



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS
Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

TESINA PRESENTADA PARA OBTENER
EL GRADO ACADÉMICO DE
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

DISPERSIÓN DE FRUTOS DIMORFOS Y COMPETENCIA EN *CENTAUREA
SOLSTITIALIS* L.

MARÍA FLORENCIA MIGUEL

SANTA ROSA (LA PAMPA)

ARGENTINA

2011

Prefacio

Esta tesina es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Licenciado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional de La Pampa y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otra Institución Académica. Se llevó a cabo en la Cátedra de Biogeografía, dependiente del Departamento de Ciencias Naturales, durante el período comprendido entre el 20 de Noviembre de 2009 y el 8 de Julio de 2011, bajo la dirección del Dr. José Luis Hierro y bajo la codirección del Dr. Christopher Lortie. Agradezco a José Hierro por haberme brindado la oportunidad de trabajar con él, por sus correcciones, ayuda incesante y por su influencia y conducción en mi incipiente carrera profesional. A Christopher Lortie por las ideas aportadas a mi trabajo. A Diego Villarreal por sus continuos aportes, correcciones y sugerencias. A Daniel Sterlich y Aníbal Prina por sus correcciones y buena predisposición para con mi trabajo. A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam, por la financiación otorgada y a la Facultad de Agronomía de la misma Universidad por permitirme utilizar las instalaciones del invernáculo donde llevé a cabo ensayos para mi tesina.

También a un conjunto de docentes que me brindaron ayuda, ya sea prestándome equipo para mis ensayos como así también información necesaria, ellos son: Luciano Carasay, Alberto Goldberg, Alicia Kin, Graciela Lorda, Eugenia Estanga-Mollica, Ernesto Morici, Fabiola Pagliero y Ana Parras.

Finalmente a mi familia y amigos, que me apoyaron durante la realización del proyecto.

Departamento de Ciencias Naturales
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad Nacional de La Pampa

María Florencia Miguel

Resumen

Algunas especies de plantas producen dos o más tipos diferentes de diásporas, las cuales pueden diferir, entre otras características, en su habilidad de dispersión. De acuerdo a la teoría de compromisos evolutivos (trade-offs), el incremento en la habilidad de dispersión ocurre a expensas de la habilidad competitiva. El objetivo de este trabajo fue explorar si este compromiso, clásicamente propuesto para explicar diferencias interespecíficas, ocurre también a nivel intraespecífico entre frutos dimorfos. Utilizando como modelo de estudio a la planta anual *Centaurea solstitialis* L., conduje un experimento en el invernáculo que evaluó la acumulación de biomasa de plantas originadas a partir de frutos con o sin papus creciendo solas y en competencia intramórfica, intermórfica e interespecífica en una serie de densidades. Además, determiné el peso, las tasas de germinación y viabilidad y el número por capítulo de estos frutos. Finalmente, mediante dos ensayos en el campo, evalué la capacidad de dispersión por animales y el gradiente de dispersión hasta una distancia de 32 m desde la población de origen de ambos tipos de frutos. Los individuos provenientes de frutos con papus superaron a los resultantes de aquellos sin papus en los tratamientos de competencia intermórfica e interespecífica. Además, los frutos con papus fueron más pesados, germinaron más rápido, fueron más abundantes y fueron dispersados en mayor proporción que los frutos sin papus. Estos resultados sugieren que la habilidad de dispersión mayor exhibida por los frutos con papus de esta especie no ocurre a expensas de una menor habilidad competitiva.

Abstract

Some plant species produce two or more different types of diaspores, which can differ, among other characteristics, in their dispersal ability. According to trade-offs theory, increased dispersal ability is associated with a lower competitive ability. The aim of this study was to explore whether this trade-off, classically proposed to explain interspecific differences, also occurs at the intraspecific level between dimorphic fruits. By using the annual plant species *Centaurea solstitialis* L. as a model study, I carried out a greenhouse experiment to evaluate the biomass accumulation of plants originated from pappus and non-pappus fruits growing alone and in intramorphic, intermorphic and interspecific competition at several densities. I also determined the seed weight, germination rate, seed viability and the number of fruits per capitulum. Finally, I conducted two field studies to evaluate dispersal by animals, and the dispersal gradient up to 32 m from the population of both types of fruits. Individuals from pappus fruits were better competitors both in intermorphic and interspecific treatments. Also, pappus fruits were heavier, germinated faster, were more abundant and were dispersed in greater proportion than non-pappus fruits. My results suggest that greater dispersal ability of pappus fruits of this species do not reduce their competitive ability.

Índice

Introducción	5
<i>Objetivos</i>	6
<u>Objetivo general</u>	6
<u>Objetivos específicos</u>	7
Materiales y Métodos	7
Experimento de competencia intramórfica, intermórfica e interespecífica	7
Peso de los frutos	9
Dispersión por animales	9
Distancia de dispersión	9
Número de cipselas con y sin papus	10
Análisis estadístico	10
Resultados	11
Experimento de competencia intramórfica, intermórfica e interespecífica	11
Peso de los frutos	13
Dispersión por animales	14
Distancia de dispersión	15
Número de cipselas con y sin papus	16
Discusión	17
Referencias	19

Introducción

Algunas especies de plantas presentan semillas heteromorfas o heterocarpia, que es la producción por un mismo individuo de semillas o frutos que pueden diferir en su color, forma, tamaño, capacidad, agentes de dispersión y/o tiempo de germinación (Flint y Palmblad 1978, Baker 1982, Venable 1985a, Imbert 2002, Ruiz de Clavijo 2002, Brändel 2004, Wang 2008, Braza 2010). Esta estrategia ha sido descripta para 18 familias de Angiospermas, estando mejor representada en las familias Asteraceae, Chenopodiaceae y Brassicaceae (Hernández Bermejo y Clemente Muñoz 1977; Giberti 1984; Baskin y Baskin 2001; Imbert 2002). Si bien en muchas especies el heteromorfismo en sus semillas o frutos es evidente (Venable 1985a, Brändel 2004, Braza 2010), en otras los propágulos son morfológicamente iguales, pero difieren en algún comportamiento ecológico, por ejemplo en sus habilidades de dispersión (Burke 1995, Imbert 2002). Esto se conoce como heteromorfismo críptico (Silvertown 1984, Venable 1985a, Imbert 2002).

