

UCH-FC
MAG-13
Z 25
C.1

Hidrocoría como agente dispersor de
especies invasivas: el caso de *Acacia*
dealbata (Link, 1822) en Chile

Tesis

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

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Daniel Alejandro Zamorano Castillo

Julio, 2016

Director de Tesis Dr:

Irma Vila Pinto

Codirector de Tesis Dr:

Claudio Meier



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

Daniel Alejandro Zamorano Castillo

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 19 de abril de 2016.

Director de Tesis:
Dr. Irma Vila Pinto



Co-Director de Tesis
Dr. Claudio Iván Meier

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante

Dr. David Veliz





"Si la vida te da limones, véndelos y haz lo que gustes con el dinero

¿Por qué conformarse con los limones?"

BIOGRAFÍA



Daniel cantado apasionadamente

Nací el 5 de junio de 1990 alrededor de las 6 de la mañana en el hospital Barros Luco. Llegue al mundo torpemente, atorado en la entrepierna de mi madre y morado como cebolla en escabeche. Los doctores sugirieron a mis padres no hacerse muchas ilusiones sobre mi futuro, lo que parece irónico o exagerado a 26 años de mi nacimiento.

No creo mucho en el destino, coincidencias o misiones divinas, así que me cuesta asociar mi nacimiento a una anticipación de lo que iba a venir, pero han venido varias cosas. Tampoco me gusta decir que mi vida fue esforzada, triste, desgarradora o un ejemplo, ya que todas las personas pasamos por lo mismo, quiéranlo o no, tarde o temprano. Si puedo decir que la he pasado bien, que muchos momentos de mi vida son de felicidad, y que la mayoría de mis problemas los he llevado con cierto estilo, lo que no quita haber hecho el ridículo.

Viví en Lo Espejo los primeros 22 años de mi vida, en la población Santa Adriana. Jugué mucho en la calle, me tropecé y raspe las rodillas siempre que pude, lo que a los años sabríamos que era debido a mis pies planos. Tengo 2 hermanos, y como 3 son multitud, nos alcanzaba para una infinidad de juegos dentro de la casa. Participé del movimiento scouts por 12 años, lo que ocurrió en paralelo a mi educación, así que mi vida siempre se divide en dos relatos, el de los Scouts y el del colegio. Mi vida en el colegio fue movida, ya que estuve en 4 colegios diferentes, lo que es irónico porque estuve solo en 1 grupo scouts toda mi vida. De mi último colegio obtuve el adiestramiento necesario para dar una buena PSU, resultando en mi entrada a la facultad de ciencias y en la realización de esta tesis.

Debo decirle al Daniel del futuro, que recuerde que el 23 de julio de 2016 pasaba por un buen momento, viviendo con Diana y terminando esta bendita-maldita tesis de magister. Era momento de terminarla.

AGRADECIMIENTOS

Para mi tesis de pregrado los agradecimientos fueron bastante metafóricos, y si bien aun creo que lo que crece contigo eres tú mismo, pasó que para esa tesis el trabajo lo realice sólo en compañía de mi tutor. En el fondo, era difícil agradecer cosas puntuales que se relacionaran directamente con la tesis, así que esa vez me puso medio profundo. Ahora es completamente diferente, mucha gente colaboró en este proyecto personal. Así que para no olvidar a ninguno, hice una lista con los agradecimientos (podría trabajarse en R). Si me faltara alguien, espero me perdone.

Categoría	Nombre	Motivo
Tutor	Irma Vila	Gracias por su incondicional apoyo. Llegué a su laboratorio como un vil cacho de exportación a la mitad de mi periodo de magister. Aún así me acepto como su estudiante, y me ofreció concejo y financiamiento. Le estaré por siempre agradecido.
Cotutor	Claudio I Meier	El bastión teórico de mi trabajo. Aceptó reunirse conmigo a pesar de siquiera conocerme. A partir de ese día comienza esta tesis, y mi incursión por la hidrocoría. Muchas gracias.
Revisor	David Veliz	Tu buena onda es infinita. Me diste oleadas de ánimo cuando todo se veía confuso, y ayudaste a gestionar la tesis en lo administrativo. Muchas gracias buen hombre.
Revisor	Ramiro Bustamante	Su crítica fue la que llevó esta tesis a otro nivel, logrando ver errores donde ninguno otro pudo. De no

		<p>ser por usted, creo que este trabajo no sería lo que es. En cambio, ahora me siento orgulloso de su versión final. Muchas gracias profe.</p>
Polola	Diana Lillo	<p>¿Cómo le dicen? ¿Soporte emocional? Lo que pasa, es que aunque uno lo quiera, las cosas no se pueden separar, y estar feliz ayuda mucho en la formulación de una tesis, y eso es más fácil contigo a mi lado. Además fuiste a un terreno ¿Qué mejor?</p>
Familia	Carolina Zamorano	<p>Yo considero que fue un trueque justo, pero la gente del laboratorio insiste en que abuse de mi querida hermana para poder terminar la tesis ¿Sera así? Tal vez, porque nadie en su sano juicio aceptaría contar tanta semilla. Muchas gracias por las ganas.</p>
Familia	Verónica Castillo	<p>Había que abaratar costos, así que a mi mamá le tocó hacer la red para capturar las semillas en el río. Uno de los tantos problemas de los que mi madre me ha salvado. Gracias mamá.</p>
Familia	Daniel Zamorano Franzott	<p>Me imprimió la tesis, y es mi padre ¿Qué más se puede pedir?</p>
Familia	Patricio Zamorano	<p>Gracias por la buena onda, por buscar tema de conversa y mantenerme al tanto del campeonato nacional. Si no hablo contigo de futbol en la casa, nadie más me pascaría. Gracias Pato.</p>
Amigo-Jefe	Matías Peredo	<p>Me aconsejaste durante toda la tesis y además de presentarme a mi cotutor. Luego, durante el periodo final del magister, me diste trabajo con un horario lo suficientemente flexible como para terminar mi tesis y tener con que pagar el arriendo. Muchas gracias por la oportunidad.</p>
Amigo-Jefe	Cristian Romero	<p>Intensas conversaciones sobre lo que es llevar una tesis de magister. Si bien fueron pocas, me ayudaron a enmendar la ruta y poder seguir adelante. Gracias por</p>

		la pasión y la sinceridad
Profesor	Carezza Botto	Cuando el tiempo apremiaba y los horarios no calzaban, usted facilitó el uso de las cámaras de germinación para concluir con el último experimento de mi tesis. Muchas gracias profe.
Profesor	Hugo Torres	Colaboró con el tema de las hormigas y estuvo dispuesto a analizar las muestras que traje desde terreno. Y aunque nunca me paso los resultados ¿Cómo no agradecer las ganas?
Profesor	Orlando Muñoz	Permitió que utilizara en su laboratorio la balanza para pesar las muestras, cada una de las 490 semillas. Muchas gracias.
Amigo	Camilo Díaz	Por cosas del destino, trabajamos juntos durante la última etapa de mi magister, así que si tenía que pelar a un revisor con alguien, pos que te pillaba a ti de los primero. Gracias por escuchar siempre.
Amigo	Camila Lagomarxismo	Es raro que ahora estés en Valdivia. Me regaste las plantas en incontables ocasiones y me diste ánimos durante la etapa de entrega del proyecto. Muchas gracias.
Amigo	Faviola González	Me acompañaste a terreno, cuidaste las plantas, condujiste y tomaste muestras para mi tesis, que más se puede decir. Muchas gracias.
Amigo	Manuel Badilla	Me aconsejaste que auto arrendar, luego lo condujiste en terreno y me apoyaste con el muestreo, costándote incluso un día administrativo que podría haber sido perfectamente una pequeña vacación para ti. Muchas gracias.
Amigo	Felipe Rojas	Nadie capturó semillas en el río con más estilo. Porque las semillas no entraban en la red si no era el sensual pelo en pecho Felipe quien estaba al mando. Gracias por tu apoyo en terreno buen hombre.

Amigo	Alicia Arredondo	Te aguantaste unas cuantas versiones de la tesis en el momento que más inseguro me sentía con el proyecto. Gracias por la crítica sincera y el apoyo de siempre.
Amigo	Paula Olea	A pesar de perder el contacto, te justaste conmigo a explicar las magias de las imágenes satelitales. Nunca salió nada de eso en la tesis ¡era demasiado! Pero igual aprendí a hacerlo gracias a ti.
Amigo	Rodrigo Valdivia	¿Tengo la sensación que revisaste alguna versión de la tesis? Pos más vale que sobre un agradecimiento a que falte. Eso además de la buena onda y el apoyo moral, que nunca están de más.
Amigo	Hugo Díaz	Pos bien, prestaste tu auto para el terreno y ayudaste con las muestras, y aunque pague con comida china ¿Cómo no estar agradecido?
Amigo	Úrsula Romero	Ajeno a la buena onda y el apoyo y esas cosas, digamos que hiciste ciertas gestiones para poder tener acceso a cierto material técnico. No diré nada más.
Amigo	Juan Pablo Pino	De alguna parte salieron esas huinchas métricas para el terreno ¿sabes de donde? Porque fueron bastante útiles. Muchas gracias compadre.
Amigo	Francisco Salinas	Además del apoyo en la gestión del tema de las huinchas, fuiste el que me recomendó la mejor forma de pasar una tesis: regulares dosis de cervezas, de preferencia con amigos.
Amigo	Felipe Hernández Marió	Colaboraste con las fotografías de mis semillas, y con la foto de mi biografía ¿Qué mejor?
Caballero	Don Sandro	Cuidador de la estación d investigación en Rapel. Nos recibió con los brazos abiertos y colaboró con todo lo que hizo falta. Muchas gracias

ÍNDICE

Biografía	ii
Agradecimientos	iii
Índice.....	vii
Índice de Tablas	ix
Índice de Figuras	x
Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
Dispersión de semillas	6
<i>Acacia dealbata</i> como modelo de dispersión	7
Rasgos para la hidrocoría	10
Hipótesis	13
Objetivo general.....	13
Objetivos específicos.....	13
Materiales y Métodos.....	14
Evidencias de hidrocoría en terreno.....	14
Determinación de flotabilidad y tasa de sedimentación de semillas.....	20
Germinación luego de inmersión en agua	21

Resultados.....	25
Evidencias de hidrocoría en <i>Acacia dealbata</i>	25
Flotabilidad y sedimentación de semillas.....	28
Germinación en agua y post inmersión en agua.....	29
Discusión.....	34
La semilla en el cauce del río.....	35
Germinación post transporte.....	38
Hidrocoría en <i>Acacia dealbata</i>	42
Ventajas de la metodología propuesta.....	43
Conclusión.....	44
Bibliografía.....	46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resultados captura de semillas de <i>Acacia dealbata</i> en cauces de ríos muestreados.....	26
Tabla 2. Resultados de análisis RDA y posterior permutación para el número de semillas de <i>Acacia dealbata</i> capturadas en el cauce del río en función las características hidráulicas del punto de muestreo y la presencia de individuos adultos de la misma especie. En negrita y * se resaltan resultados significativos.	26
Tabla 3. Resultados ANCOVA con permutaciones para tasa de sedimentación de semillas.	28
Tabla 4. Resumen en porcentajes de los resultados de experimentos de germinación. Se detalla el estado de cada semilla luego de finalizar cada experimento de inmersión y post inmersión, y su probabilidad de probabilidad de germinación. "germ", semillas que germinaron durante el experimento; "podr", semillas podridas al final del experimento; "huecas", semillas sin embrión, solo tegumento, al final del experimento.	30
Tabla 5. Resultados de GLM para evaluar diferencias significativas de probabilidad de germinación entre experimentos. Modelo de análisis anidado y factorial. Nido principal, tipo de sustrato (Sustr). Factores de análisis, tratamiento (Trat, días de inmersión en agua) y condición (Cond, escarificación de la semilla). En negrita se destacan resultados significativos y con * se señala resultado marginalmente significativo.	31

