

UCH-FC
D. Austral
P 397
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO

DINÁMICA DEL BANCO DE SEMILLAS DE *ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA* EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL: CONSECUENCIAS PARA LA REGENERACIÓN

FRANCISCO TOMÁS R. PEÑA GÓMEZ

Director de Seminario de Título: Dr. Ramiro O. Bustamante Araya.



Santiago – Chile, 2009
Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

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

FRANCISCO TOMÁS R. PEÑA GÓMEZ

“DINÁMICA DEL BANCO DE SEMILLAS DE *ESCHSCHOLZIA CALIFORNICA* EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL: CONSECUENCIAS PARA LA REGENERACIÓN”

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

Dr. Ramiro Osciel Bustamante Araya
Director Seminario de Título

Comisión de Evaluación

Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo
Presidente Comisión

Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto
Corrector

The image shows three handwritten signatures in black ink, each written over a horizontal line. The top signature is 'Bustamante', the middle one is 'Luis Felipe Hinojosa Opazo', and the bottom one is 'Rodrigo Ramos Jiliberto'. To the right of the signatures is a circular stamp with the text 'FACULTAD DE CIENCIAS' at the top, 'BIBLIOTECA CENTRAL' in the middle, and 'UNIVERSIDAD DE CHILE' at the bottom.

Santiago de Chile, Agosto del 2009



AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a mi familia por su apoyo, sus palabras de aliento y su incentivo constante, a todas esas personas que tanto amo, muchas gracias. Especialmente agradezco a mi madre Catalina por todo el esfuerzo realizado en mi proceso educativo y por el apoyo incondicional que siempre me ha entregado.

También doy las gracias a mi profesor guía, el Dr. Ramiro Bustamante, pilar fundamental en esta última etapa de mi formación, agradezco todo su apoyo sus consejos y toda la confianza que ha depositado en mí. Sus aportes y alcances fueron fundamentales para el desarrollo y conclusión de este proyecto.

Del mismo modo, agradezco a los profesores miembros de la comisión. Al Dr. Felipe Hinojosa le doy las gracias por sus alcances y comentarios en cuanto a la forma y la redacción de este manuscrito; y al Dr. Rodrigo Ramos le agradezco sus comentarios y ayuda metodológica en todo lo que tuvo que ver con matrices demográficas.

Agradezco de forma especial a mis amigos Daniela, Ariel y particularmente a Carolina, por toda la ayuda prestada en terreno y en la vida...De igual manera, agradezco a todos los profesores, compañeros y compañeras, amigos y amigas que me ayudaron y me prestaron su apoyo y comprensión cuando lo necesite y en los momentos difíciles, a todos ellos un gran abrazo.

Doy las gracias a todos mis compañeros de laboratorio, en particular a Pablo y Paz por sus valiosos comentarios para la mejora de este documento, y a Alicia por los importantes datos aportados para el desarrollo de este seminario, y por su ayuda en terreno.

No puedo dejar de agradecer a todo el personal de la biblioteca, en particular a Anita y Juan Carlos, por la asistencia prestada para la búsqueda bibliografía de este trabajo y por toda la ayuda prestada durante estos años. Finalmente agradezco al Instituto de Ecología y Biodiversidad, proyecto ICM P05-002, de la Facultad de Ciencias, por el financiamiento para el desarrollo de este seminario.

INDICE



Agradecimientos	iii
Índice de Figuras	v
Índice de Tablas	v
Resumen	vi
Introducción	1
<i>Objetivos Generales</i>	3
<i>Objetivos Específicos</i>	3
Métodos	4
<i>Área de estudio</i>	4
<i>Diseño experimental</i>	4
Abundancia de semillas	4
Lluvia de semillas, germinación y sobrevivencia	5
Tasa de crecimiento poblacional	5
<i>Análisis de datos</i>	8
Resultados	9
Discusión	13
Bibliografía	18

INDICE DE FIGURAS



Figura 1	<i>Eschscholzia californica</i>	6
Figura 2	Semillas de <i>Eschscholzia californica</i>	6
Figura 3	Semillas germinadas in situ de <i>Eschscholzia californica</i>	6
Figura 4	Ciclo de vida de <i>Eschscholzia californica</i>	7
Figura 5	Abundancia de semillas en poblaciones de <i>E. californica</i> ubicadas a dos altitudes, 1200 y 2200 msnm	10
Figura 6	Lluvia de semillas en poblaciones de <i>E. californica</i> ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm	10
Figura 7	Tasa de germinación in situ en poblaciones de <i>E. californica</i> ubicadas a dos altitudes, 1200 y 2200 msnm	11
Figura 8	Tasa de germinación en laboratorio de semillas de <i>E. californica</i> pertenecientes a dos altitudes 1200 y 2200 msnm	11
Figura 9	Tasa de sobrevivencia de Semillas en poblaciones de <i>E. californica</i> ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm	12
Figura 10	Tasa de reclutamiento en poblaciones de <i>E. californica</i> ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm	12
Figura 11	Tasa finita de crecimiento en poblaciones de <i>E. californica</i> ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm	13

INDICE DE TABLAS

Tabla 1	Parámetros presentes en las matrices demográficas	8
---------	---	---

RESUMEN

Al ascender en altitud las plantas enfrentan entornos cada vez más limitantes, debido a los drásticos cambios en las condiciones ambientales (bajas temperaturas, inestabilidad del sustrato, alta radiación, nieve durante gran parte del año etc). En estos ambientes el destino de la semilla, potencial reproductivo de la población, puede ser muy importante, pues es frecuente que se acumulen en el suelo formando un "banco de semillas". Así la dinámica de éste puede ser fundamental para el futuro de la población. Nuestro trabajo se centra en el banco de semillas de *Eschscholzia californica* (Papaveraceae), planta exótica en Chile (California). En su hábitat natural se distribuye desde el nivel del mar hasta los 2000 msnm, siendo más abundante a bajas altitudes. Se ha observado preliminarmente que en Chile *E. californica* es más abundante a mayor altitud. Dado que a mayores altitudes existen condiciones limitantes para las plantas, que podrían causar estrés fisiológico y/o restricción en la fotosíntesis, se debiera esperar que *E. californica* disminuya su abundancia, germinación, sobrevivencia y producción de semillas. En este trabajo evaluamos, a 1200 y 2200 msnm en el camino a Farellones, la abundancia de individuos, la cantidad de semillas en el suelo, la lluvia de semillas, la germinación in situ y la sobrevivencia de semillas. En el laboratorio evaluamos la germinación bajo condiciones óptimas. Observamos que la lluvia de semillas, la abundancia de semillas en el suelo, la sobrevivencia de semillas y la germinación in situ, fueron superiores a los 2200 msnm. En cambio, la germinación en laboratorio, el reclutamiento y la tasa finita de crecimiento fueron superiores a los 1200 msnm. Estos resultados reflejan que aunque existan diferencias evidentes en la dinámica del banco de semillas en ambas altitudes, éstas no se expresarían en la dinámica de la población en su conjunto. A mayor altitud

