

UCH-FC
B. Ambiental
Z 25
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE PREGRADO

COMPROMISO ENTRE EL PESO Y EL NÚMERO DE
SEMILLAS EN POBLACIONES DE LA PLANTA INVASIVA
ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los
requisitos para optar al título de Biólogo Ambiental

Daniel Alejandro Zamorano Castillo

Director de Seminario de Título:

Dr. Ramiro Bustamante

Marzo 2014
Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, que el Seminario de Título presentado por el candidato:

DANIEL ALEJANDRO ZAMORANO CASTILLO

COMPROMISO ENTRE EL PESO Y EL NÚMERO DE SEMILLAS EN POBLACIONES DE LA PLANTA INVASIVA *ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA*

Ha sido aprobado por la Comisión evaluadora y revisora, como requisito parcial, para optar al título profesional de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Dr. Ramiro Bustamante Araya
Director Seminario de Título

Comisión Revisora y Evaluadora

Dra. Alejandra González ~~Torres~~
Presidente Comisión

Dr. David Veliz Baeza
Evaluador

Santiago de Chile, enero de 2014

AGRADECIMIENTOS

Aunque a veces para mí sea difícil, llego la hora de agradecer.

Leyendo un buen comic, que trataba del secuestro de una jovencita japonesa en Nueva York, encontré una frase que me marco profundamente. Un anciano maestro de artes marciales, para hacer comprender a su joven pupilo, le dice:

- "Lo que crece contigo, eres tú mismo."

Aunque ahora parece obvio, en ese momento no lo había pensado. Así como, quienes me rodean tienen un trocito de mí, yo soy el reflejo de todos aquellos que me han rodeado. Mis agradecimientos van para estas personas que me han visto crecer, porque, ineludiblemente, en esta tesis hay parte de ustedes, y les estoy agradecido.

Agradezco a mis amigos. A los chicos del laboratorio, que me integraron al mundo del estudiante de ciencia en aquel laboratorio-cocina. Con ellos compartí grandes debates científicos, políticos, sociales, varios de los cuales deberían haber sido censurados. Siempre tuvieron tiempo para dar un concejillo o el aliento necesario para seguir con esto de la tesis.

A mis compañeros de carrera, con quienes compartí horas de estudio, clases, paros, tomas, marchas, almuerzos, informes, prácticos y terrenos. Porque, no podría haber avanzado en esta carrera si no es por su compañía y su negro sentido del humor, el que podía convertir cualquier trágico rojo en una razón para celebrar.

A mis amigos de la vida, aquellos que cada viernes y sábado, cuando intentaba explicar porque el profesor no tenía razón alguna y era un total inepto, me escuchaban con paciencia, a pesar de no tener idea de que cosas les estaba hablando.

Agradezco profundamente a mi profesor guía, Ramiro. Aun no entiendo cómo me tuvo tanta paciencia. Las horas que dedico en mi formación son invaluable. Es impresionante el tiempo que podía estar explicándole, a un pergenio de 21 años, las

razones de porque aquella "idea genial", no era más que una maraña de conceptos desordenados que alguien, hace mucho tiempo, ya había logrado descifrar. Muchas gracias profe.

A mi familia se lo debo todo ¿Cómo destacar la labor de mi familia en todo este cuento? ¿Cómo, si siempre estuvieron ahí? Toda familia tiene peleas, alto y bajos, ni siquiera estamos obligados a llevarnos bien. Sin embargo, algo puedo decir con total certeza: Siempre han estado a mi lado.

Agradezco a mis hermanos, Patricio y Carolina.

Seamos sinceros, ellos nunca me ayudaron con alguna prueba, pero, jugar a la "lucha libre" sobre la cama de tus padres nunca se me olvidará ¡es algo trascendental! o jugar a la pelota, o la escondida, o llegar a casa y poder hacerles cosquillas... Bueno, la materia de esas pruebas, ya se me olvido.

Mis padres, Daniel y Verónica, claramente ya tenían todo planeado "nuestro hijo ira a la universidad y será un profesional". Quizás hubiesen preferido a un ingeniero, pero... Personalmente, creo que fue un excelente plan. Solo les quisiera decir, que gran parte de lo que he logrado hasta el día de hoy, es gracias a ustedes.

Gracias.

ÍNDICE

Agradecimientos.....	ii
Índice de Tablas.....	v
Índice de Figuras.....	vi
Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Hipótesis.....	6
Objetivos.....	6
Materiales y Métodos.....	7
Resultados.....	9
Análisis de variación fenotípica.....	9
Compromiso peso-número de semilla.....	13
Análisis de variables ambientales.....	13
Discusión.....	17
Conclusiones.....	21
Bibliografía.....	22
Anexos.....	28
Anexo 1.....	28
Anexo 2.....	29
Anexo 3.....	30

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Estimación del porcentaje de varianza explicada por nivel individuo y población en un modelo de ANDEVA para el peso y el número de semilla.....	9
Tabla 2. Resultados Análisis de autocorrelación espacial entre precipitación media anual (BIO12), y variables de atributos de historia de vida en poblaciones de <i>Eschscholzia californica</i> en Chile central.....	13

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de sitios muestreados de <i>Eschscholzia californica</i> y la cantidad de individuos colectados por sitio.	10
Figura 2. Coeficientes de variación de peso y el número de semillas en 19 poblaciones de <i>Eschscholzia californica</i> , Chile central.	11
Figura 3. Relación entre el número y el peso de semillas en 19 poblaciones de <i>Eschscholzia californica</i> , Chile central. Línea azul representa regresión lineal estimada con paquete smatr (programa R versión 3.02).....	12
Figura 4. Representación espacial de la relación entre el número de semillas promedio por población de <i>Eschscholzia californica</i> y la precipitación media anual de los sitios estudiados. El color de cada círculo representa el número de semilla promedio por población. El gradiente de colores de fondo representa las variaciones de la precipitación media anual en el espacio.....	14
Figura 5. Representación espacial de la relación entre el coeficiente de variación del peso de semillas por población de <i>Eschscholzia californica</i> y la precipitación media anual de los sitios estudiados. El color de cada círculo representa el coeficiente de variación de los pesos de semillas por población. El gradiente de colores de fondo representa la variación de la precipitación media anual en el espacio.	15
Figura 6. Representación espacial de la relación entre la pendiente del compromiso por población de <i>Eschscholzia californica</i> y la precipitación media anual de los sitios estudiados. El color de cada círculo representa la pendiente por población. El gradiente de colores de fondo representa la variación de la precipitación media anual en el espacio.....	16

RESUMEN

El peso de semilla es un atributo de historia de vida heredable que impacta significativamente sobre la adecuación biológica de las plantas. Su aumento ocurriría en desmedro del número de semilla; de esta forma, los individuos se ven sometidos a un compromiso entre el peso y el número de semillas, y su optimización se encuentra sometida a selección natural y se ve regulado por condiciones ambientales. Para examinar este fenómeno, se utilizó como caso de estudio a *Eschscholzia californica*, planta herbácea invasora de ecosistemas mediterráneos chilenos. Se analizó la variación del peso y número de semilla a nivel latitudinal, determinando la existencia de un compromiso entre estos dos atributos y el rol de la variación climática. Se muestrearon 19 sitios entre los 30,5° y 36,9° latitud Sur, recolectando alrededor de 25 individuos por sitio y 4 vainas por individuos, obteniendo el peso y número de semillas promedios. Se determinó la pendiente del compromiso por población, utilizando la pendiente de la regresión lineal entre el peso y el número de semilla. También se analizó en forma independiente la variación en el tamaño y el número de semillas en función de la precipitación media anual usando análisis de autoregresión espacial. Se registró 11 poblaciones con pendientes negativas, 3 poblaciones con pendientes positivas y 5 poblaciones con pendientes similares a 0. Sin embargo, las pendientes no se relacionaron con la precipitación media anual, rechazando así nuestra hipótesis. Por otro lado, el número de semillas promedio y el coeficiente de variación del peso se correlacionaron positivamente con la precipitación media anual, aumentando la producción de semillas y disminuyendo las restricciones de germinación en latitudes sur de la distribución de la especie.

