

UCH-FC
B. Ambiental
C 764
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO



VARIACIÓN DE RASGOS INDIVIDUALES Y DE HISTORIA
DE VIDA Y COMPROMISO ENTRE TAMAÑO Y NÚMERO
DE SEMILLAS DE UNA PLANTA INVASORA (*Eschscholzia
californica*) EN UN GRADIENTE AMBIENTAL

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

Sebastián Andrés Contreras Mejías

2016

Santiago, Chile

Director de Seminario de Título:

Dr. Ramiro Bustamante Araya



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:

SEBASTIÁN ANDRÉS CONTRERAS MEJÍAS

“Variación de rasgos individuales y de historia de vida y compromiso entre tamaño y número de semillas de una planta invasora (*Eschscholzia californica*) en un gradiente ambiental”

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

Una firma manuscrita en tinta azul, que parece ser la del Dr. Ramiro Bustamante Araya, escrita sobre una línea horizontal.



Comisión Revisora y Evaluadora

Dra. Alejandra González Vásquez

Presidenta

Una firma manuscrita en tinta azul, que parece ser la de la Dra. Alejandra González Vásquez, escrita sobre una línea horizontal.

Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo

Integrante

Santiago de Chile, octubre de 2016

Índice de contenidos

Índice de tablas.....	iii
Índice de figuras.....	iv
Resumen.....	v
Abstract.....	vi
Introducción.....	1
Objetivos.....	5
Hipótesis.....	5
Materiales y métodos.....	6
Resultados.....	8
Discusión.....	16
Conclusión.....	20
Bibliografía.....	21

Índice de Tablas

Tabla 1. ANOVA de dos vías para evaluar los efectos de un gradiente térmico (°C) sobre la altura de <i>E. californica</i> en dos regiones invadidas: Chile y Nueva Zelanda.....	8
Tabla 2. ANOVA de dos vías para evaluar los efectos de un gradiente térmico (°C) sobre la fecundidad de <i>E. californica</i> en dos regiones invadidas: Chile y Nueva Zelanda.....	10
Tabla 3. ANOVA de dos vías para evaluar los efectos de un gradiente térmico (°C) sobre el peso de semilla de <i>E. californica</i> en dos regiones invadidas: Chile y Nueva Zelanda.....	12

Índice de figuras

Figura 1. Variación del tamaño de <i>E. californica</i> en un gradiente térmico.....	9
Figura 2. Variación del tamaño de <i>E. californica</i> en un gradiente térmico en dos regiones invadidas: Chile (azul) y Nueva Zelanda (rojo).....	9
Figura 3. Variación de la fecundidad de <i>E. californica</i> en un gradiente térmico.....	11
Figura 4. Variación de la fecundidad de <i>E. californica</i> en un gradiente térmico en dos regiones: Chile (azul) y Nueva Zelanda (rojo).....	11
Figura 5. Variación del peso de semilla de <i>E. californica</i> en un gradiente térmico.....	13
Figura 6. Variación del peso de semilla de <i>E. californica</i> en un gradiente térmico en dos regiones: Chile (azul) y Nueva Zelanda (Nueva Zelanda).....	13
Figura 7. Relación entre número y peso de semillas para Chile y Nueva Zelanda. La línea roja representa la regresión lineal.....	14
Figura 8. Pendiente de la relación entre el número y peso semilla a lo largo de un gradiente térmico en dos regiones invadidas por <i>E. californica</i> : Chile (azul) y Nueva Zelanda (rojo). En asterisco se muestra las pendientes estadísticamente significativas de cero.....	15

Resumen

Los cambios en las condiciones ambientales moldean el fenotipo de un organismo. Estos atributos pueden responder de manera plástica ante la variación ambiental o bien pueden cambiar en respuesta a la selección natural. El gradiente altitudinal permite evaluar la respuesta de las plantas frente a cambios en las condiciones abióticas. Una de las principales variables ambientales que cambia a lo largo de un gradiente altitudinal es la temperatura, la cual determina procesos fisiológicos básicos de la planta. En este trabajo se evalúa cómo responde *E. californica* ante un gradiente térmico desde los 8°C hasta los 11°C, analizando la variación en su tamaño, fecundidad y peso de semilla. Además se evalúa la existencia de un compromiso entre tamaño/número de semilla a lo largo del gradiente térmico. Estas evaluaciones se realizaron en dos regiones invadidas: Nueva Zelanda y Chile. Para esto se muestrearon 18 poblaciones en Nueva Zelanda y 14 poblaciones en Chile. Se observó que *E. californica* responde al gradiente térmico de manera diferente en cada región. En Chile tanto el tamaño de la planta como la fecundidad tienden a disminuir a temperaturas más bajas, en tanto el peso de la semilla permanece invariante. En Nueva Zelanda el tamaño de la planta y el peso de la semilla aumentan a temperaturas menores. Por otra parte, se observa que para Chile hay evidencia de un compromiso entre tamaño/número de semillas a bajas temperaturas, pero se relaja a temperaturas mayores, mientras que en Nueva Zelanda hay evidencia de este compromiso a altas temperaturas, pero se relaja a temperaturas menores. Los resultados indican que en el caso de Chile las bajas temperaturas imponen un estrés térmico al desarrollo de la planta, pero en Nueva Zelanda, no hay evidencia de tal estrés. Es posible que la vegetación asociada a cada temperatura juegue un rol en el desempeño de la planta.

Abstract

Changes in environmental condition modify phenotype of an organism. These attributes can respond adapting to environmental variation or changing in response to natural selection. Altitudinal gradient allows evaluate the response of the plants to changes in abiotic conditions. One of the main environmental variables that change along the altitudinal gradient is temperature, which determines basic physiological processes of the plant. This work evaluates how *E. californica* responds to thermic gradient from 8°C to 11°C, analyzing variation in height, fecundity and seed weight. Also, it evaluates the existence of trade-off between size/number of seed along the thermic gradient. These evaluations were performed in two invaded regions: New Zealand and Chile. For this, there were sampled 18 populations in New Zealand and 14 populations in Chile, and it was observed that *E. californica* responds to thermic gradients in a different way in each region. In Chile, both height and fecundity decrease at lower temperatures, while seed weight remains unchanged. In New Zealand, both height plant and weight seed increased at lower temperatures. On the other hand, Chile shows evidence of trade-off between size/number of seed to lower temperature, but this trade-off is relaxed at lower temperatures, while for New Zealand there is evidence of this trade-off at high temperatures, the one that is relaxed at lower temperatures. The results show that in Chile, low temperatures imposed a thermic stress in plant development, but in New Zealand, there is no evidence of such stress. It is possible that the vegetation associated to each temperature may have a role in the plant performance.

Introducción

Los cambios en las condiciones abióticas moldean la evolución de los rasgos de historia de vida de los organismos. Los cambios detectados en estos rasgos responden forma plástica o bien pueden cambiar en respuesta a la selección natural (Stearns, 1989). Los estudios comparativos permiten evaluar la variación en atributos fenotípicos y pueden ayudarnos a explorar el potencial evolutivo que tienen las especies para enfrentar la variación ambiental. En este contexto, las especies invasoras representan un buen modelo para evaluar cómo una especie modifica sus rasgos de historia de vida y se adapta a las nuevas condiciones ecológicas y climáticas impuestas por los nuevos ambientes a los que ellas llegan (Sax y col. 2007).