A los propágulos que presentan adaptaciones que les permiten alejarse de la planta madre se los considera “colonizadores” debido a que expanden el tamaño de la población. Alternativamente, el otro tipo de propágulo es identificado como “mantenedor” ya que permanece en el ambiente parental (Venable 1985b, Mandák 2001). Generalmente, el tipo dispersante germina en menor tiempo que el tipo no dispersante, lo cual permite a las especies un rápido crecimiento de la población bajo condiciones ambientales favorables, y el segundo caso representa una estrategia conservativa ante condiciones desfavorables (Venable 1985a, b, Ruiz de Clavijo 2000, Hierro et al. 2009). De esta manera, los propágulos son distribuidos en el espacio (a través de diferencias en la dispersión) y/o en el tiempo (diferente tiempo de germinación), cubriendo una matriz más amplia de posibles escenarios ambientales (Imbert 2002).

De acuerdo a la fuerza de selección predominante en el ambiente, los organismos deben destinar sus recursos diferencialmente entre crecimiento, almacenamiento y reproducción (Leishman 2001, Fenner 2005). Por ejemplo, muchos estudios han encontrado una relación negativa entre número y tamaño de semillas (Rees 1995, Rees y Westoby 1997, Eriksson y Jakobsson 1998, Guo et al. 2000, Jakobsson y Eriksson, 2000, Leishman 2001), así como una relación positiva entre el tamaño de las mismas y la supervivencia de las plántulas (Eriksson 1997, Jakobsson y Eriksson 2000). También se postula que las semillas pequeñas presentan una mayor capacidad de dispersión, ya que son producidas en mayor cantidad y pueden ser transportadas a mayor distancia por agentes bióticos y abióticos (Venable y Brown 1988, Greene y Johnson 1993, Guo et al. 2000). Por

otro lado, los individuos provenientes de semillas más grandes serían mejores competidores (Leishman 2001, Stanton 2002). Estas relaciones negativas entre las asignaciones de recursos son conocidas como compromisos o *trade-offs*, en los cuales un cambio genético que aumenta el fitness en una circunstancia, ineludiblemente provoca un sacrificio del fitness en otra (Grime 2001).

Aunque clásicamente propuestos para explicar diferencias interespecíficas (Tilman 1988, Grime 2001), en esta tesina investigué si estos compromisos ocurren también a nivel intraespecífico entre frutos heteromorfos. Para ello, utilicé a la especie anual *Centaurea solstitialis* (abrepuño, Asteraceae, Cynareae) como modelo de estudio. Los individuos de esta especie producen dos tipos de frutos (cipselas), con papus y sin papus, los que presuntamente difieren en su capacidad de dispersión. Específicamente, los frutos con papus se asume se dispersan a distancias mayores que los que no poseen papus (Venable 1985a, Riba et al. 2002, Imbert 2002). Debido al peso de los frutos (aproximadamente entre 0,001 g y 0,002 g; J. L. Hierro, datos sin publicar), se cree que la presencia de papus no favorece la dispersión por el viento (anemocoria), sino la dispersión por animales (zoocoria) (Roché 1991). Además, los frutos con papus poseen elaiosoma, una estructura que contribuye específicamente a la dispersión por hormigas (Riba 2002). Por el contrario, los frutos sin papus no presentan estructuras que les permitan dispersarse. Además, estos tipos de cipselas se dispersan en diferentes tiempos durante el año. En el verano, después de que las brácteas involucrales se han secado, la mayoría de los aquenios con papus centrales se dispersan mediante movimientos físicos de las plantas (Maddox 1981, Roché 1992). Las cipselas periféricas sin papus comienzan a dispersar más tarde, después de la caída del involucro y de las brácteas (Maddox 1981, Roché 1992).

En base a lo expuesto, en esta tesina evalué las siguientes hipótesis:

- a) Tal como lo postula la teoría de *trade-offs* para diferencias entre especies, existe una relación negativa entre la habilidad de dispersión y la de competencia en los frutos dimorfos de *C. solstitialis*.
- b) Si ocurre zoocoria por animales de gran porte de cipselas con papus, éstos no necesitarían reducir su peso para dispersarse más lejos, por lo que las diferencias en habilidades de dispersión pueden ocurrir sin costos para las habilidades de competencia.

Objetivos

Objetivo general

El objetivo general del presente trabajo es evaluar si las diferencias en las habilidades de dispersión entre diásporas heteromorfas confieren diferencias en las habilidades competitivas de los individuos resultantes a partir de ellas, utilizando como modelo de estudio a la especie anual *C. solstitialis*.

Objetivos específicos

- a. Evaluar diferencias en la habilidad competitiva entre cipselas con y sin papus de *C. solstitialis*.
- b. Evaluar diferencias en la habilidad de dispersión entre cipselas con y sin papus de *C. solstitialis*.
- c. Determinar el peso de cipselas con y sin papus de *C. solstitialis*.

Materiales y métodos

Experimento de competencia

Este experimento se llevó a cabo en el invernáculo de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa. Este invernáculo no cuenta con regulación de temperatura ni humedad, por lo tanto los experimentos fueron iniciados en la época en que las especies germinan naturalmente en el campo, otoño. Las semillas que se utilizaron en los ensayos se recolectaron durante la época de dispersión natural de cada especie. Para *Bromus catharticus* var. *rupestris* se colectaron semillas de cinco poblaciones y 30 individuos por población entre noviembre y diciembre de 2008 y enero de 2009. Las cipselas de *C. solstitialis* se colectaron también de cinco poblaciones y 30 individuos por población, muestreadas durante enero de 2009. En ambos casos, las semillas de todas las poblaciones fueron mezcladas y luego se seleccionaron semillas saludables y que aparentemente contenían embriones para los ensayos. Se emplearon macetas plásticas de una capacidad de 800 ml y una mezcla de 3:1 de suelo de caldenal:suelo de médano. Para excluir semillas que pudiesen estar en el banco de semillas se tamizó el suelo con una malla de 0,701 mm. Para evaluar la habilidad competitiva de los distintos tipos de frutos de *C. solstitialis*, se establecieron tratamientos con individuos de esta especie en competencia intramórfica (plantas provenientes del mismo tipo de cipsela), intermórfica (plantas provenientes de distinto tipo de cipsela) e interespecífica (plantas de cipselas con o sin papus vs. *B. catharticus* var. *rupestris*) y creciendo solos (provenientes de cipselas con o sin papus y *B. catharticus* var. *rupestris*). La selección de *B. catharticus* var. *rupestris*