ABSTRACT

Seed size is a life history trait that determines plant reproductive success. A seed size increase would occur at the expense of seed number. Thus, individuals are subjected to a compromise between size and number of seeds and their optimization is under to natural selection and it is regulated by environmental conditions. To test this hypothesis we studied life history latitudinal variation in *Eschscholzia californica*, an invasive plant widely distributed in Mediterranean ecosystems in central Chile. It was examined 19 sites located between 30.5°S and 36.9°S. In each site we collected approximated 25 individuals per site and 4 pods by individuals, recording mean seed size and number of seed per individual. For each population, we conducted linear regression between seed size and seed number to estimate the significance of the slope compared with a null model ($\beta = 0$). Then, the slope for each population was correlated with the mean annual precipitation using spatial autoregressive method. This analysis was also conducted for seed size, seed number as well as the variation coefficient of each attribute. The result showed that 11 populations presented negative slopes, 3 positive slopes, and 5 with slopes near 0. We did not find a correlation between the intensity of trade-off with mean annual precipitation, thus rejecting our hypothesis. Moreover, we found significant relations between seed number and seed size coefficient of variation with mean annual precipitation. These results suggest that in spite of the trade-off did not respond to precipitation, plant population bet to a higher fitness via increasing plant fecundity.

INTRODUCCIÓN

En plantas, la inversión energética que otorga una madre a su descendencia determina el tamaño de las semillas que se van a producir (Smith y Fretwell 1974, Messina y Fox 2001); éste atributo fenotípico se relaciona con el éxito que tienen los descendientes de reclutar, especialmente bajo condiciones de estrés ambiental (Hutchins 1991, Lalonde y Roitberg 1989, McGinley y col. 1987, Venable y Brown 1988). En efecto, semillas de mayor tamaño incrementan significativamente la rapidez y probabilidad de germinación respecto de semillas de menor tamaño (Stanton 1984, Weis 1980, Weis 1983, Chacon y col. 1998, Cipollini y Stiles 1991), aumentan la longevidad de la planta y sobrevivencia durante el estadio juvenil (Moles y Westoby 2006). Sin embargo, en ausencia de estrés, estas diferencias entre semillas se vuelven poco importantes (Hutchins 1991, Lalonde y Roitberg 1989, McGinley y col. 1987, Sadras 2007, Chacón y Bustamante 2001).

El tamaño de semilla es un atributo fenotípico que tiene una base genética consistente (Sadras y Egli 2008, Silvertown 1989, Venable 1992). Si por otro lado, consideramos que el tamaño de la semilla tiene valor adaptativo, bajo condiciones de estrés la selección natural actuará favoreciendo a los individuos que producen semillas grandes, incrementando así el tamaño medio de las semillas en la población. Bajo condiciones no restrictivas, el tamaño de semillas no tiene valor adaptativo, coexistiendo por lo tanto individuos que producen tanto semillas grandes y pequeñas en una misma población (Rees y Venable 2007).

Si bien el peso de semilla aumenta el desempeño de la progenie, las madres debiesen producir un mayor número de semillas para aumentar su probabilidad de descendencia, esto en desmedro del peso; por lo que, los individuos se ven sometidos a

un compromiso entre el peso y el número de semillas (Smith y Fretwell 1974). Este compromiso se ve regulado por la selección natural, que favorecerá a aquellas plantas que optimicen de mejor manera la producción de semillas en función de las condiciones ambientales, pudiendo producir pocas semillas de gran peso (incrementando el desempeño de sus descendientes) o bien muchas semillas de poco peso (incrementando el desempeño de la planta madre) pasando por una serie de situaciones intermedias (Leishman 2001, Messina y Fox 2001). Teniendo en consideración este contexto la pregunta que emerge es ¿Cómo variará la expresión del compromiso entre poblaciones en un gradiente de estrés ambiental? Basado en lo anterior, es posible esperar que en poblaciones no sometidas a estrés las presiones selectivas se relajarán, y por lo tanto, este compromiso de historia de vida decrecerá en intensidad o sencillamente no se producirá. Así, el estrés ambiental es un factor que podría modular la existencia (o no) del compromiso peso-número de semillas en plantas (Smith y Fretwell 1974, Venable 1992).

En este contexto, cuando comparamos la situación reproductiva de dos poblaciones, por ejemplo, se podría asumir que la población que presente mayores tamaños de semillas contará con ventajas reproductivas, sin embargo, la producción de una gran cantidad de semillas pequeñas podría compensar la diferencia de tamaños. De esta forma, es necesaria la elaboración de una hipótesis que evalúe ambos atributos de historia de vida en conjunto, logrando una mayor comprensión de los escenarios reproductivos de una especie.

Eschscholzia californica es una planta herbácea nativa de la costa oeste de los Estados Unidos, específicamente California, caracterizándose por ser altamente invasiva en ecosistemas mediterráneos de todo el mundo (Leger y Rice 2007). En Chile, esta planta fue introducida con fines ornamentales a fines del siglo 19 en ciudades como

Valparaíso y Viña del Mar (Chile central). En 1975, esta especie ya habría logrado extenderse 240 kilómetros al norte de Santiago a Los Vilos y por el sur hasta el río Biobío, ubicada 520 kilómetros al sur de Santiago (Arroyo y col. 2000). Estudios recientes de la biología reproductiva de la especie sugieren que es auto-incompatible a alta altitud y parcialmente autocompatible a baja altitud, encontrándose en condiciones de enfrentar con éxito diversos ambientes (Arredondo-Núñez 2011). Además, poblaciones de la zona centro del país presentarían valores de lambda superiores a 1, lo que sugiere que las poblaciones se encuentran en crecimiento, manifestando su gran potencial invasor (Peña-Gomez y Bustamante 2012).

La extensa distribución altitudinal y latitudinal de esta especie, así como los marcados gradientes de precipitaciones y temperatura de la zona central de Chile, hacen de esta especie un buen modelo para estudiar variaciones en atributos de historia de vida en plantas, esto, junto al conocimiento ecológico acumulado de sus poblaciones en términos de morfología, fisiología, demografía y genética (Arredondo-Núñez 2011, Veliz y col. 2011, Peña-Gomez y Bustamante 2012).

Este trabajo tiene como objetivo evaluar la relación entre el tamaño y número de semillas en *Eschscholzia californica* a lo largo de su rango de distribución geográfica. Para ello, se estudió el patrón de variación fenotípica de cada uno de estos atributos a nivel intra e inter-poblacional. Luego se examinó la existencia de un compromiso entre estos dos atributos y el rol de la variación climática en su expresión.

Hipótesis

A nivel poblacional, el peso de semilla contará con una variación fenotípica menor en comparación al número de semillas; además, y frente a la disminución del estrés hídrico a lo largo del gradiente latitudinal, existirá un decremento del tamaño promedio de semilla y un incremento en la varianza del tamaño por población, acompañado de la ausencia de un compromiso peso-numero negativo.

