

00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

17

MODELO DE LA RESPUESTA GERMINATIVA DE
DIFERENTES POBLACIONES DE *Wigandia urens*
(Ruíz et Pav.) Kunth EN UN GRADIENTE DE
TEMPERATURAS CONSTANTES.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A

299828

MARIA IVONNE REYES ORTEGA

DIRECTORA DE TESIS: Dra. ALMA D.L. OROZCO SEGOVIA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A IVONNE
Y
A SU ÁNGEL DE AMOR
(*Cocus lalus*)

"La belleza de la naturaleza no esta siempre a la vista, y mientras tratamos de comprenderla fisiológicamente; más disfrutamos de nuestra existencia".

(*Wigandia urens*, 2001)

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Alma Orozco, Directora de esta tesis, y "Madre Académica". Por su admirable trabajo y dedicación en el campo de la fisiología, por el enriquecimiento y respeto que me brindó durante todos estos años; mil gracias con toda mi ALMA.

A mi comité tutorial: M. en C. Ma. Esther Sánchez y a la Dra. Alicia Brechú. Por sus atinados y oportunos comentarios.

A mis Sinodales: Dra. Judith Marquez, Dra. Pilar Huante, M. en C. Martha Martínez y al M. en C. Gerardo Rivas, por compartir su experiencia y enriquecer este trabajo.

Gracias a mis Padres: Ramiro y Aurora; a mi querido y muy amado hermano Miguel Ángel ("El gran Gus"), a mi "hermanito" Jorge Eduardo (*Cocus lalus*), a su madre y a su tía Lola, por ser parte de mi vida.

A Mis amigas, amigos y compañeros. Mil gracias por su apoyo, cariño y amistad.

A Mariana, Ana, Lourdes, Paty, Adriana, Angeles, y a todas las mujeres que con su inteligencia, esfuerzo y amor, hacen de esta nación y del mundo entero un bello hogar. A pesar de.....

Esta investigación se apoyó por el proyecto Restauración Ecológica Investigación Básica sobre Propagación, Establecimiento y Sobrevivencia de Plantas Nativas, CONACyT REF: G 0011-N9607. En memoria, agradezco al Dr. Carlos Vázquez Y., este apoyo económico.

Hasta el fin... a David y sus programas y a mis canitos Yeti y Bianca.

ÍNDICE

I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	2
<i>JUSTIFICACIÓN</i>	4
<i>OBJETIVOS</i>	4
<i>HIPÓTESIS</i>	5
III. ANTECEDENTES	6
<i>LAS ESPECIES RUDERALES</i>	6
<i>FISIOLOGÍA DE LA GERMINACIÓN</i>	8
a) Las semillas	8
b) Germinación	9
EL MODELO PARA EL ANÁLISIS DE CURVAS DE GERMINACIÓN	18
<i>LA ESPECIE</i>	21
IV. MATERIAL Y METODOS	22
<i>AREA DE COLECTA</i>	22
<i>Sitios de recolección de semillas</i>	24
<i>Experimentos de Germinación</i>	24
<i>ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS</i>	26
V. RESULTADOS	29
VI. DISCUSIÓN	41
VII. CONCLUSIONES	51
VIII. LITERATURA CITADA	53
IX. APÉNDICES	60

I. RESUMEN

Wigandia urens, (Ruíz et Pav.) Kunth (Hydrophyllaceae), es una especie tropical, crece principalmente al sur del Valle de México; de amplia distribución, se encuentra desde el norte de México hasta Venezuela. Uno de los factores ambientales que determina la distribución geográfica de las especies es la temperatura, por lo que en este trabajo se analizó la respuesta germinativa de cinco poblaciones de *Wigandia urens* distribuidas en un gradiente altitudinal (1260-2700 msnm), a temperaturas que se encuentran en un intervalo entre 5 y 41°C (cada 2°C).

La germinación acumulada de cada población en el tiempo se modeló con una ecuación exponencial-sigmoide $y = a / 1 + b e^{-ct}$ que permitió calcular las tasas para alcanzar los percentiles de 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80 y 90% de germinación. Las tasas se ajustaron a la función matemática: $Y = a \text{Exp}(-b(X/c - 1)^2 + 1/(X - d))$ para determinar las temperaturas cardinales y el tiempo térmico para los percentiles de cada población.

Los resultados demostraron que existe una estrecha relación altitud - temperatura, que a su vez es un factor determinante en el ciclo de vida de las plantas, principalmente en el proceso germinativo. Las tasas de germinación y la capacidad germinativa de la especie, mostraron un comportamiento similar a una curva de distribución gaussiana, posiblemente como resultado de la dispersión geográfica de la especie a lo largo del gradiente altitudinal.

Palabras clave: temperatura base, temperatura tope, curva gaussiana, germinación, temperatura, tiempo térmico.

II. INTRODUCCIÓN

La germinación de las semillas está controlada principalmente por factores ambientales como la temperatura, la humedad y la luz; de estos factores depende que se rompa el reposo de la semilla, ya sea latencia o quiescencia. La profundidad del reposo de las semillas está determinado por factores intrínsecos a la especie y por los factores ambientales extrínsecos prevalecientes durante el desarrollo de la semilla (Baskin y Baskin, 1998).

Debido a que la germinación es un proceso termo-regulado está restringida a un intervalo de temperatura que se presenta en una época del año o en un área geográfica, pudiendo ser ésta una respuesta adaptativa (Thompson, 1973). Dado que la temperatura varía en dos grados centígrados por cada 100 m de altitud se considera como uno de los principales factores que limitan la distribución altitudinal de las especies (Barclay and Crawford, 1984; Pendry and Proctor, 1996; Buot y Okitsu 1999 y Gansert y col., 1999), al igual que limita la distribución latitudinal (Thompson, 1970a, 1970b, 1973, 1975).

La temperatura determina la capacidad germinativa de las semillas en un gradiente (Thompson, 1970a). En este intervalo se pueden identificar a las temperaturas cardinales: la óptima, la mínima y la máxima para la germinación (Probert, 1992). Para determinar estas temperaturas Thompson (1970a, 1970b, 1973, 1975) construyó curvas de germinación en las que se establece el tiempo en el que cada especie alcanza el 50% de germinación, en cada una de las temperaturas de un gradiente.

Otros autores consideran que las temperaturas cardinales deben ser definidas como la temperatura base (mínima) y temperatura máxima, las cuales junto con el tiempo térmico son características de cada especie (Probert, 1992), independientemente de la edad de la semilla (Ellis y col., 1986). Sin embargo, se ha reportado que factores físicos como la temperatura y la humedad pueden modificar estos parámetros dentro de la especie cuando se hace una imbibición regulada de las semillas, como en los tratamientos de endurecimiento (Ellis y Butcher, 1988 y Dahal y col., 1990).

El método planteado por estos autores para analizar el efecto de la temperatura, parte del análisis del inverso del tiempo en el que germinan las subpoblaciones porcentuales (percentiles 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80 y 90) correspondientes a una población de semillas de una especie determinada.

Wigandia urens, es un árbol o arbusto, con amplia distribución geográfica, típico de matorrales, áreas perturbadas y ruderales, con una gran capacidad colonizadora, por lo que crece en áreas pedregosas como los que se encuentran en el Valle de México, donde es característico del matorral xerófilo que cubre gran parte de los pedregales derivados del derrame del Chichinautzin (Rzedowski, 1979). Esta especie reúne a un taxón variable considerado con anterioridad como cuatro especies diferentes: *W. urens*, *W. caracasana*, *W. kunthii* y *W. scorpioides*, el primer binomio corresponde a la descripción más antigua de la especie (Rzedowski, 1979). En algunas zonas, particularmente en el Valle de México, la distribución de dicha especie cubre un amplio intervalo altitudinal, desde los 1260 hasta los 2700 metros sobre el nivel del mar, por lo que resulta importante establecer si las temperaturas cardinales

como el tiempo térmico para su germinación, presentan o no una variación dentro de la especie, atribuible a respuestas fenotípicas determinadas por las condiciones ambientales del gradiente altitudinal, en que cada población crece o a genotipos seleccionados por el mismo ambiente.

JUSTIFICACIÓN

Considerando la relación entre la altitud y la temperatura, en el presente trabajo se estudió la respuesta germinativa con respecto a la temperatura, de cinco poblaciones de *Wigandia urens* distribuidas en un gradiente altitudinal. Se buscó establecer los modelos que caractericen los diferentes parámetros de la germinación de la especie, así como estimar las temperaturas cardinales y el tiempo térmico.

Se espera encontrar que las temperaturas cardinales (base y máxima), así como el tiempo térmico difieran entre las poblaciones de acuerdo con su localización geográfica.

OBJETIVOS

GENERAL

Analizar la respuesta germinativa de diferentes poblaciones de *Wigandia urens* en un gradiente de temperaturas constantes.

PARTICULARES

ca Conocer la capacidad germinativa de cada una de las poblaciones de *Wigandia urens* en un gradiente de temperatura y determinar si sus diferencias se relacionan con la distribución altitudinal o con la presencia de algún mecanismo de latencia.