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Relación entre ciclo de floración de *Acacia dealbata* en Chile y caudal entre los años 2013 y 2015 del río Cachapoal, estación Puente Arqueado (Fig. 2). Floración de *Acacia dealbata* modificado desde Lorenzo et al. (2010). 18
- Figura 2.** Mapa de la zona de muestreo y fotografías de los sitios de muestreo. Se indica en leyenda ubicación de estación DGA desde donde se obtuvo información fluviométrica. 19
- Figura 3.** Esquema de la máquina utilizada en experimento de inmersión. A, Se adosa un motor con caja reductora y hélice a un soporte de madera, el que mantiene firme el motor y sostiene el movimiento de la matriz con semillas. B, En cada bolsillo de malla se depositan las semillas, una por bolsillo, las que luego se colocan sobre una matriz que estará unida al motor. C, La matriz se coloca sobre balde de agua a cierta distancia del soporte del motor. Ambas piezas se unen con alambre. El movimiento circular del motor genera un movimiento vertical sobre la matriz y las semillas, las que se mueven hacia arriba y abajo dentro del agua. 24
- Figura 4.** Relación entre el número de Reynolds y número de semillas de *Acacia dealbata* capturadas en el río (Semillas/min). Análisis de regresión lineal entre ambas variables arrojó resultados significativos ($R^2=0.363$, $p=0.008$). 27
- Figura 5.** Probabilidad de germinación para cada experimento, letras señalan grupos homogéneos sugeridos por análisis a posteriori. Germinación en agua: Agua sin mov., tratamiento control en agua sin movimiento; A. mov. 15d, germinación de semillas

durante 15 días en agua con movimiento; A. mov. 35d, germinación de semillas durante 35 días en agua con movimiento; A. mov. 55d, germinación de semillas durante 45 días en agua con movimiento. Germinación en vermiculita: Sin A. mov., tratamiento control de semillas que no pasaron por agua previamente; P. 15d A. mov., germinación de semillas que previamente estuvieron durante 15 días en agua con movimiento; P. 35d A. mov., germinación de semillas que previamente estuvieron durante 35 días en agua con movimiento; P. 55d A. mov., germinación de semillas que previamente estuvieron durante 55 días en agua con movimiento.....32

RESUMEN

Acacia dealbata es una especie originaria de Australia declarada invasora en distintas partes del mundo, incluido Chile. En su hábitat nativo, especialistas relacionan su desempeño a una estrategia reproductiva tipo "r", debido a su temprana edad reproductiva (2 años) y a la posibilidad de generar banco de semillas. Esta estrategia se encuentra relacionada teóricamente a la hipótesis de presión de propágulos, lo que explicaría su éxito como especie invasora. La hipótesis sugiere que especies que produzcan mayor cantidad de semillas a mayor frecuencia, contarán con mayor probabilidad de invadir exitosamente un nuevo hábitat. En este aspecto, el presente estudio sugiere que la cantidad de vectores de dispersión con el que se relacione una especie determinará la extensión geográfica y la diversidad de hábitats que podría colonizar, aumentando su capacidad para ejercer presión de propágulos.

Dado que *Acacia dealbata* presenta alta abundancia en riberas fluviales de sitios invadidos, es válido cuestionar si el río actúa como vector de dispersión de sus semillas, hecho que no ha sido registrado anteriormente. De esta forma, el objetivo de este trabajo es evaluar la potencial hidrocoría en semillas de la especie invasora *Acacia dealbata* en ríos de la VI región (Chile). Para esto, se obtuvieron registros de hidrocoría en terreno, se determinó la flotabilidad y tasa de sedimentación de su semilla y se evaluó la probabilidad de germinación luego de largos periodos de inmersión en agua.

Los resultados indican que el transporte de las semillas de *Acacia dealbata* por el río se relaciona con el número de Reynolds, lo que sugiere que a mayor turbulencia, mayor transporte de semillas. Además, las semillas presentaron una gran capacidad de flotación pero rápida tasa de sedimentación, lo que indicaría que el transporte de la semilla por el río es a través de saltos, y no flotando en la lámina de agua. Finalmente, se establece que las semillas sí pueden germinar luego de largos periodos de inmersión en agua, sin embargo, la probabilidad de germinación depende en gran medida de que la semilla sea escarificada, lo que según las evidencias recabadas, no ocurriría durante su transporte por el río, al menos en periodo de estiaje. De esta forma, se sugiere que las semillas de *Acacia dealbata* cuentan con las adaptaciones necesarias para transportarse por ríos. Posteriores investigaciones deberán evaluar el rol que juega este vector de dispersión en la dinámica poblacional de esta especie.

ABSTRACT

Acacia dealbata is a species from Australia declared invasive in different parts of the world, including Chile. In its native habitat, specialists relate their performance to a reproductive strategy type "r" due to their early reproductive age (2 years) and the possibility of generating seed bank. This strategy is theoretically related to propagule pressure hypothesis, which would explain its success as an invasive species. The hypothesis suggests that species that produce more seeds to high frequency will have higher probability of successfully invade new habitat. In this regard, the present study suggests that the amount of dispersal vectors with a related species, will determine the geographical extent and diversity of habitats that could colonize, increasing its capacity to exert pressure propagules.

Since *Acacia dealbata* has high abundance in riverbanks of invaded sites, it's valid to question whether the river acts as a vector for seed dispersal, a fact that has not been registered previously. Thus, the aim of this study is to evaluate the potential hydrochory in seeds of invasive species *Acacia dealbata* in rivers of the region VI (Chile). For this, hydrochory records were obtained in field, buoyancy and sedimentation rate of the seed was determined and the probability of germinating after long periods of immersion in water was evaluated.

The results indicate that *Acacia dealbata* seed transport on the river is related to the Reynolds number, suggesting that to a greater turbulence, greater transport of seeds. Furthermore, seeds showed high floatability but fast sedimentation rate, indicating that the transport of the seed by the river is through jumps, and not floating in the water.

Finally, it is established that the seeds can germinate after long periods of immersion in water, however, the probability of germinating depends largely on the seed is scarified, which according to the collected evidence, would not occur during transport by the river, at least during the dry season. Thus, it is suggested that the seeds of *Acacia dealbata* have the necessary adaptations to be transported by rivers. Further research should assess the role played by the dispersal vector in the population dynamics of this species.

INTRODUCCIÓN

Una especie es catalogada como invasora cuando supera barreras biogeográficas y se establece fuera de su rango de distribución nativa (Ricciardi, 2007). Debido a la acción del hombre, el proceso natural de la invasión biológica ha sido potenciado, registrando una frecuencia sin precedentes en el pasado y suscitando el interés de la comunidad científica (Wilson et al., 2009). Se han generado diversas hipótesis para explicar la invasión biológica, abarcando tanto las características de la especie invasora, como las características de los ambientes invadidos (Catford et al., 2009; Jeschke, 2014). Una de las hipótesis propuesta es la de "Presión de propágulos", la que sugiere que especies con mayor frecuencia y calidad de propágulos serán más invasivas, debido al aumento en las probabilidades de establecimiento y a la mayor diversidad genética expresada en sitios recientemente colonizados (Williamson & Fitter, 1996; Lonsdale, 1999), contando con mayor posibilidad de superar las distintas barreras de invasión biológica (Richardson et al., 2000).

Los rasgos investigados de una especie en relación con su capacidad de aumentar la presión de propágulos incluyen peso de semilla, número de semillas, frecuencia de liberación de semillas, entre otros (Lockwood et al., 2005). Además de los rasgos ya sugeridos, se propone como otra característica las adaptaciones de una especie para la dispersión de sus semillas. Especies que logren interactuar efectivamente con mayor cantidad de vectores de dispersión, podrán aumentar su extensión geográfica y frecuencia de dispersión de propágulos, diversificar la cantidad de hábitat de potencial colonización y, en ciertos casos, aumentar la probabilidad de germinación de las

semillas transportadas (Cousens et al., 2008). Frente a esta idea se propone el presente trabajo, en donde se indagará la potencial relación de *Acacia dealbata* (Link, 1822), especie invasora en Chile, con vectores de dispersión no descritos previamente para esta especie, los que aumentarían su capacidad para ejercer presión de propágulos.

Dispersión de semillas

En plantas, la dispersión de una semilla desde su origen hasta su ubicación final se clasifica en tres etapas: remoción, movimiento hacia el sustrato y movimiento a través del sustrato. La ocurrencia de cada etapa se encuentra mediada necesariamente por un vector de dispersión, definido como una fuerza ajena a la semilla que modifica su posición, y cada etapa puede estar mediada por distintos vectores de dispersión (mamíferos, insectos, viento, agua, gravedad, etc.) (Cousens et al., 2008). Si bien, cada especie de planta cuenta con adaptaciones anatómicas que favorecen ciertos mecanismos de dispersión, ineludiblemente podrían quedar sometidas a cualquiera de los mecanismos conocidos (Cain et al., 2000; Wilson et al., 2009).

La dispersión de semillas es un proceso inherentemente estocástico, ya que depende de múltiples factores que varían dinámicamente a distintas escalas espaciales y temporales (Cousens et al., 2008). Por ejemplo, una semilla al ser liberada caerá inicialmente por gravedad, proceso en el que su dirección y distancia recorrida puede ser modificada por el viento (anemocoría). Luego, podría caer al agua (hidrocoría), modificando su posición en función de la dirección y fuerza del flujo, o podría caer en tierra, modificando su posición por la acción del viento, mamíferos, hormigas (mirmecocoría) o del hombre. Otra opción es el consumo de la semilla por animales (endozoocoría), su transporte adherida al animal (ectozoocoría), o su transporte es

voluntario por animales. Así, la participación conjunta de todos estos vectores determinaría infinitos escenarios para la ubicación final de una semilla.

Sin embargo, las plantas han desarrollado adaptaciones que han logrado direccionar la participación de estos vectores, facilitando su interacción con ciertos mecanismos para obtener un óptimo desempeño. Los rasgos documentados como adaptaciones para la interacción incluyen la ubicación geográfica de la planta madre, la posición del fruto en la planta madre, el tipo de fruto, el tamaño de la semilla, el periodo del año en que el fruto madure, entre otros. Por ejemplo, se ha documentado que diferencias en los pesos de semillas dentro de un mismo individuo, encontrándose las semillas más livianas en las ramas superiores, y las semillas más pesadas en las ramas inferiores, lo que propicia que las semillas ubicadas arriba puedan dispersarse por viento o moverse con facilidad entre la copa de los otros árboles, mientras que las semillas abajo, que caen cercanas a la planta madre, cuentan con más recursos para la competencia interespecífica. De esta forma, a pesar de la alta estocasticidad del proceso en sí, se registran en la naturaleza evidencias de patrones de dispersión de semillas, los que dan cuenta de las ventajas adaptativas obtenidas por plantas a través de este proceso.

***Acacia dealbata* como modelo de dispersión**

Acacia dealbata es nativa en el sur-este de Australia, distribuyéndose desde Tasmania hasta el norte del estado de New South Gales entre los 50 y 1000 m.s.n.m., a través de distintos tipos de suelo y rangos de precipitación (entre los 600mm/año y 1000 mm/año). En Australia generalmente se registra en mesetas y pie de montes, pero los individuos de mayor tamaño (>30 m) se encuentran en suelos profundos, bien drenados, donde la precipitación anual es mayor a los 1000 mm (May & Attiwill, 2003; Lorenzo et al., 2010). En Europa, donde esta especie ha sido declarada como

invasora, se distribuye al sur-oeste del continente, presentándose en zonas riparianas, cursos de agua, y en los bordes de bosques de pinos, donde forma parches monoespecíficos de alta densidad aledaños a parches de vegetación nativa (Lorenzo et al., 2010). En Chile, se distribuye principalmente en la zona centro-sur del país (Becerra, 2006; Teillier et al., 2010), registrándose una relación significativa entre su distribución y la cercanía de riberas fluviales (Pauchard & Maheu-Giroux, 2007), formando al igual que en Europa, parches monoespecíficos de difícil recolonización (Fuentes-Ramírez et al., 2011).