Objetivos

El objetivo general de este trabajo fue estudiar los patrones de variación fenotípica de dos atributos de historia de vida, peso de semilla y número de semillas, en poblaciones de la planta invasiva *Eschscholzia californica* a lo largo de su rango de distribución latitudinal de Chile.

Objetivos Específicos:

- 1.- Caracterizar la variabilidad fenotípica del peso y número de semillas en poblaciones de *Eschscholzia californica*.
- 2.- Examinar la existencia de un compromiso entre el número y el peso de semillas en poblaciones de *Eschscholzia californica*.
- 3.- Establecer la relación entre atributos de historia de vida y gradientes ambientales en diferentes poblaciones de *Eschscholzia californica*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se muestreó 19 sitios localizados entre los 30,5° y 36,9° latitud Sur (ver Figura 1). Se recolectó alrededor de 25 individuos por sitio (el mínimo fue Hualqui, $n=9$, y el máximo Puchuncaví, $n=30$; Ver Anexo 1) y 4 vainas de semillas por individuo, obteniendo así el número de semilla (n) y el peso total de semillas por individuo (I). El peso de semilla (p) se obtuvo dividiendo el peso total de semillas por el número total de semillas ($p=I/n$). El muestreo fue realizado durante los meses de octubre del año 2009 y febrero del año 2010 (primavera tardía y verano).

Para comparar la variación del peso y el número de semillas, se estimó el porcentaje de varianza explicada utilizando un modelo de análisis de varianza (ANDEVA) siguiendo a Zar (2010). El primer nivel jerárquico fue la población, comparando entre individuos; el segundo nivel jerárquico fue comparando entre poblaciones. Para validar el ANDEVA, se realizó un análisis de permutaciones, logrando corregir resultados de datos no paramétricos por medio de distribuciones generadas al azar (Anderson y Legendre 1999).

Se realizó un análisis adicional para verificar si la variabilidad en el peso de semillas es menor a la variabilidad en el número de semillas producidas. Para ello, se determinó el coeficiente de variación para ambos atributos en cada población. Éste coeficiente pondera la desviación estándar de un conjunto de datos por su promedio, logrando generar valores comparables entre diferentes métricas.

Se estimó el compromiso de *Eschscholzia californica* a través de la pendiente de las regresiones de la relación peso-número de semilla por cada población. Para hacer más comparables las mediciones, el peso de semilla fue multiplicado por un factor de 10^4 . Se comparó estadísticamente la pendiente por población con una pendiente teórica

de valor cero por medio del test estadístico SMA (Standardized Major Axis), el cual determina intervalos de confianza para una regresión estandarizada y su hipótesis de nulidad está dada por la no existencia de diferencias estadísticas respecto de un valor de pendiente igual a cero (Warton y Weber 2002).

Los datos ambientales para cada sitio muestreado fueron tomados desde la base de datos Worldclim (<http://www.worldclim.org/>), obteniendo 19 variables (BIOs) que resumen la precipitación (8 variables) y temperaturas (11 variables) a nivel mundial con una resolución de 1 km². Con el fin de reducir el número de variables y caracterizar de mejor manera la situación hídrica en los sitios muestreados, se realizaron correlaciones de Spearman pareadas entre las 8 variables de precipitación obtenidas desde Worldclim, buscando aquellas independientes entre sí. Sin embargo, todas las variables se correlacionaron significativamente, utilizando solo la precipitación media anual (BIO12) en los siguientes análisis. Las variables de temperatura fueron incluidas en las pruebas estadísticas, sin presentar resultados significativos (datos no publicados).

Para determinar la relación entre el estrés hídrico y los atributos de historia de vida, se realizaron modelos autoregresión espacial entre la precipitación media anual y las distintas métricas del compromiso antes señaladas: peso de semilla promedio, coeficiente de variación del peso, número de semillas promedio y la pendiente de la relación entre ambos atributos como una representación del compromiso. A diferencia de los análisis de regresión clásicos, estos modelos poseen la ventaja que incorporan la dimensión geográfica de las relaciones entre variables, aumentando así la robustez de los análisis. Se utilizó el software SAM Versión 4 (Rangel y col. 2010) para la realización de los modelos.

RESULTADOS

Análisis de variación fenotípica

Los análisis de partición de varianza (ANDEVAs) establecieron que para el peso de semilla, la mayor parte de la variación es explicada por los individuos dentro de una población (87%) mientras que, la variación explicada entre poblaciones es solo de un 13%. Con respecto al número de semilla, la variabilidad explicada por los individuos dentro de una población es de un 59%, mientras que la variabilidad explicada entre poblaciones es de un 41% (Ver Tabla 1). La prueba de ANOVA mostró diferencias significativas entre poblaciones ($p < 0.01$), tanto para el peso de semilla como para el número de semilla. Mayores detalles del peso y número de semilla por población se muestran en el Anexo 1.

Tabla 1. Estimación del porcentaje de varianza explicada por nivel individuo y población en un modelo de ANDEVA para el peso y el número de semilla.

Grupo	Peso de semilla		Número de semilla	
	SS	% varianza	SS	% varianza
Entre poblaciones (grupos)	537.3	13.27	258009	41.42
Entre individuos (Error)	3512.6	86.73	364826	58.58