- ☞ Establecer la relación entre las temperaturas mínimas y máximas de la respuesta germinativa (capacidad y tasa de germinación) en un gradiente altitudinal para una zona subtropical y ajustar un modelo matemático a ésta.
- ☞ Establecer el modelo matemático, basado en la modificación de una distribución gaussiana, con el que se puedan ajustar las tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de las cinco poblaciones de *Wigandia urens* en función de la temperatura para así poder calcular la temperatura mínima (T_b), y temperatura máxima (T_m) y el tiempo térmico (Tt).

HIPÓTESIS

- ♦ Las poblaciones de *Wigandia urens* tienen diferencias fisiológicas en su germinación a lo largo de un gradiente altitudinal. Por lo tanto la capacidad y la tasa de germinación de *Wigandia urens* en respuesta a la temperatura cambiarán a lo largo de este gradiente altitudinal.
- ♦ Las tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de cada población de *Wigandia urens* en un gradiente de temperatura, pueden ajustarse a un modelo matemático con el que se pueden calcular T_b , T_m y el tiempo térmico.
- ♦ La capacidad germinativa de *Wigandia urens* está determinada por la temperatura, por lo que la magnitud de los cambios en la germinación (actividad enzimática) podrán ser descritos por el tiempo térmico.

III. ANTECEDENTES

LAS ESPECIES RUDERALES

Rzedowski (1978) agrupa bajo el término de maleza tanto a las especies ruderales (especies que crecen a la orilla de los caminos), como a las arvenses, que son plantas que se distinguen por ser favorecidas por la perturbación provocada por las actividades humanas, o bien porque al menos lo toleran. En México, estas especies invasoras tienen un importante grado de dispersión, lo que ayuda en la actualidad a que sea más abundante la vegetación secundaria que las comunidades maduras (Rzedowsky y Equihua, 1987).

Las especies invasoras están bien determinadas en sus características biológicas por presentar semillas a menudo pequeñas, de gran longevidad, y producidas en abundancia, poseer eficientes mecanismos de dispersión y requerimientos de germinación que se pueden cumplir en muchos ambientes diferentes (Grime, 1982 y Vázquez-Yanes y col., 1997). Por lo general, sus semillas presentan polimorfismo, que actúa como un mecanismo que previene la germinación de todas las semillas al mismo tiempo, lo que les permite formar bancos de semillas permanentes, es decir, son capaces de permanecer en latencia en el suelo por largos períodos de tiempo (Usher y col., 1988). Además, por lo general tienen ciclos de vida cortos, crecimiento rápido, floración abundante y temprana, tolerancia a un amplio intervalo de condiciones ambientales y capacidad de aclimatación. Presentan plasticidad morfo-fisiológica, o sea, adaptabilidad a la disponibilidad de recursos (luz, nutrimentos y agua), capacidad de reproducción vegetativa a partir de fragmentos de la planta y

resistencia al mal trato (pastoreo, pisoteo y otros daños mecánicos), entre otras características (Harlan y Wet, 1965; Usher y col., 1988).

En la vegetación de un área, existen tanto plantas nativas que forman parte de los ecosistemas naturales de un área geográfica, como plantas exóticas. Las primeras generalmente se ven afectadas de manera desfavorable por las transformaciones del ecosistema; aunque algunas también son favorecidas por el disturbio, como es el caso de *Wigandia urens*. Las segundas, se originan en otra área geográfica, pero han sido transportadas a estos lugares encontrando condiciones favorables para establecerse, reproducirse y en ocasiones competir exitosamente con las plantas nativas por espacio y recursos (Usher y col., 1988; Brockie y col., 1988).

Wigandia urens es una especie que presenta varias de las características propias de especies invasoras tales como: crecimiento rápido, floración abundante y temprana, producción de semillas pequeñas, numerosas y longevas, amplia distribución a la orilla de los caminos, carreteras y en general en sitios perturbados. Además presenta una amplia variedad morfológica por lo que se describió con nombres diferentes que actualmente se consideran sinónimos. Todo esto indica que es una especie que tiene plasticidad fisiológica y morfológica, con tolerancia a una amplia gama de condiciones ambientales y/o disposición de recursos; como ocurre con las especies invasoras (Rzedowski, 1979; Grime, 1982; Rzedowski y Rzedowski, 1985 y Usher, 1988).

FISIOLOGÍA DE LA GERMINACIÓN

a) Las semillas

La semilla es el producto final de la fecundación del óvulo y su maduración la principal vía para la reproducción en la gran mayoría de las plantas terrestres y acuáticas.

Generalmente son liberadas por la planta madre después de madurar, con lo que se inicia la dispersión, la renovación y la persistencia de las poblaciones de la especie, muchas de ellas llegan a formar parte de bancos de semillas presentes en el suelo y son elementos esenciales para la dinámica propia de la comunidad y para su regeneración (Vázquez-Yanes y col., 1997).

La semilla representa una de las etapas del ciclo de vida de las plantas, es una estructura en reposo, portadora y protectora del material genético, presenta material de reserva, principalmente grasas y carbohidratos, con un contenido menor de proteínas, cuya función es alimentar al embrión hasta que la fotosíntesis cubra este requerimiento (Vázquez-Yanes y col., 1997).

La mayoría de las semillas maduras son extremadamente secas, normalmente sólo contienen de un 5 a 10% de su peso total de agua (Raven y col, 1991). Los procesos metabólicos antes de la absorción de agua están muy reducidos o se llevan a cabo muy lentamente; en esta etapa la semilla está en una condición de vida interrumpida, debido principalmente a la carencia de agua, pero en presencia de ésta las semillas se embeben, con lo que se da inicio a la reactivación del metabolismo, por lo que se incrementa su tasa respiratoria, se activan las enzimas presentes en la semilla y se sintetizan otras que ayudarán a la digestión de las reservas alimenticias (Raven y col, 1991).

Las semillas pueden germinar inmediatamente (quiescencia) o permanecer en reposo (latencia), por diferentes causas, hasta que las condiciones ambientales sean favorables, algunas especies presentan cubiertas impermeables al agua y al intercambio de gases, por lo tanto necesitan de condiciones ambientales extremas que rompan la cubierta seminal para germinar (Fenner, 1985).

Una vez superadas las etapas de absorción de agua y la reactivación metabólica, la semilla germina y da origen a otra planta, ésta presenta un eje embrionario que consta típicamente de una radícula, un meristemo apical de vástago, un hipocótilo y uno o dos cotiledones. Sin embargo, no todos los embriones están bien diferenciados en sus órganos y tejidos, provocando que su madurez se lleve a cabo en el transcurso de la dispersión y antes de la germinación (Espinosa y Engleman, 1998).

Todas las semillas maduras tienen la posibilidad de germinar si las condiciones ambientales son las adecuadas, pero también existe la posibilidad de que se mantenga el metabolismo en suspensión en estas condiciones, lo que se denomina latencia (Bewley y Black, 1985 y Raven y col, 1991). Las semillas han desarrollado mecanismos que les permiten detectar cambios ambientales de temperatura, luz y humedad lo que les ayuda a asegurar con éxito su germinación y satisfacer las necesidades para el posterior establecimiento y crecimiento de las plántulas (Fenner, 1985).

b) Germinación

La germinación se presenta en tres fases, la primera se denomina imbibición y se caracteriza por una rápida absorción de agua y el reinicio del metabolismo (incremento

en la tasa respiratoria y rehidratación de las proteínas), principalmente (fase I); la segunda es una fase estacionaria (fase II) en la que no hay un incremento en el contenido de humedad de la semilla; en la última (fase III) se reinicia la absorción de agua, la cual da lugar al alargamiento del eje embrionario (Bewley y Black, 1985).

En la fase estacionaria también se presenta un aumento en la tasa de respiración, pero además hay una síntesis activa de ácidos nucleicos, enzimas, síntesis y activación de ácido ribonucleico, se forman más mitocondrias, se incrementa la síntesis de proteínas y se inician los procesos que van a dar lugar al alargamiento celular seguido de división celular. Durante los estadios iniciales el metabolismo de la germinación puede ser anaerobio y cambiar a aeróbico tan pronto como la testa se rompa y el oxígeno se difunda en su interior, sin embargo la presencia de oxígeno es indispensable para concluir el proceso germinativo (Black, 1970; Bewley y Black, 1985 y Raven y col, 1991).

Los requerimientos germinativos varían en todas las especies y están determinados por factores internos como la viabilidad y la latencia de las semillas, los cuales están determinados genéticamente pero pueden ser modificados por factores externos como las condiciones ambientales como el agua, la luz, la temperatura, ciertos gases (CO_2 y O_2), y algunas sustancias químicas (como los nitratos) en menor proporción, que prevalecieron durante la formación de la semilla, las cuales pueden tener un efecto en el embrión a través de la planta madre o en forma casi directa, sólo modificadas por los tejidos maternos que rodean al embrión. (Mayer y Shain, 1974; Bewley y Black, 1982 y Smith, 1983). La edad de la semilla (Priestley, 1986), las condiciones de colecta y de almacenamiento de las mismas, son factores que pueden

modificar la percepción que el embrión tenga de su ambiente y su respuesta al mismo (Roberts, 1973; Hendry y Grime, 1993).

Se ha demostrado que en algunas especies las semillas de la misma planta madre difieren en su comportamiento germinativo, es decir, que entre individuos, poblaciones y lotes de semillas de la misma especie hay una distribución diferencial de la sensibilidad de las semillas a las condiciones ambientales para su germinación (Wulff, 1995). Este heteroblastismo puede ayudar a que sólo una porción de las semillas germine bajo condiciones específicas, con lo cual se asegura la sobrevivencia de las especies en una determinada área (Guterman, 1982).