El gradiente altitudinal permite evaluar las respuestas ecológicas y evolutivas de las plantas frente los cambios en las condiciones abióticas. Dichos cambios están directamente relacionados con la disminución de la presión atmosférica, la temperatura del aire y un aumento de la radiación solar. Aunque también los cambios pueden relacionarse indirectamente con la precipitación, velocidad de los vientos y estacionalidad (Körner, 2007). Dentro estas, una de las variables ambientales que determina diversos procesos fisiológicos en las plantas es la temperatura, ya que estas tienen temperaturas óptimas que determinan su funcionamiento (Larcher, 1995). Bajas temperaturas afecta negativamente procesos bioquímicos como la fotosíntesis, respiración y síntesis de proteínas (Hopkins, 1999)

En este trabajo, se destacan las principales respuestas de una planta frente a un gradiente ambiental impuesto por la altitud:

1) *Tamaño*. El tamaño de la planta es uno de los rasgos más estudiados en las plantas porque está correlacionado con la fecundidad, el tiempo de vida, el tiempo de madurez y con la capacidad de competir por la luz (Moles & Leishman, 2008; Falster & Westoby, 2003). A medida que ascendemos en un gradiente altitudinal, el tamaño de la planta disminuye, principalmente en aquellas especies que habitan sobre el límite arbóreo (Parsons, 1968; Wardle, 1971; Billings & Mooney, 1968). Los fuertes vientos, la baja temperatura y la cobertura de nieve selecciona a plantas con tamaño más pequeños (Johnson & Billings, 1962; Smith, 1972). Por otra parte, el crecimiento se limita a altitudes mayores debido a que la liberación de nutrientes en el suelo tiende a disminuir causado por una menor actividad microbiana (Parsons, 1968).

2) *Reproducción*. A medida que las condiciones abióticas se vuelven desfavorables, la planta tiene que disminuir su energía a eventos de reproducción, destinando su energía principalmente al mantenimiento de procesos biológicos básicos (Forbis, 2003).

3) *Tamaño de la descendencia*. El peso de la semilla es una característica crítica de los rasgos de historia de vida en una planta; dentro de una población, semillas de tamaño grande, aumentan la probabilidad de supervivencia y reclutamiento (Moles & Westoby 2004; Westoby y col. 1997), particularmente bajo condiciones de mayor estrés (Winn, 1988). En relación con cambios en el tamaño de las semillas, no hay un consenso: algunos estudios muestran que el tamaño aumenta con la altura (Mariko y col. 1993; Holm 1994), en otros que disminuyen (Totland & Birks, 1996) y en otros que simplemente no hay cambios (Gera y col. 2000).

4) *Compromiso tamaño/número de semillas*. Los compromisos son una característica fundamental de las estrategias ecológicas. Dado que los recursos son finitos, los

organismos deben destinar los recursos al crecimiento, almacenamiento o reproducción así llegando a establecer un compromiso energético (Eriksson, 1992). Ante condiciones ambientales estresantes una planta que optimiza su fitness modula este compromiso entre producir pocas semillas grandes o muchas semillas pequeñas (Smith & Fretwell, 1974, Venable 1992), viéndose favorecidas aquellas que optimicen de mejor manera la producción de semillas en función de las condiciones ambientales (Leishman 2001, Messina y Fox 2001). Este atributo fenotípico determina el éxito de la descendencia para reclutar (Lalonde & Roitberg 1989; McGinley y col. 1987; Venable y Brown, 1988). Dado que el éxito de sobrevivencia de las semillas se traduce en fitness, el compromiso está en producir muchas semillas pequeñas con alta capacidad de dispersión (aumentando el fitness del progenitor), o producir pocas semillas grandes con alta probabilidad de sobrevivencia (aumentando el fitness de la descendencia) (Messina & Fox 2001; Leishman, 2001; Weis, 1980; Weis 1983; Stanton, 1984; Chacon y col. 1998; Chacón & Bustamante, 2001). Así, semillas más grandes tienen más posibilidad de ganar la competencia frente a semillas más pequeñas, las cuales son colonizadores superiores debido a su mayor número (Leishman, 2001). Sin embargo, estas diferencias en ausencia de estrés se vuelven poco relevantes, coexistiendo semillas grandes y pequeñas (Rees & Venable, 2007; Lalonde & Roitberg 1989, McGinley y col. 1987).

Eschscholzia californica (Papaveraceae) es una planta del tipo herbácea perenne nativa de California (EE.UU.). Esta especie se caracteriza por ser altamente invasiva en todas las regiones mediterráneas del mundo (Leger & Rice, 2007), y en países tales como, Alemania, Austria, Holanda, Nueva Zelanda, Tasmania, entre otros.

En Chile, *E. californica* fue introducida a mediados del siglo XIX y su distribución altitudinal actual va desde el nivel del mar hasta los 2200 m.s.n.m. (Leger & Rice, 2003). Además, se encuentra un amplio conocimiento ecológico acumulado sobre sus poblaciones a lo largo de gradientes ambientales (tanto latitudinal como altitudinal) en demografía, morfología, genética y rasgos de historia de vida (Peña-Gómez & Bustamante, 2012; Arredondo-Núñez, 2011, Veliz y col. 2012; Zamorano, 2014). *E. californica* crece a lo largo de un amplio rango de condiciones ambientales, aunque a menudo las condiciones óptimas para su desarrollo se da en lugares abiertos (natural o antrópicamente perturbados) y en suelos con una baja cantidad de agua (Cook, 1962). Por último, estudios recientes muestran que *E. californica* disminuye su desempeño en climas templados (datos no publicados), posiblemente por las bajas temperaturas y altas precipitaciones.

Sin embargo, poco se sabe acerca de cómo varían sus rasgos individuales y poblacionales en otras regiones invadidas. En este sentido, Nueva Zelanda representa una región apta para estudiar estas características, ya que al igual que en Chile, *E. californica* es una especie invasora que presenta una extensa distribución altitudinal. En esta región, *E. californica* fue introducida a mediados del siglo XX y actualmente posee una distribución altitudinal desde el nivel del mar hasta los 700 m.s.n.m. No obstante no se cuenta con datos sobre su demografía, rasgos de historia de vida y genética.

Este trabajo pretende evaluar como es la respuesta de *Eschscholzia californica* a un gradiente ambiental en dos regiones invadidas con climas contrastantes. Para ello se analizó el tamaño de la planta, la fecundidad y el peso de semilla de las poblaciones de

E. californica de Nueva Zelanda y Chile. Finalmente, se evaluó el compromiso entre tamaño y número de semilla y el rol de la temperatura en la expresión de este.