las restricciones al reclutamiento son mayores (lo que sugeriría cuellos de botella en los estados post-semillas) que las restricciones a la sobrevivencia y germinación. Mientras que a menor altura se expresaría todo lo contrario. Así, para el destino poblacional (expresado en tasas finitas de crecimiento), el reclutamiento sería más importante a menor altura, mientras que a mayor altura se acrecentaría la importancia de la dinámica del banco de semillas. Estos efectos opuestos, si bien no alcanzan a compensarse, determinan que ambas poblaciones tengan tasas finitas de crecimiento poblacional superiores a uno, lo que sugiere que esta especie tendría el potencial de colonizar ambientes de montaña de elevaciones iguales o superiores a los 2200 msnm.

Palabras clave: banco de semillas, *Eschscholzia californica*, Farellones, germinación, gradiente altitudinal, lluvia de semillas, modelo matricial, sobrevivencia, tasa de crecimiento poblacional



INTRODUCCIÓN

A medida que se asciende en altitud cambian abruptamente las condiciones ambientales, siendo cada vez más limitantes para las plantas (Kömer, 2003); estos cambios se expresan en bajas temperaturas del aire y suelo, inestabilidad del sustrato, alta radiación, corta estación de crecimiento, elevada evapotranspiración generada por el viento, cobertura de nieve durante gran parte del año y el suelo congelado en el invierno (Ives & Barry, 1974; Barry, 1981; Bliss 1985; Castor, 2002; Kömer, 2003; Cavieres et al., 2006). Los cambios en las condiciones ambientales pueden restringir el desempeño de las plantas, generando en ellas estrés fisiológico y/o restricciones a la fotosíntesis (Broker & Callaghan 1998); estas respuestas al estrés podrían expresarse en una reducción de la producción y sobrevivencia de semillas y finalmente en una reducción en la abundancia de la población.

Dentro del ciclo de vida de una planta el estado semillas es crítico, pues constituye el potencial reproductivo de ésta entre una generación y otra (Harper 1977). Desde un punto de vista demográfico es posible considerar un "banco de semillas", que se define como la concentración de propágulos viables enterrados en el suelo por períodos variables de tiempo (Thompson & Grime 1979). De esta manera, se pueden formar "bancos de semillas transitorios", en los que las semillas germinan dentro de su mismo año de producción, o "bancos de semillas permanentes", en donde todas o una parte de las semillas presenta latencia, germinando a lo menos un año después de su producción (Thompson & Grime, 1979). La dinámica de un banco de semillas queda determinada por la llegada de las semillas desde las plantas madres (lluvia de semillas) y por la salida de éstas a través de la germinación y reclutamiento de nuevos

individuos o bien por la muerte de semillas producto de factores bióticos (depredadores) o abióticos (frío, sequía) (Harper 1977).

Es razonable suponer que a medida que se incrementa en altura, la dinámica del banco de semillas puede verse modificada. Por ejemplo, es frecuente que a altas altitudes no todas las semillas germinen inmediatamente, acumulándose en el suelo (Arroyo et al., 1999; Komer, 2003), pudiendo éstas germinar a lo menos un año después de su producción (Thompson & Grime, 1979). Por otro lado, la baja fecundidad puede reducir el tamaño del banco de semillas; además el banco puede también verse reducido si debido a la inestabilidad del sustrato (producto del deshielo, por ejemplo) ya que las semillas son arrastradas hacia menores alturas (Castor, 2002), aunque este arrastre con frecuencia no es relevante debido a que va desde unos pocos centímetros a unos cuantos metros (Westlaken & Maun, 1985; Rozzi, 1990; Stöcklin & Bäumler, 1996; Castor, 2002). Así la dinámica del banco de semillas resulta ser crucial para entender los procesos de regeneración poblacional en un gradiente altitudinal.

Eschscholzia californica (Papaveraceae), planta exótica en Chile, es una herbácea originaria de California (EEUU), donde se distribuye ampliamente, en un gradiente altitudinal desde el nivel del mar hasta los 2000 metros de altitud (Leger & Rice 2003), siendo más abundante al nivel del mar y en sectores planos de baja altitud, entre 0 y 600 msnm (Hickman, 1993; Clark, 2006). Particularmente, en el sector de Farellones, zona de precordillera del centro de Chile, se ha observado (Peña & Bustamante, datos no publicados) que *E. californica* es más abundante a las mayores altitudes de su rango de distribución (2200 metros), lo cual aparentemente contradice lo que se sabe de la colonización de ambientes estresantes por parte de plantas exóticas, ya que con

el incremento del estrés ambiental, las plantas pueden disminuir marcadamente su abundancia y desempeño (Sala et al, 2000; Johnston y Pickering 2004; Becker et al., 2005; MacDougall et al, 2006, Badano et al 2007). Por tanto, sería interesante preguntarse si el gradiente altitudinal afecta a la dinámica del banco de semillas de *E. californica*, y si esto tiene algún correlato en la regeneración de la planta.

Dado que a mayores altitudes existen condiciones limitantes para las plantas que podrían causar a éstas estrés fisiológico y/o restricción en la fotosíntesis, entonces se debiera esperar que *E. californica* disminuya su abundancia, germinación, sobrevivencia y producción de semillas con la elevación.

Objetivos generales

Establecer la relación entre la dinámica del banco de semillas y los procesos de regeneración poblacional de *E. californica* en un gradiente altitudinal, en Chile Central.