Las semillas con latencia fisiológica pueden presentar cambios continuos entre los estados latentes y no latentes en la respuesta a la temperatura y a la luz, a los que se les llama ciclos de latencia secundaria. Estos continuos cambios se observan en plantas anuales de invierno y verano, pero también puede ocurrir en plantas perennes (Baskin y Baskin, 1988).

Junto con la temperatura, la luz es uno de los factores más importantes que interviene en el proceso fisiológico en la germinación, la cual no sólo afecta la germinación, sino también el desarrollo de la semilla y la floración de la planta en general.

Tanto la calidad de la luz como el fotoperiodo juegan un papel muy importante, no sólo influyen en la floración, la fructificación y el desarrollo de la semilla (efecto materno), sino también pueden influir en la germinación, (Guterman, 1982; Smith, 1982). Ambos pueden determinar que la semilla se mantenga en estado de latencia

cuando cae al suelo bajo un dosel vegetal o disparar la germinación cuando se abre un claro en el momento en que se mueren las plantas que forman el dosel.

El mecanismo que detecta la cantidad y la calidad de luz depende de una familia de pigmentos conocidos como fitocromos (A, B, C, D y E). Estos receptores son proteínas solubles en agua, que absorben principalmente en las longitudes de onda de 600-760 nm, con picos de absorción a los 665 nm (rojo) y 730 nm (rojo lejano). El fitocromo B es el que principalmente interviene en la germinación y está presente en la semilla al momento de su dispersión (Salisbury y Ross, 1991), su forma activa (Pfr) tiene un pico de absorción máxima en los 730 nm de longitud de onda y su forma inactiva (Pf) tiene un pico de absorción de 660 nm (Nobel, 1991). El fitocromo A también puede inducir la germinación en condiciones de luz aparentemente adversas para la germinación (rica en rojo lejano), este fitocromo se sintetiza durante el periodo de imbibición de la semilla (Orozco 1999).

La función principal del fitocromo es detectar el balance de rojo/rojo lejano (R/RL) de la radiación natural. Actúa a nivel de la expresión de ciertos genes que regulan la síntesis de proteínas específicas, o bien el fitocromo puede regular la permeabilidad de las membranas celulares y/o actuar como una enzima, del tipo de las kinasas, activándose en la forma Pfr (Smith, 1982; Colbert, 1988; Fielding y col, 1992). Entre los factores que determinan los límites en el crecimiento de las plantas en un área, se encuentra la temperatura, la cual varía ampliamente de acuerdo con la latitud, la altitud, la orientación y la distribución de tierras y mares. Estas variaciones en la temperatura se acompañan con cambios en:

- La presión del aire (que afecta a la densidad atmosférica y la humedad).

- La luz
- Los vientos
- La precipitación en sus diferentes formas: neblina, rocío, lluvia, heladas y nevadas (siendo éstos eventos más frecuentes a mayores altitudes) (Raven y col., 1991).

A lo largo del rango de distribución de las especies pueden existir variaciones en la respuesta de las poblaciones a algún gradiente ambiental, ya sea que se trate de gradientes de temperatura y humedad, o bien de la disponibilidad de otros recursos o factores físicos. Muchos organismos muestran picos de abundancia entre ciertos intervalos de temperatura, que pueden ser amplios o estrechos. Por ejemplo, cuando los organismos se distribuyen en un intervalo amplio de temperatura se llaman euritéricos y cuando su distribución está delimitada o limitada abruptamente por márgenes estrechos de temperatura son estenotéricos (Salisbury y Ross 1991).

La fenología de las especies, en especial la fructificación anual, presenta una duración relativamente constante, pero puede cambiar entre localidades, incluso dentro de una misma región. Esto es debido a variaciones en la disponibilidad de recursos para la reproducción, o simplemente porque se están afectando los ciclos endógenos que diferencian distintos niveles de esfuerzos reproductivos entre años. Por ejemplo, en áreas climáticas homogéneas y poco estacionales se presentan fructificaciones masivas en algunos años y en años posteriores la fructificación es baja o nula, en cambio en climas más estacionales dichos periodos están bien definidos (Baskin y Baskin, 1998).

Las presiones ambientales inducen la respuesta de los diferentes comportamientos fenológicos que a su vez representan adaptaciones a presiones de tipo abiótico y biótico, como la estacionalidad que afecta la disponibilidad de los recursos y modifica los factores físicos (estación húmeda o seca), como la disponibilidad de agua y la temperatura la cual tiene que ser favorable tanto para la fenología de plantas como para sus polinizadores (Baskin y Baskin, 1998).

La subsistencia y propagación de una especie depende de los intervalos de temperatura en que se desarrollan, tomando en cuenta que la germinación ocurre dentro de estos intervalos, las temperaturas óptimas para el disparo de la germinación deberán coincidir con una temperatura adecuada para la sobrevivencia de la especie (Thompson, 1970b; 1973).

La temperatura es un factor de suma importancia para la respuesta germinativa, ya que involucra procesos metabólicos fundamentales regulados por ella, por lo que cualquier cambio por debajo o por encima de la temperatura óptima se expresará en la capacidad o en la tasa de germinación de semillas quiescentes y latentes, quedando la germinación y el establecimiento de las especies circunscrita a ciertos hábitats, distribuciones geográficas o a determinadas épocas del año. La temperatura no sólo puede dar lugar a la inhibición temporal o permanente de la germinación sino también a la muerte de la semilla (Thompson, 1970b; Thompson, 1973; Probert, 1992).

La sensibilidad de las semillas a los factores ambientales, dentro de una población se distribuye de manera diferencial, por lo que parte de la población podrá germinar a una temperatura relativamente baja o alta, mientras que las otras permanecen en reposo presentando una latencia condicionada inducida por

temperaturas que no son óptimas para la germinación, entre otros factores. Por lo que la germinación de cada especie ocurrirá en forma diferencial dentro de un intervalo de temperaturas determinado (Baskin y Baskin, 1998), en el cual se pueden identificar las temperaturas llamadas cardinales (óptima, mínima y máxima), así como las temperaturas letales.

Dentro de las temperaturas potenciales en que ocurre la germinación las temperaturas óptimas y las subóptimas, se presentan por lo regular en un intervalo entre los 15 y 30°C, dependiendo de la especie (Long, 1965). También es muy importante conocer las temperaturas mínimas y máximas de germinación de las especies, ya que con esto se puede predecir en que momento una población tiene posibilidades de establecerse en determinado lugar.

Rara vez, una especie puede presentar germinación por arriba de los 40°C, salvo en el caso de algunas especies como *Pinus rigida* que germina aún a una temperatura máxima de 57°C (Haasis, 1928 en Long 1965). En cuanto a las temperaturas mínimas existe mayor plasticidad y esto se relaciona a la especie; sin embargo se presenta mayor resistencia en bajas temperaturas e incluso es posible que éstas sirvan de pretratamiento antes de germinar a temperaturas más favorables (Long 1965).

Las temperaturas cardinales son constantes inequívocas para las especies, pero podrían modificarse debido a factores ambientales y a la naturaleza de las especies, aún en una misma especie, debido a su localización geográfica en donde el resultado es una expresión genética diferente, debida a la variación poblacional (Long 1965).

Went (1957) propuso que para definir estas temperaturas cardinales es necesario identificar las temperaturas en las que ocurre el 50% de germinación, criterio popularizado por Thompson (1973) quien gráfica la temperatura contra el tiempo en que se presenta dicho porcentaje de germinación para establecer las temperaturas cardinales. Aunque, en general, también son consideradas como temperaturas cardinales las temperaturas extremas de germinación, es importante definir cual de los dos criterios es conveniente utilizar.

Con base en el método sugerido por Went (1957) y con la ayuda de incubadoras con gradientes de temperaturas específicas de 0 a 50°C (Thompson, 1970^a, 1970b y 1973), se ha establecido el papel que juega la temperatura en la germinación de especies europeas de varias familias, en éstas se encontró una correlación entre la distribución geográfica y la respuesta germinativa de las especies en intervalos de temperatura definidos por los gradientes latitudinales y los climas presentes en el área geográfica en que se distribuyen. Con esto quedó claro que la respuesta germinativa en gradientes de temperatura refleja la distribución geográfica de las especies, lo que permite establecer sus límites de tolerancia a las variaciones de temperatura. Estas respuestas pueden ser adaptativas para poblaciones que dependen de la conformación ecológica del hábitat (Thompson, 1973).

También las tasas de germinación son características de los ambientes naturales donde se desarrollan las especies, por ejemplo, las alpinas que responden a temperaturas cardinales bajas, mientras que las tropicales lo hacen a temperaturas mucho mayores, en caso de que la especie presente pocas diferencias entre sus temperaturas mínimas y máximas se debe a que están bajo tensión o estrés ambiental

(Salisbury y Ross 1991). La semilla puede tolerar temperaturas muy altas en estado de sequedad, sin embargo cuando la semilla está hidratada las proteínas, sobre todo las relacionadas con las membranas celulares pueden desnaturalizarse y ser letales para la semilla, o bien inhibir su germinación, sin embargo, algunas semillas son capaces de tolerar estas temperaturas por lapsos breves de tiempo durante el día e incluso requerirlas para aumentar su capacidad germinativa, sobre todo aquellas que tienen cubiertas seminales que restringen el crecimiento del embrión (Vázquez-Yanez 1997).