responde a que es una gramínea anual común en sitios disturbados de la zona (Rúgolo de Agrasar et al. 2005). Para simular diferente presión de competencia se sembraron semillas en las siguientes densidades: 1 (individuos creciendo solos), 2, 10 y 20 por maceta usando semillas de una especie (y en caso de *C. solstitialis* los dos tipos de cipselas) y de las dos especies mezcladas en una proporción 50:50 (Lortie et al. 2009). Los tratamientos de menores densidades (1 y 2) fueron replicados 13 veces cada uno, en tanto que los de mayores densidades (10 y 20) fueron replicados cinco veces cada uno. Este diseño experimental permite que los datos puedan ser analizados mediante la utilización de análisis de regresión como de análisis de la varianza (ANDEVA) (Cottingham et al. 2005; ver detalles debajo). Para las siembras se utilizó una grilla marcada de manera de poder identificar *a posteriori* los individuos provenientes de cipselas con y sin papus. Una vez sembradas, las semillas fueron regadas hasta saturar el suelo de las macetas, acción que se realizó cuidadosamente para asegurar que las semillas no se muevan del lugar donde fueron sembradas y poder luego identificar el tipo de aquenio del que se originó el individuo. Los individuos que no emergieron al cabo de 10 días de realizada la siembra fueron reemplazados para mantener las densidades experimentales establecidas. También se dejaron cinco macetas plásticas con la mezcla de suelo sin el agregado de semillas para evaluar la efectividad del tamizado efectuado al suelo. De esta manera, el número total de macetas fue de 159. El experimento comenzó en abril de 2009 y tuvo una duración de 4 meses. Durante este tiempo no se agregaron fertilizantes y se regó cuando fue necesario.

Debido a la presencia de organismos de la especie *Tetranychus urticae* (arañuelas rojas) en el invernáculo (Luciano Carassay, com. pers.) se aplicó el acaricida sistémico Mamboretá (ingrediente activo dimetoato) a la semana de ocurrida la mayor parte de la emergencia de las plantas. Si bien el prospecto de este producto señala que el mismo no es fitotóxico, esto fue verificado para las especies de este estudio mediante su aplicación inicial a plantas de cinco macetas elegidas al azar. Debido a que no se observaron signos de fitotoxicidad en estas plantas, se procedió a su aplicación a las plantas de todas las macetas con la regularidad sugerida en el prospecto.

Durante el experimento se registró el tiempo de emergencia de las plantas y para las cipselas de *C. solstitialis* se calculó la tasa de germinación mediante el índice de Timson $\sum n$, donde n es el porcentaje de germinación diaria acumulado por cada día del ensayo (Timson 1965, Baskin y Baskin 2001). Al finalizar el experimento, la biomasa aérea de todas las plantas fue cosechada y secada a 60°C hasta peso constante.

Para verificar si los dos tipos de cipselas difieren en su viabilidad, así como también para evaluar el estado de los frutos que se utilizaron en los ensayos, se realizó la prueba de tetrazolium (Cottrell 1947) a 100 cipselas de cada tipo distribuidas en cinco cápsulas de Petri en grupos de a 20.

Peso de los frutos

Para comprender la relación entre la habilidad competitiva de las plantas y el peso de las cipselas de las que provienen, se pesaron 50 frutos de cada tipo, y a aquellos con papus se les determinó también su peso luego de la eliminación experimental de éstos.

Dispersión por animales

Para verificar si la presencia de papus favorece la dispersión por animales (exozoocoria), y por lo tanto verificar si existen diferencias entre los dos tipos de cipselas en su distancia de dispersión, así como también analizar su dispersión a través del tiempo, se pasaron cueros de liebre, zorro y zorrino por cinco poblaciones de abrepuño y a lo largo de una distancia de 100 metros en cada una de ellas. Este procedimiento se repitió una vez por mes a partir de enero (comienzo de la dispersión de los frutos) y finalizó en julio, cuando el número de cipselas adheridas a los cueros fue cercano a cero. Luego de cada pasada en cada población los frutos adheridos a los cueros fueron retirados manualmente y separados por tipo. Los datos que se muestran resultaron de la suma de las cipselas encontradas en los tres tipos de cueros utilizados por cada población.

Distancia de dispersión

Con el objeto de evaluar diferencias en la distancia de dispersión de cipselas con y sin papus, se establecieron trampas de semillas (0,08 m de diámetro x 0,11 m de profundidad) a 0 m, 1 m, 2 m, 4 m, 8 m, 16 m y 32 m en transectas demarcadas a partir del borde de cinco poblaciones de *C. solstitialis*. En cada distancia, se establecieron dos trampas, separadas por 0,05 m, y en cada población se trazaron cuatro transectas, a excepción de una población en la que sólo se pudieron trazar tres. Las poblaciones fueron seleccionadas de manera que éstas estuviesen alejadas de otras poblaciones de la especie por una distancia superior a los 50 m. El muestreo comenzó en enero, luego del inicio de la dispersión de los frutos de esta especie y continuó hasta julio, mes en el que generalmente finaliza la dispersión de los mismos. Debido a que algunas de las poblaciones de abrepuño empleadas estaban más avanzadas en su madurez, el ensayo en ellas fue concluido con

anterioridad al mes de julio. En el laboratorio se determinó la proporción de cipselas con y sin papus presentes en las muestras.

Número de cipselas con y sin papus

La información sobre el número de frutos con y sin papus producidos por *C. solstitialis* proviene de poblaciones de California (Benefield et al. 2001), ya que tal número es desconocido para las poblaciones de nuestra región. Para generar información local, se embolsaron veinte inflorescencias (capítulos), una por individuo, de cinco poblaciones de esta especie, excepto una población en la que se embolsaron 30 inflorescencias (N=110). Las bolsas se colocaron una vez que las inflorescencias comenzaron a tomar color amarillo pálido, indicando el final de la polinización. Una vez finalizada la fructificación se colectaron las bolsas y se trajeron al laboratorio para proceder al conteo de las cipselas.

Análisis estadístico

Las diferencias en la biomasa aérea de las plantas entre los distintos tratamientos de competencia y densidades fueron evaluadas mediante análisis de regresión no lineal, y posteriormente las pendientes de las curvas fueron comparadas con el test-t. Debido a que los datos no se ajustaron a la forma de una recta, éstos fueron además analizados con ANDEVA de dos vías, donde tanto tipo de cipsela como densidad fueron considerados factores fijos. Los datos debieron ser transformados con logaritmo (Zar 2003) de manera de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad del análisis.

El número de cipselas adheridas a los cueros en los distintos meses fue comparado por ANDEVA de dos vías de medidas repetidas, donde el tipo de cipsela fue incluido como un factor fijo y tiempo como el factor de dentro del sujeto (*the within subject effect*); comparaciones *post-hoc* fueron realizadas con el test de Tukey. El número de frutos encontrados en los vasos a distancias crecientes en las poblaciones de la especie fue analizado con análisis de regresión no lineal.