Objetivos específicos

- a) Comparar la abundancia de semillas e individuos adultos de *E. californica* entre poblaciones ubicadas a 1200 y 2200 msnm.
- b) Comparar la lluvia de semillas, germinación y sobrevivencia de semillas *E. californica* entre poblaciones ubicadas a 1200 y 2200 msnm.
- c) Comparar la tasa de crecimiento poblacional de *E. californica* entre poblaciones ubicadas a 1200 y 2200 msnm.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El área de estudio se ubica en los Andes de Chile Central (33° Lat. S), camino a Farellones, ubicado a 35 km al este de Santiago, abarcando un gradiente altitudinal que va desde los 1200 a 2200 msnm. La zona Central de Chile se caracteriza por su clima de tipo mediterráneo (Di Castri & Hajek 1976), con una alta variabilidad interanual de las precipitaciones (Aceituno 1990). Las precipitaciones que ocurren por encima del estrato arbóreo se producen principalmente en forma de nieve en invierno, con una precipitación media anual de 472 mm a 2400 m, con una variación que va desde los 278 mm (1990) hasta 678 mm (1991) (Cavieres & Arroyo, 2001). En las zonas de más baja altitud en tanto (1200 a 1600 m) la nieve persiste a lo más 3 meses, mientras que en el sitio más alto (2200), la nieve persiste hasta por 5 meses. Además a los 1600 m la temperatura media anual es 12,7 °C en comparación con aproximadamente 6,5 °C a 2600 m (Cavieres & Arroyo, 1999).

Diseño Experimental

1.- **Abundancia de semillas:** se escogieron dos sitios ubicados a los 1200 y 2200 msnm en la subida a Farellones (RM.). En cada sitio, se delimitaron 30 cuadrantes de 1m², dentro de los cuales se evaluó por una parte la abundancia de adultos (individuos/m²) de *E. californica* (Fig.1) y por otra la densidad de semillas (semillas/m², Fig. 2) utilizando 30 cuadrículas de 10 cm² (por cada altura), ubicadas en el centro de los cuadrantes de 1 m². Para esto se tomaron muestras de suelo y la cantidad de semillas encontradas en las muestras se extrapolaron a 1 m².

2.- Lluvia de semillas, germinación y sobrevivencia:

Lluvia de semillas: este valor, que indica la entrada de semillas al banco, se estimó indirectamente. Para ello se usó la fecundidad media por planta estimada en un estudio independiente (Arredondo-Núñez & Bustamante, datos no publicados) para las dos alturas y estos valores se multiplicaron por la densidad de individuos adultos evaluados en los cuadrantes de 1m².

Germinación: las cuadrículas de 10 cm² realizadas a los 1200 y 2200 msnm sirvieron para estimar el porcentaje de semillas germinadas *in situ*; las semillas germinadas se identificaron pues tenían sus radículas y/o cotiledones claramente identificables (Fig. 3). En el laboratorio, se realizaron además experimentos de germinación para semillas recolectadas a las dos altitudes. Se escogieron 20 parcelas por altura (1200 y 2200 msnm), y de cada parcela fueron seleccionadas 20 semillas que se colocaron dentro de placas de Petri. Estas placas se depositaron en una cámara de germinación con ciclos de 14 hrs de luz a 20°C y 10 horas sin luz a 10°C. Al cabo de 20 días se obtuvo el porcentaje de semillas germinadas.

Sobrevivencia: A los 1200 y los 2200 msnm, se dispusieron 20 grupos de semillas por altura (80 semillas por grupo) en placas de Petri, ubicadas a ras de suelo. Después de 72 horas, se estimó la tasa de sobrevivencia (y/o depredación) de semillas, dividiendo el número de semillas remanentes por el número inicial de semillas.

3.- Tasa de crecimiento poblacional

El ciclo de vida de *E. californica* (Fig. 4) se puede reducir a dos estados: semillas y plantas. A partir de esta premisa se construyó una matriz demográfica que permitió estimar la tasa de crecimiento poblacional a 1200 y 2200 msnm.

El modelo matricial supondrá una condición de equilibrio, esto es el número de individuos en cada estado se mantiene constante en el tiempo (estructura estable) (Caswell, 2001). Los parámetros demográficos de este ciclo de vida son los siguientes:

F: fecundidad de adultos, medida en el número de semillas por planta adulta entre los tiempos t y $t + 1$

G: la probabilidad de sobrevivir y crecer desde el estado Semillas **S** al estado Adulto **A** entre el tiempo t y el tiempo $t + 1$

P_S y **P_A**: probabilidades de sobrevivir y permanecer en los estados de Semillas y Adultos respectivamente entre los tiempos t y $t + 1$



Fig. 1 *Eschscholzia californica*



Fig. 2 Semillas de *Eschscholzia californica*



Fig. 3 Semillas germinadas in situ de *Eschscholzia californica*

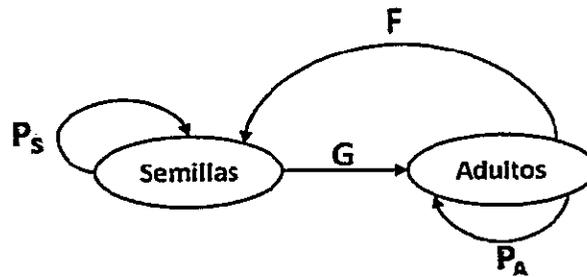


Fig. 4 Ciclo de vida de *Eschscholzia californica*. Donde F es la fecundidad de adultos; G es la probabilidad de sobrevivir y crecer desde el estado Semillas al estado Adulto; P_S y P_A son las probabilidades de sobrevivir y permanecer en los estados de Semillas y Adultos respectivamente.

Los valores de fecundidad F estimados fueron: (i) 916 semillas/planta a los 1200 msnm y (ii) 807 semillas/planta a los 2200 msnm (Arredondo-Núñez & Bustamante datos no publicados). G se asumió equivalente a la P(reclutamiento de semillas a adultos), la cual se calculó dividiendo la densidad de semillas por la densidad de adultos en cada uno de los cuadrantes de 1 m² evaluados en ambas alturas. Por otro lado, los P_S y P_A fueron estimados para semillas y adultos, utilizando la siguiente expresión (Caswell 2001):

$$P_i = \sigma_i(1 - \gamma_i) \quad \text{donde,}$$

¹σ_i = Probabilidad de sobrevivencia de un individuo en el estado i.

²γ_i = Probabilidad de desarrollo desde el estado i al i + 1.