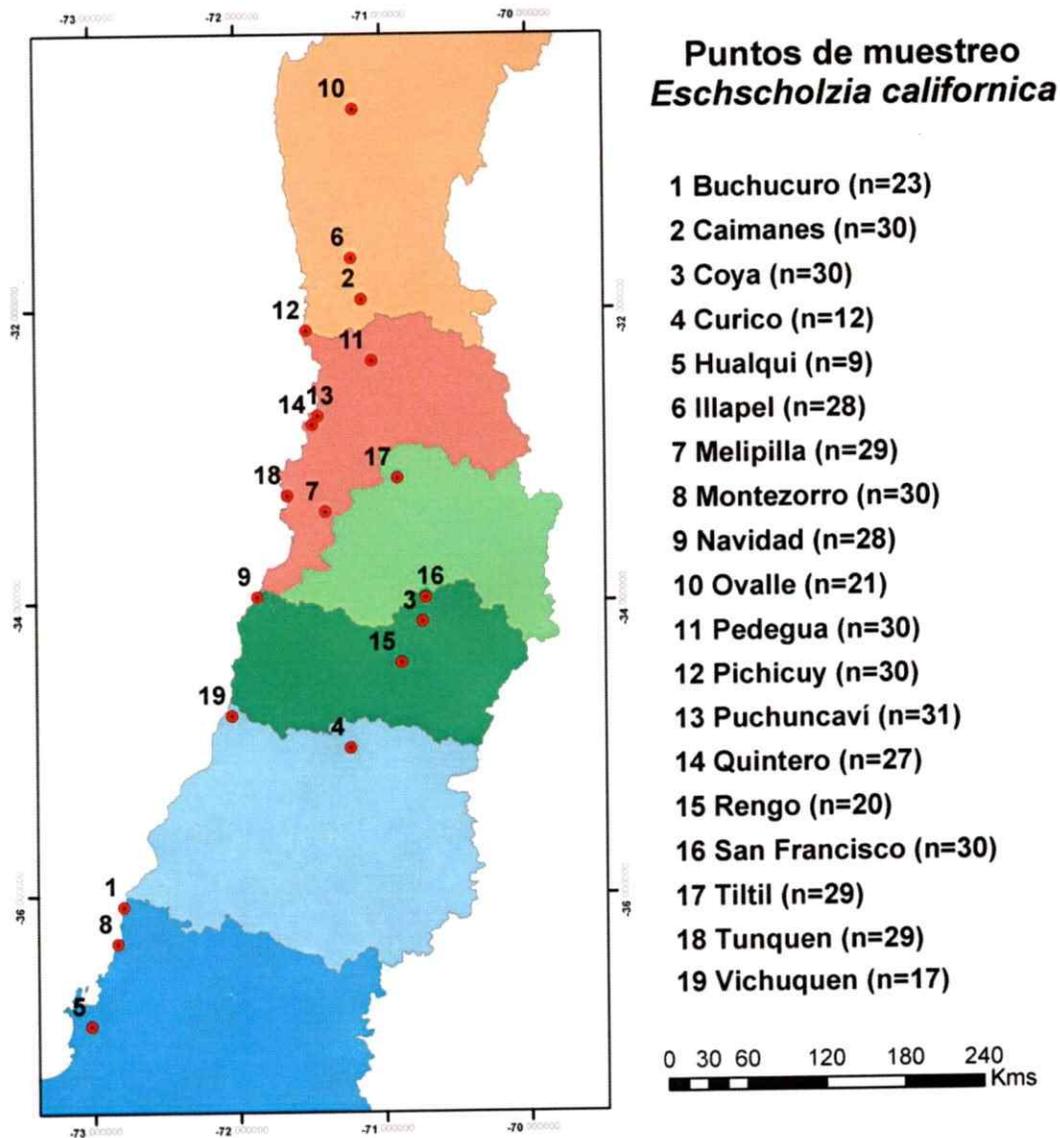


Figura 1. Mapa de sitios muestreados de *Eschscholzia californica* y la cantidad de individuos colectados por sitio.

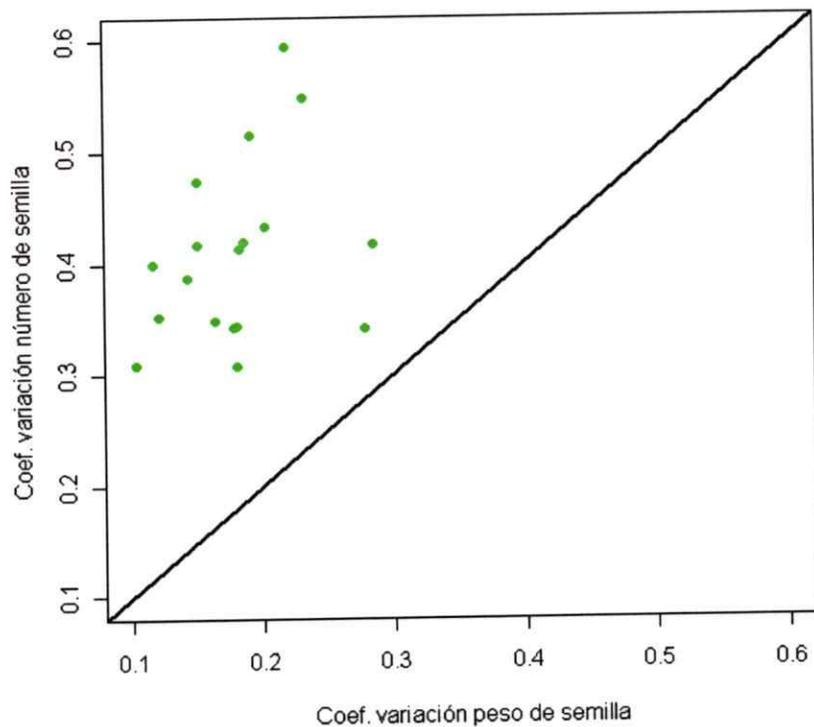


Figura 2. Coeficientes de variación de peso y el número de semillas en 19 poblaciones de *Eschscholzia californica*, Chile central.

Los coeficientes de variación del peso fueron menores que los estimados para el número de semillas en todas las poblaciones (Ver Figura 2), así, el coeficiente de variación promedio para el peso de semilla es de 0.180 ± 1.96 ee, mientras que para el número de semilla fue de 0.423 ± 1.96 ee.

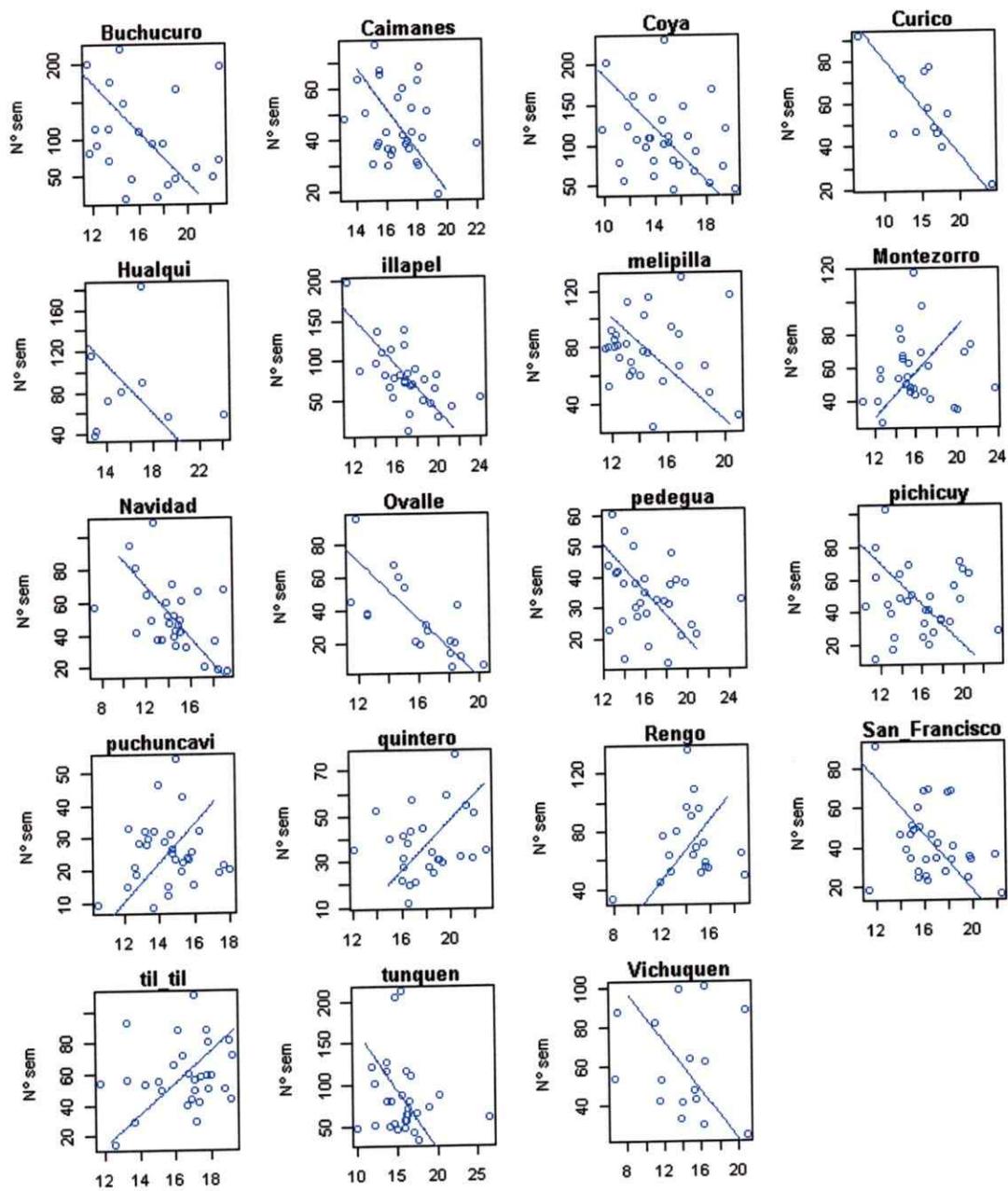


Figura 3. Relación entre el número y el peso de semillas en 19 poblaciones de *Eschscholzia californica*, Chile central. Línea azul representa regresión lineal estimada con paquete smatr (programa R versión 3.02)



Compromiso peso-número de semilla

Los valores para las pendientes del compromiso peso-número de semilla presentaron diferentes respuestas. Por ejemplo, 5 de las 19 poblaciones presentan valores con pendientes positivas, y de estas, 3 presentaron diferencias significativas de una pendiente valor 0. Por otro lado, 14 de las 19 poblaciones presentaron pendientes negativas, siendo 11 de estas significativamente diferentes de 0 (Ver Figura 3 y Anexo 2).