Hipótesis

1) Dado que las bajas temperaturas impuestas por un gradiente altitudinal pueden causar estrés fisiológico para las plantas, entonces *E. californica* disminuirá su tamaño y fecundidad, aumentará su peso de semilla y exhibirá un compromiso entre tamaño y número de semilla a bajas temperaturas.

2) Dado que *E. californica* disminuye su desempeño en climas templados, las plantas de Chile presentaran mayor tamaño y fecundidad, pero un peso de semilla menor que en Nueva Zelanda.

Objetivo general

Evaluar la variación de atributos de historia de vida y compromiso entre tamaño y número de semilla a lo largo de un gradiente ambiental en dos regiones invadidas por *Eschscholzia californica*.

Objetivos específicos

1. Comparar el tamaño, fecundidad y peso de semilla de *E. californica* en un gradiente térmico.
2. Comparar la existencia de un compromiso entre tamaño/número de semillas en *E. Californica* en un gradiente térmico.
3. Evaluar la relación entre rasgos de historia de vida y un gradiente ambiental en *E. californica*.

Materiales y Métodos

Regiones de estudio

Chile central (~ 33°S 70°O): Posee un clima mediterráneo, con una temperatura anual promedio de 14,4 °C (mínima promedio de 8,3 °C y máxima promedio de 22,5 °C). En tanto, su precipitación anual es de aprox. 350 mm. Las lluvias se concentran en invierno, mientras que los veranos son secos y calurosos.

Chrischurch, Isla sur, Nueva Zelanda (~ 43°S 172°E): Posee un clima templado, con una temperatura anual promedio de 11,6 °C (mínima promedio de 6,4 °C y máxima promedio de 16,8 °C). En tanto, su precipitación anual es de aprox. 623 mm.

Colección de datos

Entre los meses de diciembre y febrero de los años 2014 y 2015, se muestreó 18 poblaciones de Nueva Zelanda (~43°S) en un gradiente altitudinal desde 0 a 700 m.s.n.m. y 14 poblaciones de Chile Central (~33°S) en un gradiente altitudinal desde 1000 a 2300 m.s.n.m. Cada 100 metros de altitud, se realizaron transectos azarosos de 50 metros de largo y se dividieron en 10 parcelas de 5x2 metros cada una. En cada parcela se seleccionaron 3 individuos, a los cuales se les contabilizó el número de estructuras reproductivas (*NER*) y se midió su altura (*h*). Posteriormente se seleccionaron 3 vainas de cada individuo adulto seleccionado para obtener un promedio del número de semillas (*n*) y el peso total de las semillas (*t*). El peso por semillas (*p*) se obtuvo mediante el cociente entre peso de semillas y número de semillas ($p=t/n$). Finalmente, para obtener el número de semillas producidas por cada planta, se calculó la fecundidad ($Fec = NER \times n$).

Los datos ambientales para cada sitio muestreado se obtuvo de la base de datos de Worldclim, obteniendo 19 variables climáticas (BIOs) con una resolución de 1 km². Para reducir el número de variables a utilizar se correlacionó las 11 variables correspondientes a temperatura y las 8 variables correspondientes a precipitación. Tanto las variables de temperatura como las de precipitación se correlacionaron entre sí. Por lo tanto, para caracterizar las condiciones climáticas de cada sitio solo a lo largo del gradiente altitudinal, se analizó solo la temperatura media anual (BIO1) ya que presentó cambios lo largo de gradiente altitudinal en ambas regiones.

Análisis de datos

Para evaluar la existencia de diferencias significativas a lo largo del gradiente térmico y entre ambas regiones de estudios, se realizó un ANOVA de dos vías utilizando las siguientes variables dependientes: a) fecundidad, b) tamaño de la planta y c) peso de semilla. En tanto, las variables independientes fueron la temperatura media anual y la región (Chile y Nueva Zelanda). Posteriormente, se realizó una prueba de Tukey HSD para evaluar la existencia de diferencias significativas entre las distintas temperaturas analizadas.

Para analizar el compromiso tamaño/número de semillas se realizó una regresión lineal a cada una de las poblaciones, se obtuvo su pendiente y su nivel de significancia. Todos los análisis fueron realizados utilizando el software Statistica 7.0.

Resultados

Tamaño de la Planta

Las plantas de Nueva Zelanda son un 70% más grandes de las de Chile (≈ 22 cm para Chile y ≈ 37 cm para Nueva Zelanda) ($p < < 0,001$). Aunque se observa una tendencia a que el tamaño de la planta disminuye a temperaturas mayores, estas diferencias no resultaron ser estadísticamente significativas (Figura 1, Tabla 1). Se detectó una interacción estadísticamente significativa entre los factores región y temperatura (Tabla 1). De hecho, en Chile las plantas disminuyen su tamaño a temperaturas menores ($p < 0,05$), mientras que en Nueva Zelanda las plantas aumentan su tamaño a temperaturas menores ($p < < 0,001$) (Figura 2). En ambas regiones las diferencias se evaluaron entre los 8°C y 11°C .

Tabla 1. ANOVA de dos vías para evaluar los efectos de un gradiente térmico ($^{\circ}\text{C}$) sobre la altura de *E. californica* en dos regiones invadidas: Chile y Nueva Zelanda.

FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	F	P
REGION	1	218,199	<<0,001
TEMPERATURA	2	1,496	0,226
REGION*TEMPERATURA	2	20,185	<<0,001
ERROR	271		

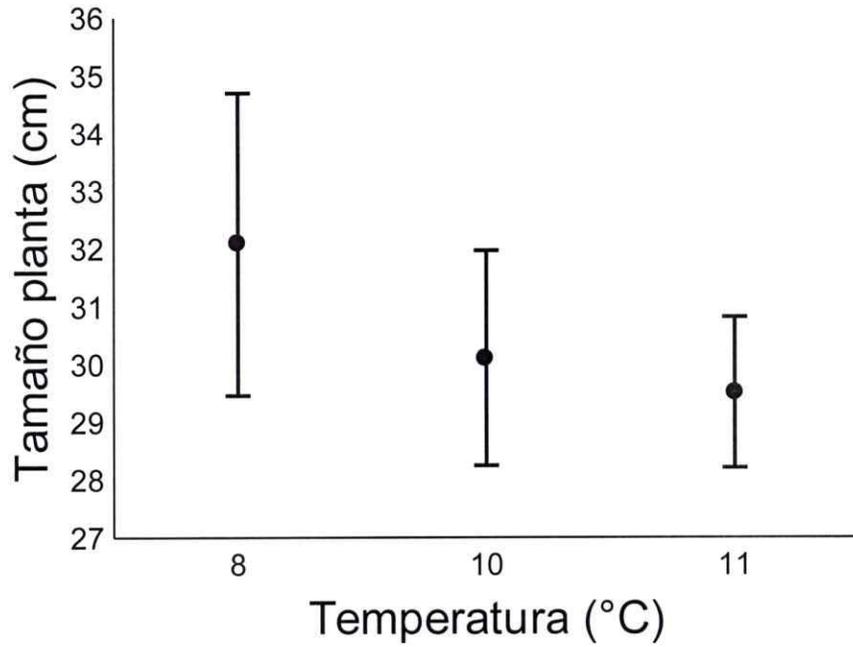


Figura 1. Variación del tamaño de *E. californica* en un gradiente térmico.