Esta estimación requiere conocer la duración de cada uno de los estados. F, P_S y P_A fueron fijos, variando solo para cada altura. En cambio, G vario para cada cuadrante, en ambas altitudes, la cual se muestra en los Resultados. Por tanto, producto de la variación de G fue posible calcular tasas finitas de crecimiento “λ” en cada cuadrante

¹ σ de semillas correspondería a las probabilidades calculadas en el experimento de sobrevivencia, el σ de adultos fue constante para ambas alturas (0,24) y corresponden a datos de Arredondo-Núñez & Bustamante (no publicados)

² γ se estimó indirectamente utilizando el método de la distribución geométrica (Caswell, 2001), así se obtiene que:

$$\gamma_i = \frac{1}{T_i} \quad \text{donde}$$

T_i = tiempo que dura el estado i;

T_(semillas) = 10 días (extraído del experimento de germinación en laboratorio);

T_(adultos) = 4 años (Klotz et al, 2002)

de ambas altitudes. En resumen, los parámetros estimados para la matriz, se presentan en la siguiente Tabla:

	1200	2200
F	916	807
P _s	0,405	0,633
P _A	0,239	0,239

Tabla 1. Parámetros presentes en las matrices demográficas. G fue variable en cada cuadrante

Los parámetros fueron ingresados al software Poptools 3.0 (una extensión de Excel) y este calculó "λ" a través de la ecuación característica de la matriz (Caswell, 2001):

$$\det(A - \lambda I) = 0,$$

donde A es la matriz demográfica en cuestión e I es la Matriz identidad. De esta manera se obtuvo un "λ" para cada cuadrante en cada altura.

Análisis de Datos

Para evaluar la existencia de diferencias significativas en la dinámica del banco de semillas y el desempeño de las poblaciones de *E. californica* a 1200 y 2200 msnm, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (Zar, 1996) para las siguientes variables: a) Semillas totales por m² (banco de semillas), b) Tasa de germinación in situ, c) Tasa de germinación en laboratorio, d) Lluvia de semillas, e) Tasa de sobrevivencia de semillas, f) Tasa de Reclutamiento y g) Tasa de crecimiento poblacional (λ) (obtenidas a través de la matriz que se deriva del ciclo de vida en ambas alturas). La altitud fue la variable independiente. Todos los análisis anteriores fueron realizados con el software Statística 7.0.

RESULTADOS

La abundancia de semillas en el suelo, fue significativamente mayor a los 2200 msnm que a los 1200 msnm ($H = 39,97$; $p < 0,01$. Figura 5). La lluvia de semillas de *E. californica* fue significativamente mayor a los 2200 msnm, que a los 1200 msnm ($H = 11,23$; $p < 0,01$. Figura 6). La germinación de semillas observada *in situ* fue significativamente mayor a los 2200 msnm que a los 1200 msnm ($H = 13,45$; $p < 0,01$. Figura 7).

La germinación observada en el laboratorio, en tanto, indicó que las semillas provenientes de los 1200 msnm germinaron significativamente más que a los 2200 msnm ($H = 12,27$; $p < 0,01$. Figura 8). La sobrevivencia de semillas de *E. californica* fue significativamente mayor a los 2200 msnm que a los 1200 msnm ($H = 5,78$; $p = 0,016$. Figura 9).

La tasa de reclutamiento de fue significativamente mayor a los 1200 msnm que a los 2200 msnm ($H = 34,63$; $p < 0,01$. Figura 10). Del mismo modo, la tasa de crecimiento poblacional, fue significativamente mayor a los 1200 msnm que a los 2200 msnm ($H = 32,57$; $p < 0,01$. Figura 11). Las poblaciones de ambas alturas presentaron tasas de crecimiento superiores a 1.

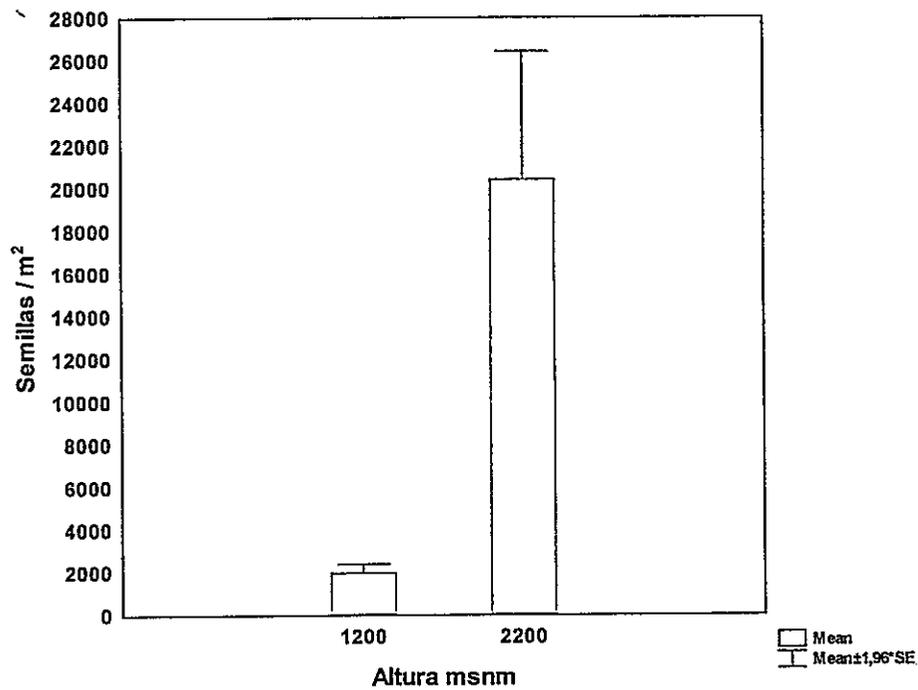


Fig. 5.- Abundancia de semillas en poblaciones de *E. californica* ubicadas a dos altitudes, 1200 y 2200 msnm, Farellones, Chile.

