos biogeoquímicos (Mack et al. 2000, D' Antonio et al. 2001).

La invasión de una especie es básicamente un proceso demográfico; durante la invasión, la especie invasora deberá superar distintas etapas, desde la llegada de los propágulos hasta su establecimiento definitivo en el nuevo lugar (Vitousek 1990). Una vez superadas las barreras iniciales, la especie invasora se propagará en un ambiente espacialmente heterogéneo en cuanto a sus recursos y condiciones (With 2001), pudiendo esto generar restricciones a su sobrevivencia, establecimiento, reproducción y dispersión (With & Crist 1995 With & King 2001, With 2004). Lo anterior determinará la velocidad de propagación de las especies en el espacio (With & Crist 1995, With & King 2001, With 2004).

Considerando el hecho que existen zonas favorables y desfavorables para una especie invasora, es posible sugerir la existencia de poblaciones *Fuente*, que presentarían una tasa de crecimiento poblacional positiva ($\lambda > 1$) y poblaciones *Sumidero*, donde el

crecimiento poblacional sería negativo ($\lambda < 1$) (Pulliam 1988, Díaz 1996). Sumado a esto, otro planteamiento sugiere que una especie debería ser más abundante en el centro de su distribución ya que se esperaría que ahí se encuentren las condiciones más favorables para ella, mientras que a medida que se acerca al borde de su distribución, su abundancia y desempeño deberían decrecer significativamente (Hengeveld & Haeck 1982). Estas dos hipótesis son complementarias debido a que en los centros de la distribución se encontrarían las poblaciones *Fuentes*, mientras que en los bordes se encontrarían las poblaciones *Sumideros* (Horvath et al. 1996).

Para el caso de las especies invasoras, las poblaciones de los bordes constituirían los frentes de invasión (*Sumideros*), pudiendo darse tres escenarios demográficos: i) encontrarse conectadas con la población *Fuente*, la que les provee de nuevos inmigrantes constantemente; ii) encontrarse aisladas, y presentar un alto riesgo de extinción (Pulliam 1988); iii) encontrarse aisladas, aunque con individuos experimentando adaptaciones locales, permitiéndose así sobrellevar las condiciones que inicialmente le eran desfavorables (Maron et al. 2004).

Uno de los objetivos de la ecología de las invasiones es entender cómo ocurre el proceso de invasión en el espacio. En este sentido la dinámica de *fuentes-sumidero* permitiría entender la propagación del invasor, desde los frentes de invasión hacia nuevas zonas adyacentes (Horvath et al. 1996).

Sumado a lo anterior, el entendimiento de cómo λ se ve afectado por medio de cambios en los elementos matriciales que la constituyen (i.e. reclutamiento, fecundidad, etc.) es de gran utilidad para la predicción de futuras respuestas poblacionales frente al cambio climático (Gotelli & Ellison 2006; Morris et al. 2008; Dahlgren & Ehrlén 2009;

Dalgleish et al. 2010) y está dado por el valor de la *Elasticidad de λ* (Ec.5). Este valor se utiliza para medir el efecto relativo de cambios en los elementos de la matriz sobre λ (de Kroon et al. 1986; Caswell 2001). Así un alto valor de elasticidad de λ para cierto elemento, implica que pequeños cambios sobre dicho elemento afectarán de mayor manera a λ que la misma proporción de cambio en cualquier otro elemento de la matriz. Es conveniente trabajar con la *Elasticidad de λ* por sobre otros mecanismos debido a que la sumatoria de los valores de las contribuciones sobre λ son igual a uno, con lo que se hace posible realizar no sólo comparaciones entre elementos matriciales (contribuciones), sino que además esto permite realizar comparaciones entre poblaciones e incluso entre especies (de Kroon et al. 1986).

Por su parte *Eschscholzia californica* Cham (Papaveraceae), planta herbácea originaria de la costa Oeste de Norteamérica (California) y exitosa invasora en Chile central (Arroyo et al. 2000), se convierte en un modelo apropiado para examinar las respuestas demográficas de plantas invasoras en el espacio geográfico debido a su amplia distribución tanto en su rango nativo como introducido, lo que da cuenta de su gran capacidad de dispersión. Esta especie se encuentra establecida principalmente en ambientes mediterráneos (Leger & Rice 2003), encontrándose también en Australia (Hafliger & Wolf 1988), Nueva Zelanda (Webb et al. 1988), Japón (Mito & Uesugi 2004) y Argentina (Leger & Rice 2003), así como entre otras regiones del Pacífico (US Forest Service 2012). En su rango nativo está presente desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 2200 metros (Hickman 1993), creciendo entre dunas costeras, pendientes descubiertas, planicies áridas, valles y bordes de desiertos (Clark 1978) y cubriendo en la actualidad la mayoría de los estados de Norteamérica (Plant Database

2012). Por otra parte en su rango introducido la especie ingresó a Chile por la costa de la zona central alrededor del año 1850 (Gilliss, 1855, Leger & Rice 2007), no obstante, en la actualidad se encuentra más allá de los 2000 metros de altura (Arroyo 2003) y a lo largo de 750 km del territorio nacional, entre las latitudes 30° a 38° S (Arroyo et al. 2000).

Chile, con cerca de 700 especies de plantas vasculares exóticas consideradas como malezas en agro-ecosistemas (Matthei 1995) y muchas de las cuales establecidas además en ambientes naturales (Montenegro et al. 1991, Arroyo et al. 2000), se transforma en un buen sitio de estudio ya que entre sus gradientes latitudinales y altitudinales contiene una gran variedad bioclimática, con componentes tropicales, mediterráneos, oceánicos y continentales, dentro de cada cual se encuentran subregiones climáticas (di Castri & Hajek 1976). Este hecho permite estudiar la dispersión de *E. californica* en el territorio nacional no sólo en la dimensión espacial, sino que además en una dimensión climática.

A pesar de la importante tasa de invasiones en la zona central del país, (Figueroa 2004), que precisamente coincide con un clima principalmente mediterráneo (di Castri & Hajek 1976), poco es sabido sobre las causas y mecanismos de estas invasiones (Figueroa 2004). Por ende el entendimiento de estos procesos significa una poderosa herramienta para anticipar, controlar y prevenir el cambio global (Shigesada & Kawasaki 1997, Hasting et al. 2005).

Hipótesis

Debido a que *Eschscholzia californica* ingresó a Chile por medio de la región de Valparaíso, se espera encontrar un alto número de poblaciones *Fuentes* en la zona Central, mientras que debido a que en los extremos de su rango de distribución se encontrarían los frentes de invasión de la especie, se espera un mayor número de *Sumideros* en las zonas Norte y Sur del país.

El objetivo general de este seminario es examinar la variación geográfica de las respuestas demográficas en una especie invasora de amplia distribución dentro del territorio nacional.