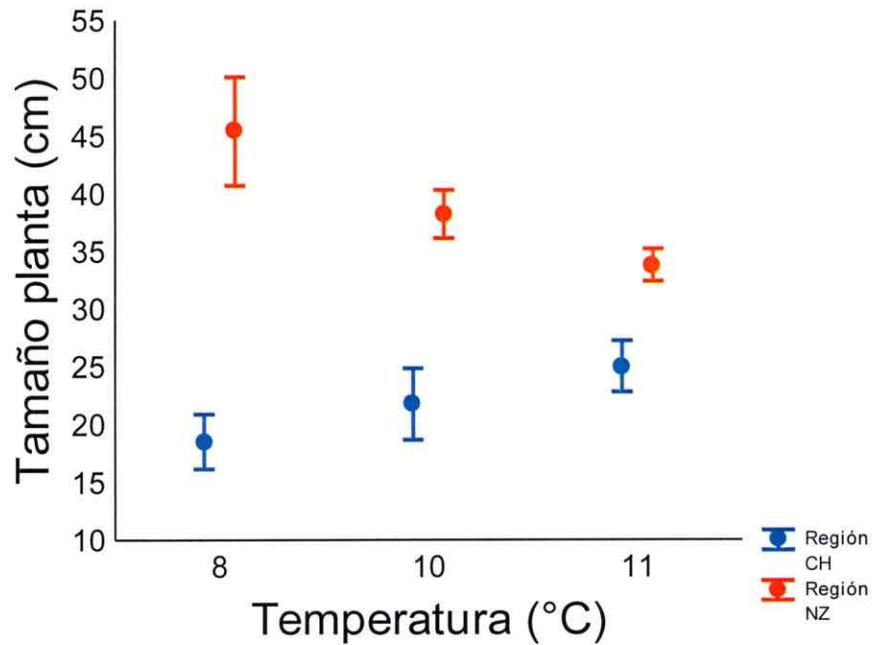


Figura 2. Variación del tamaño de *E. californica* en un gradiente térmico en dos regiones invadidas: Chile (azul) y Nueva Zelanda (rojo).

Fecundidad

La fecundidad de las plantas en Nueva Zelanda es un 70% mayor que las plantas de Chile (≈ 2200 semillas por planta en Chile y ≈ 3700 semillas por planta en Nueva Zelanda) ($p < 0,001$) Aunque se observa una tendencia a que la fecundidad disminuye a temperaturas menores, estas diferencias no resultaron ser estadísticamente significativas (Figura 3, Tabla 2). Se detectó una interacción estadísticamente significativa entre los factores región y temperatura (Tabla 2). De hecho, en Chile las plantas disminuye su fecundidad a temperaturas menores ($p < 0,001$) y aunque en Nueva Zelanda se observa una tendencia al aumento de la fecundidad a temperaturas menores, estas diferencias no resultaron ser estadísticamente significativas ($p = 0,295$) (Figura 4). En ambas regiones las diferencias se evaluaron entre los 8°C y 11°C .

Tabla 2. ANOVA de dos vías para evaluar los efectos de un gradiente térmico ($^{\circ}\text{C}$) sobre la fecundidad de *E. californica* en dos regiones invadidas: Chile y Nueva Zelanda.

FUENTE DE VARIACION	GRADO DE LIBERTAD	F	P
REGIÓN	1	26,975	<<0,001
TEMPERATURA	2	1,278	0,280
REGION*TEMPERATURA	2	13,454	<<0,001
ERROR	263		

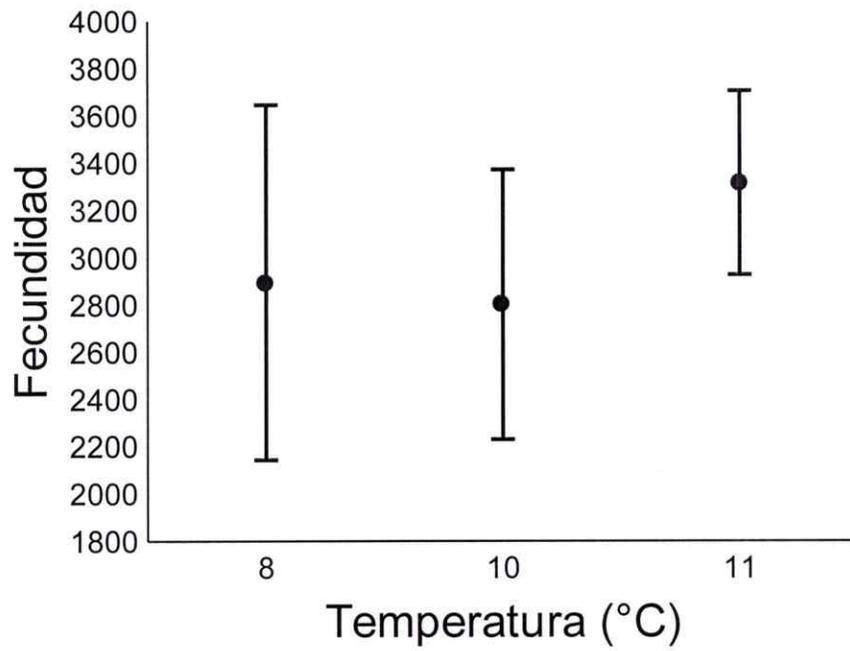


Figura 3. Variación de la fecundidad de *E. californica* en un gradiente térmico

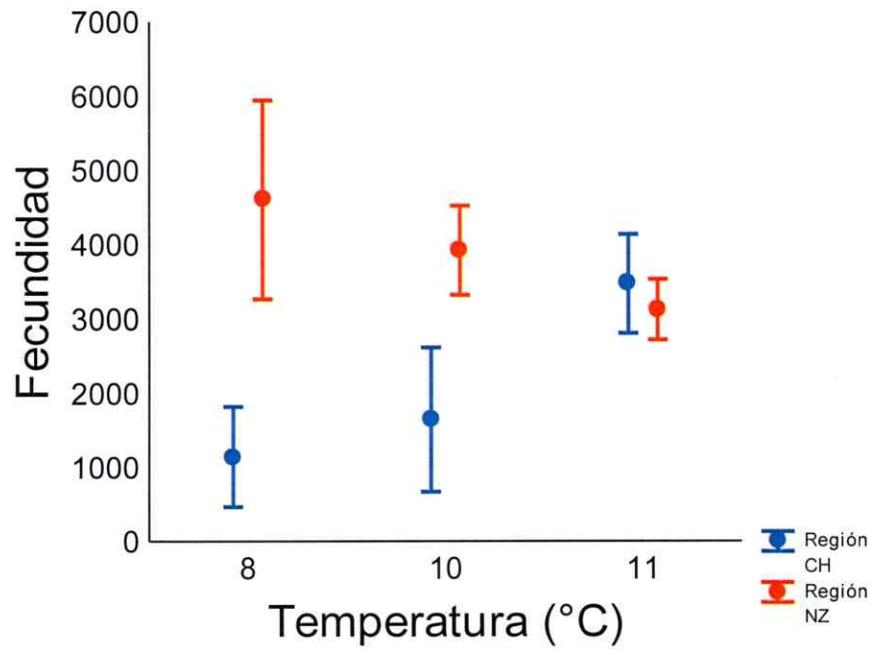


Figura 4. Variación de la fecundidad de *E. californica* en un gradiente térmico en dos regiones: Chile (azul) y Nueva Zelanda (rojo).