Las fluctuaciones de temperatura pueden iniciar o acelerar la germinación en ciertas especies que a temperaturas constantes no habrían germinado (Thompson y col. 1977; Fenner, 1985; Probert, 1992), el efecto de estos termoperiodos está relacionado con la hidratación de la semilla, el rompimiento de la latencia y la activación de ciertas enzimas que rompen la impermeabilidad de las cubiertas; también pueden sustituir total o parcialmente el requerimiento de luz para la germinación (Orozco-Segovia, 1999). Se han propuesto los siguientes intervalos como temperaturas fluctuantes óptimas para la germinación de especies de diferentes zonas geográficas.

Temperaturas fluctuantes para los diferentes hábitats (Fenner, 1985)

Hábitat	Temperatura
Tropicales	15 °C – 30 °C
Templadas	8 °C – 25 °C
Montañas	5 °C – 30 °C

Las plantas anuales o bianuales necesitan de una estación fría para poder germinar, si este periodo es sumamente corto, el efecto puede quedar anulado, ya que

estos periodos de baja temperatura funcionan como un mecanismo fisiológico-ambiental de salvaguarda, que previene la germinación prematura (Baskin y Baskin, 1998).

En las semillas de algunas especies el período de baja temperatura parece ser necesario para modificar el balance de los reguladores ABA/AG₃ (ácido abscísico / ácido giberélico) sobre la germinación, ya que el primero mantiene el letargo de las semillas, hasta que las condiciones sean favorables, mientras que durante el periodo frío del año aumenta la concentración del segundo (AG₃) (Hilhorst, 1995). También se ha planteado que el frío puede incrementar la sensibilidad de la semilla al AG₃ preexistente, favoreciéndose la germinación (Hilhorst y Karssen 1992).

EL MODELO PARA EL ANÁLISIS DE CURVAS DE GERMINACIÓN

El análisis de los datos requiere del manejo de técnicas basadas en conceptos matemáticos, con aproximaciones científicas y sistemáticas que permite al investigador validar sus resultados (Finkelstein y Carson 1986)

El resultado de este tipo de análisis pueden ser expresiones matemáticas, que indican relaciones formales entre las variables y que permiten establecer predicciones que se pueden presentar en los sistemas en estudio. En particular, los modelos analíticos se caracterizan por su formulación, interpretación explícita y validación, que permite la comparación de valores teóricos con los valores obtenidos, la comparación de éstos con modelos de distribución, o su análisis a través de análisis de regresión, o bien por algunas técnicas de análisis multivariado.

Hay modelos basados en la descripción matemática de la dependencia de la germinación de las semillas con la temperatura (Washitani y Takenaka, 1984), que permiten estimar la tasa de germinación para una subpoblación porcentual determinada en un tiempo conocido, basándose en el curso de la germinación acumulada de una población de semillas a temperaturas subóptimas.

Un modelo que permite el análisis del proceso de germinación acumulada se basa en la función exponencial-sigmoide $y = a / 1 + b e^{-ct}$ (Finkelstein y Carson 1986), en donde la variable independiente (t) es el tiempo y la dependiente la capacidad germinativa acumulada, donde a, b y c son parámetros, en particular "a" representa la germinación máxima.

A partir de la curva obtenida con esta función la respuesta germinativa se puede dividir en subpoblaciones porcentuales y calcular el tiempo en el que se alcanza la germinación de cada una de estas subpoblaciones, a una determinada temperatura. Posteriormente es factible calcular la tasa de germinación para dicho porcentaje a partir del inverso del tiempo.

Las tasas de germinación describen la velocidad a la que se lleva a cabo el proceso de la germinación, la cual es dependiente de la temperatura dentro de cierta gama (temperaturas subóptimas). Esta dependencia con la temperatura no es estrictamente lineal. Debido a que la germinación decae en las temperaturas altas es necesario describir esta relación con un modelo en forma de una curva gaussiana (Orozco-Segovia y col. 1996), que permita determinar las temperaturas cardinales y otros requerimientos térmicos de las semillas.

Algunos procesos fisiológicos como la germinación, el crecimiento y desarrollo de las plantas, se pueden describir en términos de tiempo, sin embargo es necesario considerar a la temperatura como un factor de suma importancia ya que determina las tasas a las que se realizan dichos procesos (Dahal y Bradford, 1994; Yeh y Atherton, 2000). La relación temperatura / tiempo para que se den estos procesos se denomina como tiempo térmico (Tt) y se representa como una medida en unidades de temperatura y tiempo (grados / horas Washitani, 1984).

Existen dos métodos para determinar el tiempo térmico y las temperaturas cardinales en el primero Washitani (1984) encontró una distribución normal con la temperatura límite superior y ajustó una función lineal a la relación entre las tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales con la temperatura. El tiempo térmico lo calculó como el recíproco de la pendiente de esta relación, y la temperatura base como la intercepción con el eje de la temperatura.

Por otro lado, con base en los trabajos previos (García-Huidobro y col., 1982; Washitani, 1984, 1987; Washitani y Takenaka 1984 y Ellis y col. 1986), que utilizan la regresión lineal, Orozco-Segovia y col (1996) propusieron un modelo matemático que les permitió analizar la temperatura óptima que corresponde a la de máxima germinación y que se basa en el comportamiento gaussiano de las tasas de germinación en un gradiente de temperaturas $Y=A*(Exp(-B(X/C)-1))^2$.

El tiempo térmico se estima como el recíproco de la pendiente de la tangente a los puntos de inflexión de la curva, la temperatura base como: $T_b = \{1-[2/(\sqrt{2}B)]\}T_{op}$ y la máxima como: $T_m = \{1+[2/(\sqrt{2}B)]\}T_{op}$. Se determinan gráficamente como las

temperaturas en la intersección entre el punto de inflexión de la tangente de la curva y el eje de la temperatura respectivamente.

LA ESPECIE

Descripción: *Wigandia urens* (Ruiz y Pavón) Kunth, (Hydrophyllaceae), es una planta perenne, erecta, robusta, arbustiva o arborescente, hasta de 6 m de altura, pubescente, serícea a esparcida o densamente cerdoso-hirsuta y muchas veces con pelos urticantes dándole una coloración áurea o blanca. Hojas con pecíolos de 2.5 a 10 cm de longitud, ápice por lo general agudo o en ocasiones redondeado u obtuso; flores en cimas escorpioideas, generalmente terminales; corolas moradas, violáceas, azules o lila-blanquecinas, ligeramente pilosas, de 15 a 22 mm de longitud, anchamente campanuladas; estambres unidos a la corola; semillas numerosas, de forma variable: poliédricas, trícuetras o cilíndricas, de 0.7 mm de largo por 0.5 mm de ancho, castaño amarillentas, finamente reticuladas o alveoladas (Ochoa, 1985).

Nombre vulgar "Tabaquillo", "ortiga de tierra caliente", "tabaco cimarrón". Se ha empleado contra afecciones sifilíticas y la decocción de las hojas para el reumatismo; las hojas de esta planta también son usadas el insomnio.

Distribución geográfica: Esta especie se distribuye dentro de la República mexicana en los estados de Sinaloa, Durango, San Luis Potosí, Hidalgo, Michoacán, Jalisco, Veracruz, Guerrero, Puebla, Oaxaca y en los alrededores del Valle de México (Cano, 1987). Dentro del Valle de México se localiza en Teoloyucan, Contreras,

Coyoacán, Tlalpan, Xochimilco y La Paz, está mejor representada en la parte suroeste del Valle, de 2250 a 2600 m de altitud.

Hábitat: Generalmente crece en sitios abiertos, bajo condiciones desfavorables, es una especie ruderal, típica de vegetaciones secundarias y áreas perturbadas, es característica de la vegetación de los pedregales, como el Pedregal de San Ángel donde forma parte del matorral de *Senecio praecox* (Cano, 1987).

Importancia ecológica: *Wigandia urens* se distingue por sus características biológicas como una especie de gran capacidad colonizadora y potencialmente valiosa para la restauración ecológica en sitios deforestados o muy perturbados, ya que es una especie típica de la vegetación secundaria, que permite la formación de suelo con la acumulación de hojarasca y que al mismo tiempo ayuda a protegerlo del intemperismo ambiental, también permite el establecimiento de otras especies. El papel ecológico de *Wigandia urens* está relacionado con varias especies de insectos, en su ciclo de vida o en alguna etapa de éste, asociados a sus frutos, flores y raíces o como espacio físico donde encuentran alimento y abrigo temporal (Cano, 1987).

IV. MATERIAL Y METODOS

AREA DE COLECTA

El área de colecta de las semillas de *Wigandia urens*, se encuentra localizada entre la carretera México-Oaxtepec (1260-2345 msnm) y el Ajusco Medio en el Valle de México (2300-2700 msnm), estas zonas se caracterizan por presentar disturbio en diferentes grados. En el intervalo altitudinal entre 1260 y 2700 msnm se eligieron 5

Coyoacán, Tlalpan, Xochimilco y La Paz, está mejor representada en la parte suroeste del Valle, de 2250 a 2600 m de altitud.