Los pesos de los frutos fueron comparados mediante ANDEVA de una vía. En tanto que el número de cipselas por inflorescencia y los datos de viabilidad fueron analizados mediante el test no paramétrico Mann-Whitney, debido a que ninguna transformación de los datos corrigió la falta de homocedasticidad de las varianzas.

Finalmente, las tasas de germinación de ambos tipos de frutos fueron comparados por el test-t.

Todos los análisis se realizaron mediante el uso del programa SigmaPlot versión 11.0 para Windows (SigmaPlot Inc., 2008). Las diferencias obtenidas fueron consideradas estadísticamente significativas cuando el valor de probabilidad fue menor al 5%.

Resultados

Experimento de competencia

Como era esperable, la biomasa de las plantas provenientes de ambos tipos de cipselas decreció con el aumento de la densidad en todos los tratamientos (Fig. 1).

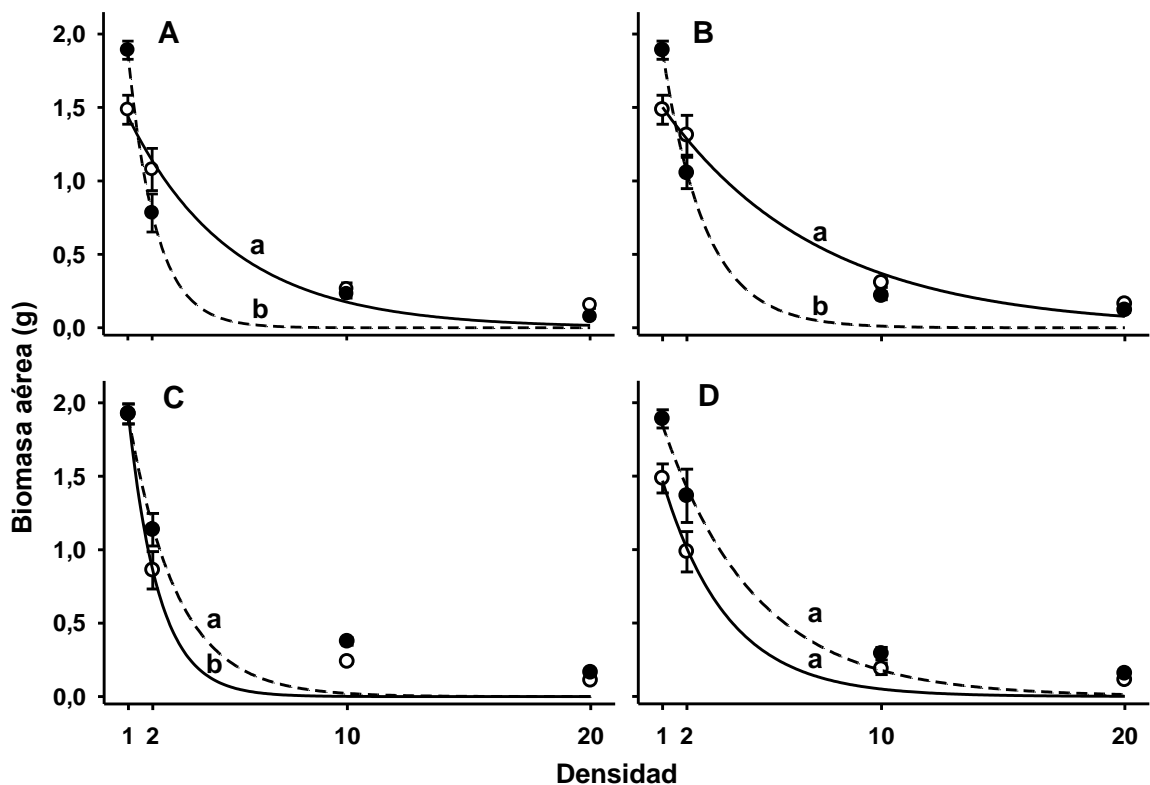


Figura 1. Relación entre biomasa aérea y densidad de *C. solstitialis* (con papus, círculos blancos, línea entera; sin papus, círculos negros, línea cortada) y *B. catharticus* var. *rupestris* en (A) competencia intermórfica, (B) competencia interespecífica –biomasa de *C. solstitialis*, (C) competencia interespecífica –biomasa de *B. catharticus* var. *rupestris* y (D) competencia intramórfica. Los círculos representan la media \pm 1EE. En todos los casos un modelo exponencial negativo fue el que mejor explicó la relación entre las variables ($R^2_{\text{comp.intermórfica con papus}} = 0,65$, $R^2_{\text{comp.intermórfica sin papus}} = 0,83$; $R^2_{\text{comp.interespecífica } C. \text{ solstitialis con papus}} = 0,69$, $R^2_{\text{comp.interespecífica } C. \text{ solstitialis sin papus}} = 0,86$; $R^2_{\text{comp.interespecífica } B. \text{ catharticus var. rupestris -con papus}} = 0,83$, $R^2_{\text{comp.interespecífica } B. \text{ catharticus var. rupestris -sin papus}} = 0,81$; $R^2_{\text{comp.intramórfica con papus}} = 0,68$, $R^2_{\text{comp.intramórfica sin papus}} = 0,72$; $p < 0,05$ en todos los casos). Letras distintas sobre las curvas muestran diferencias significativas.

Tanto en los tratamientos de competencia intermórfica (pendiente sin papus, 4,565) como interespecífica (papus, 1,755; sin papus, 3,354), los individuos producidos a partir de cipselas con papus superaron competitivamente a aquellas sin papus (t_{70} : -4,377, $p < 0,001$ y t_{70} : -4,450, $p < 0,001$, respectivamente, Fig. 1A, 1B). De manera similar, los individuos provenientes de cipselas con papus redujeron en mayor medida la biomasa de *B. catharticus var. rupestris* que los individuos de cipselas sin papus (papus, 4,298; sin papus, 3,158; t_{70} : 2,086, $p=0,041$; Fig. 1C.). Por el contrario, no se observaron diferencias entre cipselas con y sin papus en el tratamiento de competencia intramórfica (papus, 2,139; sin papus, 2,400; t_{70} : 0,810, $p=0,421$; Fig. 1D).

El análisis de los datos mediante ANDEVA de dos vías confirmó en general los obtenidos mediante análisis de regresión (Tabla 1). El ANDEVA y la prueba post-hoc de Tukey permitieron además detectar las densidades específicas en las cuales la biomasa de las plantas fue diferente (Tabla 2).

Tabla 1. Resultados del ANDEVA de dos vías comparando la biomasa aérea de las plantas provenientes de cipselas con papus y sin papus de *C. solstitialis* y plantas de *B. catharticus var. rupestris* en las diferentes densidades fijadas.