Análisis de variables ambientales

Los análisis de auto-regresión espacial realizados a partir de Los rasgos de historia de vida (Peso de semilla promedio, número de semilla promedio, variación del peso de semilla y pendiente del compromiso), indican que el coeficiente de variación del peso de semilla se relacionó positivamente con la precipitación media anual, explicando el modelo un 43% de la variabilidad total de los datos ($p=0.004$). El número de semilla promedio también se relacionó positivamente con la precipitación media anual, explicando el modelo un 23% de la varianza ($p=0.046$; Ver Tabla 2, Figura 4 y Figura 5). La pendiente del compromiso no se correlacionó de manera significativa con la precipitación media anual, distribuyéndose de manera aleatoria en el espacio sin importar el valor de la pendiente o su significancia (Ver Figura 6).

Tabla 2. Resultados Análisis de autocorrelación espacial entre precipitación media anual (BIO12), y variables de atributos de historia de vida en poblaciones de *Eschscholzia californica* en Chile central.

	F	R ²	AICc	p-value
Peso de semilla promedio	0.937	0.067	-283.473	0.347
Coeficiente de variación del peso de semilla	10.949	0.427	-60.784	0.004
Número de semilla	4.622	0.224	179.237	0.046
Pendiente del compromiso	1.146	0.063	102.589	0.299

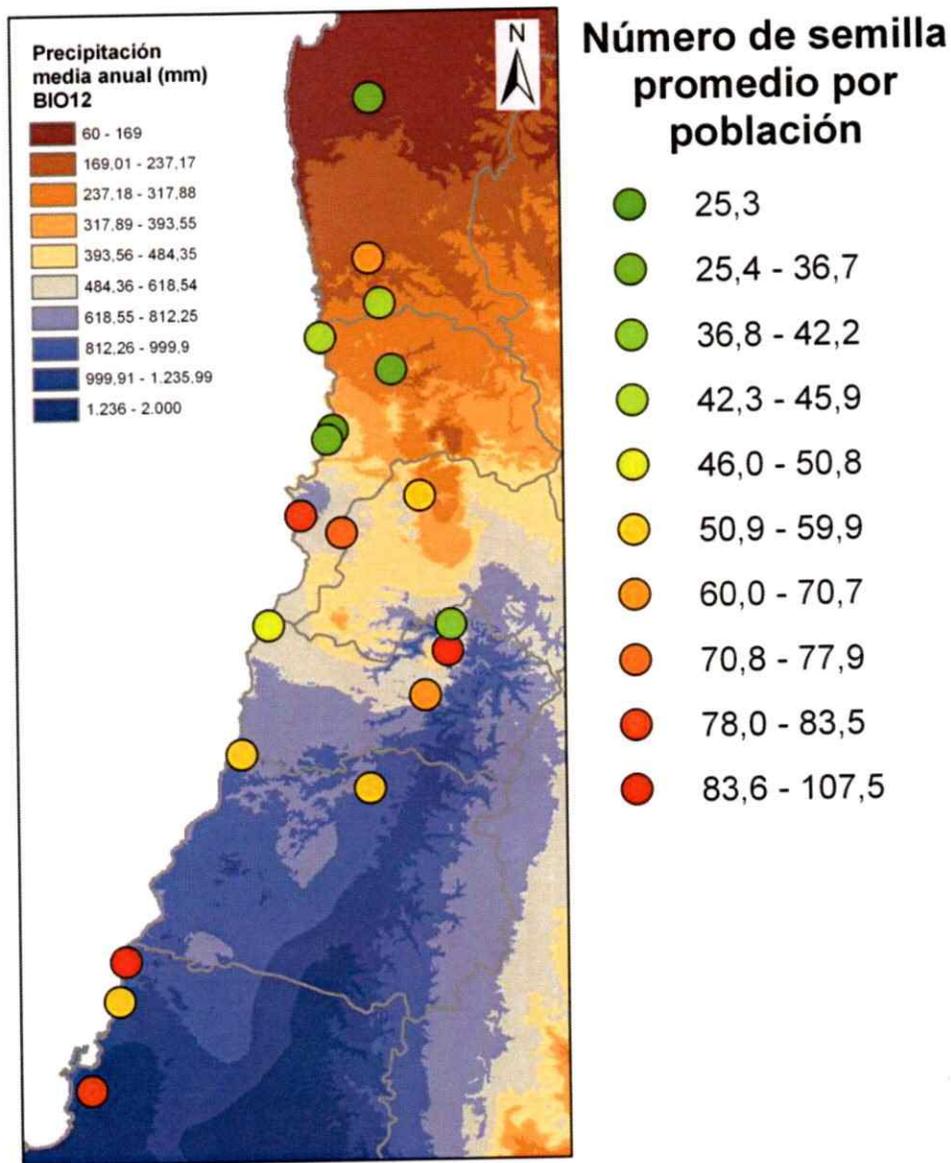


Figura 4. Representación espacial de la relación entre el número de semillas promedio por población de *Eschscholzia californica* y la precipitación media anual de los sitios estudiados. El color de cada círculo representa el número de semilla promedio por población. El gradiente de colores de fondo representa las variaciones de la precipitación media anual en el espacio.