Las condiciones que permitirían la alta presencia de *Acacia dealbata* en riberas fluviales de Europa y Chile han sido poco estudiadas. Sin embargo, la literatura sobre esta especie referida a otros tópicos podría dar luces de su relación con este tipo de ambientes: 1) su mayor altura registrada en suelos bien drenados (May & Attiwill, 2003) podría relacionarse con un buen desempeño en sitios cercanos a cuerpos de agua; 2) luego, su capacidad para adaptarse a ambientes perturbados (Pohlman et al., 2005; Spooner, 2005) determinaría su persistencia en ríos, los que naturalmente se encuentran perturbados ante la constante remoción y depositación de sedimentos; 3) sus propiedades alelopáticas (Carballeira & Reigosa, 1999; Lorenzo et al., 2011) y alta capacidad de formar parches monoespecíficos (Fuentes-Ramírez et al., 2011) le permitiría excluir al resto de las especies y establecer poblaciones viables en riberas fluviales, pudiendo colonizar exitosamente este tipo de ambientes.

New (1984) (citado en Hunt et al., 1999), sugiere que la estrategia reproductiva de *Acacia dealbata* es de tipo "r" debido a su temprana madurez reproductiva (2 años, Gibson et al., 2011) y a su capacidad de generar banco de semillas (Dent, 1942, 1948; Elorza et al., 2004). Ambas características se encuentran relacionadas a la

colonización temprana de sitios recientemente incendiados en Australia (Hunt et al., 1999).

Los mecanismos de dispersión documentados previamente en *Acacia dealbata* incluyen dispersión primaria relacionada a la caída de la semilla por gravedad y viento (ZengJuan et al., 2006), y dispersión secundaria mediada por hormigas (mirmecocoría) (O'Dowd & Gill, 1986). Respecto de la dispersión por viento, ZengJuan et al. (2006) documentaron caída de semillas alejadas hasta el doble de la altura de la planta madre. Respecto de la mirmecocoría, sus semillas han sido catalogadas como aptas para este proceso debido al pequeño tamaño de su arilo y el bajo peso de semilla (en comparación a otras especies del mismo género) (O'Dowd & Gill, 1986). Sin embargo, no existen publicaciones que documenten este proceso en esta especie.

La literatura disponible asocia directamente estrategias reproductivas "r" con la hipótesis de presión de propágulos, ya que ambas relacionan el éxito de una especie a una mayor producción de semillas y pronta fecundidad (Cattford et al., 2009). De esta forma, la estrategia de reproducción en el rango nativo de *Acacia dealbata*, se puede asociar a una hipótesis que explicaría su éxito como especie invasora, la presión de propágulos, contando con mayor frecuencia de liberación y persistencia de semillas, y asociándose a un solo un vector de dispersión, el viento.

Dado que existe certeza de la capacidad de *Acacia dealbata* de ejercer presión de propágulos, consideramos razonable cuestionarnos los vectores de dispersión con los que interactúa esta especie, ya que, al contar con mayor cantidad de vectores de dispersión, *Acacia dealbata* aumentaría su capacidad de ejercer presión de propágulos y con ello su capacidad invasora. En este caso, la fuerte asociación de *Acacia dealbata* a hábitats fluviales podría propiciar la dispersión de sus semillas por el río, por lo que

es válido cuestionar la existencia de hidrocoría para esta especie, lo que debe ser evaluado tanto en terreno como en laboratorio.

Rasgos para la hidrocoría

El primer rasgo relacionado con la hidrocoría es la fenología de la planta. Merritt & Wohl (2002), obtienen datos experimentales que muestran un aumento en la depositación de semillas en las orillas del río cuando estas caen al agua en periodos de aumento de caudal. De forma complementaria, distintos autores han registrado que especies relacionadas con hábitats fluviales liberan sus semillas en periodos del año cuando el caudal está en aumento, lo que favorecería la depositación de semillas en las orillas del río y potencialmente su hidrocoría (Boedeltje et al., 2004; Monette & Markwith, 2012). En el caso de *Acacia dealbata* en Chile, contrario a lo esperado para especies hidrocoras, libera sus semillas en periodo de bajo caudal (verano, Fig. 1).

EL transporte de una semilla luego de su caída al río depende directamente de su nivel de flotabilidad, la que puede definirse como la capacidad de una semilla de mantenerse dentro o sobre la lámina de agua. En general, se han identificado diferentes adaptaciones anatómicas que favorecerían la flotabilidad en semillas: cámaras de aire al interior de las semillas, contenido aceitoso y/o lipídico, mesocarpo esponjoso, pericarpo tipo corcho, estructuras frutales de baja densidad, etc. (Cousens et al., 2008). La flotabilidad ha sido documentada como un rasgo estructurador de ensambles comunitarios, ya que especies con semillas de mayor flotación cuentan con mayor abundancia en comunidades riparianas (Johansson et al., 1996; Nilsson et al., 2002), pudiendo ejercer mayor presión de propágulos sobre estos hábitats. El tiempo de flotabilidad de las semillas fue comparado por Romell (1938), quien calificó como "buenas flotadoras" a aquellas semillas que logran flotar más de dos días en

condiciones ideales. Posteriormente, distintos autores validaron este índice al relacionarlo con especies de gran presencia en riberas fluviales (Nilsson et al., 2002). Para completar el proceso de hidrocoría, además de ser transportada, una semilla debe ser capaz de germinar luego de haber estado sumergida en agua, siendo ésta una adaptación fundamental para el proceso de dispersión. De lo contrario, el transporte de la semilla no representaría potencial descendencia para la planta madre, impactando negativamente en su demografía. Al respecto, se ha documentado la existencia de cubiertas de semillas impermeables que permiten la inhibición metabólica, pudiendo germinar al depositarse en sustrato óptimo (Murray, 1986).

Acacia dealbata no es relacionada a la hidrocoría por la bibliografía existente. Si bien, no libera sus semillas en periodos de aumentos de caudal, forma banco de semillas (Royal Botanic Gardens Kew, 2015), por lo que podrían ser removidas posteriormente durante el aumento del caudal. Su semilla es más densa que el agua (1.2 g/ml aprox.), pero las estructuras frutales que la acompañan luego de ser liberada, como el arilo o la vaina de semilla, son de baja densidad, pudiendo favorecer su transporte. Durante el proceso de transporte fluvial, el tegumento de la semilla la protegerá del choque entre bolones, gravas o gravillas, evitando su desintegración. Sin embargo, la semilla requiere ser escarificada para germinar (Royal Botanic Gardens Kew, 2015), lo que justamente ocurriría durante el transporte fluvial. De esta forma, la semilla de *Acacia dealbata* podría concluir exitosamente el proceso de hidrocoría, impactando positivamente en su demografía.

Dado que no se cuenta con registros previos de hidrocoría para *Acacia dealbata*, la primera aproximación que dé cuenta de estos procesos debe clarificar la factibilidad del mecanismo en cuestión, evitando antecedentes contextuales y focalizándose en la potencialidad del proceso a través de cada una de sus etapas: ¿la semilla de *Acacia*

dealbata interactúa con el vector de dispersión investigado?, ¿la semilla es transportada por el vector de dispersión?, ¿la semilla logra germinar después de transportada? Solo cuando sean respondidas positivamente estas tres preguntas, se tendrá claridad de la potencialidad del proceso, pudiendo continuar la investigación científica con preguntas referidas su real impacto en la dinámica poblacional de la especie investigada.

De esta forma, el objetivo del presente trabajo es determinar la potencialidad de la hidrocoría en *Acacia dealbata*, especie invasora en Chile central, representando así los primeros registros referidos a este procesos para esta especie. Se determinará en terreno la presencia de semillas en el cauce del río, para luego evaluar en laboratorio la capacidad de flotación de las semillas y la germinación luego de largos periodos de inmersión en agua.

Hipótesis

Considerando que las semillas de *Acacia dealbata* cuentan con las adaptaciones necesarias para la hidrocoría, estas pueden ser transportadas efectivamente por ríos y germinar luego de largos periodos de inmersión en agua, generando un impacto positivo en su capacidad de ejercer presión de propágulos en hábitat fluviales.

Objetivo general

Evaluar la potencial hidrocoría en semillas de la especie invasora *Acacia dealbata* en ríos de la VI región (Chile).

Objetivos específicos

1. Muestrear semillas de *Acacia dealbata* en el cauce y sustrato de ríos de la VI región, determinando la presencia de estructuras frutales y grado de escarificación.
2. Determinar la relación del número de semillas de *Acacia dealbata* presentes en el cauce con las condiciones hidráulicas en el punto de muestreo y la presencia de individuos adultos de *Acacia dealbata*.
3. En laboratorio, estimarla flotabilidad y tasa de sedimentación de las semillas de *Acacia dealbata*, considerando el rol de sus diferentes estructuras frutales.
4. Evaluar el impacto de la escarificación, el tiempo de inmersión en agua, el movimiento del agua y la ausencia de arilo, en la tasa de germinación de semillas de *Acacia dealbata*.



MATERIALES Y MÉTODOS

Tres sitios con presencia de *Acacia dealbata* fueron muestreados en la cuenca del río Cachapoal (VI región, Chile), dos sitios en el río Claro y uno en el río Zamorano (Fig. 2). Los ríos muestreados se caracterizan por contar con un régimen pluvio-nival, y ubicarse en una zona con clima mediterránea sub-húmeda, según la clasificación de Di Castri & Hajek (1976) El muestreo fue realizado durante los días 24 y 31 de Enero del año 2015, periodo de estiaje para ríos con este tipo de régimen.

En cada sitio se definió una parcela de 15m (perpendicular a la ribera) x 100m (paralelo la ribera), en donde se georeferenció y midió el DAP (diámetro a la altura del pecho) de cada individuo de *Acacia dealbata*. Con el fin de estimar su altura y edad promedio, se aplicó un modelo forestal realizado para Chile por Pinilla et al. (2003).

Evidencias de hidrocorría en terreno

Para evidenciar hidrocorría en el cauce del río, se ubicaron redes de captura de semillas en cinco puntos a lo largo del río frente a la parcela muestreada, ubicándose una cada 25m. El tiempo de captura fue de 30 min por punto, siguiendo la metodología propuesta por Kehr et al. (2014). El aro de la red fue de 50 cm de diámetro y la abertura de malla de 5 mm², reteniendo semillas o vainas de *Acacia dealbata*. La red se sumergió un 60%, obteniendo una muestra del material flotante en la superficie del río. Se midió además el perfil de velocidad en donde se colocó cada red, determinando la velocidad de la corriente en cinco niveles de profundidad (velocidad de fondo, 75%

profundidad, 50% profundidad, 25% profundidad y velocidad superficial). Con la información obtenida se logró estimar parámetros hidráulicos del punto de muestreo y la cantidad de semillas y estructuras frutales capturadas por volumen de agua muestreado (D). Los parámetros hidráulicos estimados fueron cuatro: la profundidad del punto de captura de semillas ($Prof$), la velocidad media de flujo (V_m), el índice de Froude (Fr) y el número de Reynolds (Re). La velocidad media (V_m) se estimó a través de una modificación de lo propuesto por Charlton (2007), a través de la ecuación:

$$Prof \leq 50cm \rightarrow V_m = V_{0.5} \cdot 0.6 + V_{0.75} \cdot 0.4$$

$$50cm < Prof \leq 150cm \rightarrow V_m = \frac{V_{0.25} + V_{0.75}}{2}$$

$$Prof > 150cm \rightarrow V_m = \frac{V_{0.25} + V_{0.5} + V_{0.75}}{3}$$

Donde $V_{0.75}$ es la velocidad medida a 0.75 de profundidad, $V_{0.5}$ es la velocidad medida a 0.5 de profundidad, y $V_{0.25}$ es la velocidad medida a 0.25 de profundidad.