Hábitat: Generalmente crece en sitios abiertos, bajo condiciones desfavorables, es una especie ruderal, típica de vegetaciones secundarias y áreas perturbadas, es característica de la vegetación de los pedregales, como el Pedregal de San Ángel donde forma parte del matorral de *Senecio praecox* (Cano, 1987).

Importancia ecológica: *Wigandia urens* se distingue por sus características biológicas como una especie de gran capacidad colonizadora y potencialmente valiosa para la restauración ecológica en sitios deforestados o muy perturbados, ya que es una especie típica de la vegetación secundaria, que permite la formación de suelo con la acumulación de hojarasca y que al mismo tiempo ayuda a protegerlo del intemperismo ambiental, también permite el establecimiento de otras especies. El papel ecológico de *Wigandia urens* está relacionado con varias especies de insectos, en su ciclo de vida o en alguna etapa de éste, asociados a sus frutos, flores y raíces o como espacio físico donde encuentran alimento y abrigo temporal (Cano, 1987).

IV. MATERIAL Y METODOS

AREA DE COLECTA

El área de colecta de las semillas de *Wigandia urens*, se encuentra localizada entre la carretera México-Oaxtepec (1260-2345 msnm) y el Ajusco Medio en el Valle de México (2300-2700 msnm), estas zonas se caracterizan por presentar disturbio en diferentes grados. En el intervalo altitudinal entre 1260 y 2700 msnm se eligieron 5

poblaciones espaciadas entre ellas por 360 ± 41 m de altitud: 1260, 1660, 2040, 2345 y 2700 msnm. El intervalo altitudinal entre poblaciones se eligió considerando que para las zonas templadas se ha reportado la temperatura cambia en 1°C cada 100m de altitud.

El Ajusco se localiza al Sur del Valle de México, presenta clima templado y sin estación fría pronunciada propia de las planicies altas de regiones tropicales y subtropicales. La temperatura máxima del año corresponde al mes de mayo y la mínima a enero. La variación diurna de la temperatura alcanza valores elevados, particularmente en los más fríos (Álvarez Cruz, 1992). La temperatura media anual es de 11.82°C y la precipitación media anual de 1086 mm (SPP; SARH-UNAM).

La carretera federal Oaxtepec-Xochimilco, forma parte de la cordillera sur del Ajusco, presenta áreas perturbadas de uso agropecuario (riego-temporal), y una franja de bosque de pino en la mayor altitud; pero en general presenta bosques de pino encino y bosque de pino. Se localiza a $18^\circ 57' \text{ N}$; 98° O del meridiano de Greenwich, con altitudes desde 2700 a 1260 msnm. En los municipios de colecta Tlalnepantla (2040 msnm) y Tlayacapan (1630 msnm) la temperatura media anual es de 17°C y 19.3°C respectivamente y la precipitación de 913mm anuales (Secretaría de Gobernación y Gobierno del Edo. de Morelos, 1988).



Sitios de recolección de semillas

Para caracterizar la temperatura en los sitios de colecta de semillas se enterraron cinco Dataloggers Hobo Temp. H01-001-01 (Computer Corporation, Pocasset, MA, USA), los cuales registraron la temperatura cada 10 minutos en cada sitio de colecta durante una semana, durante el periodo de fructificación de la especie. Se determinaron los promedios de las temperaturas mínimas y máximas de cada sitio, y mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) se determinaron las diferencias de temperatura entre los sitios de colecta.

Experimentos de Germinación.

Las semillas se colectaron en bolsas de papel, se dejaron una semana a temperatura ambiente y se separaron de otros restos vegetales por medio de tamices con cribas de 0.5 y 0.6 mm, posteriormente se almacenaron en frascos de vidrio en las condiciones ambientales del laboratorio en el Instituto de Ecología, UNAM en Ciudad Universitaria (23-25 °C y $33 \pm 8\%$ de humedad relativa). Posteriormente se sembraron 5 repeticiones de 50 semillas de cada población en 70 tubos de ensayo que contenían a lo largo una capa de agar bacteriológico al 1%. Las semillas de *Wigandia urens* pesan $160 \times 10^{-4} \pm 2 \times 10^{-5}$ g y miden 0.2-0.3 mm (González-Zertuche y col., 2001) por lo que en cada tubo se colocaron con facilidad las cinco poblaciones. Los tubos se taparon con tapas de plástico transparente para evitar la desecación del agar.

Inmediatamente los tubos se colocaron en un gradiente de 14 temperaturas, entre los 5 y los 41 °C con intervalo de 2° C entre cada una. En cada temperatura se colocaron cinco réplicas, el sitio que ocupó cada tubo se rotó con el fin de evitar el

efecto de sitio. La germinación se registró diariamente. Con el fin de saber si las poblaciones presentaban algún tipo de latencia, se sembraron en cajas de petri con agar bacteriológico al 1%, semillas de cada población adicionando giberelinas (GA_3 , C19 H22 O6 con una pureza del 90 %, Sigma, U.S.A.) a: 0, 500, 1000, 1500 y 2000 ppm. Se colocaron 5 réplicas de 50 semillas por población en una cámara de ambiente controlado (Biotronette 844, Lab-Line Instruments, Inc, Melrose Park, Illinois, USA) a 25° C y fotoperíodo luz/oscuridad de 12h.

El dispositivo para crear el gradiente de temperaturas consiste en dos torres con ocho cámaras de germinación, cada cámara consiste en un cilindro de aluminio con cinco perforaciones, en cada una de ellas cabe un tubo de ensayo de (2.2 cm de diámetro y 19.5 cm de largo), cada perforación tiene la misma temperatura, que se mantiene homogénea con una cinta térmica. Se utilizaron un total de 14 cámaras, cada una de ellas a una temperatura constante. Una de las torres, que contiene las cámaras de menor temperatura (debajo de 25°C) se encuentra dentro de un refrigerador comercial American Refrigeration modelo RC 600 (hecho en México) que ayuda a mantener la temperatura a los intervalos deseados. La electrónica que integra este sistema está acoplada a una computadora mediante un puerto paralelo, que permite leer los sensores de las cámaras utilizadas y coordinar los controladores de cada cámara, con lo que se logra mantener una temperatura estable. Este gradiente fue diseñado por el Centro de Instrumentos, UNAM y el Instituto de Ecología, UNAM.

ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS

Las diferencias de temperaturas mínimas, máximas y medias entre sitios así como la capacidad germinativa de las semillas de cada población de *Wigandia urens*, a temperatura óptima, obtenida del gradiente térmico, se analizaron mediante un Análisis de Varianza (ANOVA).

El porcentaje de la germinación acumulada en el tiempo de cada réplica, de cada población, en cada temperatura, se ajustó a funciones exponencial-sigmoide de la forma $y = a / 1 + b e^{-ct}$ con el programa Table Curve 2D, ver 3.0 (AISN. Software, Inc., Chicago, Illinois, USA). Esta curva teórica permitió definir el tiempo en que germinó el 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, y 100% de cada subpoblación porcentual. Posteriormente, se calculó el inverso del tiempo en que se presentaron estos porcentajes de germinación (tasas de germinación) y se construyeron las curvas de tasa de germinación en un gradiente de temperatura para cada subpoblación de cada población altitudinal.

Con base en el método y en el modelo gaussiano propuesto por Orozco-Segovia y col. (1996) se hicieron diversas modificaciones a $Y = a * (Exp(-b(X/c) - 1)^2)$ las cuales fueron verificadas en dichos programas hasta obtener un modelo que describiera el comportamiento de las tasas de germinación de *Wigandia urens* en un gradiente de temperatura.

$$Y = a \text{Exp}(-b(X/c - 1)^2 + 1/(X - d))$$

Donde:

a. Tasa de germinación máxima en la curva.

- b. Desviación estándar de la distribución gaussiana.
- c. Temperatura óptima de germinación
- d. Temperatura en que la curva intercepta el eje de las abscisas en el extremo de las temperaturas máximas.

Este ajuste permite calcular las pendientes en el punto de inflexión en los dos extremos de la curva (ascendente y descendente). El punto de intercepción de las rectas descritas por estas pendientes con el eje de las abscisas corresponde a las temperaturas cardinales (T_b y T_m), y los inversos de las pendientes a el tiempo térmico (T_t). Las pendientes en los puntos de inflexión de la curva corresponden a la primera derivada máxima para T_b y la primera derivada mínima para T_m .

Para calcular el intercepto (a) de la pendiente (b) con el eje de las X se despejó este parámetro de la función lineal:

$$Y = b X + a;$$

donde:

X = temperaturas propuestas por el modelo

Y= tasa germinativa

a = ordenada en el origen;

b = pendiente de la curva

resultando de este despeje:

$$a = T_g - bX.$$

a partir de conocer el valor para la ordenada en el eje de las X se pueden calcular las temperaturas mínimas y máximas (T_b y T_m , respectivamente) de germinación en la función lineal de donde:

$$X = Y - a / b$$

Finalmente se gráfico la subpoblación porcentual de cada población altitudinal contra el tiempo térmico y se ajustó a una ecuación exponencial -sigmoide:

$$y = a / 1 + b e^{-ct}$$

donde

a es la máxima germinación y "b y c" son parámetros de forma.

Se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA) los siguientes parámetros:

Las tasas de germinación a temperatura óptima para cada subpoblación.

Las temperaturas cardinales y el tiempo térmico entre subpoblaciones porcentuales.