Específicamente se pretende:

- 1) Determinar y comparar la tasa finita de crecimiento (λ) entre diferentes poblaciones locales que constituyen el rango total de distribución de *Eschscholzia californica*.
- 2) Determinar las relaciones entre el λ de *E. californica* y los gradientes climáticos dentro de su rango de distribución.
- 3) Determinar la elasticidad del λ de *E. californica* frente a cambios que experimenten los parámetros demográficos.
- 4) Examinar la relación entre los parámetros demográficos que contribuyen al λ de *E. californica* y los gradientes climáticos existentes dentro de su rango de distribución.

MÉTODOS

Área de Estudio

Durante los años 2009 y 2010 se estudiaron 20 poblaciones de *Eschscholzia californica* distribuidas desde los 30,5° lat. S; 71,1 long. O hasta los 38,2° lat. S; 72,3° long. O (Fig. 1). Entre estas latitudes es posible observar distintos valores tanto de temperatura, como de precipitación (CONAMA 2006, ANEXO 2).

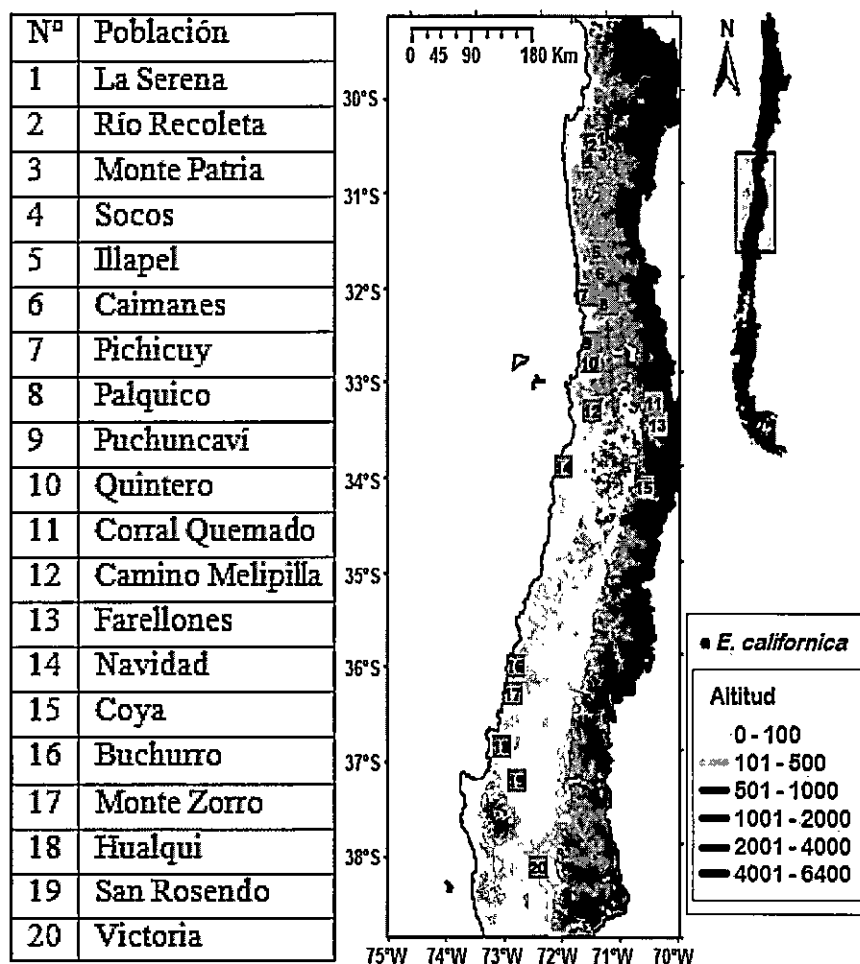


Figura 1: Nombre y ubicación geográfica de las 20 poblaciones de *Eschscholzia californica* consideradas en este estudio.

Datos Climáticos

Los datos climáticos fueron obtenidos de WorldClim (Hijman et al. 2005). Considerándose 19 variables climáticas construidas en base a valores de precipitación y temperatura, estandarizadas para todo el planeta a una escala de 1 x 1 km. (más información en Anexo 1). Para examinar la existencia de variación poblacional en los valores de λ , se determinaron tres regiones climáticas dentro del rango de distribución de *E. californica*: Región Norte, correspondiente al rango absoluto entre las latitudes 30°-31°S; Región Centro, entre los rangos latitudinales 32°-34°S y Región Sur, entre los rangos latitudinales 35°-38°S (detalles de categorización en Anexo 2).

Análisis Demográfico

Los modelos matriciales son una herramienta útil para estudiar la demografía de las poblaciones naturales (Caswell 2001), integrando en su análisis el ciclo de vida completo de una especie. Son de uso común en los estudios poblacionales pues tienen la ventaja de que con herramientas matemáticas relativamente simples, se pueden examinar diferentes propiedades de las poblaciones como la tasa finita de crecimiento poblacional, así como también conocer cuáles son los parámetros del ciclo de vida a los que la tasa finita de crecimiento es más sensible (para una revisión más detallada de estos procedimientos, ver Caswell 2001).

El ciclo de vida de *E. californica* se redujo básicamente a dos estados: semilla y adulto (Fig. 2), lo que si bien constituye una simplificación, es biológicamente aceptable dado que: (i) las semillas pueden germinar, reclutar sus plántulas y crecer hasta la adultez en el corto periodo de un año y (ii) estudios recientes han demostrado que el

cuello de botella demográfico más crítico para esta especie ocurre en los primeros estados del ciclo de vida (Peña 2009). Ambos estados están conectados por parámetros demográficos que representan: (i) el reclutamiento, R_s ; (ii) la fecundidad de los adultos, F_A ; (iii) la probabilidad de que una semilla se mantenga siendo semilla, P_s y (iv) la probabilidad de un adulto de continuar siendo adulto, P_A . Dichas tasas vitales fueron estimadas en cada una de 20 poblaciones, realizándose transectos lineales dispuestos aleatoriamente. Cada 10 – 15 metros se dispusieron cuadrículas de 1 m^2 , con un máximo de 30 cuadrículas por población (dependiendo del tamaño de ésta). Dentro de cada una de las cuadrículas se estimaron los siguientes parámetros:

Densidad de adultos: Se contó el número de plantas adultas por cuadrícula (individuos con flores o frutos).

Banco de Semillas (S): Se extrajo un volumen de $10 \times 10 \times 1 \text{ cm}$. de suelo proveniente del centro del área de muestreo, el que luego fue trasladado al laboratorio de ecología terrestre de la Universidad de Chile, donde se realizó el conteo y la estimación de la densidad de semillas, proyectando este número a 1 m^2 .

Fecundidad (F_A): Dentro de cada área de muestreo se seleccionaron al azar cuatro a cinco individuos, a los cuales se les contó el número de flores y frutos. Se obtuvieron entre cuatro a cinco frutos por individuo, a los cuales se les contó el número de semillas por fruto. Finalmente, se multiplicó el número medio de semillas por fruto por el número de flores y frutos de cada planta.

Lluvia de Semillas (S_r): Es el número total de semillas que cae dentro de un cuadrante durante la estación de crecimiento. Este valor se obtuvo multiplicando la fecundidad media en cada cuadrante por el número de adultos presentes.