El índice de Froude y el número de Reynolds fueron estimados siguiendo la metodología de Merritt & Wohl (2002). El índice de Froude (Fr) otorga una aproximación de la energía presente en el cauce, $Fr > 1$ indica un flujo rápido (supercrítico) y $Fr < 1$ indica un flujo tranquilo (subcrítico). La ecuación es:

$$Fr = \frac{V_m}{\sqrt{g \cdot Prof}}$$

Donde g es la gravedad (9.81 m/s). El número de Reynolds (Re) establece la relación entre la inercia y viscosidad en el flujo, cuantificando el nivel de turbulencia del río. Un mayor número de Reynolds indicaría flujos más turbulentos (Merritt & Wohl, 2002). La siguiente es ecuación para determinar el número de Reynolds:

$$Re = \frac{V_m \cdot Prof}{\mu}$$

Donde μ representa la viscosidad del agua, obtenida a través de la temperatura del agua, la que fue obtenida con datos históricos de temperatura obtenidos por la DGA.

La cantidad de semillas y estructuras frutales capturadas por volumen de agua muestreado (D_i) se estimaron a través de la siguiente ecuación:

$$D_i = \frac{S_i}{A \cdot V_m \cdot \bar{t}}$$

Donde S_i representa la cantidad de semillas o vainas capturadas, A representa el área de la red sumergida y \bar{t} el tiempo de colocación de la red.

Para aproximar la presión de propágulos directa ejercida sobre el punto en donde se muestreó hidrocoria, se estimó a partir de la información georeferenciada en terreno la abundancia de individuos adultos y la edad mediana de los individuos adultos ubicados alrededor de estos puntos. Se estimó la abundancia de individuos considerando radios hasta 15m, hasta 30 m y hasta 45 m. La edad de individuos adultos se estimó a través del DAP (área a la altura del pecho) de los individuos adultos, aplicados al modelo forestal de Pinilla (2011).

La relación entre las índices de presencia de individuos adultos, las condiciones hidráulicas y la abundancia de semillas de *Acacia dealbata* capturadas en el río, se estableció a través de un Análisis de Redundancia (RDA). Este análisis logra extraer y resumir la capacidad de un set de variables predictoras (en este caso, características hidráulicas y presencias de individuos adultos) de explicar un set de variables respuesta (en este caso, semillas de *Acacia dealbata* en el río), asumiendo una relación lineal entre ambos set de variables. Para determinar la significancia de cada variable predictora sobre el análisis RDA, se realizó un análisis de permutaciones

(1000 repeticiones), con el que se evaluó si la explicación de cada variable fue similar a la dada por el azar.

Con el fin de estimar la probabilidad de escarificación de semillas en el lecho del río, se obtuvieron 30 muestras de 30x30 cm de sustrato, 15 en lugares inundados por el río (lecho mojado) y 15 en lugares dentro de la parcela, las que fueron tamizadas para obtener semillas posteriormente evaluadas en laboratorio. Las muestras de sustrato obtenidas desde la parcela, también fueron utilizadas para estimar el banco de semillas de cada sitio. Para cada muestra de sustrato se determinó la densidad de semillas y presencia de estructuras frutales. Se georeferenció el lugar de extracción de cada muestra.

En el laboratorio todas las semillas colectadas, semillas de muestras de sustrato de río y parcela y semillas capturadas por la red en el río, fueron observadas a la lupa estereoscópica para evaluar el grado de escarificación. Para esto, cada semilla fue dividida en 10 segmentos de similar área, determinando el número de segmentos con tegumento escarificado y obteniendo un porcentaje que será utilizado en los respectivos análisis estadísticos. Además, se cuantificaron otras medidas del estado de la semilla: coloración, otro tipo de daño al tegumento, presencia de arilo y estado de la semilla. Las semillas fueron medidas y pesadas para incluir esta información en diversos análisis.

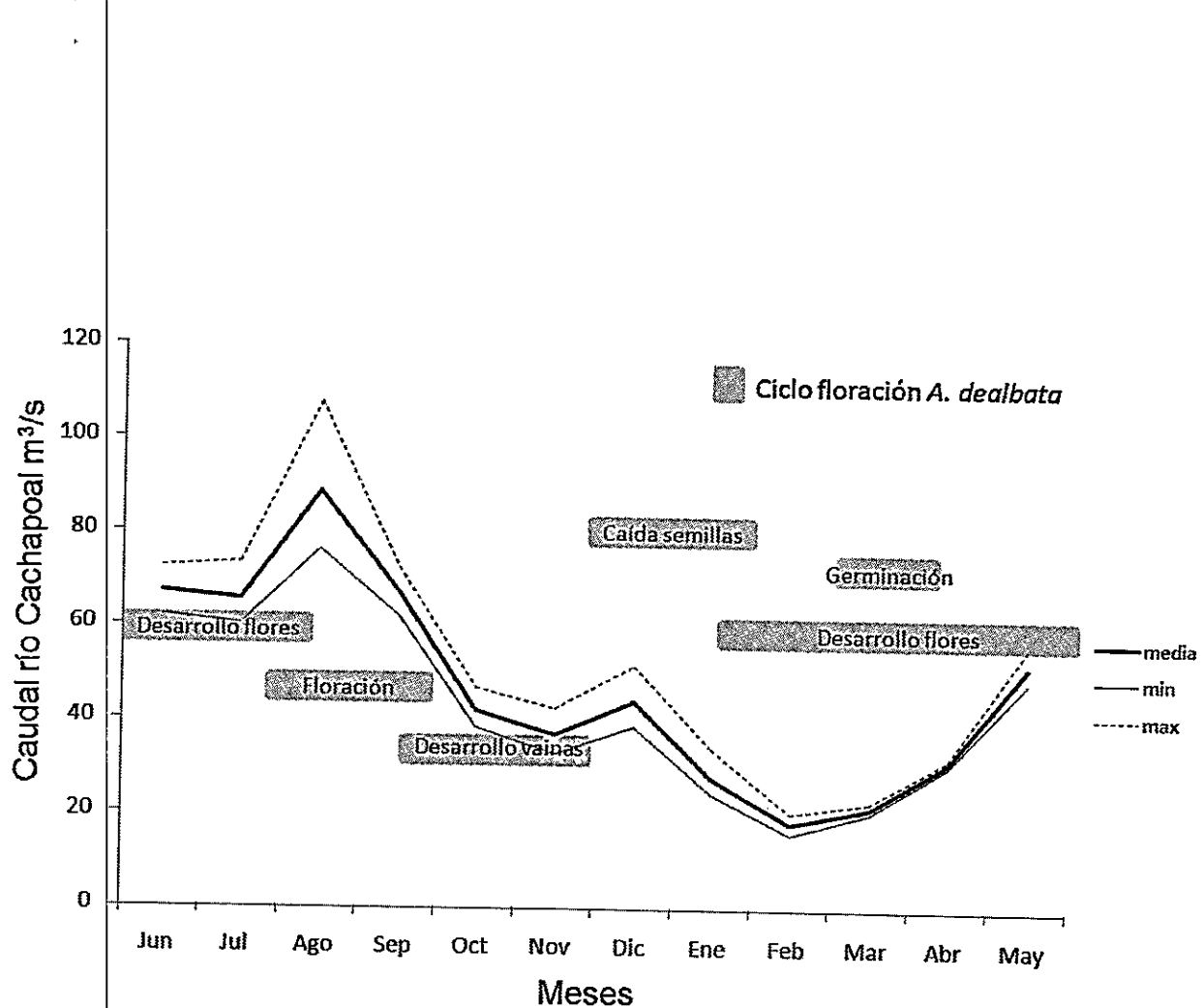


Figura 1. Relación entre ciclo de floración de *Acacia dealbata* en Chile y caudal entre los años 2013 y 2015 del río Cachapoal, estación Puente Arqueado (Fig. 2). Floración de *Acacia dealbata* modificado desde Lorenzo et al. (2010).

Determinación de flotabilidad y tasa de sedimentación de semillas

Para caracterizar la capacidad de flotación de las semillas de *Acacia dealbata*, se realizaron experimentos en laboratorio y además se recurrió a información bibliográfica. En laboratorio, se pusieron a flotar 30 semillas para estimar el tiempo que demoran en hundirse en agua, calculando dos índices. El índice de flotabilidad es el tiempo promedio durante el cual se mantuvo la muestra sobre la superficie del agua (Danvind & Nilsson, 1997), mientras que la tasa de sedimentación se define como la velocidad promedio con que la muestra cae desde la superficie del agua hasta el sustrato (Meier, 2008). El índice de flotabilidad se estimó en semillas y vainas con semillas. Las muestras estuvieron 30 días sobre el agua, utilizando un recipiente para cada semilla o vaina con semilla. La tasa de sedimentación se estimó sólo para semillas, dejando caer semillas a través de un tubo transparente de 40cm con agua. Para ambos experimentos, se colectaron y pesaron 30 muestras de semillas y vainas con semillas por sitio. Todas las vainas fueron utilizadas con 3 semillas en su interior.

El tiempo de flotabilidad de las semillas fue comparado con lo establecido por Romell (1938), quien califica como "buenas flotadoras" a aquellas semillas que logran flotar más de dos días en condiciones ideales. Para generar este índice, Romell (1938) puso a flotar varias semillas de distintas especies y a partir de sus datos estableció un umbral (Nilsson et al., 2002).

Se estimó la distancia potencial mínima que recorrería la semilla una vez se hundiese en el agua, mediante una composición vectorial de velocidades, la que integró la tasa de sedimentación como velocidad en el eje Y, la velocidad de flujo obtenida en terreno, como velocidad en el eje X, y la profundidad como tope para el desplazamiento, calculando así la distancia que podría recorrer una semilla previo a depositarse en

condiciones de flujo ideales para la sedimentación. Como el flujo real en ríos es turbulento, las fluctuaciones verticales instantáneas de la velocidad del agua mantendrán las semillas en suspensión un tiempo mayor, por lo que este cálculo entrega la distancia mínima de transporte.

Germinación luego de inmersión en agua

El impacto sobre la tasa de germinación en *Acacia dealbata* causada por el transporte fluvial se determinó a través de un experimento de dos vías, estimando su probabilidad de germinación en dos sustratos diferentes, en agua y en vermiculita luego de inmersión en agua, y en dos condiciones, escarificada y no escarificada.

El experimento de germinación en agua tuvo como objetivo determinar qué ocurriría con la semilla mientras es transportada por el río. Para esto, se sumergieron 30 semillas por tratamiento (10 por sitio, 5 escarificadas y 5 sin escarificar) durante 15, 35, y 55 días en agua, mientras las semillas se movían constantemente, emulando el transporte fluvial en el río. Como experimento control, 30 semillas fueron puestas a germinar en agua sin movimiento (10 semillas por sitio), incluyendo semillas escarificadas (15) y sin escarificar (15). Se contabilizó la germinación cada 2 días, el experimento control en agua se realizó durante 30 días.

El experimento de germinación en vermiculita tuvo por objetivo determinar la probabilidad de germinación una vez la semilla fue transportada por el río y depositada en sustrato apto para su germinación. Para esto se sumergieron 30 semillas por tratamiento (10 por sitio, 5 escarificadas y 5 sin escarificar) durante 15, 35, y 55 días en agua, mientras las semillas se movían constantemente, emulando el transporte fluvial en el río. Luego, aquellas semillas que concluyeron íntegras el experimento fueron puestas a germinar en vermiculita (un total de 98 semillas). Cerca del 99% de las

semillas escarificadas germinaron o se pudrieron estando en el agua, por lo tanto, este tratamiento no fue incluido en los análisis. Del total de semillas que concluyeron íntegras el experimento de inmersión en agua, la mitad fue posteriormente escarificada, y junto con el resto de las semillas, fue puesta a germinar en vermiculita. El experimento control utilizó semillas que no estuvieron inmersas en agua para ser puestas a germinar en vermiculita (30 semillas, 10 por sitio), y consideró semillas escarificadas (15) y sin escarificar (15). Se contabilizó la germinación cada 2 días durante 30 días.

El experimento de inmersión se realizó con una máquina diseñada puntualmente para este trabajo, la que se introdujo dentro de una cámara de germinación bajo condiciones controladas para ejecutar el experimento. La máquina diseñada (ver Fig. 3) consiste en una matriz de "bolsillos", apostados sobre un recipiente de agua, la que se encontraba unida a un motor. En cada bolsillo se depositaba una semilla y el motor movía la matriz constantemente dentro del agua, poniendo las semillas en movimiento siempre dentro del agua, y sometiénolas a una situación similar a la que podría producir el proceso de transporte fluvial.