El efecto de las giberelinas en la capacidad germinativa entre poblaciones. Se hizo una comparación entre la capacidad germinativa máxima de cada población, obtenida en el gradiente de temperatura y la resultante de los experimentos con AG_3 .

Todos los ANOVAS se hicieron con el programa Statgraphics, ver 5.0, (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, N.J. USA).

V. RESULTADOS

1. TEMPERATURAS EN LOS SITIOS DE COLECTA

Se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas mínimas (Fig. 1), en la mayoría de los sitios de colecta ($F_{(4, 34)} = 59.44$, $p = 0.0001$), excepto entre los sitios ubicados a 1660 y 2040 msnm (pruebas de rangos múltiples). Para las temperaturas máximas, no se registraron diferencias significativas entre los sitios de mayor altitud (2345 y 2500) (pruebas de rangos múltiples), pero en general se presentaron diferencias entre los sitios ($F_{(4, 34)} = 113.27$, $p = 0.0001$). En el caso de las temperaturas medias, todos los sitios presentaron diferencias significativas ($F_{(4, 34)} = 87.97$, $P = 0.0001$).

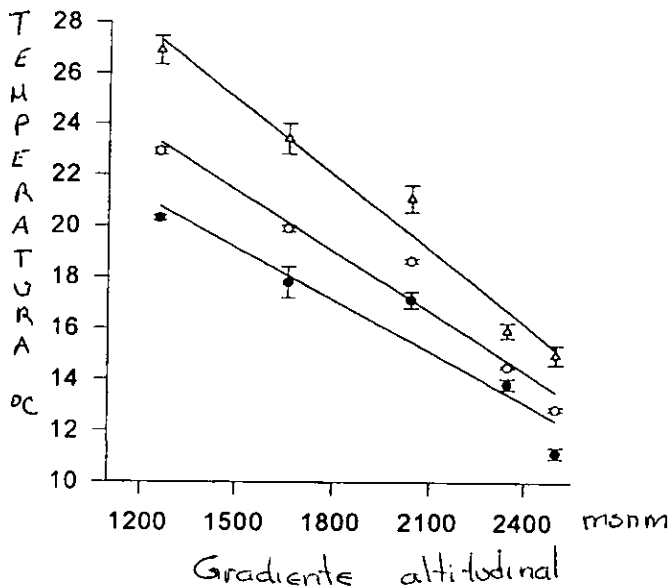


Fig. 1 Ajuste de las temperaturas mínima (●), máxima (□) y media (△) del gradiente altitudinal a una función lineal.

Las temperaturas mínima, máxima y media en función de la altitud se ajustaron a funciones lineales (regresión lineal), resultando dicho ajuste significativo ($p = 0.0001$).

Cuadro 1. Parámetros del ajuste lineal que relacionan a las temperaturas de los sitios con la altitud, donde X es la altitud.

$T_{\text{mín}} = (-0.00674) X + 29.275$	$r = 0.91$
$T_{\text{máx}} = (-0.00978) X + 39.663$	$r = 0.97$
$T_{\text{med}} = (-0.00787) X + 33.206$	$r = 0.95$

De acuerdo con los ajustes, la tasa de cambio en la temperatura mínima fue de $1.35\text{ }^{\circ}\text{C}$ cada 200 m de altitud, la de la temperatura máxima y promedio fue de $1.96\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $1.57\text{ }^{\circ}\text{C}$ respectivamente.

2. CAPACIDAD GERMINATIVA MÁXIMA DE CADA POBLACIÓN

Aunque se encontraron diferencias significativas en la capacidad germinativa máxima de las poblaciones a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($F_{(5, 149)} = 83.34$, $p = 0.0001$), la capacidad germinativa máxima de cada población no se modificó significativamente, ni a través del tiempo ni con la adición de giberelinas, en concentraciones menores de 1000 ppm, lo que indica que las semillas de las diferentes altitudes no presentaron latencia. Concentraciones mayores inhibieron la germinación ($F_{(5, 149)} = 338.174$, $p = 0.0001$), la interacción entre ambos factores (edad de la semilla y giberelinas) fue significativa ($F_{(20, 99)} = 14.07$, $p = 0.0001$).

La capacidad germinativa máxima de las semillas de cada población fue distinta en el intervalo de 11 a $33\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Fig. 2 y cuadro 2). En las otras temperaturas no hubo germinación. La capacidad germinativa de las cinco poblaciones a cada temperatura en

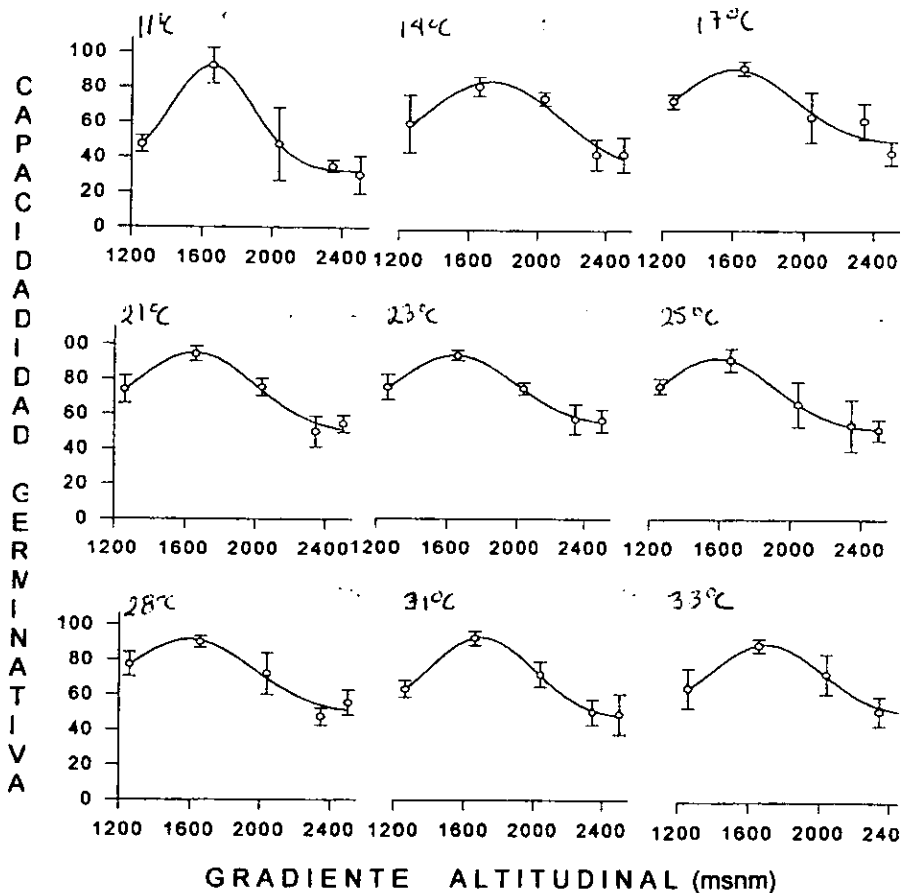


Fig. 2 Ajuste a una función gaussiana de la respuesta germinativa de las semillas de *Wigandia urens* provenientes de un gradiente altitudinal en el gradiente térmico.

que si hubo respuesta, se ajustaron a funciones gaussianas ($Y=A+BEXP(-0.5((X-C)/D)^2)$), en todos los casos se obtuvo $R \geq 0.88$ y $p = 0.0001$ (Fig. 2, Cuadro. 2). La población con una capacidad germinativa significativamente mayor, en cualquier temperatura fue la que crece a 1660 msnm; mientras que la menor, en la mayor parte de las temperaturas del gradiente se presentó en las poblaciones que crecen a 2345 y 2500 msnm (pruebas de rangos multiples).

Cuadro 2. Análisis de varianza entre las capacidades germinativas máximas a distintas temperaturas y parámetros del ajuste gaussiano que relaciona a cada población con la temperatura.

°C	F _(4,24)	p	[GAUSSIAN] $Y=A+BEXP(-0.5((X-C)/D)^2)$	r
11	15.34	0.0001	$Y = 32.22 + 60.15 \exp(-0.5((X - 1652.68) / 235.84)^2)$	0.99
14	14.84	0.0001	$Y = 31.93 + 53.35 \exp(-0.5((X - 1728.44) / 408.86)^2)$	0.95
17	16.2	0.0001	$Y = 49.82 + 42.80 \exp(-0.5((X - 1609.00) / 333.11)^2)$	0.88
21	25.91	0.0001	$Y = 49.31 + 45.93 \exp(-0.5((X - 1650.00) / 344.91)^2)$	0.96
23	24.91	0.0001	$Y = 53.70 + 40.16 \exp(-0.5((X - 1643.98) / 341.91)^2)$	0.99
25	11.14	0.0001	$Y = 51.26 + 41.44 \exp(-0.5((X - 1583.23) / 323.56)^2)$	0.99
28	17.85	0.0001	$Y = 49.17 + 42.44 \exp(-0.5((X - 1596.79) / 362.99)^2)$	0.93
31	16.53	0.0001	$Y = 46.88 + 46.46 \exp(-0.5((X - 1697.30) / 304.41)^2)$	0.99
33	9.83	0.0001	$Y = 50.44 + 40.37 \exp(-0.5((X - 1702.54) / 308.25)^2)$	0.98

3. GERMINACION ACUMULADA EN EL TIEMPO.

La germinación acumulada en el tiempo para cada temperatura se ajustó a curvas exponencial-sigmoide, para todos los ajustes se obtuvo $R = 0.90$ y $p \geq 0.0001$ (Figs. 3a - 3i). Únicamente se ajustó la respuesta germinativa acumulada de 9 de las 14 temperaturas debido a que en los otros casos no hubo germinación.