Reclutamiento (R_s): Es la probabilidad de que una semilla se reclute al estado adulto.

Este valor se obtuvo dividiendo el número de semillas de cada cuadrante por el número de individuos adultos. El número de semillas se obtuvo sumando las semillas estimadas desde el banco de semillas (S) más las semillas estimadas desde la lluvia (S_r).

Probabilidad de permanencia del estado Adulto (P_A): Explicado por la (Ec. 1), es el producto de la probabilidad de supervivencia del adulto (σ_a), igual a 0,24 (Arredondo-Núñez 2010), por la probabilidad de permanecer en dicho estado ($1 - \gamma_a$) (Ec. 2, Caswell 2001).

$$P_A = \sigma_a(1 - \gamma_a) \quad (1)$$

$$\sigma_a = \frac{1}{T_a} \quad (2)$$

γ_a : Probabilidad individual de pasar al siguiente estado del ciclo.

T_a : Corresponde al tiempo de duración del estado adulto. Ubicado de la literatura como 1460 días (Klotz et al. 2002). En este estudio, este valor será considerado constante para todas las poblaciones.

Probabilidad de permanencia del estado Semilla (P_S): Producto de la probabilidad de sobrevivencia de la semilla (σ_s) por la probabilidad de permanecer en el estado de semilla ($1 - \gamma_s$). El primer valor se obtuvo para cada población con un experimento de campo. Se colocaron 50 semillas en una placa de Petri por cuadrante de 1 m² y al cabo de una semana se contó el número de semillas remanentes en cada placa. El valor de esta variable fue calculado como la fracción entre el número de semillas remanentes (SR) dividido por el número inicial de semillas ($n = 50$). Debido a que durante el estudio había dispersión de semillas, y por lo tanto era muy probable que algunas semillas dispersadas cayeran dentro de la placa Petri, se estimó el número de semillas

que caen en las placas producto de la lluvia de semillas (NP), escalando el número de semillas hacia un área equivalente a una placa Petri (Ec. 3). En tanto T_g fue obtenido mediante experimentos de germinación, siendo igual a 365 días.

$$\sigma_s = \frac{SR}{(50+NP)} \quad (3)$$

Para cada cuadrícula, en cada una de las 20 poblaciones, se construyó un modelo matricial, con el cual se calculó la tasa finita de crecimiento λ , utilizando la ecuación característica de la matriz (Caswell 2001):

$$\lambda^2 - \lambda(P_S + P_A) + (P_S P_A - R_S F_A) = 0 \quad (4)$$

Las comparaciones entre estos valores se hicieron entre regiones y entre poblaciones, mediante un ANOVA anidado (poblaciones anidadas en regiones).

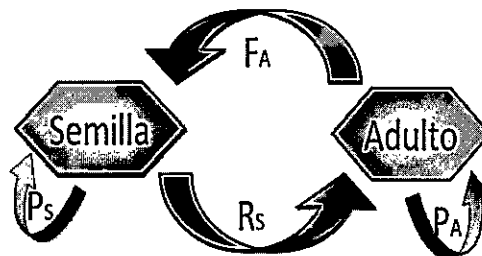


Figura 2: Ciclo de vida de *Eschscholzia californica*. P_S : probabilidad de una semilla de sobrevivir y mantenerse como semilla; P_A : probabilidad de un adulto de sobrevivir y mantenerse como adulto; R_S : probabilidad de una semilla de llegar al estado adulto; F_A : la fecundidad (número de semillas/individuo).

Adicionalmente, se llevó a cabo un análisis de elasticidad, el cual nos permite averiguar el efecto que ejercen cambios proporcionales de los elementos de la matriz de proyección A (a_{ij}), sobre λ , siendo su expresión formal:

$$e_{ij} = \frac{\delta^2/\lambda}{\delta a_{ij}/a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\delta \lambda}{\delta a_{ij}} = \frac{\delta \log \lambda}{\delta \log a_{ij}} \quad (5)$$

Mediante el software POP-TOOLS (macro del EXCEL), se extrajo el valor de elasticidad para cada una de las tasas vitales. Su valor fue utilizado para comparar tanto el efecto de cambios proporcionales de las tasas vitales sobre λ , como para realizar comparaciones entre poblaciones y entre regiones climáticas, mediante un ANOVA anidado (poblaciones anidadas en regiones).

Relación entre λ y el Clima

Suponiendo la posibilidad de auto-correlación espacial entre los valores de λ para las 20 poblaciones, debido al posible efecto parental, se realizó un análisis de auto-correlación espacial, utilizando el índice de Morán implementado en el Programa SAM Spatial Analysis Macroecology (Hijman et al. 2005).

Además, se realizó un análisis de regresión múltiple para establecer la relación funcional entre la variable dependiente λ y las variables climáticas disponibles. Se utilizaron las 19 variables bioclimáticas disponibles en la base de datos WorldClim. Debido a que muchas de ellas pueden estar fuertemente correlacionadas entre sí, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), con el objeto de reducir el número de variables climáticas, y obtener así ejes ortogonales (los componentes principales) para la realización de los análisis de regresión.

RESULTADOS

Tasa Finita de Crecimiento (λ)

En términos globales, la tasa finita de crecimiento (λ) de *Eschscholzia californica* resultó ser $1,115 \pm 0,016$ (promedio \pm 1,96 error estándar). Si bien el λ no difirió significativamente entre regiones (ANOVA anidado, $F_{(2,17)} = 2,84$; $P = 0,08$; Fig. 3), existe una tendencia a que el λ aumente hacia la zona Sur del país. Por su parte las comparaciones entre las poblaciones mostraron diferencias significativas (ANOVA anidado, $F_{(17,366)} = 6,07$; $P < 0,001$; Fig. 4), con las poblaciones del norte “La Serena” y “Monte Patria” y las del centro “Farellones” y “Corral Quemado” con valores de λ no distintos a uno (Fig. 4) mientras que todas las poblaciones de la región sur mostraron valores significativamente mayores que uno (Fig.4).

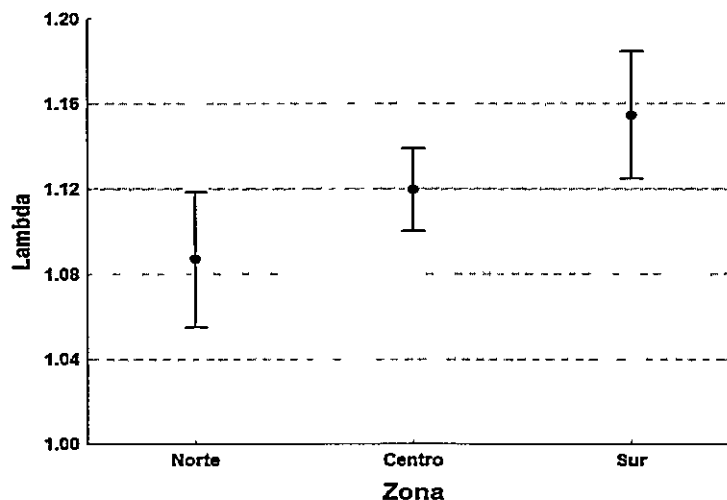


Figura 3: Tasa de crecimiento poblacional (λ) de poblaciones de *Eschscholzia californica* comparadas entre tres regiones climáticas de Chile. Se muestran los valores promedios \pm 1,96 error estándar.