Peso de semilla

El peso de las semillas en Chile es un 25% mayor que en Nueva Zelanda ($\approx 13,7 \times 10^{-4}$ g para Chile y $10,8 \times 10^{-4}$ g para Nueva Zelanda) ($p < 0,001$). El peso de semilla disminuye a medida que aumenta la temperatura (Figura 5, Tabla 3). Se detectó una interacción estadísticamente significativa entre los factores región y temperatura (Tabla 3). De hecho, en Chile las plantas mantienen su peso semilla constante a lo largo del gradiente térmico, mientras que en Nueva Zelanda las plantas producen semillas de mayor tamaño a temperaturas menores ($p < 0,05$) (Figura 6). En ambas regiones las diferencias se evaluaron entre los 8°C y 11°C.

Tabla 3. ANOVA de dos vías para evaluar los efectos de un gradiente térmico (°C) sobre el peso de semilla de *E. californica* en dos regiones invadidas: Chile y Nueva Zelanda.

FUENTE DE VARIACION	GRADO DE LIBERTAD	F	P
REGIÓN	1	58,550	<<0,001
TEMPERATURA	2	11,314	<<0,001
REGION*TEMPERATURA	2	6,099	<0,005
ERROR	194		

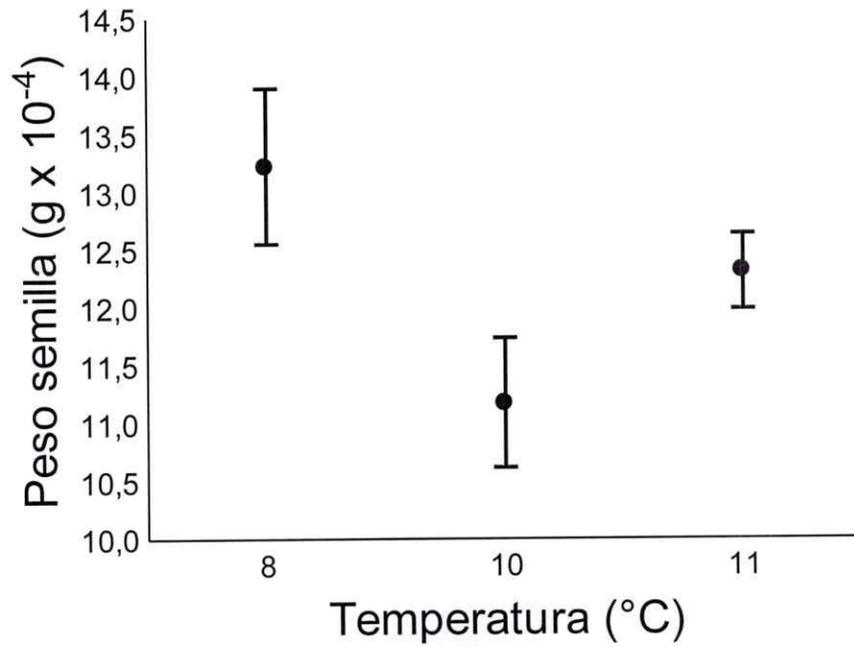


Figura 5. Variación del peso de semilla de *E. californica* en un gradiente térmico

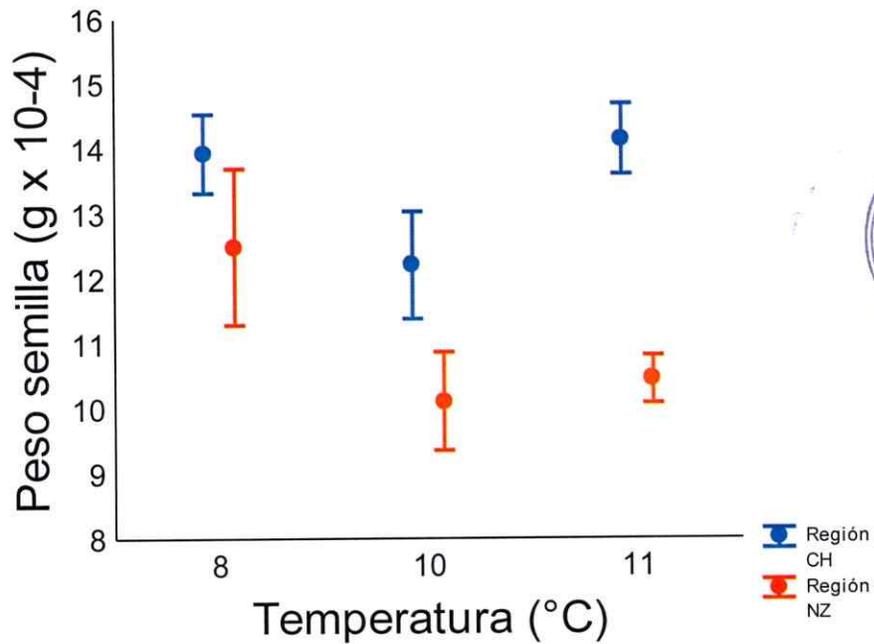


Figura 6. Variación del peso de semilla de *E. californica* en un gradiente térmico en dos regiones: Chile (azul) y Nueva Zelanda (Nueva Zelanda).

Compromiso tamaño versus número de semillas

Para Chile se observa un compromiso tamaño/número de semillas a bajas temperaturas, sin embargo a temperaturas mayores no hay evidencia de este compromiso. Para Nueva Zelanda se observa que a bajas temperaturas no hay evidencia de este compromiso, sin embargo a temperaturas mayores (Figura 7, Figura 8).