El experimento de germinación se realizó en placas Petri, con una semilla por placa. Dado que las semillas de esta especie germinan en otoño, los periodos de luz/sombra fueron de 12/12 hrs. Las semillas fueron escarificadas con un bisturí, dañando el tegumento en un extremo de la semilla, contrario a la ubicación del embrión. Se consideró una semilla como germinada cuando ésta exhibía la radícula y el hipocótilo. Los resultados fueron evaluados por medio de un análisis GLM para distribución binomial (1 semilla germinada, 0 semilla sin germinar). Se realizó un análisis anidado, donde se compara para cada tipo de sustrato, la relación entre el tratamiento y la condición de la semilla. Sitio de origen y peso de semilla no se relacionaron con la

probabilidad de germinación, por lo que no fueron incluidos en los análisis. Para realizar comparaciones a posteriori, se generó un test de permutaciones que compara si las diferencias de probabilidad de germinación entre grupos son similares a las dadas por el azar. Para evitar error Tipo I, Los *p valores* obtenidos fueron posteriormente corregidos por un análisis FDR (False Discovery Rate) siguiendo la fórmula de Benjamini & Hochberg (1995).

Todos los análisis estadísticos y tratamiento de base de datos fueron realizados en el software R v.3.2.3 (R Core Team, 2015)

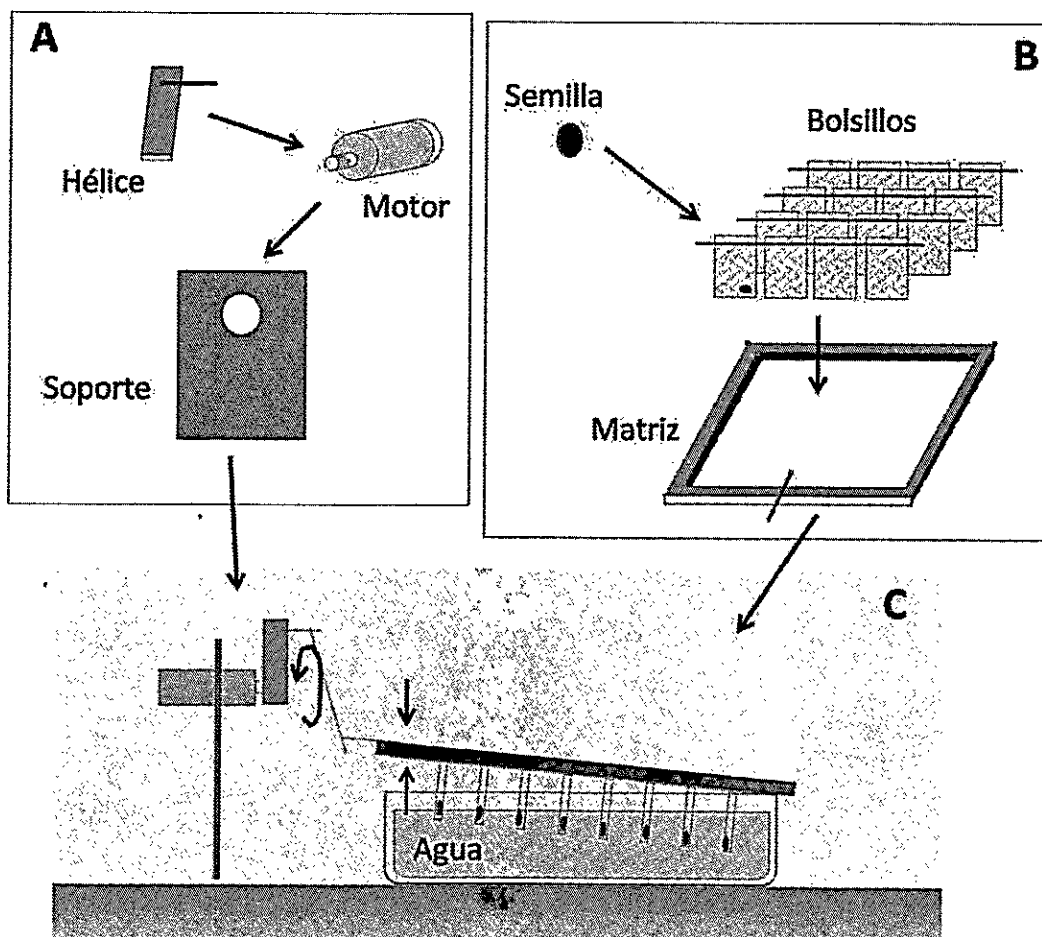


Figura 3. Esquema de la máquina utilizada en experimento de inmersión. A, Se adosa un motor con caja reductora y hélice a un soporte de madera, el que mantiene firme el motor y sostiene el movimiento de la matriz con semillas. B, En cada bolsillo de malla se depositan las semillas, una por bolsillo, las que luego se colocan sobre una matriz que estará unida al motor. C, La matriz se coloca sobre balde de agua a cierta distancia del soporte del motor. Ambas piezas se unen con alambre. El movimiento circular del motor genera un movimiento vertical sobre la matriz y las semillas, las que se mueven hacia arriba y abajo dentro del agua.

RESULTADOS

El peso promedio de semillas registrado fue de 7,3 mg, y su largo promedio de 4,3 mm. Los sitios muestreados se diferenciaron principalmente en la ubicación de los individuos en referencia al río. En los sitios Claro 1 y Claro 2, los individuos adultos se ubicaban directamente sobre el río, mientras que en Zamorano 1, los individuos se alejaban hasta 15 m de la ribera (Fig. 1).

Evidencias de hidrocoría en *Acacia dealbata*

En los tres sitios muestreados se logró capturar semillas en el cauce del río. Los ríos estudiados serían capaces de transportar entre 0,005 y 0,029 semillas/m³*s⁻¹ (Tabla 4). Información obtenida desde la base de datos de la DGA para la estación "Cachapoal en Puente Arqueado" (Fig. 1), ubicada aguas abajo de los sitios de muestreo, indica que el caudal promedio diario de los días de muestreo, producto de ambos afluentes fluctúa entre los 10 y 27 m³*s⁻¹, lo que significaría que si ponderamos aproximadamente por el área aportante, por ejemplo en el sitio río Claro 2, podrían estar siendo transportadas alrededor de 12 mil semillas al día durante enero. A pesar de observar vainas con semillas en el lecho del río, estas no fueron capturadas por la red.

Tabla 1. Resultados captura de semillas de *Acacia dealbata* en cauces de ríos muestreados.

Sitio	Profundidad río (cm)	Velocidad media ($m*s^{-1}$)	Semillas de <i>Acacia dealbata</i> capturadas	Semillas en caudal ($semillas/m^3 *s^{-1}$)
Río Claro 1	40.6	0.512	4	0.018
Río Claro 2	49	0.668	41	0.145
Río Zamorano	95	0.050	2	0.081

Tabla 2. Resultados de análisis RDA y posterior permutación para el número de semillas de *Acacia dealbata* capturadas en el cauce del río en función las características hidráulicas del punto de muestreo y la presencia de individuos adultos de la misma especie. En negrita y * se resaltan resultados significativos.

Variables incluidas en RDA		RDA1	P perm
Presión de propágulos directa	Abundancia individuos a 45m	-0.015	0.978
	Abundancia individuos a 30m	-0.117	0.759
	Abundancia individuos a 15m	-0.164	0.644
	Mediana DAP individuos a 45m	-0.295	0.406
	Mediana DAP individuos a 30m	-0.184	0.636
	Mediana DAP individuos a 15m	0.510	0.104
Características hidráulicas	Número de Reynolds	0.670	0.011*
	Índice de Froude	0.448	0.170
	Velocidad media flujo	0.539	0.073
	Profundidad cauce	-0.184	0.679

De todas las variables hidráulicas y de presencia de individuos adultos obtenidas en terreno, solo el número de Reynolds se correlaciono significativamente con el número de semillas capturadas de *Acacia dealbata* (Tabla 2). La relación observada entre ambas variables es directamente proporcional, así, a mayor nivel de turbulencia del agua, mayor el número de semillas capturadas (Fig. 4).

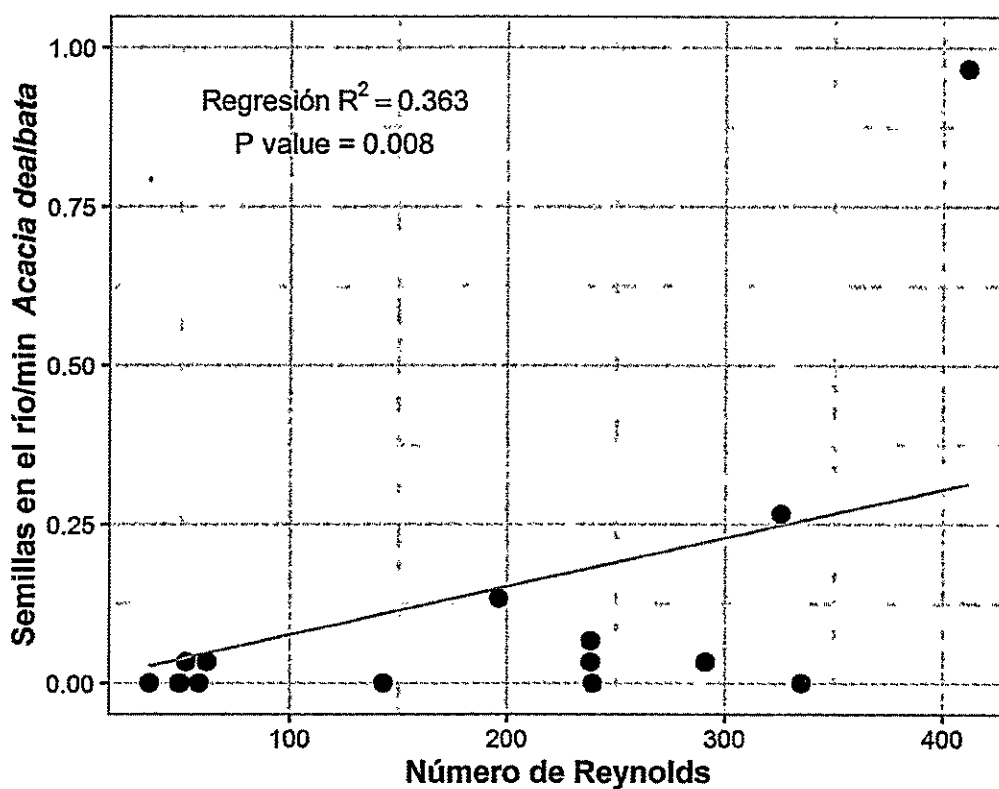


Figura 4. Relación entre el número de Reynolds y número de semillas de *Acacia dealbata* capturadas en el río (Semillas/min). Análisis de regresión lineal entre ambas variables arrojó resultados significativos ($R^2=0.363$, $p=0.008$).

La evaluación del tegumento de 110 semillas extraídas desde el sustrato del río en la lupa estereoscópica, no detecto fisuras o daño en la testa en ninguna de las semillas, descartando la idea de un proceso de escarificación causado por el transporte fluvial.

El 4% de las semillas presentaban coloración verdosa en su cotiledón, lo que sugiere el inicio del proceso de germinación estando sumergidas en el río. Finalmente, el 25% de las semillas presentaron daños evidentes en su estructura (por ejemplo, disminución del tamaño del cotiledón), lo que podría provocar problemas para su posterior germinación.