Tratamiento	Factor	GL	F	P
Intermórfico	Tipo de cipsela	1	4,276	0,04
	Densidad	3	126,996	<0,001
	Tipo de cipsela x densidad	3	4,096	0,01
Interespecífico (<i>C. solstitialis</i>)	Tipo de cipsela	1	4,208	0,044
	Densidad	3	229,77	<0,001
	Tipo de cipsela x densidad	3	4,698	0,005
Interespecífico (<i>B. catharticus var. rupestris</i>)	Tipo de cipsela	1	14,508	<0,001
	Densidad	3	233,824	<0,001
	Tipo de cipsela x densidad	3	2,349	0,081
Intramórfico	Tipo de cipsela	1	14,104	<0,001
	Densidad	3	175,881	<0,001
	Tipo de cipsela x densidad	3	0,256	0,857

Tabla 2. Resultados de la prueba post-hoc Tukey, para el factor tipo de cipsela en las distintas densidades fijadas.

Tratamiento	Densidad	P
Intermórfico	1	0,002
	2	0,03
	10	0,671
	20	0,010
Interespecífico (<i>C.solstitialis</i>)	1	0,027
	2	0,066
	10	0,065
	20	0,080
Interespecífico (<i>B.catharticus</i> var. <i>rupestris</i>)	1	-
	2	0,115
	10	<0,001
	20	0,03
Intramórfico	1	0,002
	2	0,112
	10	0,105
	20	0,094

La tasa de germinación fue también mayor en las cipselas con papus que en las cipselas sin papus (Índice de Timson: $276 \pm 4,4096$ [1 DE] vs. $167 \pm 2,8040$, respectivamente; t_{162} : 2,303, $p=0,023$), pero no se observaron diferencias en viabilidad entre ellas (con papus= 100 ± 0 ; sin papus= 98 ± 2 ; $U=10.000$, $p=0,690$).

Peso de los frutos

Los frutos con papus resultaron ser más pesados que los sin papus, aún después de haberles removido experimentalmente el papus ($F_{2,149}=52,196$, $p<0,001$; Fig.2).

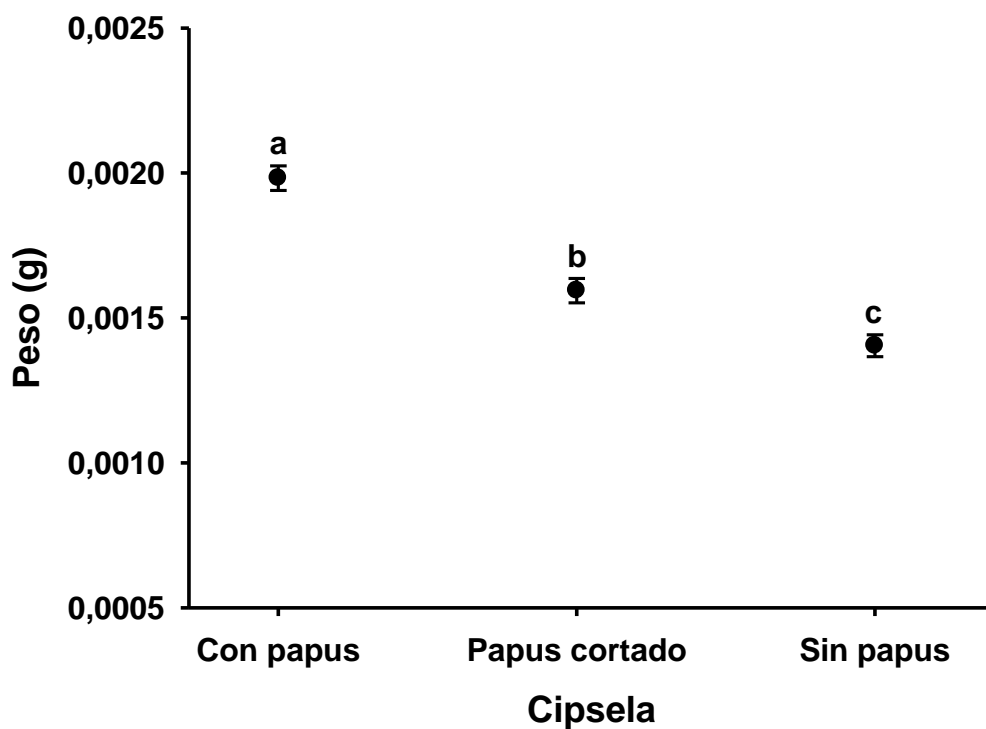


Figura 2. Peso de cipselas con papus, con papus removido y sin papus en *C. solstitialis*. Los símbolos representan la media \pm 1EE. Distintas letras sobre los círculos indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

Dispersión por animales

Los frutos con y sin papus difirieron en su capacidad para adherirse a los cueros de los animales; asimismo, el número de cipselas presentes en las pieles también varía a través del tiempo ($F_{\text{tipo de cipsela } 1,69}=107,006$, $p<0,001$; $F_{\text{tiempo } 6,69}=28,113$, $p<0,001$; Fig. 3). Las cipselas con papus se encontraron en los cueros desde el mes de enero, mientras que las sin papus aparecieron recién en febrero. En los últimos meses del ensayo, la cantidad de frutos con papus comenzó a disminuir acercándose al número de cipselas sin papus adheridas a los cueros; situación que se evidencia en la interacción detectada entre ambos factores analizados ($F_{\text{tipo de cipsela } \times \text{ tiempo } 6,69}=34,977$, $p<0,001$).