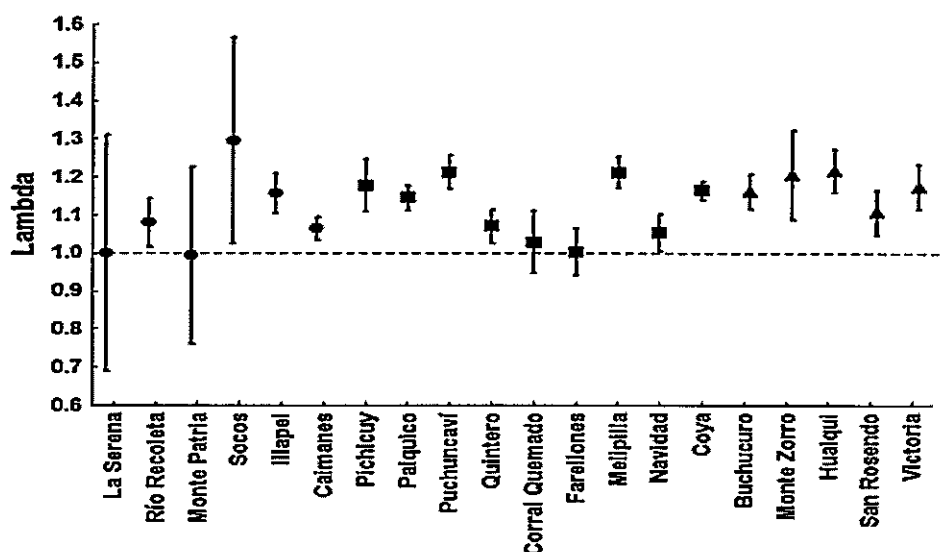


Figura 4: Tasa de crecimiento poblacional (λ) de 20 poblaciones de *Eschscholzia californica* (ubicadas entre $\sim 30^{\circ}\text{S}$ y 38°S). En el gráfico se muestran los promedios $\pm 1,96$ ee. Las líneas discontinuas verticales, separan las tres regiones climáticas definidas en este estudio. La línea discontinua horizontal, representa $\lambda = 1$.

Tasa Finita de Crecimiento (λ) y Clima

No se detectó auto-correlación espacial de los valores de la tasa de crecimiento poblacional estimados entre las diferentes poblaciones (Tabla 1).

Tabla 1: Índices de Moran, obtenido para evaluar auto-correlación espacial de la tasa finita de crecimiento estimada en 20 poblaciones de *Eschscholzia californica*. Se observan los diferentes Índices de Moran estimados para diferentes escalas espaciales y sus correspondientes valores de P .

Distancia entre Clases (Km)	Índice de Moran	P
0,00 – 50,03	-0,098	0,704
50,03 – 121,03	-0,140	0,407
121,03 – 188,24	0,044	0,829
188,24 – 276,59	-0,182	0,281
276,59 – 383,90	0,135	0,387
383,90 – 527,58	-0,089	0,523
527,58 – 735,56	-0,158	0,226

El Análisis de Componentes Principales (ACP) permitió extraer dos Componentes Principales (CP) los cuales en conjunto capturaron el 78% de la varianza total de la información climática (CP1: 58,4%; CP2: 20,03%). El CP1 se correlaciona de forma significativa y positiva con la latitud ($R = 0,83$, $P < 0,05$) y representa a las variables bioclimáticas: (i) estacionalidad de las precipitaciones (Bio15, correlación = 0,91); (ii) temperatura media anual (Bio1, correlación = 0,892); (iii) temperatura media en la estación más fría (Bio11, correlación 0,89); (iv) precipitación media anual (Bio 12, correlación = -0,87) y (v) temperatura media en la estación más húmeda (Bio8, correlación = 0,86). El CP2 se correlaciona principalmente con la altitud ($R = -0,85$, $P < 0,05$), representando las variables climáticas: (i) promedio mensual del rango térmico diario (Bio 2, correlación = 0,67); (ii) temperatura mínima del mes más frío (Bio6, correlación = -0.61).

De un conjunto de modelos de regresión múltiple analizados (Tabla 2), la tasa de crecimiento poblacional se relacionó significativa y negativamente sólo con el CP2, aún cuando el modelo explicó un bajo porcentaje de la varianza total

Tabla 2: Modelos de regresión múltiple que relacionan la tasa de crecimiento poblacional (λ) con los ejes CP1 y CP2. α_{ij} : representan los coeficientes de regresión asociadas a cada variables independiente; R^2 : coeficiente de determinación; P : probabilidad de cometer error tipo I.

Modelo	α_1	α_2	α_3	R^2_{Ajustado}	P
$Y = f(\text{CP1})$	$-0,028 \pm 0,235$	-	-	-0,055	0,904
$Y = f(\text{CP2})$	-	$-0,451 \pm 0,210$	-	0,160	0,045
$Y = f(\text{CP1} + \text{CP2})$	$-0,028 \pm 0,216$	$-0,452 \pm 0,216$	-	0,111	0,142
$Y = f(\text{CP1} + \text{CP2} + \text{CP1} * \text{CP2})$	$-0,015 \pm 0,226$	$-0,352 \pm 0,377$	$0,124 \pm 0,380$	0,062	0,273

Análisis de Elasticidad

La elasticidad de λ frente a las cuatro tasas vitales varió significativamente tanto entre regiones (MANOVA, Wilks $(4,728) = 6,1$; $P < 0,05$), como entre poblaciones (MANOVA, Wilks $(34,728) = 9,1$; $P < 0,05$).

Al analizar cada tasa vital por separado (Fig. 5) se observa que λ fue más sensible a las tasas vitales R_s y F_A , las cuales difirieron significativamente entre regiones (ANOVA anidado $F_{(2,366)} = 9,99$, $P < 0,05$ y $F_{(2,366)} = 9,01$, $P < 0,05$ respectivamente). En ambos casos, la región Centro se diferencia de las regiones Norte y Sur (Tukey, $P < 0,05$) (Fig. 5). La tasa vital P_s presentó diferencias significativas entre regiones (ANOVA anidado $F_{(2,366)} = 7,83$, $P < 0,05$), donde la región centro presenta un valor significativamente mayor (Tukey, $P < 0,05$). La menor sensibilidad de λ fue frente a P_A , sin variaciones significativas entre regiones (Fig. 5).