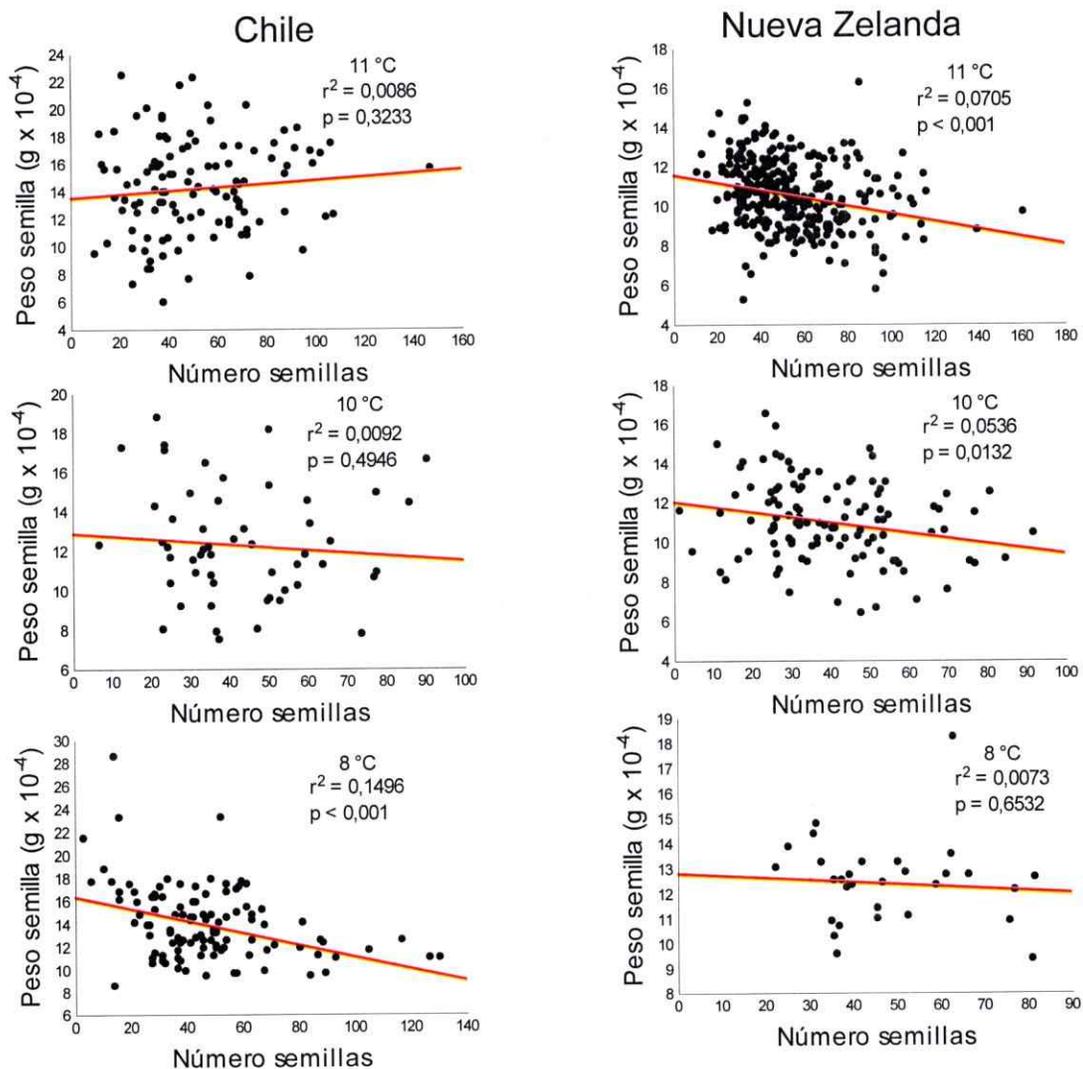


Figura 7. Relación entre número y peso de semillas para Chile y Nueva Zelanda. La línea roja representa la regresión lineal.

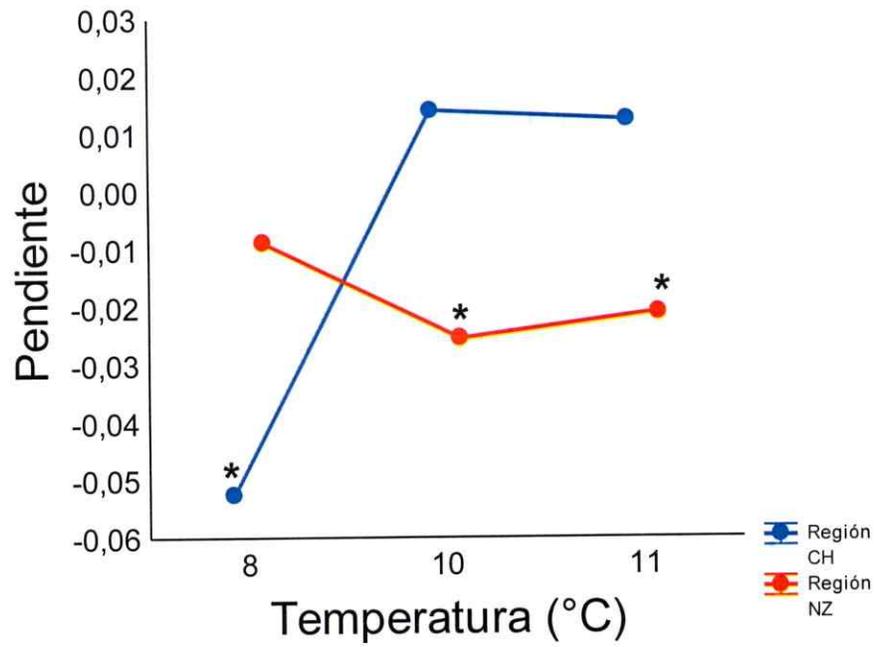


Figura 8. Pendiente de la relación entre el número y peso semilla a lo largo de un gradiente térmico en dos regiones invadidas por *E. californica*: Chile (azul) y Nueva Zelanda (rojo). En asterisco se muestra las pendientes estadísticamente significativas de cero.

Discusión

TAMAÑO PLANTA, FECUNDIDAD Y PESO DE SEMILLA

Nuestros resultados muestran que el gradiente térmico influye en el tamaño de la planta, pero la respuesta es diferente en ambas regiones. Es posible observar que en Chile la planta sigue el patrón esperado y a medida que la temperatura disminuye, la planta responde disminuyendo su tamaño, esto es la respuesta fisiológica usual a condiciones térmicas estresantes. (Diamond & Kingsolver, 2010; Parsons, 1968; Wardle, 1971; Billings & Mooney, 1968; Johnson & Billings, 1962; Smith, 1972; Korner y col. 1989; Sibly, 1999). Sin embargo, en Nueva Zelanda la planta responde aumentando su tamaño a temperaturas menores. Es posible que esta diferencia se deba a que aun cuando las plantas están sometidas al mismo gradiente térmico en ambas regiones, la vegetación de Chile y Nueva Zelanda es distinta a temperaturas similares. Por ejemplo, los 8°C en Chile corresponde a una altura de ~2000 m.s.n.m. y presenta una vegetación del tipo alpina (Villagran y col. 1981), en cambio Nueva Zelanda, los 8°C corresponde a los ~700 m.s.n.m. y presenta vegetación de tipo arbórea (Wardle, 1964). Esto limita la cantidad de radiación bajo el dosel (Valladares, 2006; Oberbauer & Strain, 1986; Poorter y col. 1995), ante lo cual la planta puede responder aumentando su tamaño, ya sea de raíces, hojas y/o tallo, por etiolización, como una manera de obtener un mayor acceso a la luz (Poorter, 1999, Leger & Rice, 2003, Sasaki & Mori, 1981). Esto sugiere que en el gradiente térmico analizado, Nueva Zelanda representaría una región con estrés radiativo, lo cual produce un efecto negativo sobre el desempeño de la planta por déficit de luminosidad (Thompson & White, 1991).