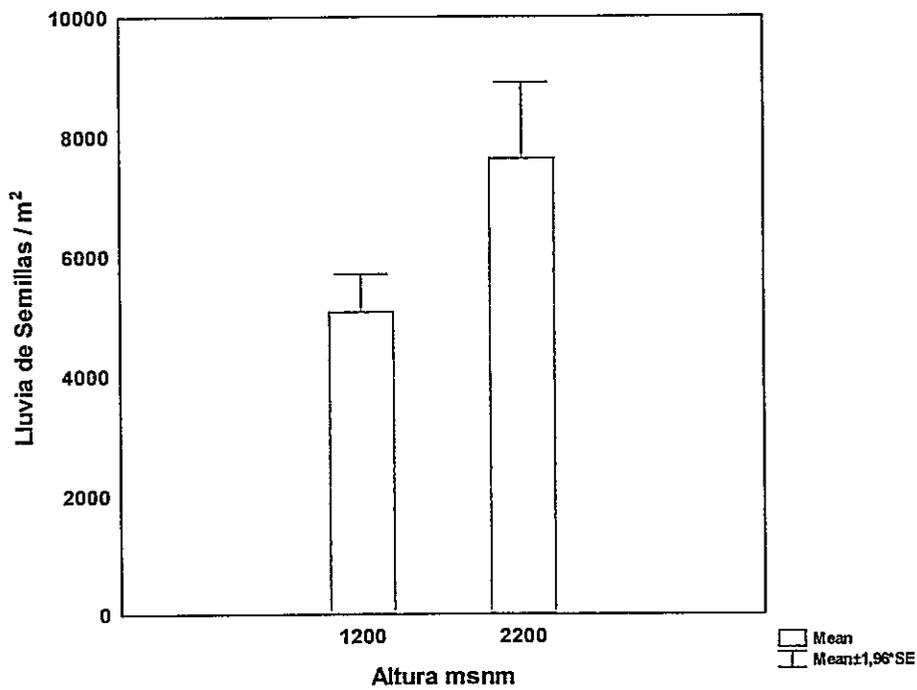


Fig. 6.- Lluvia de semillas en poblaciones de *E. californica* ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm, Farellones, Chile.

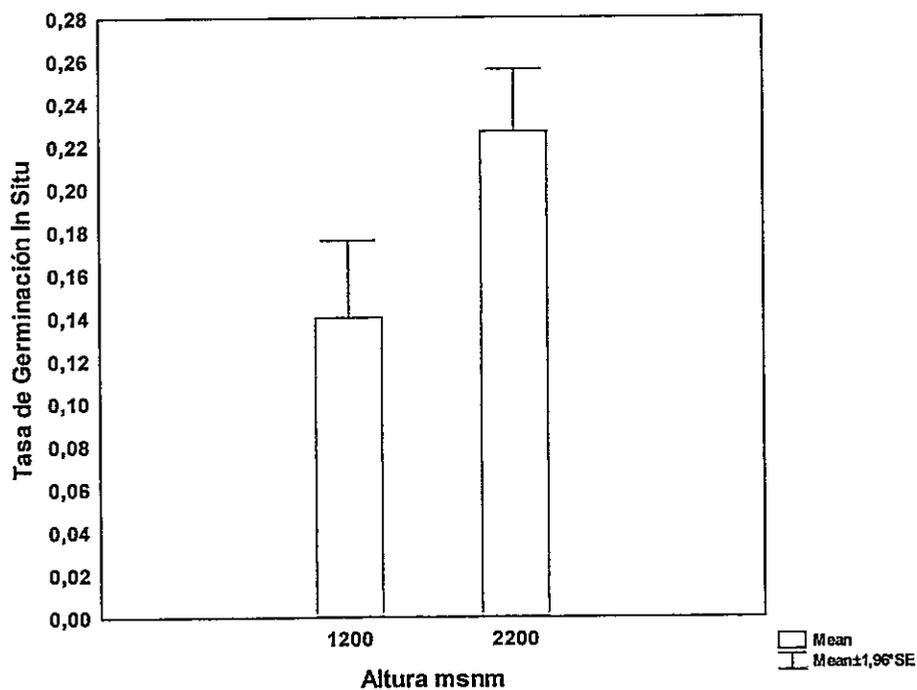


Fig. 7.- Tasa de germinación in situ en poblaciones de *E. californica* ubicadas a dos altitudes, 1200 y 2200 msnm, Farellones, Chile.

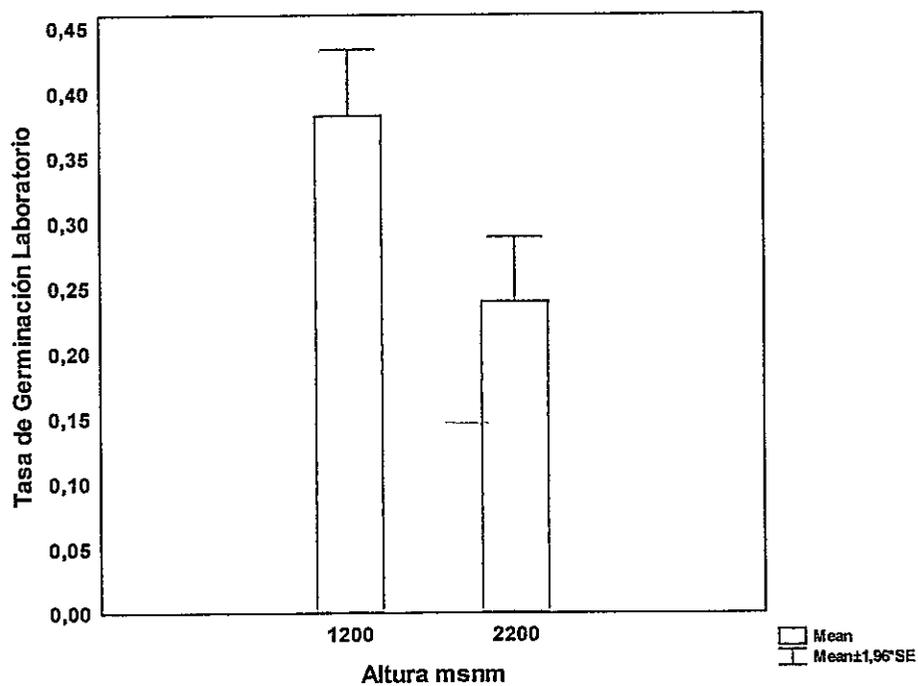


Fig. 8.- Tasa de germinación en laboratorio de semillas de *E. californica* pertenecientes a dos altitudes 1200 y 2200 msnm, Farellones, Chile.