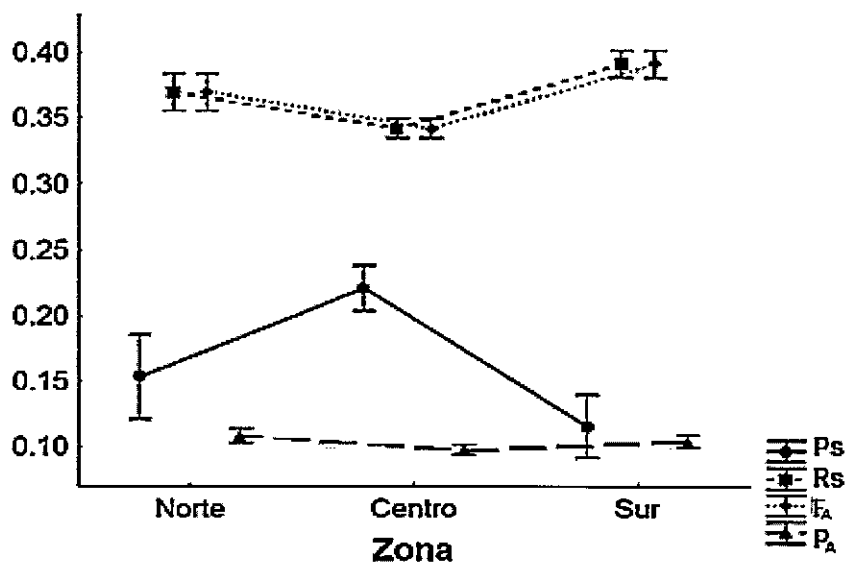


Figura 5: Valores de elasticidad (sensibilidad proporcional) de la tasa finita de crecimiento (λ) de *Eschscholzia californica* frente a diferentes tasas vitales (P_A , F_A , P_s , R_s) en tres regiones climáticas de Chile Central. Los valores son promedios $\pm 1,96$ ee.

Elasticidad y Clima

Sólo R_s , P_s y F_A se ven sujetos a factores ambientales, respondiendo únicamente al CP1 (Tabla 3). Esto significa que dichas tasas responden a la variabilidad latitudinal por sobre la altitudinal (a diferencia de λ), dado que el CP1 se relaciona sólo con la latitud ($R = 0,83$).

Tabla 3: Modelos de regresión simple que relacionan los valores de elasticidad con los ejes CP1 y CP2. α_{ij} : representan los coeficientes de regresión asociadas a cada variables independiente; R^2 : coeficiente de determinación; P : probabilidad de cometer error tipo I

$Y=f(\text{CP1})$	α_1	R^2_{Ajustado}	P
P_A	$-0,277 \pm 0,226$	$-0,026$	$0,236$
R_s	$-0,449 \pm 0,211$	$0,157$	$0,047$
P_s	$0,441 \pm 0,212$	$0,149$	$0,051$
F_A	$-0,449 \pm 0,211$	$0,157$	$0,047$
$Y=f(\text{CP2})$	α_2	R^2_{Ajustado}	P
P_A	$0,337 \pm 0,221$	$0,064$	$0,146$
R_s	$-0,058 \pm 0,235$	$-0,052$	$0,806$
P_s	$-0,002 \pm 0,236$	$-0,055$	$0,994$
F_A	$-0,059 \pm 0,235$	$-0,052$	$0,806$

DISCUSIÓN

Eschscholzia californica ingresó a Chile por la costa de la zona central alrededor del año 1850 (Gilliss, 1855, Leger & Rice 2007), siendo Quintero la primera localidad donde fue registrada (SGO Museo Nacional de Historia Natural de Chile). Por esta razón se esperaba que hacia las regiones Norte y Sur existiera una tendencia a observar un mayor número de *Sumideros* demográficos pues estas regiones constituyen el frente de invasión de la especie. Pese a lo anterior, el valor de λ no difirió significativamente entre las regiones Norte, Centro y Sur, aunque se observa una tendencia a aumentar hacia el Sur. Esto indicaría que el rango de distribución actual de *E. californica* no ha alcanzado aun su límite ecológico. Una mirada más detallada de los λ poblacionales revela diferencias significativas entre las 20 poblaciones (Fig. 4), de las cuales llaman la atención las poblaciones de la región Norte “La Serena” y “Monte Patria”, al igual que las poblaciones de altura “Farellones” y “Corral Quemado” en la región Centro por mostrar valores no significativamente distintos a uno. Esto significaría que dichas poblaciones están en equilibrio demográfico.

Aunque las respuestas de λ al efecto de los factores climáticos estudiados no fueron importantes, su relación significativa con el CP2 indica que las variables climáticas relacionadas principalmente con el gradiente latitudinal (correlacionadas con el CP1; Tales como las precipitaciones en general o temperaturas medias anuales), no representan un factor climático relevante, como sí lo son aquellas variables relacionadas principalmente con el gradiente altitudinal (correlacionadas con el CP2; Como por ejemplo el promedio mensual del rango térmico diario, ver Tabla 2). Estudios recientes

en *E. californica* han develado que la tasa finita de crecimiento (λ) efectivamente presenta mayores valores en las zonas costeras que en las zonas montañosas (Peña-Gómez & Bustamante 2012), donde el factor más importante sería la limitación en la sobrevivencia de semillas, dado el incremento documentado en la depredación por parte de hormigas y aves en las localidades de mayor elevación (Muñoz & Arroyo 2002, Muñoz et al. 2006).

Por los resultados anteriormente discutidos, se cree que la región Norte de Chile y las condiciones de altura representarían ambientes que limitarían la expansión de *E. californica*. Por tanto se postula que *E. californica* continuaría su expansión, pero principalmente hacia las zonas costeras del sur del país.

En algunas poblaciones de altura de *E. californica* se ha visto ganado doméstico consumiendo las estructuras reproductivas de esta planta. Esto sugiere que la actividad del ganado podría facilitar su dispersión hacia lugares donde sus capacidades propias no lo permitirían, mecanismo bien documentado para otras especies invasoras (Richardson et al. 2000, Gosper et al. 2005). *E. californica* llegaría así a mayores altitudes donde comienza la zona de plantas en cojín (*Laretia acaulis*, *Azorella monantha*, *Azorella bolacina* y *Azorella madreporica*), las cuales han proveído de condiciones microclimáticas a otras especies invasoras tales como *Taraxacum officinalis* y *Cerastium arvensis* (Cavieres et al. 2006, Badano et al. 2007, Arredondo et al. 2009), y por lo tanto ofrecerían un segundo tipo de facilitación para su establecimiento a mayores alturas, que por sí sola *E. californica* muy improbablemente podría alcanzar.

Por otra parte, es bien sabido que la dinámica de las poblaciones puede variar considerablemente entre poblaciones de una misma especie (e.g. Pascarella & Horvitz

1998; Jongejans & de Kroon 2005). Por esta razón, fue interesante observar las diferencias en las respuestas demográficas dentro del rango de distribución de *E. californica*. Estudios en plantas de Tundra han evidenciado que la permanencia de éstas en ambientes supuestamente desfavorables ha sido posible y explicada gracias a eventos de compensación biológica entre las tasas vitales que contribuyen a λ (Doak & Morris 2010). Al respecto, el análisis de elasticidad en este estudio mostró diferencias significativas en las contribuciones de las tasas vitales entre las regiones (Fig. 5). En particular, la región Centro se diferencia de las dos restantes mostrando un patrón compensatorio entre la disminución de las contribuciones de las variables fecundidad (F_A) y reclutamiento (R_s) ante un aumento en la contribución de la variable probabilidad sobrevivencia del estado de semilla (P_s), situación no vista en las regiones periféricas.