Flotabilidad y sedimentación de semillas

La tasa de sedimentación de las semillas se correlacionó positivamente con su peso (test de Spearman, $\rho=0.54$, $p<0.01$). El ANCOVA con permutaciones indica que ni el sitio ni el individuo progenitor determinan significativamente la tasa de sedimentación de la semilla (Tabla 4). La tasa de sedimentación promedio es de $0.069 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Tabla 3. Resultados ANCOVA con permutaciones para tasa de sedimentación de semillas.

	g.l.	SC	MS	Iteraciones	P
Cov (peso)	1	$1.42 \cdot 10^{-4}$	$1.42 \cdot 10^{-4}$	5000	0.0148
Sitio	2	$4.66 \cdot 10^{-5}$	$2.33 \cdot 10^{-5}$	107	0.5421
Individuo	13	$3.29 \cdot 10^{-4}$	$2.54 \cdot 10^{-5}$	2317	0.2641
Residuales	13	$2.50 \cdot 10^{-4}$	$1.93 \cdot 10^{-5}$		

El tiempo de flotabilidad de las semillas y de las vainas con semillas es mayor a 30 días en el 94% y 100% de los casos, respectivamente, lo que califica a los posibles propágulos de semilla de *Acacia dealbata* como "buenas flotadoras" (Romell, 1938, Nilsson et al., 2002). La distancia que podría recorrer una semilla luego de hundirse, en condiciones de flujo ideal (sin turbulencia), varía ante la velocidad de flujo y la

profundidad de cada sitio muestreado: En Claro 1, podría desplazarse hasta 2,7m; en Claro 2, podría desplazarse hasta 4,6 m; y en Zamorano 1, podría desplazarse hasta 3,6 m.

Germinación en agua y post inmersión en agua

Durante el experimento de germinación durante la inmersión, a pesar del movimiento del agua, un porcentaje menor de las semillas se pudrió, mientras que cerca del 48% de las semillas germinaron, siendo en su mayoría semillas escarificadas. De esta forma, el porcentaje de semillas que concluyeron íntegras después de cada experimento fue de 5% para las semillas escarificadas manualmente, y de 80% para semillas sin escarificar (Tabla 5). Luego, las semillas íntegras fueron utilizadas en el siguiente experimento.

Durante el experimento de germinación en vermiculita, realizado con las semillas sin germinar del experimento de inmersión en agua, se obtuvo 35% de germinación, de las cuales el 88% se encontraban escarificadas y el resto sin escarificar. La probabilidad de germinación del tratamiento control fue de un 24%; para el tratamiento post inmersión 15 días en agua, fue de un 33%; para el tratamiento post inmersión 35 días en agua, fue de un 54%; y finalmente, para el tratamiento post inmersión de 55 días en agua, fue de un 58%.

Tabla 4. Resumen en porcentajes de los resultados de experimentos de germinación. Se detalla el estado de cada semilla luego de finalizar cada experimento de inmersión y post inmersión, y su probabilidad de germinación. "germ", semillas que germinaron durante el experimento; "podr", semillas podridas al final del experimento; "huecas", semillas sin embrión, solo tegumento, al final del experimento.

	Escarificada		Sin Escarificar	
	Tratamiento	Resultado	Tratamiento	Resultado
En Agua	15 días	100% germ	15 días	0% germ, 20 % podr
	35 días	90 % germ	35 días	16% germ, 8% podr
	55 días	70% germ, 16% podr, 6% huecas	55 días	0% germ, 1% huecas
	Control agua	96%germ	Control agua	16%germ
En Vermiculita (Post inmersión en agua)	15 días	44%germ	15 días	18%germ
	35 días	75%germ	35 días	8%germ
	55 días	80%germ	55 días	0%germ
	Control Sustrato	44%germ	Control Sustrato	0%germ

Tabla 5. Resultados de GLM para evaluar diferencias significativas de probabilidad de germinación entre experimentos. Modelo de análisis anidado y factorial. Nido principal, tipo de sustrato (Sustr). Factores de análisis, tratamiento (Trat, días de inmersión en agua) y condición (Cond, escarificación de la semilla). En negrita se destacan resultados significativos y con * se señala resultado marginalmente significativo.

	g.l.	Desviación	Residuales	Desviación residuales	P value
Intercepto	337	465.9			
Sustr	1	5.4	336	460.4	0.019
Sustr / Cond	2	216.7	334	243.7	< 2.2*10⁻¹⁶
Sustr / Trat	6	18.1	328	225.6	0.005
Sustr / Trat * Cond	6	12.4	322	213.2	0.053*

El análisis GLM sugiere múltiples resultados significativos. En primer lugar, existe diferencias significativas entre sustratos, reflejo de la alta probabilidad de germinación en agua (49%), superior a la obtenida en vermiculita (36%). Luego, existe una interacción marginalmente significativa dentro de cada sustrato, al comparar entre el tratamiento y la condición de la semilla. Análisis a posteriori de comparación pareada sugieren que, en experimento de germinación en agua, la probabilidad de germinación durante 15 días y 35 días, es mayor y significativamente diferente a la obtenida durante 55 días. Por otro lado, en el experimento de germinación en vermiculita, probabilidad de germinación de semillas sin escarificar y escarificadas es similar luego de pasar 15 días en agua en movimiento (Fig. 5).



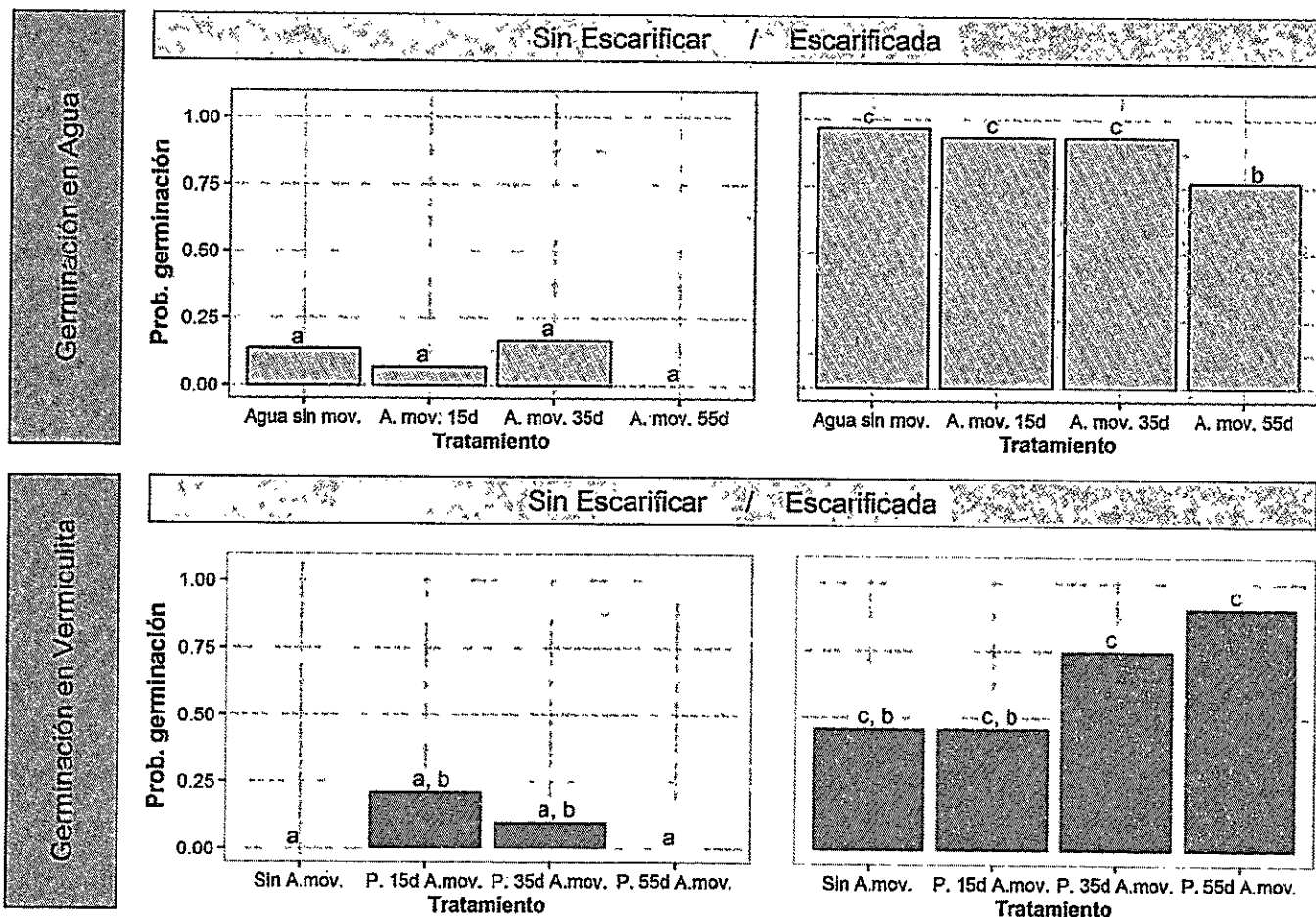


Figura 5. Probabilidad de germinación para cada experimento, letras señalan grupos homogéneos sugeridos por análisis a posteriori. Germinación en agua: Agua sin mov., tratamiento control en agua sin movimiento; A. mov. 15d, germinación de semillas durante 15 días en agua con movimiento; A. mov. 35d, germinación de semillas durante 35 días en agua con movimiento; A. mov. 55d, germinación de semillas durante 45 días en agua con movimiento. Germinación en vermiculita: Sin A. mov., tratamiento control de semillas que no pasaron por agua previamente; P. 15d A. mov., germinación de semillas que previamente estuvieron durante 15 días en agua con movimiento; P. 35d A. mov., germinación de semillas que previamente estuvieron

durante 35 días en agua con movimiento; P. 55d A. mov., germinación de semillas que previamente estuvieron durante 55 días en agua con movimiento.

DISCUSIÓN

El presente trabajo reúne evidencias en terreno y en laboratorio de la capacidad de las semillas de *Acacia dealbata* para interactuar con el río como vector de dispersión. En terreno, se obtuvo evidencia de flotación de semillas en el cauce del río. En laboratorio, la capacidad flotadora estimada de la semilla fue superior a 30 días, siendo clasificada como buena flotadora, y además, se registró germinación de semillas de *Acacia dealbata* luego de 15, 35, y 55 días de inmersión en agua. Según lo anterior, las semillas son transportadas por el río y además podrían germinar una vez fuera del agua, sugiriendo fuertemente que esta especie cuenta con las adaptaciones necesarias para utilizar al río como vector de dispersión, lo que valida la hipótesis propuesta.

Las adaptaciones registradas en plantas para la hidrocoria representan un resumen de los tres pasos secuenciales propios de la dispersión: remoción, movimiento hacia el sustrato, y movimiento a través del sustrato. Una fenología coincidente con el periodo de alto caudal del río, es una adaptación de la planta que permite la remoción de la semilla sobre el sustrato de interés, el agua. Luego, la presencia de estructuras de baja densidad en la semilla propicia su caída y flotación en el agua, pudiendo transportarse por el río. Finalmente, la semilla debe ser capaz de establecerse en la ribera.

Los antecedentes recabados de la literatura precisan la alta frecuencia de *Acacia dealbata* en la ribera fluvial de sitios invadidos y su capacidad de generar banco de semillas, además, en terreno se registró presencia de semillas en el cauce del río.

Estas evidencias sugieren que el primer paso de la dispersión ocurre, y las semillas de *Acacia dealbata* caen directamente al río o son arrastradas posteriormente en periodos de alto caudal. Los experimentos y análisis realizados en el presente trabajo dan cuenta de las dos etapas subsiguientes, su transporte a través del río y su potencial germinación posterior a su transporte, las que serán profundizadas a continuación

La semilla en el cauce del río

En distintos trabajos se sugiere como indicador de mayor presencia de una especie en la ribera, que su semilla logre flotar por más de 2 días sobre agua en condiciones ideales. En el caso de *Acacia dealbata*, el promedio de flotación fue de 28 días (muy por sobre el umbral de 2 días establecido por Romell (1938)), siendo catalogada como "buena flotadora", lo que determinaría una mayor presión de propágulos sobre la ribera fluvial (Johansson et al., 1996; Nilsson et al., 2002).