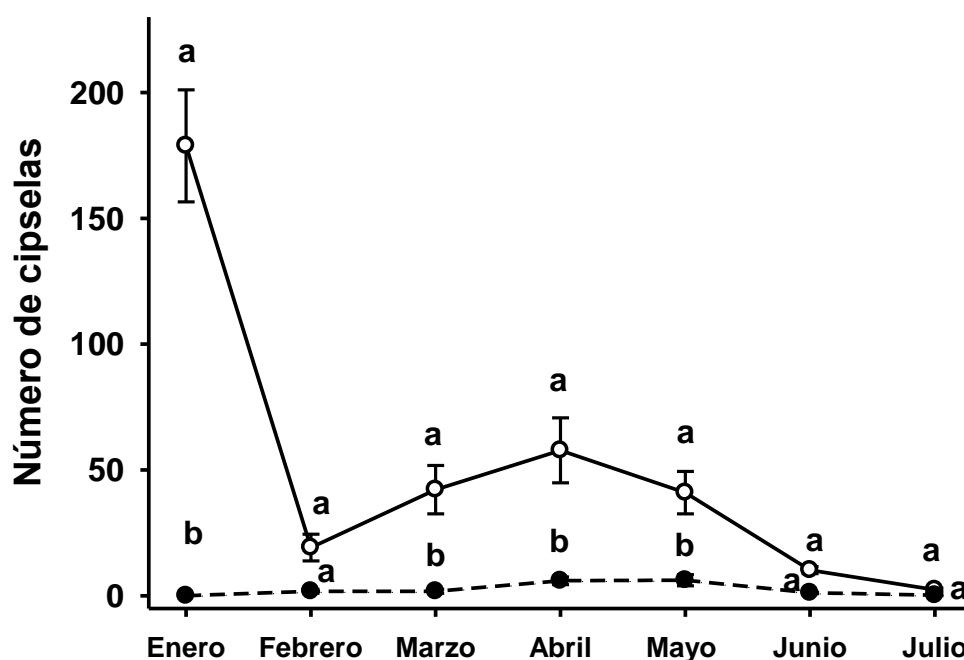


Figura 3. Número de cipselas con papus (símbolos blancos, línea entera) y sin papus (símbolos negros, línea cortada) de *C. solstitialis* adheridas a los cueros desde los meses de enero a julio. Los símbolos representan la media \pm 1EE de 5 poblaciones de la especie. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tipos de cipselas en cada mes de acuerdo a la prueba post-hoc de Tukey.

Distancia de dispersión

El número de cipselas con y sin papus disminuyó con la distancia a la población, a excepción de los frutos sin papus durante el verano temprano (enero y febrero) donde no se encontraron frutos de este tipo (Fig. 4 A). Consistente con los resultados obtenidos en el ensayo de dispersión por animales, los frutos sin papus presentan un retraso en su dispersión con respecto a los frutos con papus, apareciendo en las trampas a partir del verano tardío (marzo). Las cipselas sin papus sólo se encontraron en las muestras correspondientes a los cero metros, en cambio los frutos con papus se encontraron en las trampas hasta el metro de distancia en el verano tardío e invierno temprano (Fig 4B, 4D) y hasta los dos metros en el verano temprano y otoño (Fig. 4A, 4C). También se encontraron cipselas con papus en las trampas a los dieciséis metros durante el verano temprano y a los ocho metros durante el otoño, pero debido a que eran uno y dos frutos respectivamente en las muestras, esos valores no se detectan en la figura.

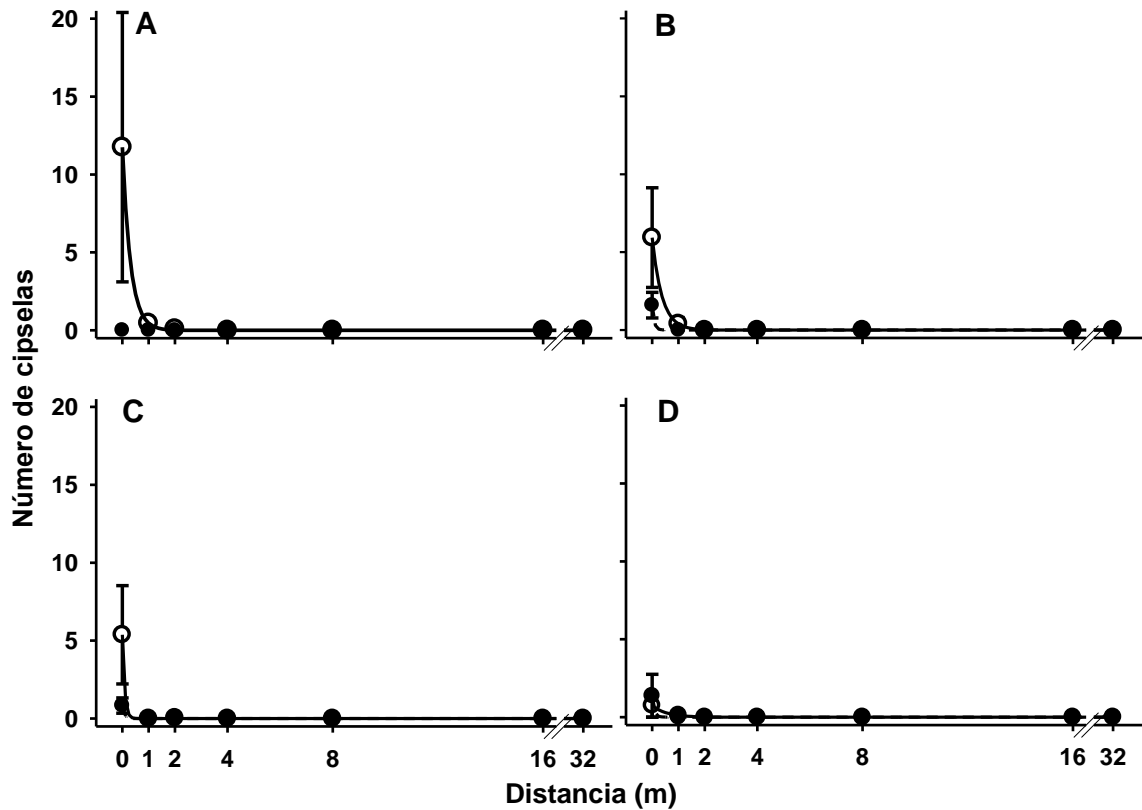


Figura 4. Número de cipselas con papus (símbolos blancos) y sin papus (símbolos negros) de *C. solstitialis* en relación a distancias crecientes desde la población en (A) verano temprano (enero-febrero), (B) verano tardío (marzo), (C) otoño (abril-junio) e (D) invierno temprano (julio). En todos los casos un modelo exponencial negativo fue el que mejor explicó la relación de las variables ($R^2_{\text{verano temprano-con papus}}=0,28$; $R^2_{\text{verano tardío-con papus}}=0,42$, $R^2_{\text{verano tardío-sin papus}}=0,45$; $R^2_{\text{otoño-con papus}}=0,45$, $R^2_{\text{otoño-sin papus}}=0,45$; $R^2_{\text{invierno temprano-con papus}}=0,45$, $R^2_{\text{invierno temprano-sin papus}}=0,46$; $p<0,05$ en todos los casos).

Número de cipselas con y sin papus

El número de cipselas con papus producido en cada inflorescencia fue aproximadamente cinco veces superior al de cipselas sin papus ($U=127,500$, $p<0,001$; Fig. 5).