Los factores climáticos que influenciarían la contribución de cada una de las tasas vitales hacia λ serían aquellos relacionados principalmente con el gradiente latitudinal (Tabla 3). De esta forma, a medida que nos desplazamos hacia el Sur (mayores valores del CPI), la elasticidad de λ aumenta frente a cambios en P_s , mientras que frente a cambios de R_s y la F_A esta presenta una relación negativa. Esto significa que en los lugares más áridos la elasticidad de λ frente a cambios en F_A y R_s sería mayor, mientras que en los lugares más húmedos la elasticidad de λ frente a cambios de P_s sería mayor. Estos resultados son interesantes, pues la variabilidad geográfica observada en la estructura de la elasticidad representaría una limitación a la tasa de crecimiento poblacional (Horvitz & Schemske 1995). Esto es, las respuestas demográficas de las poblaciones de *E. californica* serían heterogéneas en el espacio, dependiendo de las condiciones climáticas a la que están sujetas.

Cabe mencionar que las especies invasoras pueden presentar nichos dinámicos, pudiendo éstos cambiar respecto a sus ambientes nativos (Fitzpatrick et al. 2007; Broennimann et al. 2007). De hecho, la posibilidad de que las poblaciones de las regiones periféricas Norte y Sur estén sobrellevado las condiciones ambientales que en un comienzo pudieron haber sido desfavorables por medio de adaptación local es alta, pues existen estudios que indican que efectivamente *E. californica* ha presentado adaptación local tanto en su rango nativo como introducido (Cook 1961; Leger & Rice 2007). Por esto, se postula que la inexistencia de diferencias significativas entre los λ de las tres regiones climáticas se podría deber a que los cuellos de botella, generados por las nuevas condiciones ambientales, están siendo superados por las distintas poblaciones vía procesos de adaptación local.

CONCLUSION

Los modelos metapoblacionales, en particular los modelos de *Fuentes - Sumideros* son de gran utilidad para explicar la persistencia y la abundancia de especies invasoras, además ayudan a entender la susceptibilidad de ciertos hábitats a ser más invadidos que otros (Marquet 2002). En este sentido el análisis de los procesos demográficos de la especie invasora *Eschscholzia californica* reveló heterogeneidad espacial en las respuestas demográficas.

Los valores de λ se corresponden con el de una especie invasora dado que en la mayoría de los casos el promedio de cada una de las poblaciones dentro presentó valores de λ de una especie en expansión. Por tanto, se sugiere que aún no se han alcanzado sus límites de dispersión.

Las relaciones obtenidas entre las variables demográficas y el clima son especialmente relevantes considerando los futuros escenarios de cambio climático en el territorio nacional. De acuerdo con el último informe del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC), en los próximos 100 años se esperan importantes cambios de temperatura y precipitaciones para las zonas norte y sur del país, con aumentos de la temperatura media anual de al menos 4°C en el norte y 3°C en el sur, e incrementos de las precipitaciones anuales en torno a un 10% en la región norte, así como también una reducción del 10% en la región sur (IPCC, 2007). Estos escenarios generarían a su vez cambios en las funciones de cada uno de los Componentes Principales, teniendo consecuencias poblacionales a dos niveles. Por un lado, considerando que la diferencia de precipitación anual (relacionada al CP1) entre la zona norte y zona sur tendería a

disminuir, las contribuciones de las tasas vitales podrían variar considerablemente, convergiendo o incluso llegando a invertirse latitudinalmente. Por otro lado, dada la correlación de λ con el CP2 (componente correlacionado principalmente con la altitud), la magnitud de las tendencias de crecimiento poblacional expuestas en este trabajo podrían variar en los próximos 100 años. En la zona Norte se esperaría una menor hostilidad ambiental para *E. californica*, donde las poblaciones ahí presentes podrían transformarse en nuevas *Fuentes* para futuras poblaciones más nortinas. Por su parte, la región Sur podría dejar de ser el ambiente favorable que es en la actualidad, con crecimientos poblacionales menores a los expuestos en este trabajo, como también podría continuar siendo un ambiente favorable para el establecimiento de la especie en la zona costera.

Saber qué tasas vitales del ciclo de vida y qué condiciones climáticas son las más determinantes para el λ de *E. californica*, además del entendimiento de las respuestas de λ frente a los distintos ambientes, es importante al momento de considerar estrategias de control biológico, en especial si diversos autores han resaltado la importancia de las invasiones biológicas en el cambio global.

BIBLIOGRAFÍA

1. ARREDONDO-NÚÑEZ, A., E.I. BADANO & R.O. BUSTAMANTE. 2010. How beneficial are nurse plants? A meta-analysis of the effects of cushion plants on high-Andean plant communities. *Community Ecology* 10: 1–6.
2. ARREDONDO-NUÑEZ, A., O. SALGADO & M. A. MOLINA-MONTENEGRO. 2011. Sphericity and smaller pollen-size are better represented in introduced rather than native plants species. *Gayana Botanica* 68(2): 330-332.
3. ARROYO, M.T.K., C. MARTICORENA, O. MATTEHI & L. CAVIERES. 2000. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. In: *Invasive Species in a Changing World* (H. A. Mooney & R. J. Hobbs, eds), pp. 385–421. Island Press, Washington, DC.
4. BADANO, E.I., E. VILLAROEL, R.O. BUSTAMANTE, P.O. MARQUET & L.A. CAVIERES. 2007. Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *Journal of Ecology* 95: 682–688.
5. BROENNIMANN, O., U.A. TREIER; H. MÜLLER-SCHÄRER, W. THULLER, A.T. PETERSON & A. GUISAN. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10:701-709.
6. CASWELL, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
7. CAVIERES, L.A., E.I. BADANO, A. SIERRA-ALMEIDA, S. GÓMEZ-GONZÁLEZ & M. MOLINA-MONTENEGRO. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169: 59–69.
8. CLARK, C. 1978. Systematic studies of *Eschscholzia* (Papaveraceae). I. The origins and affinities of *E. mexicana*. *Syst. Bot.* 3(4): 374-385. Visto en línea a través de plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg_esca2.pdf