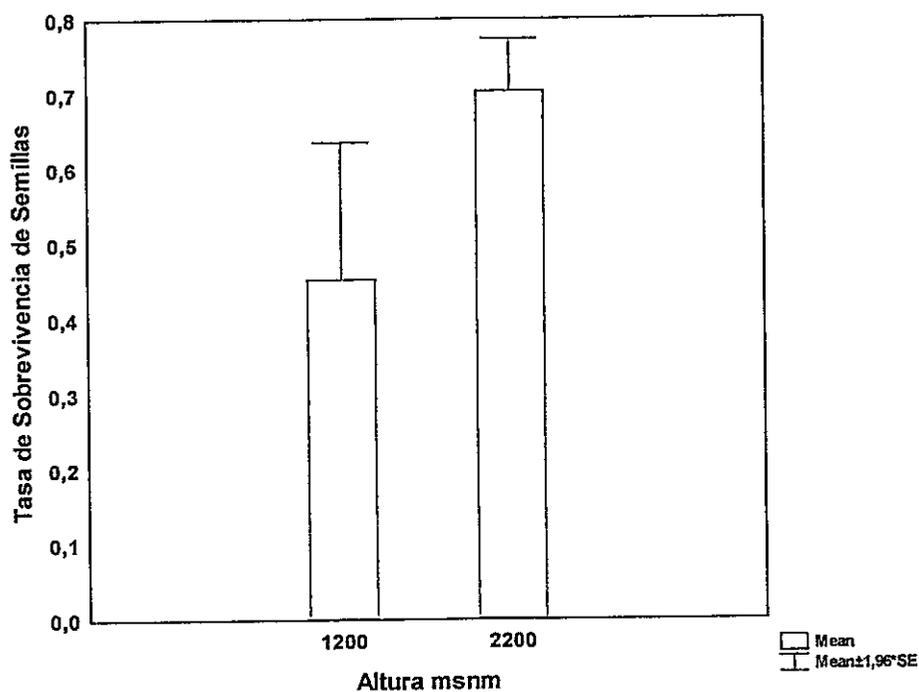


Fig. 9.- Tasa de supervivencia de Semillas en poblaciones de *E. californica* ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm, Farellones, Chile.

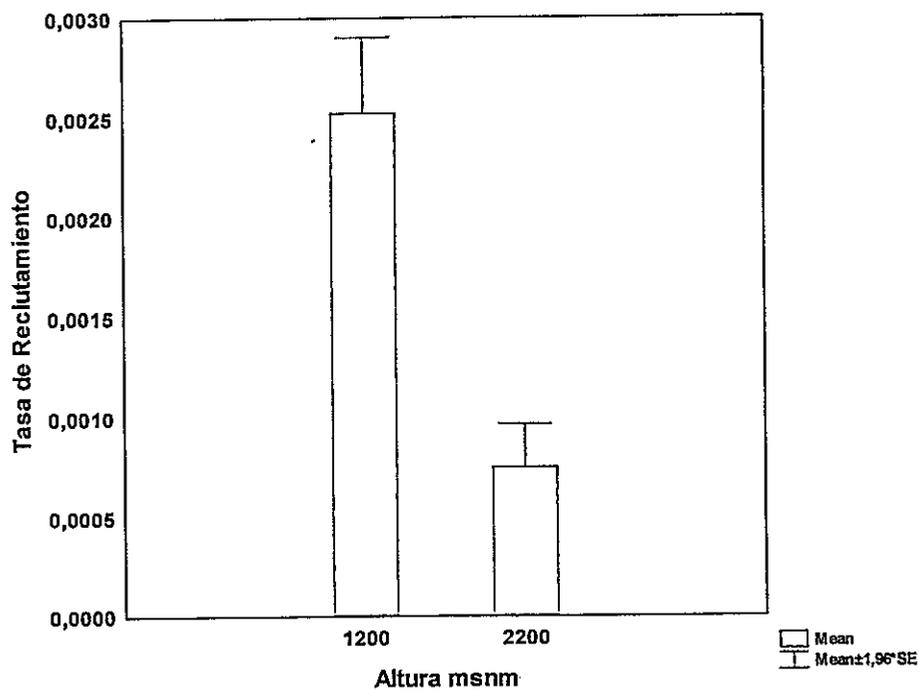


Fig. 10.- Tasa de reclutamiento en poblaciones de *E. californica* ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm, Farellones, Chile.

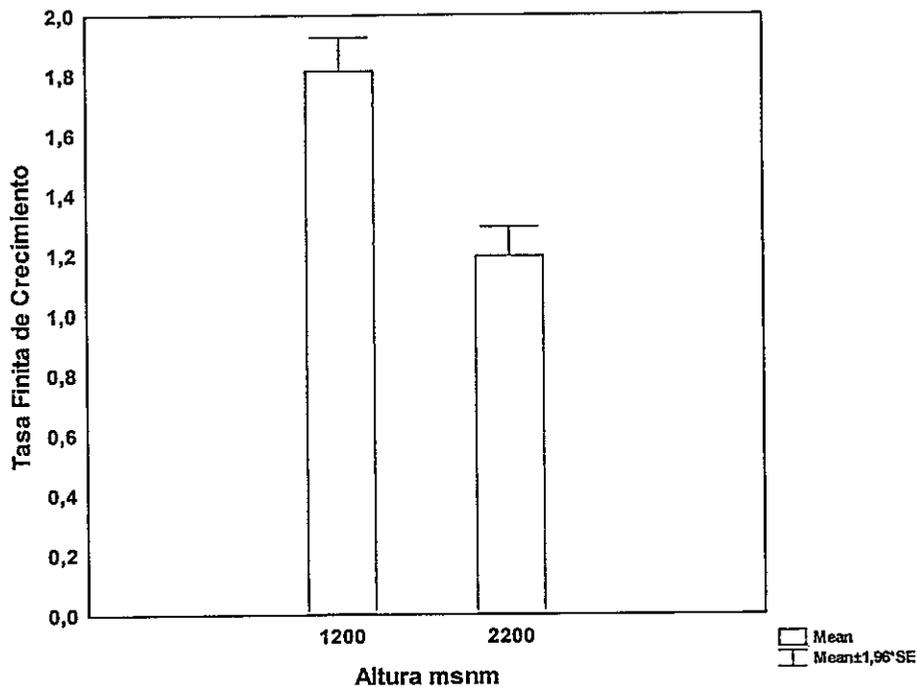


Fig. 11.- Tasa finita de crecimiento en poblaciones de *E. californica* ubicadas a dos altitudes 1200 y 2200 msnm, Farellones, Chile.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que a pesar de que la abundancia de semillas, la germinación (*in situ*) y la sobrevivencia de semillas observadas en terreno incrementaron con la altitud (Fig. 5, 7 y 9), el reclutamiento poblacional y finalmente la tasa de crecimiento poblacional fueron marcadamente mayores a baja altitud (Fig. 10 y 11), lo que revela un mejor desempeño de la planta en menores altitudes. Esto es consistente con lo que se ha documentado y con lo que se espera teóricamente frente al endurecimiento de las condiciones ambientales (con la altitud), puesto que las

plantas en condiciones de estrés disminuyen marcadamente su desempeño (Alpert et al. 2000; Sala et al, 2000; Komer, 2003; Johnston y Pickering 2004; Becker et al., 2005; MacDougall et al, 2006, Badano et al 2007). Sin embargo, estos resultados deben ser considerados con cautela, ya que a mayor altitud, la tasa de crecimiento poblacional fue superior que 1, lo cual revela una población en crecimiento (Caswell, 2001) incluso bajo condiciones de estrés.