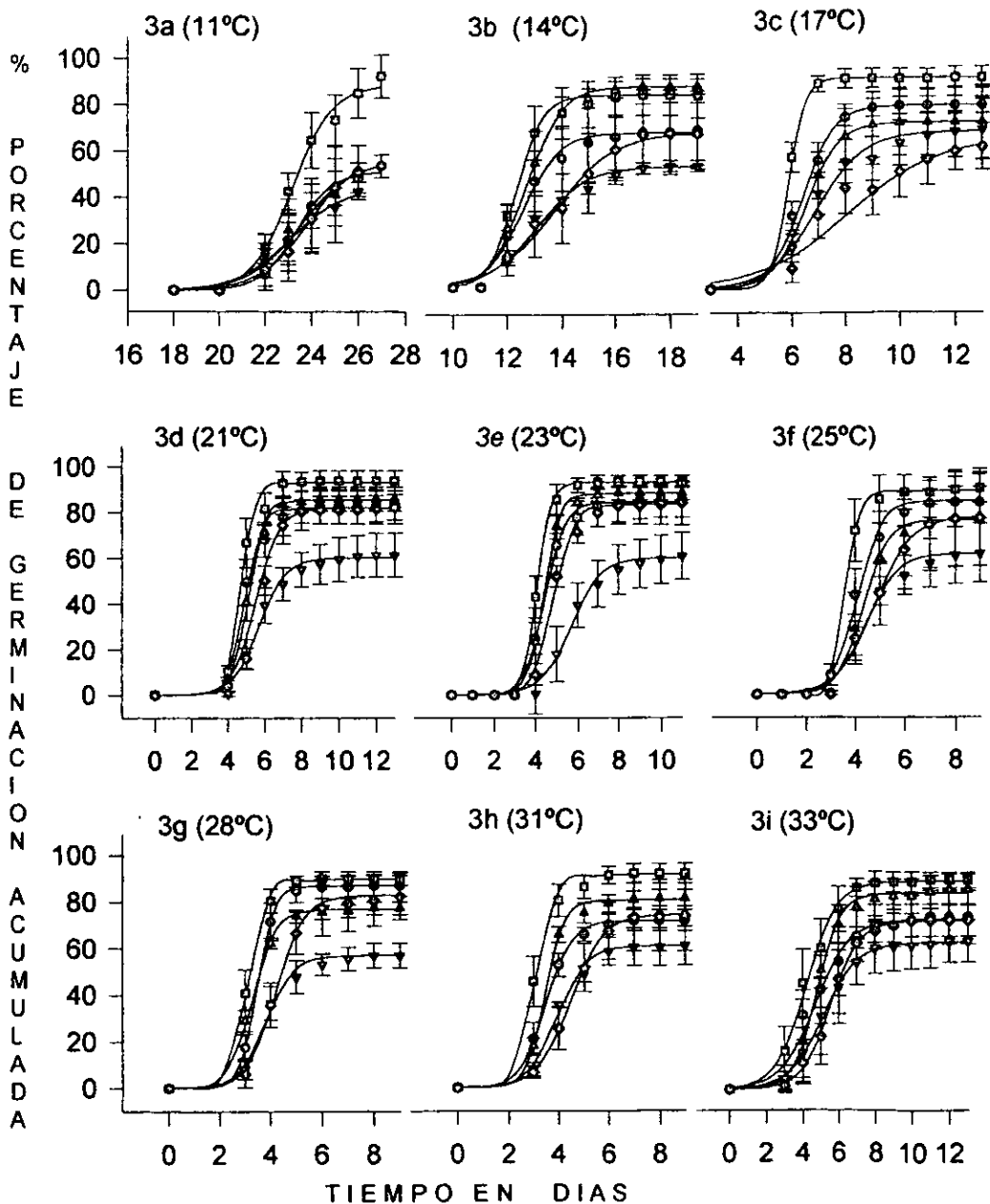


Fig.3 respuesta germinativa porcentual acumulada en el tiempo de cada altitud en el gradiente de temperaturas, ajustadas al modelo exponencial sigmoide.

○ 1260; □ 1660; △ 2040; ▽ 2345; ◇ 2500

A partir de las curvas calculadas y sus intervalos de error se determinó el tiempo de inicio de la germinación para cada temperatura. Los análisis de varianza, para cada población indicaron diferencias significativas en el tiempo de inicio de la germinación debidas al gradiente de temperatura (Cuadro 3a). Las semillas sembradas a temperaturas bajas (11, 14 y 17 °C; Fig. 3a, b y c) necesitaron mayor tiempo para iniciarla (entre 6 y 21 días).

Las poblaciones con menor altitud (1260 y 1660 msnm) requirieron de mayor tiempo para iniciar la germinación en las temperaturas extremas del gradiente (Cuadro 3b). Estas diferencias se perdieron a temperaturas intermedias en las cuales el tiempo para iniciar la germinación fue menor (entre 3 y 4 días; figura 3).

Cuadro 3a. Análisis de Varianza del inicio de germinación en un gradiente de temperatura para distintas poblaciones altitudinales de *Wigandia urens*.

msnm	F _(8, 26)	p
1260	446.230	0.0001
1660	541.667	0.0001
2040	391.421	0.0001
2345	206.754	0.0001
2500	86.0150	0.0001

Cuadro 3b. Análisis de Varianza para el tiempo de inicio de la germinación en un gradiente de temperatura entre poblaciones altitudinales de *Wigandia urens*.

T°C	F _(4,14)	p
11	7.284	0.0051
14	1.772	0.2110
17	1.787	0.2080
21	0.323	0.8565
23	0.809	0.5472
25	0.933	0.4831
28	2.516	0.1079
31	1.293	0.3365
33	4.937	0.0185

4. TASA DE GERMINACIÓN

El modelo que describió las curvas de la tasa germinativa (inverso del tiempo para germinar) en el gradiente de temperatura de cada subpoblación (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80 y 90%) fue: $Y = a \text{Exp}(-b (X/c - 1)^2 + 1/(X - d))$ (Figs. 4a-4e). La función fue probada para cada población altitudinal. Sólo se compararon las tasas a las temperaturas subóptimas debido a que no todas las poblaciones alcanzaron los percentiles mayores de germinación.

La tasa de germinación máxima a temperaturas subóptimas, de cada una de las seis subpoblaciones (10-60%), de cada sitio, calculada con la función gaussiana modificada y sus límites de confianza se compararon con un análisis de varianza (material y método en análisis de datos). Este indicó que hay diferencias significativas