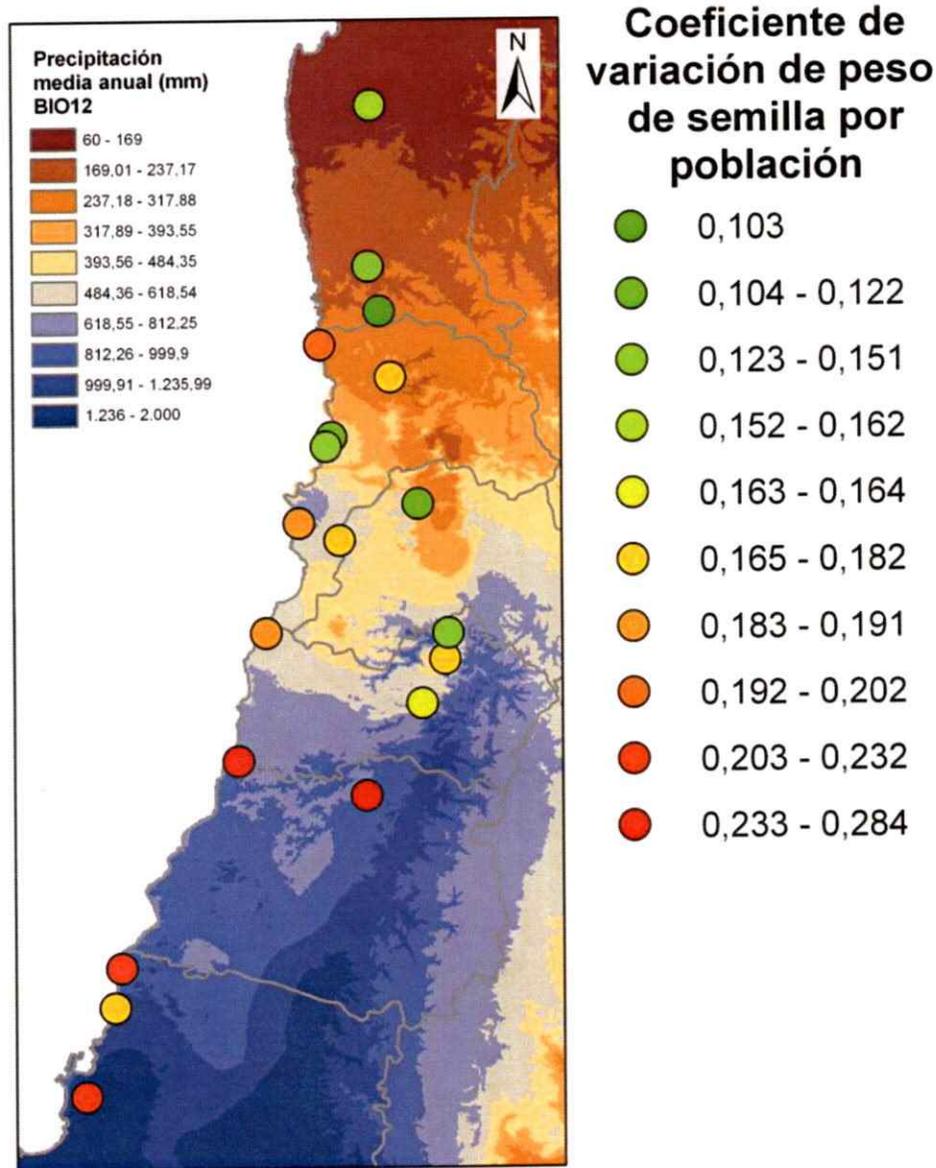


Figura 5. Representación espacial de la relación entre el coeficiente de variación del peso de semillas por población de *Eschscholzia californica* y la precipitación media anual de los sitios estudiados. El color de cada círculo representa el coeficiente de variación de los pesos de semillas por población. El gradiente de colores de fondo representa la variación de la precipitación media anual en el espacio.

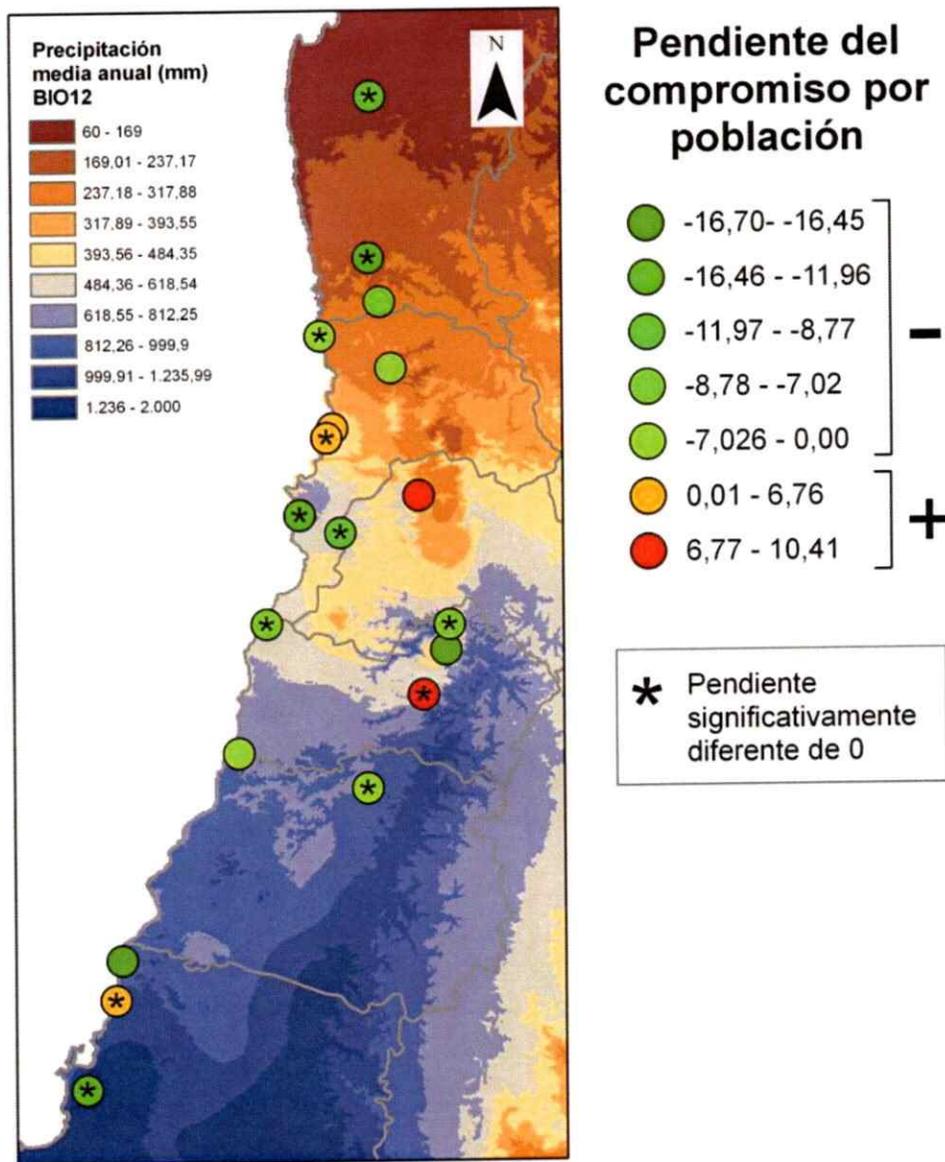


Figura 6. Representación espacial de la relación entre la pendiente del compromiso por población de *Eschscholzia californica* y la precipitación media anual de los sitios estudiados. El color de cada círculo representa la pendiente por población. El gradiente de colores de fondo representa la variación de la precipitación media anual en el espacio.

DISCUSIÓN

De acuerdo con el marco teórico presentado, la existencia de compromiso entre peso y número de semillas en plantas debería darse en ambientes donde los recursos son limitantes, como la disponibilidad de agua (Leishman 2001, Messina y Fox 2001). Si bien, se detectaron poblaciones en las que se registra un compromiso ($n = 11$), éste no se relacionó con la variación geográfica de las precipitaciones medias anuales. Es posible que para el caso de *Eschscholzia californica*, los recursos que explican la existencia del compromiso peso-número de semilla a nivel poblacional no presenten un patrón espacial ordenado a lo largo del gradiente latitudinal. Un ejemplo de esto podría ser la situación química del suelo de los sitios muestreados (relación N/P, presencia de metales, etc.), factor de distribución espacial parchosa que podría afectar a la selección de tamaños de semillas (Jurado y Westoby 1992, Lee y Fenner 1989). Otro factor que podría influenciar el compromiso a nivel poblacional, sin estar relacionado con el gradiente propuesto, es la edad promedio de las poblaciones, ya que individuos más longevos podrían presentar mayor biomasa y aumentar su número de semillas promedio (Henery y Westoby 2001). Arredondo-Núñez (2011) evidencia una disminución del tamaño de semillas de *Eschscholzia californica* en individuos polinizados por autogamia obligada, pudiendo la comunidad de polinizadores también afectar la expresión del compromiso. Frente a estos antecedentes, es necesario realizar estudios que evalúen recursos de menor escala y variados parámetros ecológicos, permitiendo dilucidar si es que estos factores son los que explican la existencia del compromiso peso-número. Así, de acuerdo a nuestros resultados, la hipótesis de la variación geográfica del compromiso peso-número de semillas no se cumple en *Eschscholzia californica*.