Se ha documentado, que en general los bancos de semillas tienden a mantenerse numéricamente constantes al aumentar la altitud (Cummins & Miller 2002). De hecho, a lo largo de un gradiente altitudinal en las Montañas Cairngorm en Escocia, a pesar de que lluvia de semillas se redujo drásticamente con la altitud, la densidad del banco de semillas sólo cambió ligeramente (Cummins & Miller 2002). De esta manera, la constancia en el número de semillas estaría relacionada con la depredación, ya que sería más intensa a baja altitud en donde hay una mayor producción de semillas (Price & Joyner, 1997; Cabin et al., 2000; Hyatt & Casper, 2000); y con la germinación, la cual también sería más intensa a baja altitud (Hyatt & Casper, 2000).

En nuestro caso, la depredación de semillas podría balancear los tamaños del banco de semillas al ser mayor a los 1200 msnm respecto de los 2200 msnm (Fig. 9), Esto podría deberse a que los depredadores de semillas de *E. californica* no están o están presentes en menor número a los 2200 msnm. Es sabido que la diversidad biológica disminuye con la altura y las condiciones ambientales se hacen más severas, por tanto es razonable suponer que disminuya la cantidad de depredadores. No hemos encontrado literatura que nos indique cual es la especie o grupo que depreda a *E. californica*, no obstante, para los Andes de Chile Central, aves y hormigas serian importantes depredadores (Muñoz & Cavieres, 2006).

Es frecuente que a altas altitudes se formen bancos de semillas permanentes (Arroyo et al., 1999; Komer, 2003). En nuestro caso, es posible que a los 2200 msnm se forme un banco de semillas permanente y encontremos en el suelo semillas de varias temporadas anteriores. Esto debería ser verificado realizando evaluaciones de la viabilidad de semillas en diferentes años.

Las pronunciadas pendientes podrían sugerir que la nieve y la gravedad arrastran esas semillas hacia sectores de menor pendiente y más baja altura (Castor, 2002), aunque se ha documentado que este arrastre va de centímetros a unos pocos metros (Westlaken & Maun, 1985; Rozzi, 1990; Stöcklin & Bäumler, 1996; Castor, 2002). Además las semillas pueden integrarse al sustrato y evitar así el arrastre (Chambers et al., 1991; Castor, 2002). A mayor altitud las semillas fueron más abundantes, pero no está completamente claro si esto se debe a que las bajas temperaturas impiden la germinación, o porque las condiciones a gran altura son particularmente favorables para la supervivencia de semillas por escasez de depredadores, o ambas explicaciones (Fenner & Thompson, 2005).

Las semillas de *E. californica* germinaron *in situ* más a los 2200 msnm (Fig.7), lo que también parece contradictorio bajo un escenario de mayor dureza ambiental que pudiera afectar la calidad de las semillas a mayor altitud (Broker & Callaghan 1998). Esta germinación *in situ* podría ser interpretada como una estrategia de las semillas para desarrollar radícula y mantenerse fija al sustrato rápidamente, antes que comience la temporada de invierno (Castor, 2002), la cual es precedida por lluvias y viento que pueden arrastrar la semilla, o bien estas semillas pueden verse desplazadas durante el deshielo en la primavera. Claramente, estos efectos físicos son más relevantes a mayor altitud, pudiendo actuar como presiones selectivas para la

evolución de esta estrategia. Por el contrario, en condiciones de laboratorio, las semillas de *E. californica* de 2200 msnm germinaron marcadamente menos en comparación con las semillas de los 1200 msnm (Fig. 8). Estos resultados sugieren (i) diferenciación genética poblacional (Al-Hiyaly et al., 1993; Macnair, 1993) y (ii) que aunque exista un mayor número de semillas a alta altitud, el estrés ambiental podría afectar la calidad de las semillas. La evaluación de las bases genéticas/ecológicas de esta diferenciación poblacional observada, es un tema que debería ser tratado en futuras investigaciones.

Al analizar las tasas de reclutamiento, nos encontramos que éstas son significativamente mayores a las menores altitudes (Fig. 10). Así, a los 2200 msnm, pese a que existen más adultos, se produce una mayor cantidad de semillas y hay mayor germinación, no existe un mayor reclutamiento. Esta marcada diferencia entre altitudes sugiere fuertemente la existencia de cuellos de botella en los estados post-semillas (juveniles) que limitarían el reclutamiento a mayores alturas. Analizando las tasas de crecimiento de las poblaciones de baja altura, encontramos que son significativamente mayores que las de mayor altura (Fig. 11). Estos resultados son interesantes puesto que evidencian que aunque existan claras diferencias en la dinámica del banco de semillas, éstas no se expresan en la dinámica de la población en su conjunto. Así, a mayor altitud las restricciones al reclutamiento son mayores que las restricciones a la sobrevivencia y germinación, mientras que a menor altitud se expresaría lo contrario. Estos efectos opuestos no lograrían compensarse para igualar las tasas de crecimiento poblacional, las cuales son casi un 60% mayor a menores altitudes.

Al analizar integralmente todo el ciclo de vida de la planta, vemos que, según nuestros datos, en esta especie el reclutamiento sería más importante en poblaciones de menor altitud, mientras que en las poblaciones de mayor altitud se acrecentaría la importancia de los procesos que regulan la dinámica del banco de semillas (lluvia de semillas, germinación y sobrevivencia). Estos efectos opuestos, si bien no logran compensarse entre sí, determinan que ambas poblaciones expresen tasas de crecimiento poblacional mayores que uno, es decir, ambas poblaciones estarían creciendo y, de esta manera, podrían establecer poblaciones viables en el tiempo (Caswell, 2001).