Por otra parte, es posible ver que la fecundidad sigue el mismo patrón que el tamaño de la planta para ambas regiones. Esto es un resultado que va acorde a la literatura, ya que la evidencia dice que el esfuerzo reproductivo está determinado por el tamaño de la planta (Samson & Werk, 1986; Saulnier & Reekie, 1995). Esto también se ha documentado para plantas perenne (Ohlson, 1988; Thompson y col. 1991; Schmid y col. 1995) como es el caso de *E. californica*. Esto sugiere que la fecundidad sería consecuencia de los cambios en el tamaño de la planta.

En cuanto al peso de la semilla, la evidencia científica aun no llega a un consenso sobre cuál es la respuesta del tamaño de la semilla ante un estrés térmico. La mayoría de los estudios se ha enfocado en estudiar la variación del tamaño de la semilla en el gradiente altitudinal. Algunos estudios muestran que el tamaño de la semilla disminuye, argumentando que debido a que la temporada de crecimiento a altas altitudes es de 6 a 8 semanas y la planta no tiene el tiempo suficiente para producir semillas más grandes (Baker, 1972; Totland & Birks 1996). Otros estudios muestran que el tamaño de la semilla aumenta, argumentando que ante condiciones estresantes la planta tiende a aumentar el tamaño de su descendencia para aumentar las probabilidades de germinación y supervivencia (Moles & Westoby, 2004; Westoby y col. 1997, Mariko y col. 1993; Holm, 1994). Otros estudios indican que no hay evidencia de cambio en el tamaño de la semilla a lo largo de un gradiente térmico, argumentando que las condiciones locales como la composición química del suelo y las condiciones parchosas del ambiente, así como la red de polinizadores y el componente genético juegan un rol más importante, (Zamorano, 2014; Jurado & Westoby, 1992; Lee & Fenner, 1989; Arredondo-Nuñez, 2011).

Para *E. californica* se observa que el peso de la semilla responde de manera diferente en ambas regiones. En Nueva Zelanda el tamaño de semilla es mayor a temperaturas menores, esto concuerda con estudios previos que muestran que el tamaño de la semilla es mayor cuando la temperatura es menor (Mariko y col. 1993) y otros estudios donde se encontró que el peso de la semilla en especies alpinas en Suiza, tienden a aumentar más que a disminuir con el aumento de la altitud. (Landolt, 1967, Pluess y col. 2005). Sin embargo esto no se observó en Chile, donde el peso de la semilla fue similar tanto a 11°C como a 8°C, lo cual concuerda con estudios previos que muestran que para *E. californica*, el peso de la semilla es un atributo que permanece invariante en poblaciones sometidas ante un gradiente ambiental y que las condiciones locales estarían determinando el tamaño de estas (Zamorano, 2014).

COMPROMISO TAMAÑO-NUMERO DE SEMILLAS

Es posible evidenciar un compromiso entre el tamaño y número de semillas a lo largo del gradiente térmico. Sin embargo, ambas regiones siguen un comportamiento diferente. En Chile es posible observar un compromiso a bajas temperaturas, relajándose a temperaturas mayores. Sin embargo, en Nueva Zelanda hay un compromiso a temperaturas mayores relajándose a temperaturas menores.

Para Chile, estudios anteriores muestran que en un gradiente latitudinal no hay evidencia de un compromiso entre tamaño y número de semillas asociado a estrés hídrico (Zamorano, 2014). Sin embargo en este estudio, se muestra evidencia de un compromiso entre tamaño y número de semillas en el gradiente térmico. Esto va de acuerdo con la literatura, ya que ante condiciones estresantes la planta privilegia la calidad de la descendencia (tamaño de semilla), antes que la cantidad, aumentando

así la probabilidad de germinar y reclutar por parte de la descendencia (Messina & Fox 2001; Leishman, 2001; Weis 1980; Weis 1983; Stanton 1984, Chacón y col. 1998; Chacón & Bustamante, 2001). Resultados similares han sido documentados por otros autores, quienes encontraron que este compromiso se refuerza a altitudes mayores (Hermant y col. 2006). Nuestros resultados sugieren que para Chile el estrés térmico modula el compromiso entre tamaño y número de semillas.

Para Nueva Zelanda, se observa que el compromiso se exhibe a altas temperaturas y se relaja a bajas temperaturas. Es posible que las condiciones ambientales, como la temperatura, no juegue un rol modulador en el compromiso entre tamaño y número de semilla. En este caso, las condiciones locales podrían jugar un rol más relevante que las condiciones ambientales. Existe evidencia que indica que en *E. californica* hay un componente biótico que influye en el tamaño de la descendencia y que cuando ocurre autogamia obligada, la planta produce semillas de menor tamaño, por lo cual la red de polinizadores juega un rol importante (Arredondo-Núñez, 2011). Por otra parte, la composición del suelo también juega un rol importante, por ejemplo la relación N/P y/o concentración de metales pesados, lo cual podría afectar la selección de tamaño de semillas, la disponibilidad de micronutrientes y la actividad microbiana (Parsons, 1968; Jurado & Westoby, 1992; Lee & Fenner, 1989).

APORTES Y PROYECCIONES

Los resultados de este trabajo suman nuevas antecedentes sobre la importancia los gradientes ambientales y el efecto que estos tienen en la variación de los atributos individuales y de historia de vida de las plantas. Además es uno de los pocos trabajos que realiza una comparación de como varían estos rasgos atributos en dos regiones

invasivas con climas contrastantes, siendo un importante avance para el estudio en la biogeografía de las invasiones biológicas. Sin embargo, un estudio más completo debería incluir su región nativa y análisis genético de las poblaciones estudiadas para estudiar procesos de microevolución previos o posteriores a la invasión. Estudios futuros además deberían aportar datos sobre la potencialidad de esta especie para seguir expandiéndose en el gradiente altitudinal y el efecto que esta podría tener sobre la flora nativa.

Conclusiones

En Chile el gradiente térmico impone restricciones al desarrollo de la planta, lo cual se evidencia a partir de la disminución del tamaño de la planta y la fecundidad y un compromiso entre tamaño/número de semilla a bajas temperaturas. Sin embargo, no hay evidencia de tal estrés en Nueva Zelanda ya que hay un aumento tamaño de la planta y fecundidad y no hay evidencia de un compromiso entre tamaño/número de semilla a bajas temperaturas.

Aun cuando la evidencia muestra que *Eschscholzia californica* se ve afectada por climas templados, este trabajo muestra que en Nueva Zelanda las plantas son más grandes y fecundas que en Chile, mientras que el peso de las semillas es mayor.

En ambos casos, es posible que la diferencia en la respuesta entre ambas regiones se deba al tipo de vegetación asociada al gradiente térmico analizado; mientras en Chile a temperaturas menores hay vegetación alpina, en Nueva Zelanda hay vegetación arbórea.

Bibliografía

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.