La tasa de sedimentación de la semilla estimada fue bastante alta, si se compara por ejemplo con la tasa de sedimentación *Populus trichocarpa* (álamo), cuya tasa de sedimentación es de 0,018 m/s (Meier, 2008), un tercio de la estimada para *Acacia dealbata*. Esto implica que las semillas sólo pueden recorrer un máximo de 5m río abajo, desde el punto de impacto en la superficie del agua, hasta llegar al sustrato de fondo (bajo las condiciones de velocidad de flujo registradas), asumiendo un flujo laminar. Sin embargo, la relación positiva registrada entre el número de Reynolds y el número de semillas en el cauce del río, sugieren una relación directa entre el transporte de semillas de *Acacia dealbata* y el flujo turbulento, por lo que la rápida tasa de sedimentación sería compensada por la capacidad de esta semilla de reflotar y continuar su transporte.

Si bien el peso de semilla en ningún experimento se relacionó con la probabilidad de germinación, sí lo hizo con la tasa de sedimentación, hundiéndose más rápido las semillas de mayor peso. El resultado puede parecer obvio, pero no lo es. Muchas semillas poseen rasgos que permiten flotación, ajenos a su peso, como por ejemplo: semillas con interior acuoso, semillas con pericarpo tipo corcho, semillas con estructuras adosadas de baja densidad, etc. En el caso de *Acacia dealbata*, lo que permite su flotación es la forma aplanada de su semilla, sosteniéndola sobre el agua, su bajo peso y pequeño tamaño, que le permiten ser transportadas por bajas velocidades de flujo. Dado que su peso se relaciona con su capacidad de flotación, surge la pregunta respecto de si existirá selección de tamaños de semillas en la ribera del río, siendo los individuos de semilla de menor tamaño los que cuenten con mayor probabilidad de colonización de hábitats ribereños. Al comparar los pesos de las semillas muestreadas con bases de datos internacionales (Dent, 1942, 1948; O'Dowd & Gill, 1986), se observa que el peso obtenido es el menor registrado (7 mg en sitios muestreados – 11 mg promedio otras bases de datos), lo que podría representar selección de pequeños tamaños de semillas en sitios cercanos a ríos, o simplemente un rasgo característico de esta especie en Chile.

Al reunirlos antecedentes recabados, se podría catalogar el transporte de la semilla de *Acacia dealbata* en el río como transporte por saltación (Elliott, 2010), en donde el movimiento hacia aguas abajo ocurre en tres pasos: 1.- La semilla cae en el sustrato del río (alta tasa de sedimentación), 2.- La semilla reflota debido al flujo turbulento (relación positiva con el número de Reynolds y semilla "buena flotadora"), y se desplaza cierta distancia aguas abajo, y 3.- Cuando las condiciones hidráulicas dejan de ser idóneas, la semilla vuelve a caer al sustrato.

Que la semilla de *Acacia dealbata* se transporte por saltación en el río, implicaría un frecuente contacto con el sustrato del río, lo que aumentaría su probabilidad de estrellarse sobre sedimentos de mayor tamaño, y por ende, la probabilidad de escarificación fluvial. Sin embargo, no se registraron fisuras del tegumento de las semillas encontradas en el sustrato o en el cauce. Aun así, no se puede descartar que en periodos de crecidas este proceso ocurra, debido a la mayor turbulencia del flujo y al mayor transporte de sedimentos.

La participación de estructuras frutales de baja densidad en el transporte de la semilla por el río no se logra confirmar o descartar. Si bien, se registran vainas con semillas hundidas en el sustrato del río, estas no fueron capturadas flotando en el cauce, pero sí fueron observadas (registro audiovisual). Dado que los experimentos en laboratorio catalogan a la semilla de *Acacia dealbata* como buena flotadora, la participación de las estructuras frutales no son determinantes para la hidrocoría, ya que la semilla por sí sola lograría ser transportada por el río. Ya que cerca del 30% del banco de semillas es representado por semillas dentro de vainas, no podemos descartar su arrastre en periodos de crecidas. De ser así, el transporte de la semilla sería suspendida en el flujo, y no a través de saltos, ya que las vainas son menos densas que el agua, modificando la dinámica de transporte. Esto dependerá directamente de la capacidad de la semilla de mantenerse adherida a la vaina a pesar del transporte turbulento.

La condición más frecuente en que una semilla fue registrada en las muestras del río fue con el tegumento "inflado" y el cotiledón reducido, lo que supone una baja viabilidad. Se desconoce el mecanismo por el cual una semilla llega a ese estado, pero se puede suponer que es debido al tiempo de inmersión en agua. De esta forma, existe evidencia que las semillas podrían disminuir su probabilidad de germinación al caer en el sustrato del río.

De esta forma, los antecedentes recabados sugieren que la semilla de *Acacia dealbata* podría ser catalogada como buena flotadora, favoreciendo su hidrocoría. El tipo de transporte por río que mejor se ajusta a los datos registrados es por saltación y no se registra escarificación en semillas presentes en el sustrato o cauce del río, pero si se registran semillas con el cotiledón dañado y el tegumento hinchado, lo que representaría un escenario perjudicial para la semilla en el río.

Germinación post transporte

El primer resultado relevante obtenido a partir de los experimentos de germinación destaca el importante rol de la escarificación en el proceso de dispersión. Sin importar el sustrato, si la semilla es escarificada y cuenta con suficiente agua es altamente probable que germine, incluso estando en movimiento, lo que plantea varios cuestionamientos ¿Qué estímulo inhibe o activa la germinación en *Acacia dealbata*? ¿Es ventajoso o perjudicial que la semilla germine estando en el río? de forma complementaria, las muestras obtenidas desde el río no presentaron semillas escarificadas, entonces ¿Qué proceso escarifica la semilla de *Acacia dealbata* luego que se deposita en la ribera fluvial?

Para la familia de las Fabáceas se han documentado dos mecanismos de dormancia: dormancia fisiológica, la que consiste en controlar la producción de giberelinas (GA) que estimulan la germinación; y dormancia física, la que consiste en la impermeabilización del tegumento, evitando la absorción de agua (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). Existen algunas especies que cuentan con ambos mecanismos de dormancia, siendo éste un rasgo filogenéticamente restringido (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). Sólo la dormancia física evita la absorción de agua,

pero ambos mecanismos pueden ser suspendidos al escarificarse el tegumento de la semilla.

Los resultados obtenidos del experimento de germinación permiten establecer tres escenarios potenciales: 1.- Si la semilla es escarificada, probablemente germine, 2.- Existen semillas escarificadas que no germinan, y 3.- Existen semillas sin escarificar que sí germinan. Los resultados demuestran la importancia del tegumento como regulador de la germinación, lo que se asocia a un mecanismo de dormancia física, ya que depende exclusivamente de la presencia del tegumento. Los escenarios 2 y 3, que ocurren con menor frecuencia que el escenario 1, y sugieren que existe otro mecanismo de dormancia que no depende directamente del tegumento, actuando de manera secundaria a la dormancia física. Se asume por literatura que este último mecanismo de dormancia es el fisiológico, ya documentado en Fabáceas. Por lo tanto, se sugiere que la semilla de *Acacia dealbata* se ve regulada por los dos mecanismos de dormancia, físico y fisiológico, siendo la dormancia física el mecanismo preponderante, y la escarificación el principal estímulo para la germinación.

Dado que el movimiento del agua no logra inhibir la germinación de la semilla, entonces se sugiere que las semillas podrían germinar estando en el río, lo que plantea dos hipótesis dicotómicas respecto a las ventajas de este patrón en el proceso de dispersión. En primer lugar, se podría sugerir que la semilla al germinar en el río se encontraría en un estado más avanzado de su desarrollo al momento de llegar a la ribera fluvial, lo que le otorgaría ventajas adaptativas respecto del resto de las plantas debido a su mayor velocidad de establecimiento (Hipótesis de germinación pre-depositación). La segunda hipótesis plantea que, el hecho de que una semilla germine estando en el río es perjudicial, ya que la turbulencia natural del río determina una alta probabilidad de pudrición o desintegración de la semilla, por lo que sería mejor

comenzar a germinar sobre sustrato óptimo (Hipótesis de germinación post-depositación). Lo certero de cada hipótesis dependerá de la turbulencia del río. Si la turbulencia es baja, gran parte de las semillas hidrocoras flotarían sobre la lámina de agua, pudiendo el individuo llegar sin daños a destino. Contrariamente, si la turbulencia es alta, cualquier estructura blanda es probable que se desintegre.

Aparentemente, la semilla de *Acacia dealbata* reacciona rápidamente a la fractura de su tegumento, y el movimiento del agua no logra inhibir su germinación, por lo tanto, sin importar el nivel de turbulencia del río, si la semilla es escarificada, germinará. De ser cierto que el transporte de la semilla es por saltación, para que la radícula se conserve viable hasta llegar a la ribera, deberá soportar reiterados choques con el sustrato del río, lo que parece muy improbable.

Si se considera el efecto del tiempo en los resultados de la germinación en agua con semillas escarificadas, se observa que la probabilidad de germinación disminuye en función de los días, lo que sugiere que la hipótesis de germinación pre-depositación no solo depende de la turbulencia, sino que también del tiempo que tome depositarse en sustrato óptimo. Dado que la máquina de movimiento hundía las semillas solo un par de centímetros y siempre con luz, no se sometió a la radícula a un estrés similar al que implicaría el transporte por saltación en un río de profundidad media, por ende, es probable que estemos sobrevalorando la probabilidad de germinación de las semillas en un río.

Ya que no existen registros de semillas escarificadas en el río, se puede asumir que las semillas serán transportadas íntegras, y deberán ser escarificadas post-depositación para poder germinar. De esta forma, el escenario de germinación post-depositación parece ser el más ventajoso para *Acacia dealbata*, y aparentemente sería el escenario

más frecuente en periodos de bajo caudal, lo que podría cambiar en periodos de crecidas.

Al comparar los resultados del experimento de germinación en vermiculita y el experimento de germinación en agua, se observa que para las semillas escarificadas siempre la probabilidad de germinación es mayor cuando están en agua. Esto sugiere que, luego de la escarificación, la abundancia del recurso hídrico es importante para la germinación. Este resultado podría relacionarse con la alta presencia de *Acacia dealbata* en hábitats fluviales de sitios invadidos, los que presentarían condiciones idóneas para la germinación de sus semillas.

Los resultados del experimento de germinación en vermiculita hacen referencia al escenario de germinación post-depositación, y al efecto del tiempo en el agua sobre la probabilidad de germinación. Si bien, la probabilidad de germinación de la semilla escarificada aumenta en función de los días en el agua en movimiento, sigue dependiendo de la escarificación. Contrariamente, la probabilidad de germinación de semillas sin escarificar es menor en función de los días en agua en movimiento, estableciendo un escenario dicotómico. Entre más días una semilla se encuentra en el agua en movimiento, más dependiente se vuelve de la escarificación para germinar. Dado que una semilla cuenta con energía limitada para activar su metabolismo, se puede considerar que el gasto que involucra la inhibición de la germinación estando en agua, deja a la semilla sin reservas al cabo de varios días, por lo que requiere de mecanismos externos que la escarifiquen. En el caso de las semillas escarificadas que no lograron germinar, puede deberse al actuar al mecanismo de dormancia fisiológico, que se mantiene activo a pesar de la escarificación y concluirá cuando se acaben las reservas de energía, postergando la germinación. Por lo tanto, semillas que pasaron pocos días en agua en movimiento, o logran romper independientemente su

tegumento, o no germinan a pesar de ser escarificadas, lo que ocurriría debido al mecanismo de dormancia fisiológico activo. Contrariamente, luego de muchos días en agua en movimiento las reservas son consumidas, y si bien su metabolismo ya está activo, no cuenta con los recursos para romper independientemente su tegumento, necesitando ayuda externa. De esta forma se explicaría el patrón de datos registrados, destacando el rol de la escarificación y de la dormancia fisiológica en la germinación de semillas de *Acacia dealbata* sin escarificar transportadas por el río.

Respecto del proceso de escarificación post-depositación, los escenarios que podrían propiciar el daño al tegumento son múltiples y azarosos, como choque entre piedras, las pisadas o presencia de personas, la presencia de ganado, automóviles en la ribera, etc. Claramente, no se puede descartar que la escarificación ocurra, pero son necesarias nuevas investigaciones que abarquen estos mecanismos, los que por ahora parecen poco probables.