9. Corporación Nacional de Medio Ambiente (CONAMA). 2006. Variaciones climáticas en Chile para el siglo XXI: Informe Final.
10. COOK, S.A. 1961. Genetic system, variation and adaptation in *Eschscholzia californica*. *Evolution* 16 (3):278-299.
11. COX G.W. 2004. Alien species and evolution. Island Press, Washington
12. DAHLGREN, J.P. & J. EHRLÉN. 2009. Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology* 97:666–674.
13. DALGLEISH, H.J., D.N. KOONS & P.B. ADLER. 2010. Can life-history traits predict the response of forb populations to changes in climate variability? *Journal of Ecology* 98: 209–217.
14. DE KROON, H., A. PLAISIER, J. VAN GROENENDAEL, H. CASWELL. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67(5): 1427-1431.
15. DE KROON, H., H. HUBER, J.F STUEFER, J.M VAN GROENENDAEL. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166(1):73 – 82.
16. DÍAZ, P. C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends Ecol. Evolution* 11: 326-330.
17. DI CASTRI, F. & E.R. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile , pp. 116-129. Universidad Católica de Chile. Santiago.
18. DOAK, D.F & W.F. MORRIS. 2010. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467: 959-962.
19. FITZPATRICK, M.C., J.F. WELTZIN, N.J. SANDERS & R.R. DUNN. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography* 16: 24–33.
20. GERST, K. L., A.L. ANGERT & L.D. VENABLE. 2011. The effect of geographic range position on demographic variability in annual plants. *Journal of Ecology* 99(2): 591-599.
21. GILLISS, J.M. 1855. Chile: Its geography, climate, earthquakes, government, social condition, mineral and agricultural resources, commerce, &c. in US Naval Astronomical Expedition to The Southern Hemisphere during the years 1849–'50–'51– '52, Vol. 1. A.O.P. Nicholson, Printer. Washington, DC.
22. GOSPER, C.R., C.D. STANSBURY & G. VIVIAN-SMITH. 2005. Seed dispersal of fleshy-fruited

- invasive plants by birds: contributing factors and management options. *Diversity and Distributions* 11: 549–558.
23. GOTELLI, N.J. & A.M. ELLISON. 2006. Forecasting extinction risk with nonstationary matrix models. *Ecological Applications* 16: 51–61.
 24. HAFLIER, T.J. & M. WOLF. 1988. *Dicot weeds*, vol. 1, pp. 335. CIBA-GEIGY Ltd., Basle, Switzerland.
 25. HASTINGS, A., K. CUDDINGTON, K.F. DAVIES, C.J. DUGAW, S. ELMENDORF, A. FREESTONE, S. HARRINSON, M. HOLLAND, J. LAMBRINOS, U. MALVADKAR, B.A. MELBOURNE, K. MOORE, C. TAYLOR & D. THOMSON. 2005. The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters* 8: 91–101.
 26. HENGEVELD, R. & J. HAECK. 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography* 9: 303–316.
 27. HICKMAN, J.C. 1993. *The Jepson Manual: Higher Plants of California*, pp. 1415. University of California Press, Berkeley, California.
 28. HIJMANS, R.J., S. CAMERON, J. PARRA, P. JONES & A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
 29. HORVATH, T.G., G.A. LAMBERTINI, D.M. LODGE, W.P. PERRY. 1996. Zebra mussel dispersal in lake stream systems: source sink dynamics? *Journal of the North American Benthologists Society* 11: 341–349.
 30. HORVITZ, C.C. & D.W. SCHEMSKE. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: Projection matrix analysis. *Ecological Monographs*, 65(2): 155–192.
 31. Informe País, 2002. Estado del medio ambiente en Chile. Centro de Análisis de Políticas Públicas, Universidad de Chile. Primera edición, pp. 172–174.
 32. IPCC, Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático. 2002. Documento técnico n° V. Documento en línea: www.ipcc.ch/pdf/technical-papers/climate-changes-biodiversity-sp.pdf

33. IPCC, Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático. 2007. Climatic Change, Synthesis Report. IPCC Plenary XXVII realized in Valencia, Spain.
34. JONGEJANS, E. & H. DE KROON. 2005. Space versus time variation in the population dynamics of three co-occurring perennial herbs. *Journal of Ecology* 93:681-692.
35. LEGER, E.A. & K.J. RISE. 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* 6:257-264.
36. LEGER, E.A. & K.J. RISE. 2007. Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). *Journal of Evolutionary Biology* 20(3):1090-1103.
37. MACK R.N., D. SIMBERLOFF, W. M. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT & F. BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* 5: 1-25.
38. MARQUET P.A. 2002. Metapopulations. In: HA Mooney & JG Canadell (eds) *The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change*, pp. 411-420. Wiley & Sons, Chichester, United Kingdom.
39. MARON, J.L., M. VILA, R. BOMMARCO, S. ELMENDORF & P. BEARDSLEY. 2004. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* 74(2): 261-280.
40. MATTHEI, O. 1995. *Manual de las malezas que crecen en Chile*, pp. 545. Alfabet Impresores, Santiago, Chile.
41. MCKINNEY, M.L. & J.L. LOCKWOOD. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.
42. Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystem and human well-being: synthesis report*. Island Press, Washington, DC. Documento en línea: www.millenniumassessment.org/
43. MITO, T. & T. UESUGI. 2004. Invasive alien species in Japan: the status quo and the new regulation for prevention of their adverse effects. *Global Environmental Research* 8(2): 171-191.
44. MONTENEGRO G., S. TELLIER, P. ARCE & V. POBLETE. 1991. Introductions of plants and animals into the mediterranean-type climate area of Chile. In: Groves RH & F di Castri (eds)

Biogeography of mediterranean invasions, pp. 103-109. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

45. MORRIS, M.S., W.F. PFISTER, C.A. TULJAPURKAR, S. HARIDAS, C.V. BOGGS, C.L. BOYCE. 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology* 89: 19–25.
46. MUÑOZ, A.A. & M.T.K. ARROYO. 2002. Post-dispersal seed predation on *Sysyrinchun arenarium* (Iridaceae) at two elevations in the Central Chilean Andes. *Artic, Antarctic and Alpine Research* 34: 178–184.
47. MUÑOZ, A.A. & L. CAVIERES. 2006. A multi-species assessment of post-dispersal seed predation in the Central Chilean Andes. *Annals of Botany* 98: 193–201.
48. PASCARELLA, J.B. & C.C. HORVITZ. 1998. Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79: 547–563.
49. PEÑA-GÓMEZ, F.T. 2009. Dinámica del banco de semillas de *Eschscholzia californica* en un gradiente altitudinal: consecuencias para la regeneración. Tesis para optar al grado de Biólogo Ambiental, Universidad de Chile, Chile.
50. PEÑA-GÓMEZ, F.T. & R.O. BUSTAMANTE. 2012. Variación de historias de vida y demografía de la planta invasora *Eschscholzia californica* Cham.(papaveraceae) en dos extremos altitudinales, Chile central. *Gayana Botanica* 69(1): 113-122.
51. US Forest Service, Pacific Island Ecosystems at Risk (PIER). Revisado en línea por medio de http://www.hear.org/pier/species/eschscholzia_californica.htm, el día 05 de Septiembre, 2012.
52. Plant Database. United States Department of Agriculture by the Natural Resources Conservation Service. Revisado en línea por medio de plants.usda.gov/java/profile?symbol=ESCA2 el día 31 de Agosto, 2012.
53. PULLIAM, H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *Am.Naturalist* 132: 652-661.
54. RICHARDSON, D.M., N. ALLSOPP, C.M. D'ANTONIO, S.J. MILTON & M. REJMANEK. 2000. Plant invasions: the role of mutualisms. *Biological Review* 75: 65 – 93.
55. SALA, O.E, F.S. CHAPIN, J.J. ARMESTO, E. BERLOW, J. BLOOMFIELD, R. DIRZO, E. HUBER-