Baker, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53(6), 997-1010.

Billings, W. D., & Mooney, H. A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological reviews*, 43(4), 481-529.

Chacón, P. & R.O. 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, R.O. Bustamante & 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.

Diamond, S. E., & Kingsolver, J. G. 2010. Environmental dependence of thermal reaction norms: Host plant quality can reverse the temperature-size rule. *The American Naturalist*, 175(1), 1-10.

Eriksson, O. 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos* 63:439-48.

Falster, D. S., & Westoby, M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), 337-343.

Forbis, T.A. 2003. Seedling demography in an alpine ecosystem. *Am J Bot* 90:1197–206.

Gera, M. Gera, N, Ginwal H.S. 2000. Seed trait variation in *Dalbergia sissoo* Roxb. *Seed Sci. Technol* 28:467–475

Hermant, M., Prinzing, A., Bailey R., Hennion F., 2006. Responses of life history traits to climatic change depends on spatial scale. Conference: European Ecological Federation Congress, At Leipzig.

Holm, S.O. 1994 .Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* Coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden. *Ecography* 17:60–72

Hopkins, W.G. 1999. Introduction to plant physiology. Second edition. John Wiley & Sons, New York, New York, USA. 512 pp.

Johnson, P. L., & Billings, W. D. 1962. The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns. *Ecological Monographs*, 32(2), 105-135.

Jurado, E. & M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80: 407- 416.

Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 569-574.

Körner, C., M. Neumayer, S. Peláez Menéndez-Riedl & A. Smeets-Scheel. 1989. Functional morphology of mountain plants. *Flora* 182: 353-383.

- Lalonde, R.G. & B.D. Roitberg. 1989. Resource limitation and offspring size and number trade-offs in *Cirsium arvense* (Asteraceae). *American Journal of Botanic* 76: 1107-1113.
- Landolt, E. 1967. Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. *BotJb* 86:463-480
- Larcher, W. 1995. Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events. In: Schulze ED, Caldwell MM (eds) *Ecophysiology of photosynthesis*: 261-277 Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Lee, W.G. & 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, E.A. & Rice, K.J. 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecol. Lett.* 6: 257-264.
- Leishman, M. R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos*, 93(2), 294-302.
- Mariko S, Koizumi H, Suzuki J, Furukawa A (1993) Altitudinal variations in germination and growth-responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment. *Ecol Res* 8:27-34
- McGinley, M. A., Temme, D. H., & Geber, M. A. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *American Naturalist*, 370-398.



Messina, F.J. & C.W. Fox. 2001. Offspring size and number. En: Fox CW, Roff DA & Fairbairn DJ (ed) *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, New York, pp. 113-127.

Moles, A. T., & Leishman, M. R. 2008. The seedling as part of a plant's life history strategy. *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 217-238.

Moles, A.T. & Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *J Ecol* 92:372-383

Oberbauer, S.F. & Strain, B.R. 1986. Effect of canopy position and irradiance on leaf physiology and morphology of *Pentaclethra maculosa* (Mimosaceae). *American Journal of Botany* 13,409-416.

Ohlson, M. 1988. Size-dependent reproductive effort in three populations of *Saxifraga hirculus* in Sweden. *The Journal of Ecology*, 1007-1016.

Parsons, R.F. 1968. The significance of growth-rate comparisons for plant ecology. *American naturalist*, 595-597.

Peña-Gómez & 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.

Pluess, A. R., Schütz, W., & bStöcklin, J. 2005. Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. *Oecologia*, 144(1), 55-61.

- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional ecology*, 13(3), 396-410.
- Poorter, L., Oberbauer, S.F., Clark, D.B. 1995. Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. *American Journal of Botany* 13,1257-1263.
- Rees, M. & Venable, D. L. 2007. Why do big plants make big seeds?. *Journal of Ecology*, 95(5), 926-936.
- Sax, D. F., Stachowicz, J. J., Brown, J. H., Bruno, J. F., Dawson, M. N., Gaines, S. D., & Rice, W. R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), 465-471.
- Samson, D. A., & Werk, K. S. 1986. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *American Naturalist*, 667-680.
- Sasaki, S., & Mori, T. 1981. Growth responses of dipterocarp seedlings to light. *Malaysian Forester*, 44(2/3), 319-345.
- Saulnier, T. P., & Reekie, E. G. 1995. Effect of reproduction on nitrogen allocation and carbon gain in *Oenothera biennis*. *Journal of Ecology*, 23-29.
- Sibly, R. M. 1999. Efficient experimental designs for studying stress and population density in animal populations. *Ecological Applications*, 9(2), 496-503.
- Schmid, B., Bazzaz, F. A., & Weiner, J. 1995. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. *Canadian Journal of Botany*, 73(11), 1831-1837.

- Smith, A. P. 1972. Notes on wind-related growth patterns of paramo plants in Venezuela. *Biotropica*, 10-16.
- Smith, C.C. & S.D. 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.
- Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology*, 259-268.
- Thompson, B. K., Weiner, J., & Warwick, S. I. 1991. Size-dependent reproductive output in agricultural weeds. *Canadian Journal of Botany*, 69(3), 442-446.
- Thompson, W. F., & White, M. J. 1991. Physiological and molecular studies of light-regulated nuclear genes in higher plants. *Annual review of plant biology*, 42(1), 423-466.
- Totland, O., Birks, HJB. 1996. Factors influencing inter-population variation in *Ranunculus acris* seed production in an alpine area of southwestern Norway. *Ecography* 19:269-278.
- Valladares, F. 2006. La disponibilidad de luz bajo el dosel de los bosques y matorrales ibéricos estimada mediante fotografía hemisférica. *Ecología*, 20, 11-30.
- Venable, D.L. 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist* 140: 287-304.
- Venable, D. L., & Brown, J. S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, 360-384.

- Villagrán, C., Armesto, J. J., & Arroyo, M. K. 1981. Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro León in northern Chile. *Vegetation*, 48(1), 3-16.
- Wardle, P. 1964. Facets of the distribution of forest vegetation in New Zealand. *New Zealand journal of botany*, 2(4), 352-366.
- Wardle, P. 1971. An explanation for alpine timberline. *New Zealand journal of botany*, 9(3), 371-402.
- Weis, I.M. 1980. The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsute*. *Canadian Journal of Botany* 60: 1868-1874.
- Weis I.M. 1983. Fruit size variation and its effect on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Canadian Journal of Botany* 61: 2309-2315.
- Véliz, D, R Gauci, RO Bustamante. 2012. Characterization of novel microsatellites markers for *Eschscholzia californica* (Papaveraceae), an invasive species in Chile. *American Journal of Botanic* 99: e366-e368.
- Westoby, M., Leishman, M., Lord, J. 1997. Comparative ecology of seed size and dispersal. In: Silvertown J, Franco M, Harper JL (eds) *Plant life histories ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 143–162
- Winn, A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69:1537–1544
- Zamorano, D. 2014. Compromiso entre el peso y número de semillas en poblaciones de la planta invasiva *Eschscholzia californica*. Tesis de pregrado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.