Ante los resultados encontrados y las discusiones expresadas, se puede concluir que la germinación exitosa de una semilla que ha sido transportada por el río depende de dos hitos: el momento en que es escarificada y el momento en que es depositada en la ribera. El orden en que ocurra cada uno de estos hitos puede determinar la probabilidad de éxito de una semilla, demostrando lo dinámico del proceso, el que variará en función de las características del río, la fenología de la planta y las características de la semilla.

Hidrocoría en *Acacia dealbata*

En general, la literatura asocia a *Acacia dealbata* a episodios de fuego (ya que su semilla, al ser escarificada por calor, germina rápidamente), a desplazamiento de competidoras por alelopatía, y a individuos adultos de rápida producción de semillas,

ya que pueden reproducirse desde el segundo año. En este aspecto, la posibilidad de que sus semillas sean dispersadas por el río, aumenta la lista de rasgos que cataloga a esta especie como altamente invasiva, corroborando de manera experimental su éxito como invasora, y explica su alta abundancia en torno a riberas de ríos observada en Chile central (Pauchard & Maheu-Giroux, 2007).

Ante los resultados expuestos, y el potencial rol de la hidrocoría en la dinámica poblacional de esta especie, las preguntas que surgen de este trabajo son muchas y variadas: ¿cuál es el real impacto de la hidrocoría en esta especie?, ¿ocurre en su hábitat nativo?, ¿existirá selección por peso de semilla de individuos en la ribera fluvial?, ¿podría llegar a ser perjudicial la caída masiva de semillas al río?, ¿cómo afectará la geomorfología y la hidrología de un río o cuenca a la hidrocoría de esta especie? Para resolver estos cuestionamientos son necesarios diversas investigaciones, las que pueden llevarse a cabo sabiendo la potencial relación entre *Acacia dealbata* y el río como vector de dispersión.

Ventajas de la metodología propuesta

El presente trabajo evalúa si una especie de planta puede potencialmente interactuar con un vector de dispersión, lo que aumentaría su capacidad de ejercer presión de propágulos, influenciando positivamente su dinámica demográfica. Para esto, el proceso de dispersión se descompone en sus pasos fundamentales y se evalúan a través de actividades simples. En el caso de la hidrocoría, los pasos serían 1.- Llega al río, 2.- Viaja por el río, y 3.- Germina fuera del río. Para esto, el primer paso se evalúa previamente en bibliografía y observaciones en terreno. Dado que existe cierta relación entre la especie de planta y el río, entonces se evalúan los siguientes pasos y se procede con la investigación. Para los siguientes pasos, al evaluar las características

de la semilla con experimentos, y no sólo cuantificar patrones en terreno, se obtiene una metodología que permite establecer niveles de potencial interacción planta-vector de dispersión por especie, los que podrían ser utilizados como proxy o covariables para la gestión de especies invasoras. De igual manera que el peso de la semilla es utilizado como covariable de germinación, y su flotabilidad como proxy de abundancia en ribera, experimentos de inmersión podrían ser utilizados para evaluar hidrocoría en especies de plantas. En el caso particular de las especies invasoras, la velocidad de colonización de hábitats invadidos es una métrica de difícil registro, debido a lo arduo o costoso de conocer la distribución de una especie en distintos periodos de tiempo, por lo que sería ventajoso contar con indicadores de dispersión potencial a partir de experimentos en laboratorio, sólo con semillas. Además, al obtener información respecto del tipo de vector de dispersión con el que se relaciona una especie, permitiría además aproximar los tipos de dispersión a los que probablemente se encuentre sometida (larga distancia, paso a paso, por corredor, etc.), pudiendo gestionar de mejor manera el proceso de invasión.

Conclusión

Las evidencias registradas y los resultados obtenidos en el presente trabajo sugieren hidrocoría para *Acacia dealbata*, resaltando el rol de la escarificación para su germinación, y la importancia de las características hidráulicas para el transporte y la viabilidad de las semillas. Los experimentos que permitieron obtener estos resultados representan una metodología replicable, de bajo costo, y que permitiría generar indicadores de dispersión potencial para especies de plantas, por lo que se espera desarrollarlos en futuras investigaciones. El real impacto de la hidrocoría en la dinámica poblacional de *Acacia dealbata* deberá ser abordado en futuras

investigaciones, debiendo recurrir a otras herramientas que permitan estimar si el transporte de semillas por el río favorece o no la reproducción y dispersión de esta especie en Chile.



BIBLIOGRAFÍA

- Becerra, P. I., 2006. Invasión de árboles alóctonos en una cuenca pre-andina de Chile central. *Gayana. Botánica* 63: 161–174.
- Benjamini, Y., & Y. Hochberg, 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 57: 289–300.
- Boedeltje, G., J. P. Bakker, A. Ten Brinke, J. M. Van Groenendael, & M. Soesbergen, 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92: 786–796.
- Cain, M. L., B. G. Milligan, & A. E. Strand, 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217–1227.
- Carballeira, A., & M. J. Reigosa, 1999. Effects of natural leachates of *Acacia dealbata* Link in Galicia (NW Spain). *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 40:, <http://ejournal.sinica.edu.tw/bbas/content/1999/1/bot41-10.html>.
- Catford, J. A., R. Jansson, & C. Nilsson, 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions* 15: 22–40.
- Charlton, R., 2007. *Fundamentals of fluvial geomorphology*. Routledge, https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=e3h_AgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=fundamental+fluvial+geomorphology+charlton+2008&ots=vNcqsI3a_a&sig=9TSWfU_5-fpyFpc79Rg7UNoKy-8.
- Cousens, R., C. Dytham, & R. Law, 2008. *Dispersal in plants. A population perspective*. Oxford University Press, USA, New York, http://www.logobook.ru/af/11213440/1919/0199299129_sample.pdf.
- Danvind, M., & C. Nilsson, 1997. Seed floating ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. *Journal of Vegetation Science* 8: 271–276.
- Dent, T. V., 1942. Some records of extreme longevity of seeds of Indian forest plants. *Indian Forester* 68: 617–631.
- Dent, T. V., 1948. Seed storage with particular reference to the storage of seed of Indian forest plants. *Manager of Publications*, <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/527117>.

Di Castri, F., & E. R. Hajek, 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile Santiago, Chile, http://grn.cl/bioclimatologia_de_chile.pdf.

Elliott, S., 2010. El río y la forma. Introducción a la geomorfología fluvial. RIL editores, <https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=WB-WtOx86XoC&oi=fnd&pg=PR1&dq=elliott+munro+2010&ots=R4Aolj7sOe&sig=nJIWDevgEqKXLBBdlfemInxoo4k>.

Elorza, M. S., E. S. Vesperinas, & E. D. D. Sánchez, 2004. Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España. Madrid, España, <http://dialnet.unirioja.es/servlet/libro?codigo=254355>.

Finch-Savage, W. E., & G. Leubner-Metzger, 2006. Seed dormancy and the control of germination: Tansley review. *New Phytologist* 171: 501–523.

Fuentes-Ramírez, A., A. Pauchard, L. A. Cavieres, & R. A. García, 2011. Survival and growth of *Acacia dealbata* vs. native trees across an invasion front in south-central Chile. *Forest Ecology and Management* 261: 1003–1009.

Gibson, M. R., D. M. Richardson, E. Marchante, H. Marchante, J. G. Rodger, G. N. Stone, M. Byrne, A. Fuentes-Ramírez, N. George, C. Harris, & others, 2011. Reproductive biology of Australian *acacias*: important mediator of invasiveness?. *Diversity and Distributions* 17: 911–933.

Hunt, M. A., G. L. Unwin, & C. L. Beadle, 1999. Effects of naturally regenerated *Acacia dealbata* on the productivity of a *Eucalyptus nitens* plantation in Tasmania, Australia. *Forest Ecology and Management* 117: 75–85.

Jeschke, J. M., 2014. General hypotheses in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 20: 1229–1234.

Johansson, M. E., C. Nilsson, & E. Nilsson, 1996. Do rivers function as corridors for plant dispersal?. *Journal of Vegetation Science* 7: 593–598.

Lockwood, J. L., P. Cassey, & T. Blackburn, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 223–228.

Lonsdale, W. M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522–1536.

Lorenzo, P., L. González, & M. J. Reigosa, 2010. The genus *Acacia* as invader: the characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. *Annals of Forest Science* 67: 101.

Lorenzo, P., A. Palomera-Pérez, M. J. Reigosa, & L. González, 2011. Allelopathic interference of invasive *Acacia dealbata* Link on the physiological parameters of native understory species. *Plant Ecology* 212: 403–412.

May, B. M., & P. M. Attiwill, 2003. Nitrogen-fixation by *Acacia dealbata* and changes in soil properties 5 years after mechanical disturbance or slash-burning following timber harvest. *Forest Ecology and Management* 181: 339–355.

Meier, C. I., 2008. Cottonwood establishment in a gravel-bed river. ProQuest, <https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=sHucBaiwN4EC&oi=fnd&pg=PR2&dq=%22C+meier%22+seed+sedimentation&ots=hnFPfiAfOf&sig=GZDT0YrwKQkrZc1o8chPTBI3fDw>.

Merritt, D. M., & E. E. Wohl, 2002. Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. *Ecological Applications* 12: 1071–1087.

Monette, D., & S. H. Markwith, 2012. Hydrochory in the Florida Everglades: Temporal and Spatial Variation in Seed Dispersal Phenology, Hydrology, and Restoration of Wetland Structure. *Ecological Restoration* 30: 180–191.

Murray, D. R., 1986. Seed dispersal by water. *Seed dispersal* 49–85.

New, T. R., 1984. *A Biology of Acacias*. Oxford University Press.

Nilsson, C., E. Andersson, D. M. Merritt, & M. E. Johansson, 2002. Differences in Riparian Flora between Riverbanks and River Lakeshores Explained by Dispersal Traits. *Ecology* 83: 2878.

O'Dowd, D. J., & A. M. Gill, 1986. Seed dispersal syndromes in Australian *Acacia*. *Seed dispersal* 87–121.

Pauchard, A., & M. Maheu-Giroux, 2007. *Acacia dealbata* invasion across multiple scales: Conspicuous flowering species can help us study invasion pattern and processes Sourcebook on Remote Sensing and Biodiversity Indicators. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Technical Series. : 203.

Pinilla, J., M. Molina, B. Gutiérrez, & J. Gutiérrez, 2003. *Acacia* En El Desarrollo Forestal Productivo De Chile: Avances De Investigación. Acta del XII Congreso Forestal Mundial. Quebec, Canadá.

Pohlman, C. L., A. B. Nicotra, & B. R. Murray, 2005. Geographic range size, seedling ecophysiology and phenotypic plasticity in Australian *Acacia* species. *Journal of Biogeography* 32: 341–351.

Ricciardi, A., 2007. Are modern biological invasions an unprecedented form of global change?. *Conservation Biology* 21: 329–336.

Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, & C. J. West, 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* 6: 93–107.

Royal Botanic Gardens Kew, 2015. Seed Information Database (SID). SID. , <http://data.kew.org/sid/>.

57
Spooner, P. G., 2005. Response of *Acacia* species to disturbance by roadworks in roadside environments in southern New South Wales, Australia. *Biological Conservation* 122: 231–242.

Team, R. C., 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2014. R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.

Teillier, S., J. A. Figueroa, & S. A. Castro, 2010. Especies exóticas de la vertiente occidental de la cordillera de la Costa, Provincia de Valparaíso, Chile central. *Gayana Botánica* 67: 27–43.

Williamson, M., & A. Fitter, 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 1661–1666.

Wilson, J. R. U., E. E. Dormontt, P. J. Prentis, A. J. Lowe, & D. M. Richardson, 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 136–144.

ZengJuan, F., Z. ChuanHong, Z. YongQi, W. ZhiHe, D. FuWen, & others, 2006. Invasive potential of two introduced tree species: *Acacia mearnsii* and *Acacia dealbata*. *Scientia Silvae Sinicae* 42: 48–53.