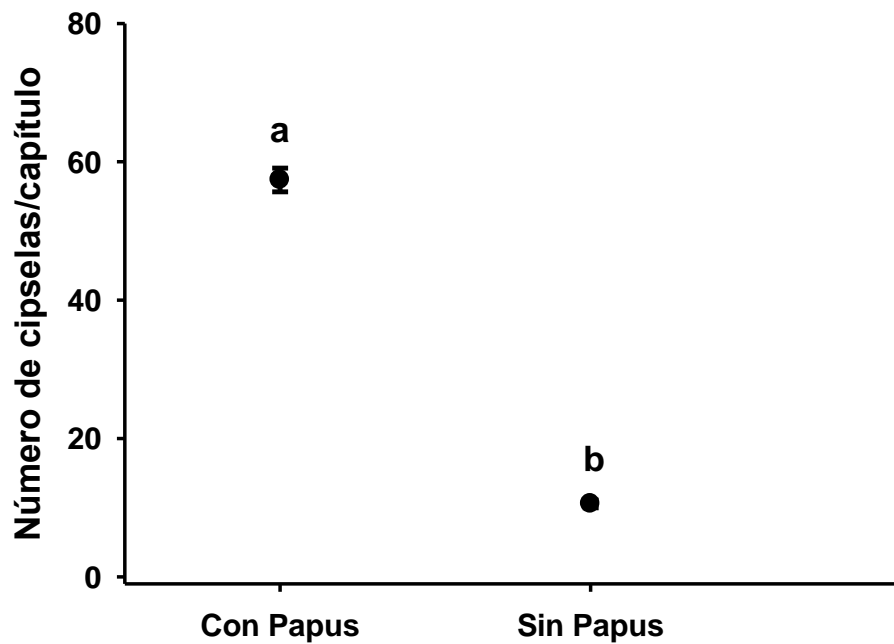


Figura 5. Número de cipselas con y sin papus por capítulo. Los símbolos representan la media \pm 1EE. Letras distintas indican diferencias

Discusión

La propuesta de la existencia de un compromiso (*trade-off*) entre colonización y competencia fue elaborada para explicar la coexistencia de especies en los distintos estadios de la sucesión ecológica (Tilman 1988, Pacala y Rees 1998, Stanton 2002). Específicamente, esta idea plantea que las especies que dominan en los estadios tardíos de la sucesión invierten menos energía en dispersión, ya sea mediante una menor producción de diásporas y/o limitada distancia de dispersión (Werner y Platt 1976, Denno et al. 1989, Stanton 2002), que las especies de los estadios tempranos. Las especies adaptadas a una estrategia de vida fugitiva (aquellas que dominan en los primeros estadios de la sucesión) producen generalmente un número alto de diásporas relativamente pequeñas y con grandes habilidades de dispersión. Esto resulta en una inversión menor en otras habilidades, como por ejemplo la de competencia (MacArthur y Wilson 1967, Turnbull et al. 1999, Stanton 2002).

Las diásporas que se mantienen más cerca de la planta madre y presentan una germinación más retrasada en el tiempo representan una estrategia de bajo riesgo, en tanto que aquellas que se dispersan más lejos y germinan más rápido representan una estrategia

de alto riesgo, ya que esta germinación temprana será ventajosa si las condiciones ambientales son las adecuadas (Venable 1985a, Imbert 2002, Braza 2010). De acuerdo a mis resultados, en *C. solstitialis* el dimorfismo de los frutos permite una dispersión espacial y temporal diferencial de las diásporas, ya que existen diferencias en la capacidad de dispersarse entre los frutos con y sin papus (Fig. 3, 4). Además, estos últimos presentan un retardo en la germinación y no existen diferencias en la viabilidad entre ambos tipos de cipselas. Esta diferencia en el tiempo en que germinan los dos tipos de frutos coincide con los resultados obtenidos por Hierro et al. (2009). En conjunto, ambos tipos de cipselas proveen al abrepunio de alternativas adecuadas a la estrategia de bajo y alto riesgo anteriormente mencionada.

En cuanto al compromiso entre número-tamaño de semillas, generalmente existe una fuerte selección a producir más cantidad de semillas, ya que significa un mayor número de plántulas, cuando las condiciones que han de enfrentar las diásporas son más imprevisibles y muchas no lograrán desarrollarse. Por su parte, las semillas de mayor tamaño implican plántulas más grandes, que pueden establecerse mejor, por su mayor capacidad competitiva, que aquellas originadas de semillas más pequeñas (Guo 2000, Leishman 2000, Leishman 2001, Braza 2010). En *C. solstitialis*, las cipselas con papus tuvieron un peso superior, aún con la remoción del papus (Fig. 2). Por otro lado, los frutos con papus se presentan en mayor número por inflorescencia que aquellos sin papus (Fig.5), en coincidencia con lo informado por Benefield et al. (2001) para poblaciones de California. Por lo tanto, en esta especie las diásporas más pesadas son también las que se producen en mayor número, sin evidencias a nivel intraespecífico del trade-off entre número y tamaño de semillas

La presencia del papus les permite adherirse a los pelos de los animales y de esta manera dispersar a grandes distancias (Fig. 3). Además, como puede observarse en mis resultados el pico de dispersión de las cipselas con papus durante el mes de enero supera en más de cinco veces, proporción en que estos frutos se producen por inflorescencia (Fig. 5), al pico de dispersión de las cipselas sin papus en abril. También un gran número de frutos con papus cae cerca de la planta madre durante el tiempo de dispersión de los mismos (Fig. 4). La diferencia en el momento de dispersión entre ambos tipos de cipselas encontrada en los ensayos de dispersión, coincide con lo expuesto por Roché (1992), y es una característica muy común entre las Asteraceae, en particular las de la tribu Cynareae. Por otro lado, las cipselas con papus originaron plántulas competitivamente superiores a las producidas por frutos sin papus en los tratamientos de competencia intermórfica e

interespecífica (Fig. 1A, 1B). Aunque desconocido, este puede considerarse un resultado esperable ya que, como fue mencionado, los frutos con papus son más pesados que los sin papus. En este caso, las cipselas con papus, al ser más abundantes, grandes y poseer estructuras de dispersión, podrían explorar y competir con éxito en una variedad de ambientes, con presencia de plantas de su misma y/o de diferentes especies. Tampoco se evidencia, entonces, a nivel intraespecífico, el compromiso entre dispersión y competencia.

Nuestra región exhibe grandes variaciones interanuales de lluvia, en particular durante los meses de invierno, un período crítico para la supervivencia poblacional de *C. solstitialis* (Hierro et al. 2009). En este contexto ambiental, los frutos con papus podrían representar una estrategia en la que se maximiza la ocupación de sitios en años favorables, en tanto que los frutos sin papus una en la que se minimizan los efectos poblacionales negativos en años desfavorables (Cohen 1966, Venable et al. 1998, Hierro et al. 2009). *Centaurea solstitialis* ocupa un amplio rango de distribución alrededor del mundo, incluyendo regiones con diversos regímenes de lluvia (Maddox et al. 1985). Futuras investigaciones deberían estudiar si las diferencias entre los tipos de frutos observadas aquí también ocurren en poblaciones expuestas a climas menos variables.