Si el compromiso peso-número de semillas no se relaciona con la variación geográfica de las precipitaciones, ¿cuál es la respuesta que se observa en cada uno de los atributos que participan en el compromiso? Nuestros resultados indican que los patrones de respuesta son complejos. Si bien, el peso promedio de semillas por población no se correlacionó significativamente con las precipitaciones, encontramos una relación significativa y positiva del coeficiente de variación del peso de las semillas con las precipitaciones. Además, encontramos que el número promedio de semillas se correlacionó positivamente con el aumento de las precipitaciones.

Una posible explicación frente a estos resultados surge al comparar los coeficientes de variación del peso y del número de semillas. En efecto, el peso de semillas varía significativamente menos que el número de semillas, hecho que es consistente con lo registrado en la literatura respecto al componente genético del peso de semillas (Moles y col. 2004, Moles y col. 2005a, 2005b, Moles y Westoby 2006), y consistente también con lo registrado en cuanto a la plasticidad del número de semillas frente a la variación ambiental (Sadras 2007, Sadras y Egli 2008), esto podrían determinar que sólo el número, y no el peso de semilla promedio, se correlacione con la precipitación media anual.

Los resultados que emergen del análisis de porcentaje de varianza, explicada a nivel jerárquico para el peso y el número de semillas, apoyan esta última interpretación, resultando en una menor varianza explicada a nivel interpoblacional para el peso en comparación al número de semilla, sugiriendo un patrón de respuesta diferencial de ambos rasgos a nivel poblacional.

No obstante lo anterior, el resto de las variaciones registradas son bastante consistentes con la teoría de historias de vida. Primero, al aumentar la disponibilidad de recursos, se esperaría una disminución en la presión selectiva sobre los individuos,

permitiendo así que coexistan individuos que producen semillas grandes con aquellos que producen semillas pequeñas (Leishman y Westoby 1994). Segundo, al reducirse las restricciones ambientales para el fitness de la descendencia (germinación y sobrevivencia de semillas), es razonable esperar que los individuos optimicen el fitness maternal, determinando así incrementos en la fecundidad individual de las plantas madres, o sea en el número de semillas producidas por planta (Lydie y col. 2003).

Cuando se relacionan estos resultados con el proceso de invasión biológica de *Eschscholzia californica*, es posible observar cómo poblaciones que no expresan un compromiso peso-número negativo, se encuentran presentes a lo largo de toda su distribución, pudiendo explicar la expansión que está teniendo esta especie en Chile. Frente a esto, es necesario realizar experimentos de depredación de semillas y sobrevivencia de plántulas para lograr cuantificar si es que este potencial reproductivo se expresa o no en la dinámica poblacional de esta especie.

Actualmente, gran parte de la literatura referente al compromiso peso-número de semilla, se cuestiona el porqué de las grandes diferencias de tamaños de semillas entre especies (hasta 10 órdenes de magnitud), y el rol del número de semilla como mecanismo de compensación de especies de semillas pequeñas frente a especies de semillas grandes (Moles y Westoby 2006, Moles y col. 2004, Moles y col. 2005a, Moles y col. 2005b, Rees y Venable 2007, Sadras 2007). En este contexto, el presente estudio plantea una novedosa visión del compromiso (en el marco de la literatura actual), focalizando la problemática a un nivel poblacional. Nuestros resultados indican que las poblaciones de una especie que cuenten con mejores condiciones reproductivas pueden ubicarse en el espacio de manera parchosa, no dependiendo necesariamente de variables climáticas. Así, evaluar ambos atributos en conjunto se vuelve esencial

antes de realizar cualquier interpretación respecto a la situación reproductiva de una población y/o especie sometida a un compromiso peso-número de cría.

Los resultados del presente trabajo suman nuevos antecedentes sobre la importancia de una evaluación conjunta del peso y el número de semilla, y del rol del estrés hídrico en plantas, factor que puede determinar respuestas variables de atributos de historia de vida entre poblaciones. Además, se manifiesta la importancia de un conocimiento del contexto ecológico de las poblaciones desde una perspectiva multivariada y de una indagación de la base genética de estos atributos de modo de entender sus niveles de plasticidad frente a la variación ambiental. Futuros estudios deberían ser más inclusivos incorporando además la posibilidad de cambio climático y la potencialidad de esta especie de seguir expandiéndose en el territorio nacional.

CONCLUSIONES

Nuestros resultados indican que el compromiso peso-número de semillas no presenta un patrón geográfico mediado por las precipitaciones para el caso de *Eschscholzia californica*, pudiendo ser variables de menor escala u otros factores ecológicos los que determinen su expresión.

El peso de semilla presenta menor variabilidad que el número de semilla, lo que podría determinar el patrón de respuesta diferencial obtenido para ambos rasgos a nivel poblacional.

Finalmente, el peso y el número de semillas, de manera independiente, presentaron resultados coherentes con lo registrado en la literatura, aumentando el número de semillas y el coeficiente de variación del peso de semillas en función de las precipitaciones.

BIBLIOGRAFÍA

ANDERSON MJ y P LEGENDRE (1999) An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 62: 271-303.

ARREDONDO-NÚÑEZ A (2011) Diferenciación de los sistemas reproductivos y despliegues florales en *Eschscholzia californica* (papaveraceae) en un gradiente altitudinal. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

ARROYO MTK, C MARTICORENA, O MATTHEI y L CAVIERES (2000) Plant invasions in Chile: Present patterns and future predictions. En: Mooney HA y RJ Hobbs (eds) *Invasive species in a changing world*: 385-421. Island Press, Covelo, California, USA.

BRADSHAW AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.

BECERRA PI, JL CELIS-DIEZ y R. O. BUSTAMANTE (2004) Effects of Leaf Litter and Precipitation on Germination and Seedling Survival of the Tree *Beilschmiedia miersii*. *Applied Vegetation Science* 7: 253-257.

CIPOLLINI M y E STILES (1991) Seed predation by the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos* 60: 205-214.

CHACÓN P y RO BUSTAMANTE (2001) The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecology* 152: 137-144.

CHACON P, RO BUSTAMANTE y HENRIQUEZ C (1998) The effect of seed size on germination and seedling growth of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 189-197.

GANESHIAH KN y R UMA SHAANKER (1991) Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: a trade-off between seedling establishment and pod dispersal efficiency. *Oikos* 60: 3-6.

HENERY ML y WESTOBY M (2001) Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos* 92: 479-490.

HUTCHINS JA (1991) Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* 45: 1162-1168.

JANZEN D (1969) Seed eaters vs seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.

JURADO E y M WESTOBY (1992) Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80:407-416.

LALONDE RG y BD ROITBERG (1989) Resource limitation and offspring size and number trade-offs in *Cirsium arvense* (Asteraceae). *American Journal of Botanic* 76: 1107- 1113.

LEE WG y M FENNER (1989) Mineral nutrient allocation in seeds and shoots of twelve *Chionochloa* species in relation to soil fertility. *Journal of Ecology* 77: 704-716.

LEGER EA y KJ RICE (2007) Assessing the speed and predictability of evolution in an invasive species: a comparison of traits between native and invasive California poppies (*Eschscholzia californica*) across similar geographic gradients. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1090-1103.

LEISHMAN MR (2001) Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93: 294-302.