Lo anterior sugiere fuertemente que esta especie tiene el potencial para establecerse exitosamente e incluso colonizar mayores altitudes. Quizás a pesar de la alta germinación a los 2200 msnm, se forme un banco de semillas permanente a esta altitud y en cada temporada entre en latencia un porcentaje de semillas, que impida que las poblaciones de los 2200 msnm crezcan a una tasa mayor que las poblaciones de los 1200 msnm.

Futuros estudios debiesen considerar análisis acabados de la demografía de la planta, que incluyan estudios del banco de semillas, pruebas de viabilidad de semillas, tablas de vida y análisis demográficos retrospectivos para dilucidar qué componentes del ciclo de vida fueron los más afectados (Caswell 2001). Además, deberían realizarse experimentos de jardín común y de trasplantes recíprocos para examinar las bases de las diferenciaciones poblacionales observadas. Estos estudios deberían finalmente, comprender varios gradientes altitudinales, con el fin de establecer el grado de generalidad de los patrones y procesos documentados en este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceituno, P. 1990. Anomalías climáticas en la región sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Revista Geofísica*. 32: 65–78.
- Al-Hiyaly, S.A.K., T. McNeilly, A.D. Bradshaw & A.M. Mortimer. 1993. The effect of zinc contamination from electricity pylons—genetic constraints on selection for zinc tolerance. *Heredity*. 70: 22–32.
- Alpert P, E. Bone & C. Holzappel. 2000. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of nonnative plants. *Perspect Plant Ecol*. 3: 52–66.
- Arroyo, M. T. K., L. A. Cavieres, C. Castor & A. M Humaña. 1999. Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine sita in the Central Chilean Andes. *Oecologia*. 119: 126 - 132.
- Arroyo, M. T. K., C. Marticorena, O. Matthei & L. A. Cavieres. 2000. Plant invasions in Chile: presents patterns and future predecions. In: Mooney H. A. & Hobbs R. (edts). *Invasives Species in a Changing World*. pp.: 385 - 421. Island Press, Washington, DC.
- Barry, R. G. 1981. Mountain weather and climate. Methuen & Co. ltd, London.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (1998). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Becker, T., H. Dietz, R. Billeter, H. Buschmann & P. J. Edwards. 2005. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspectives in plant ecology. Evol. Syst*. 7: 173 - 183.
- Bliss, L.C. 1985. Alpine. In B. F. Chabot & H. A. Mooney (eds) *Physiological ecology of North American plant communities*. pp: 41 - 65. Chapman and Hall, New York.
- Brooker, R.W. & Callaghan, T. V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81: 196 - 207.
- Bruno, J. f., J.D. Fridley, K. D. Bromberg, & M. D. Bertness. 2005. Insights into biotic interactions from studies of species invasions. In: Sax D. F., J. J. Stachowics, & S. D. Gaines (edts). *Species Invasions: insights into ecology, evolution and biogeography*. pp 13 – 40. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Cabin, R. J. & Marshall, D. L. 2000. The demographic role of soil seed banks. *Journal of Ecology*. 88: 283-302.
- Cavieres, L.A. & Arroyo, M.T.K. 1999. Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el Valle del Río Molina, Provincia de Santiago, Chile central (33° S). *Revista Geográfica Terra Australis*. 44: 79 - 86.

- Cavieres, L. A. & Arroyo, M. T. K. 2001. Persistent soil seed banks in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): experimental detection of variation along an altitudinal gradient in the Andes of central Chile (33 degrees S). *Journal of Ecology*. 89: 31–39.
- Cavieres, L. A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gómez-González, & M.A. Molina-Montenegro. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*. 169: 59–69.
- Castor, C. 2002. Patrones, procesos y mecanismos de dispersión secundaria en plantas andinas de Chile central. Tesis PhD, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Chambers, J. C. 1993. Seed and vegetations dynamics in an alpine herbfield: effects of disturbance type . *Ca. J. Bot.* 71: 471 - 485.
- Chambers, J. C., J. A. MacMahon & J. A. Haefner. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. *Ecology*. 72: 1668 – 1677.
- Cummins, R. P. & Miller, G. R. (2002). Altitudinal gradients in seed dynamics of *Calluna vulgaris* in eastern Scotland. *Journal of Vegetation Science*. 13: 859–66.
- Di Castri, F. & Hajek, E. (1976) *Bioclimatología de Chile*. Eds. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harper, J. L. 1977. *The Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- Hickman, J. C. 1993. *The Jepson Manual: Higher Plants of California*. University of California Press, Berkeley, California
- Hyatt, L. A. & Casper, B. B. (2000). Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*. 88: 516–27.
- Ives, J. D. & R. G. Barry. 1974. *Arctic and Alpine Environments*. Methuen & Co. Ltd., London
- Klotz S, I. Kühn, W. Durka. 2002. A database with biological and ecological characteristics of the flora of Germany. *Schriftenreihe für Vegetationskunde (BIOLFLOR)*. 38: 1-334
- Kömer, C. 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystem*, 2nd edn. Springer, Berlin.

Leger, E. A. & K. J. Rice. 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* 6: 257-264.

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

MacDougall, A. S., J. Boucher, R. Turkington & G. E. Bradfield. 2006. Patterns of plant invasion along an environmental stress gradient. *J. Veg. Sci.* 17: 1100-9233

Macnair MR. 1993. The genetics of metal tolerance in vascular plants. *New Phytol.* 124: 541-59

Mooney, M. Oosterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, & D. H. Wall. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774

Myers, J. H & D. R Bazely. 2003. Ecology and control of introduced plants. Cambridge University Press, Cambridge.

Price, M. V. & Joyner, J. W. 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology*. 78: 764-73.

Richardson, D.M. & Bond, W. 1991. Determinants of plant distribution: Evidence from pine invasions. *The American Naturalist*, 137(5): 639-668.

Sala, O. E, F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oosterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, & D. H. Wall. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

Schütz, W. 2000. Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). perspectives in *Plant Ecology. Evolution and Systematics.* 3: 67-89.

Shea, K. & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *T. Ecol. Evol.* 17: 170 - 176

Simon, E. W., A. Minchin, M. M. McMenamin, & J. M. Smith. 1976. The low temperature limit for seed germination. *New Phytologist.* 77: 301-11.

Stohlgren, T. J., D. Barnett, C. Flather, J. Kartesz, & B. Peterjohn. 2005. Plant species invasions along the latitudinal gradient in the United States. *Ecology.* 86: 2298-2309.

Washitani, I. & Masuda, M. 1990. A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community. *Functional Ecology.* 4: 543-57.

Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis, 3rd edn. Prentice Hall, New York