- SANWALD, L.F. HUENNEKE, R.B. JACKSON, A. KINZIG, R. LEEMANS, D.M. LODGE, H.A. MOONEY, M. OESTERHELD, N.L. POFF, M.T. SYKES, B.H. WALKER, M. WALKER & D.H. WALL. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
56. SHIGESADA, N. & K. KAWASAKI. 1997. *Biological invasions: Theory and practice*, pp. 205. Oxford University Press.
57. VITOUSEK, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7-13.
58. WEBB, C.J., W.R. SYKES & P.J. GARNOCK-JONES. 1988. *Flora of New Zealand, Volume IV: Naturalised pteridophytes, gymnosperms, dicotyledons*. Botany Division. pp 1365.
59. WITH K.A. & T.O. CRIST. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* 76(8): 2446-2459.
60. WITH, K.A. 2001. The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* 16:1192-1203.
61. WITH, K.A. & A.W. KING. 2001. Analysis of landscape sources and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography. *Biological Conservation* 100:75-88.
62. WITH, K.A. 2004. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk analysis* 24: 803-815.

ANEXO 1

Variables climáticas asociadas a respuestas biológicas.

Tabla 4: Información global de temperatura y precipitación, obtenidas del modelo climático global (Hijmans et. al. 2005).

Bio 1	Temperatura media anual
Bio2	Rango medio diario (Media mensual de (máx. temp – mín. temp))
Bio3	Isoterma ((P2/P7)* 100)
Bio4	Estacionalidad de las temperaturas
Bio5	Temperatura máx. del mes más cálido
Bio6	Temperatura mín. del mes más frío
Bio7	Rango anual de temperaturas (P5-P6)
Bio8	Media de temperatura en el trimestre más húmedo
Bio9	Media de temperatura en el trimestre más seco
Bio10	Media de temperatura en el trimestre más cálido
Bio11	Media de temperatura en el trimestre más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de las precipitaciones (Coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio17	Precipitación del trimestre más seco
Bio18	Precipitación del trimestre más caliente
Bio19	Precipitación del trimestre más frío

ANEXO 2:

Criterios para el establecimiento de regiones climáticas dentro del rango de distribución de *Eschscholzia californica*.

Los indicadores climáticos utilizados generalmente en la bibliografía son la precipitación anual y la temperatura media anual (ej. IPCC 2002; CONAMA 2006). Es por esto que para determinar las regiones climáticas en este seminario se seleccionaron dichos valores (obtenidos desde www.worldclim.com) y se correlacionaron con la latitud (temperatura $R = -0.86$, $P < 0.05$ y Precipitación $R = 0.99$, $P < 0.05$. Fig.6), para así observar patrones climáticos generales. En base a estas observaciones y a apuntes bibliográficos (CONAMA 2006) se determinaron tres regiones climáticas (Tabla 5) dentro del rango de distribución de *E. californica* (Fig. 7).

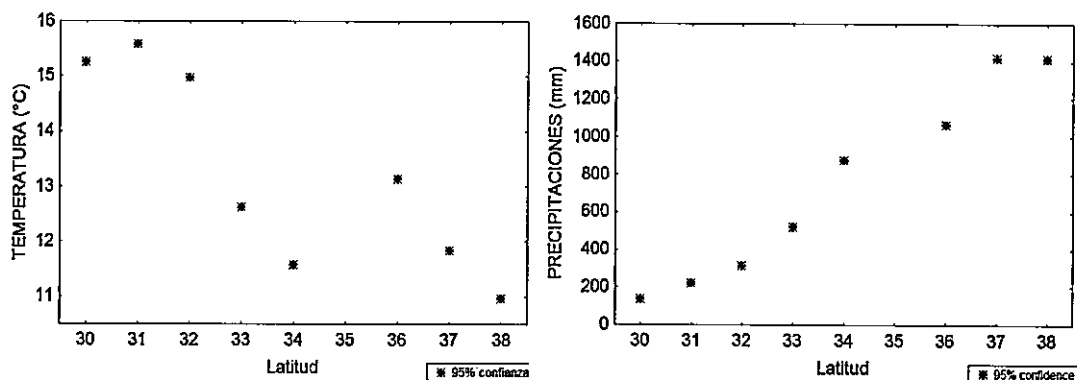


Figura 6: Correlaciones exploratorias entre las principales variables climáticas utilizadas en bibliografía para diferenciar regiones climáticas.

Tabla 5: Características de cada región climática determinada para las comparaciones de los valores de λ .

Característica	Norte	Centro	Sur
Rango latitudinal (°Lat.S)	30-31	32-34	35-38
Promedio de Temperatura Media Anual	15.36	13.55	12.44
Promedio de Precipitación Anual	161.50	467.55	1204.80

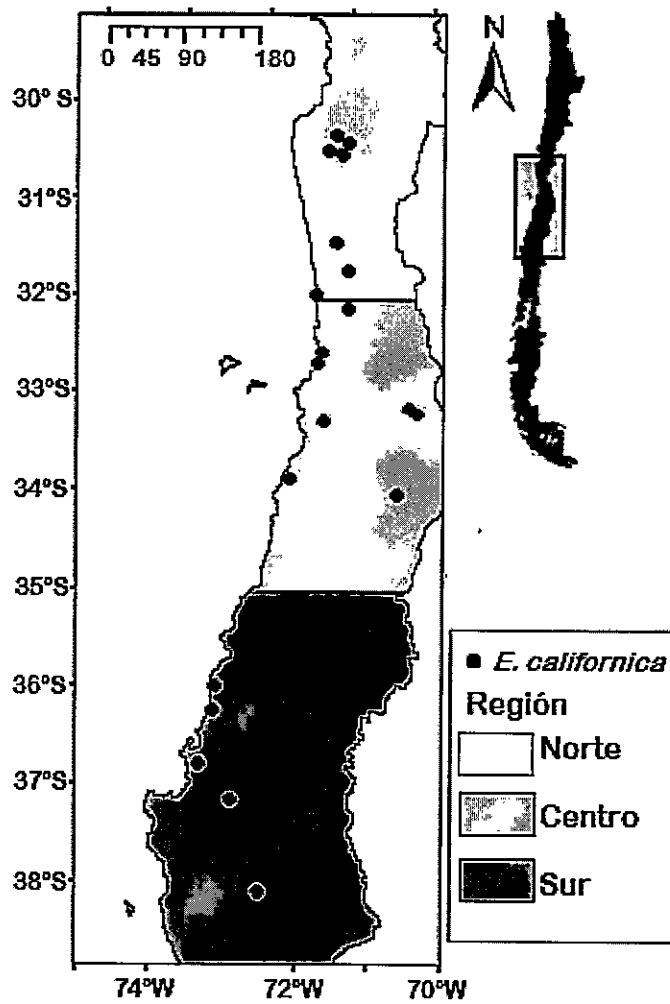


Figura 7: Distribución regional de las poblaciones estudiadas de *Eschscholzia californica* basada en las características climáticas de cada zona.