LEISHMAN MR y M WESTOBY (1994) The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions: experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology* 82: 249-258.

LYDIE G, JACQUES W y JÉRÉMIE L (2003) High temperature and water deficit may reduce seed number in field pea purely by decreasing plant growth rate. *Functional Plant Biology* 30: 1151-1164.

MCGINLEY MA, DH TEMME y MA GEBER (1987) Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *American Naturalist* 130: 370-398.

MESSINA FJ y CW FOX (2001) Offspring size and number. En: Fox CW, Roff DA y Fairbairn DJ (ed) *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, New York, pp. 113-127.

MOLES A y M WESTOBY (2006) Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113: 91-105

MOLES AT, DS FALSTER, MR LEISHMAN y M WESTOBY (2004) Small-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology* 92: 384-396.

MOLES AT, DD ACKERLY, CO WEBB, JC TWEDDLE, JB DICKIE y M WESTOBY (2005a) A brief history of seed size. *Science* 307: 576-580.

MOLES AT, DD ACKERLY, CO WEBB, JC TWEDDLE, JB DICKIE y M WESTOBY (2005b) Response to comment on 'A brief history of seed size'. *Science* 310: 783B-783B.

PEÑA-GÓMEZ FT y RO BUSTAMANTE (2012) Variación de historias de vida y demografía de la planta invasora *Eschscholzia californica* Cham (papaveraceae) en dos extremos altitudinales, Chile central. *Gayana Botánica* 69: 113-122.

RANGEL TF, JAF DINIZ-FILHO y LM BINI (2010) SAM (Version 4): a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 4650

REES M y L VENABLE (2007) Why do big plants make big seeds?. *Journal of Ecology* 95: 926-936.

SADRAS VO (2007) Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research* 100: 125-138.

SADRAS VO y DB EGLI (2008) Seed size variation in grain crops: allometric relationships between rate and duration of seed growth. *Crop Science* 48: 1-8.

SILVERTOWN J (1989) The paradox of seed size and adaptation. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 24-26.

SMITH CC y SD FRETWELL (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.

STANTON M (1984) Seed size variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.

TURNBULL LA, D COOMES, A HECTOR y M REES (2004), Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. *Journal of Ecology* 92: 97-109.



TURNBULL LA y C PAUL-VICTOR (2008) The Effect of Growth Conditions on the Seed Size/Number Trade-Off. PloS one 4: 9

VELIZ D, R GAUCI, RO BUSTAMANTE (2012) Characterization of novel microsatellites markers for *Eschscholzia californica* (Papaveraceae), an invasive species in Chile. American Journal of Botanic99: e366-e368.

VENABLE DL (1992) Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. American Naturalist 140: 287-304.

VENABLE DL y JS BROWN (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. American Naturalist 131: 360-384.

WEIS IM (1980) The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsute*. Canadian Journal of Botany 60: 1868-1874.

WEIS IM (1983) Fruit size variation and its effect on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. Canadian Journal of Botany 61: 2309-2315.

ZAR JH (2010) Biostatistical analysis. Quinta edición. Prentice-Hall,Londres, UK.

ANEXOS

Anexo 1

Caracterización de atributos poblacionales en *Eschscholzia californica* a lo largo de su rango de distribución. Longitud y latitud en coordenadas GCS WGS84.

Poblaciones	Nº individuos	Longitud	Latitud	Altitud (m.s.n.m)	Región	Número semillas promedio	Peso semilla promedio (g)
Ovalle	21	-71.19	-30.63	276	IV	33.82	1.61E-03
Illapel	28	-71.21	-31.65	368	IV	70.44	1.72E-03
Caimanes	30	-71.14	-31.93	488	IV	45.56	1.69E-03
Pichicuy	30	-71.52	-32.15	41	V	45.93	1.59E-03
Pedegua	30	-71.07	-32.35	386	V	33.58	1.65E-03
Puchuncaví	31	-71.44	-32.73	43	V	25.27	1.45E-03
Quintero	27	-71.48	-32.79	62	V	36.74	1.80E-03
Tunquen	29	-71.65	-33.27	105	V	83.5	1.57E-03
Navidad	28	-71.86	-33.96	99	V	50.76	1.44E-03
Tiltil	29	-70.9	-33.16	605	RM	58.77	1.64E-03
Melipilla	29	-71.39	-33.39	291	RM	77.9	1.46E-03
San Francisco	30	-70.71	-33.97	500	VI	42.16	1.67E-03
Coya	30	-70.73	-34.14	490	VI	107.46	1.48E-03
Rengo	20	-70.87	-34.42	375	VI	70.71	1.44E-03
Vichuquen	17	-72.04	-34.78	43	VII	59.91	1.41E-03
Curico	12	-71.23	-35	222	VII	56.46	1.54E-03
Buchucuro	23	-72.79	-36.08	11	VIII	102.3	1.64E-03
Montezorro	30	-72.83	-36.33	5	VIII	56.06	1.59E-03
Hualqui	9	-73.02	-36.89	177	VIII	81.77	1.62E-03

Anexo 2

Resultados de estimación de pendiente de la relación tamaño- número de semillas en *Eschscholzia californica* y resultados test de pendiente SMA por población. En negro, pendientes negativas.

Poblaciones	Pendiente regresión	R ² regresión pendiente	P-value SMA
Ovalle	-8.77	0.532	<<< 0.001
Illapel	-14.7	0.372	<<< 0.001
Caimanes	-8.07	0.072	1
Pichicuy	-6.21	0.004	<<< 0.001
Pedegua	-3.92	0.069	1
Puchuncaví	5.97	0.005	1
Quintero	5.54	0.042	<<< 0.001
Tunquen	-14.34	0.02	<<< 0.001
Navidad	-7.98	0.225	<<< 0.001
Tiltil	10.39	0.047	1
Melipilla	-9.09	0.007	<<< 0.001
San Francisco	-7.03	0.082	<<< 0.001
Coya	-16.45	0.071	<<< 0.001
Rengo	10.41	0.018	<<< 0.001
Vichuquen	-6.23	0.02	1
Curico	-4.49	0.52	<<< 0.001
Buchucuro	-16.71	0.043	<<< 0.001
Montezorro	6.76	0.003	<<< 0.001
Hualqui	-11.97	0	<<< 0.001

Anexo 3

Autocorrelación espacial de diferentes atributos de historia de vida con las precipitaciones medias anuales (PMA). Asterisco señala diferencias significativas.

Peso de semilla promedio.			
	N	F	p-value
PMA +Espacio	19	0.937	0.347
Modelos predictivos			
	R	R2	AICc
OLS	0.229	0.052	-283.171
Variable predictiva	0.229	0.052	-283.17
Predictor y espacio	0.259	0.067	-283.473
Coeficiente de variación del peso de semilla			
	N	F	p-value
BIO12+Espacio	19	10.949	0.004*
Modelos predictivos			
	R	R2	AICc
OLS	0.626	0.392	-59.662
Variable predictora	0.626	0.392	-59.655
Predictor y espacio	0.653	0.427	-60.784
Número de semilla promedio			
	N	F	p-value
BIO12+Espacio	19	4.622	0.046*
Modelos predictivos			
	R	R2	AICc
OLS	0.463	0.214	179.468
Variable predictiva	0.462	0.214	179.476

Predictor y espacio	0.473	0.224	179.237
Pendiente del compromiso peso-número de semillas			
	N	F	p-value
BIO12 +Espacio	19	1.146	0.299
Modelos predictivos			
	R	R2	AICc
OLS	0.251	0.063	102.584
Variable predictora	0.251	0.063	102.584
Predictor y espacio	0.251	0.063	102.589