Referencias

- Baker, G. A. y D. J. O'Dowd. 1982. Effects of parent plant density on the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra*. *Journal of Ecology* 70:201-215.
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 2001. *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press.
- Benfield, C. B. y J. M. DiTomaso and G. B. Kyser. 2001. Reproductive biology of yellow starthistle: maximizing late –season control. *Weed Science* 49:83-90.
- Brändel, M. 2004. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora* 199:228-233.
- Braza, R. et al. 2010. Natural variation of fecundity components in a widespread plant with dimorphic seeds. *Acta Oecologica* 36:471-476.

- Burke A. 1995. *Geigeria alata* in the Namib desert, seed heteromorphism in an extremely arid environment. *Journal of Vegetation Science* 6:473–478.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119-129.
- Cottingham, K. L et al. 2005. Knowing when to draw the line: designing more informative ecological experiments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 145–152.
- Cottrell, H. J. 1947. Tetrazolium salt as a seed germination indicator. *Nature* 159: 748.
- D'Antonio, C. M; R. F. Hughes y P. M. Vitousek. 2001. Factors influencing dynamics of two invasive C₄ grasses in seasonally dry hawaiian woodlands. *Ecology* 82:89-104.
- Denno, R. E. et al. 1989. Reproductive cost of flight capability: a comparison of life history traits in wing dimorphic planthoppers. *Ecological Entomology* 14:31-44.
- Eriksson, O. 1997. Colonization dynamics and relative abundance of three plants species (*Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella* and *Hypochaeris maculata*) in dry semi-natural grasslands. *Ecography* 20:559–568
- Eriksson, O. y A. Jakobsson. 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology* 86:922–933.
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The Ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- Flint, S. D y I. G. Palmblad. 1978. Germination dimorphism and developmental flexibility in the ruderal weed *Heterotheca grandiflora*. *Oecologia* 36:33-43.
- Giberti, G. C. 1984. Morfología y modo de crecimiento del fruto en los géneros *Trachystoma* O. E. Schulz y *Ceratocnemum* Cosson & Balansa (*Brassicaceae*, *Cruciferae*). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 41: 59-81.
- Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Wiley.

- Guo, Q. et al. 2000. Constraints of seed size on plant distribution and abundance. *Ecology* 81:2149-2155.
- Hernández Bermejo, J. E. y M. Clemente Muñoz. 1984. Significado ecológico de la heterocarpia en diez especies de la tribu *Brassicaceae*. El caso de *Fezia pterocarpa* Pitard. *Anales del Instituto Botánico Canavilles* 34: 279-302.
- Hierro, J. L. et al. 2009. Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos* 118:529-538.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 13:201-28.
- Imbert, E. 2002. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5:13-36.
- Jakobsson, A. y O. Eriksson. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88:494–502.
- Jakobsson, A. y O. Eriksson. 2003. Trade-offs between dispersal and competitive ability: a comparative study of wind-dispersed Asteraceae forbs. *Evolutionary Ecology* 17: 233–246.
- Kinlan, B. P. y S. D. Gaines. 2003. Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: A community perspective. *Ecology* 84:2007-2020.
- Leishman, M.R. et al. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner, M., *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing.
- 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: 294–302.

- Lortie, C. J et al. 2009. Cage matching: head to head competition experiments of an invasive plant species from different regions as a means to test for differentiation. *PloS ONE* 4:1-5.
- MacArthur, R.H. y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Maddox, D.M. 1981. Introduction, phenology, and density of yellow starthistle in coastal, intercoastal, and central valley situations in California. Department of Agriculture. Agricultural Research Service.
- Maddox, D. M. et al. 1985. Distribution of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) and russian knapweed (*Centaurea repens*). *Weed Science* 33: 315-327.
- Mandák, B. y Pyšek. 2001. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: The role of heterocarpy. *Journal of Ecology* 89:159-165.
- Pacala, S. W. y M. Rees. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypothesis explaining successional diversity. *American Naturalist* 152:729-737.
- Rees, M. 1995. Community structure in sand dune annuals: is seed weight a key quantity? *Journal of Ecology* 83:857-863.
- Rees, M. y M. Westoby. 1997. Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos* 78:116-126.
- Riba, M. et al. 2002. Fire and species range in Mediterranean landscapes: an experimental comparison of seed and seedling performance among *Centaurea* taxa. *Journal of Biogeography* 29:135-146.
- Roché, B.F. 1991. Achene dispersal in yellow starthistle (*Centaurea solstitialis* L.). *Northwest Science* 66: 62-65.

- Rúgolo de Agrasar, Z. E; Steibel, P.E y H. O. Troiani. 2005. Manual ilustrado de las gramíneas de la Provincia de la Pampa. Santa Rosa. Editorial de la Universidad Nacional de La Pampa.
- Ruiz de Clavijo, E. 2000. The role of dimorphic achenes in the biology of the annual weed *Leontodon longirrostris*. *Weed Research* 41: 275-286.
- Ruiz de Clavijo, E. 2002. Role of within-individual variation in capitulum size and achene mass in the adaptation of the annual *Centaurea eriophora* to varying water supply in a mediterranean environment. *Annals of Botany* 90:279-286.
- Silvertown, J.W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior, the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *The American Naturalist* 124: 1–16.
- Stanton, M. L et al. 2002. Competition-colonization trade-offs in a guild of african acacia-ants. *Ecological Monographs* 72:347-363.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press.
- Timson, J. 1965. New method of recording germination data. *Nature* 207: 216-217.
- Turnbull, L. A., M. Rees, y M. J. Crawley. 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87:899-912.
- Venable, D.L y D.A. Levin. 1985a. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*: I. Achene structure, germination and dispersal. *Journal of Ecology* 73:133-145.
- Venable, D. L y D. A. Levin. 1985b. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*: II. Demographic variation within populations. *Journal of Ecology* 73:743-755.

Venable, D. L et al. 1998. Seed morphometrics and adaptive geographic differentiation. *Evolution* 52:344-354.

Wang, L. et al. 2008. Germination of dimorphic seeds of the desert annual halophyte *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae), a C4 plant without kranz anatomy. *Annals of Botany* 102: 757–769.

Werner, P.A. y Platt, W.J. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (Solidago:Compositae). *American Naturalist* 110:959–971.

Zar J. 2003. *Biostatistical Analysis*. Pearson Education, Inc.