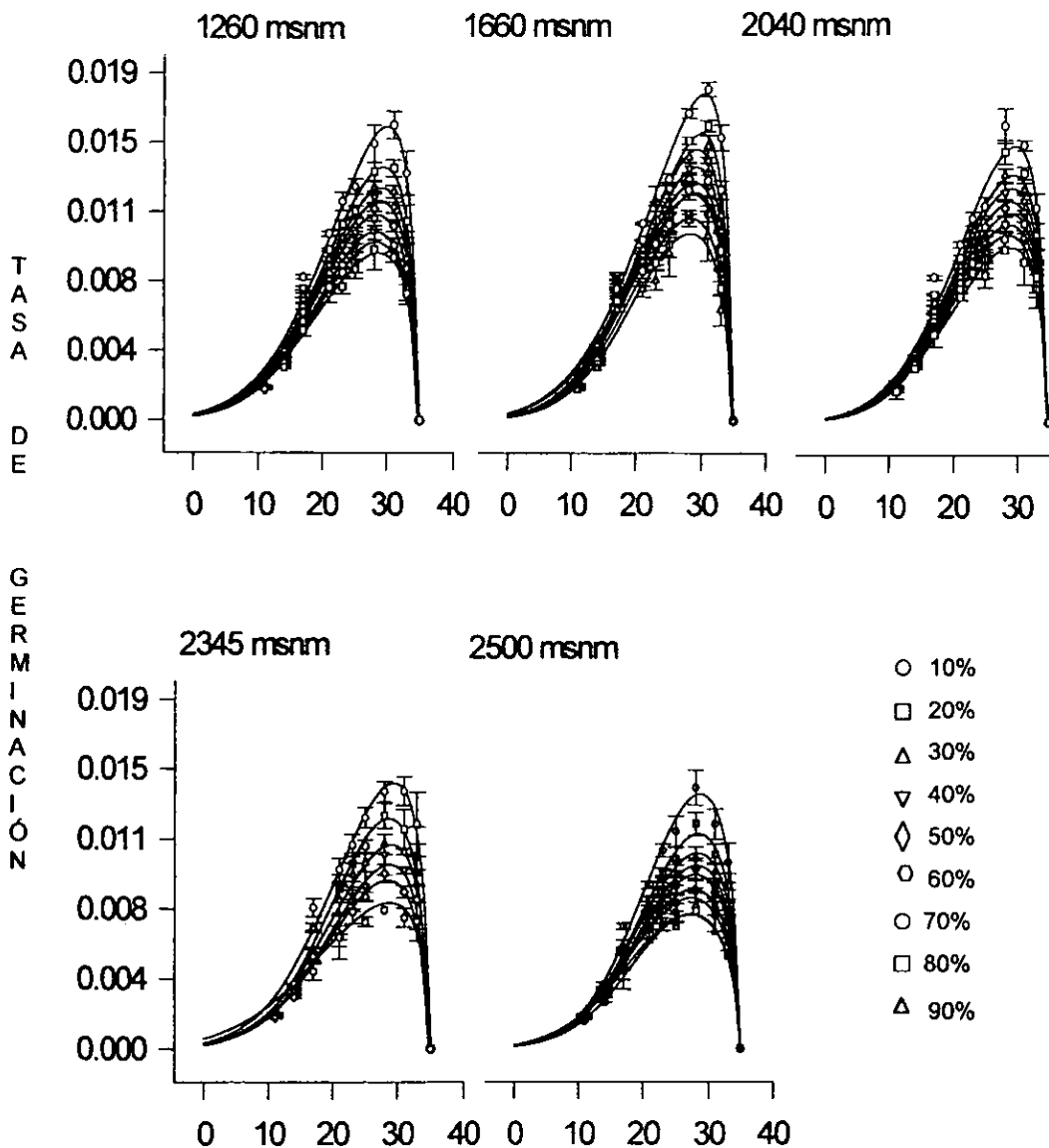


Figura 4. Tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de cada sitio del gradiente altitudinal, ajustadas al modelo $Y = a \text{Exp} (-b (X / c - 1)^2 + 1 / (X - d))$ de la respuesta germinativa propuesto para el gradiente de temperaturas.

debidas al sitio de colecta de cada población ($F_{4, 89} = 118.715$, $p = 0.0001$) y que hay diferencias significativas entre las subpoblaciones ($F_{(5, 89)} = 148.626$, $p = 0.0001$). Sin embargo, la interacción entre ambas no fue significativa ($F_{(20, 89)} = 1.57$, $p = 0.09$), debido a que las tasas se incrementaron en forma gradual del percentil 10 al 60; por lo que las diferencias significativas más claras se encuentran principalmente entre las subpoblaciones del 10 y 60% (Fig. 4).

También se analizó la tasa a la temperatura óptima de cada subpoblación porcentual y se comparó entre los cinco sitios mediante un análisis de varianza obteniendo diferencias significativas entre éstas:

Cuadro 4. Análisis de Varianza de la tasa a temperatura óptima de cada subpoblación.

Subpoblación %	$F_{(4,13)}$	P
10	6.71	0.0087
20	15.24	0.0005
30	28.72	0.0001
40	12.41	0.0010
50	31.20	0.0001
60	57.21	0.0001

5. LAS TEMPERATURAS CARDINALES

El modelo propuesto, $Y = a \text{Exp}(-b(X/c - 1)^2 + 1/(X - d))$, modificado de la curva gaussiana, permitió calcular las temperaturas cardinales y el tiempo térmico para *Wigandia urens* (figuras 5a y 5b).

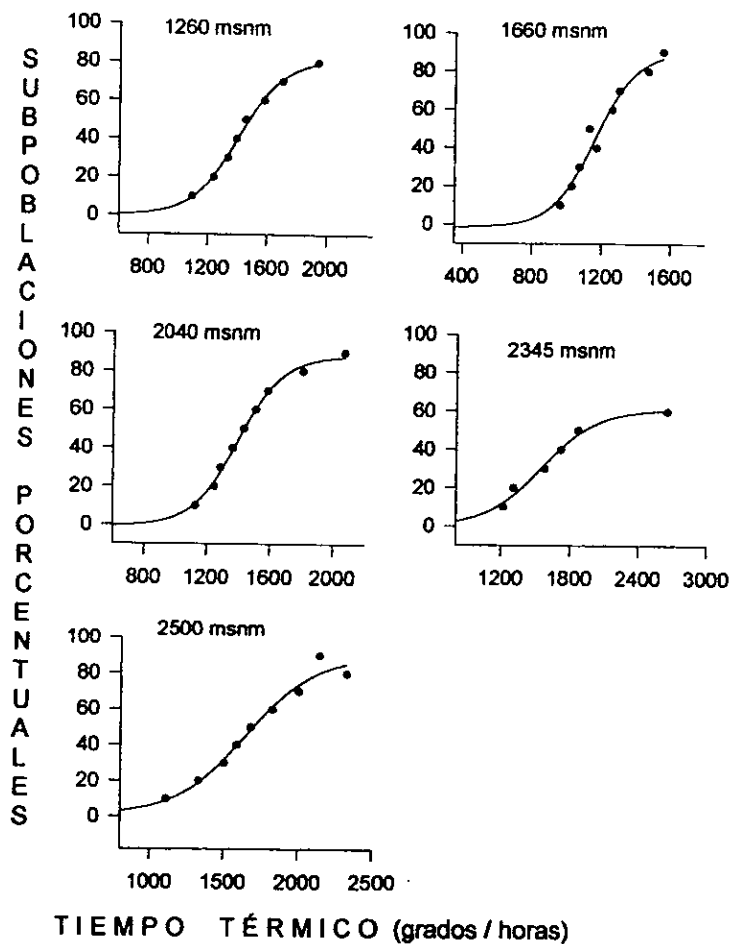
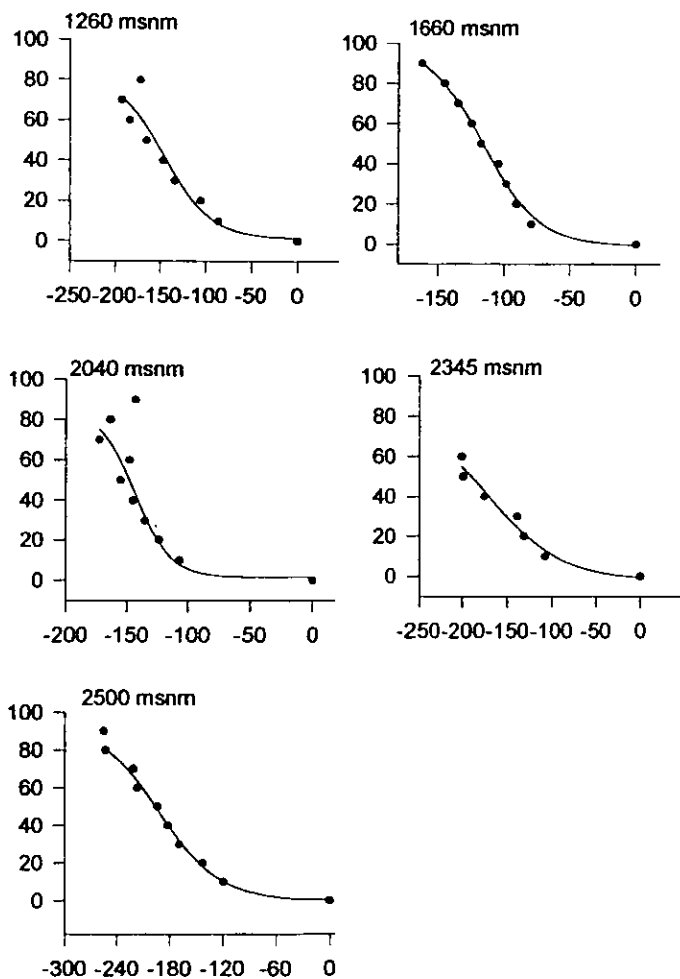


Fig. 5 a. Subpoblaciones porcentuales y el tiempo térmico de la curva mínima de germinación, ajustadas a curvas exponencial sigmoide $y = a / 1 + b e^{-ct}$.

SUBPOBLACIONES PORCENTUALES



TIEMPO TÉRMICO (grados / horas)

Fig. 5 b Subpoblaciones porcentuales y el tiempo térmico de la curva máxima de germinación, ajustadas a curvas exponencial sigmoide $y = a / 1 + b e^{-ct}$.

Las temperaturas mínimas o base de las curvas de germinación en los cinco sitios de estudio, se encontraron entre 8.0007- 11.2739 °C y presentaron diferencias significativas entre los sitios ($F_{(4, 40)} = 7.16$, $p = 0.0002$), destacando el sitio de 1660 msnm, por presentar la temperatura base mayor. El tiempo térmico para estas temperaturas está en una gama de 965.158 a 2391.658 (grados/horas). Se encontraron diferencias entre los tiempos térmicos debidos a la diferencia altitudinal poblacional y entre las subpoblaciones ($F_{(5, 89)} = 256.1$, $P = 0.0001$; $F_{(4, 89)} = 221.17$, $P = 0.0001$). Así mismo hubo una interacción significativa entre ambas ($F_{(20, 89)} = 16.34$, $P = 0.0001$).

Las temperaturas máximas o tope de los cinco sitios en estudio están entre 34.59 y 35.22 °C y presentaron diferencias significativas entre si ($F_{(4, 40)} = 3.23$, $p = 0.0231$), el tiempo térmico está en una gama de -79.75 a -217.39(grados/horas). Se encontraron diferencias entre los tiempos térmicos debidos a la altitud poblacional y a sus subpoblaciones ($F_{(4, 89)} = 95.037$, $p = 0.0001$; $F_{(5, 89)} = 73.62$, $p = 0.0001$). Así mismo hubo una interacción significativa entre ambas ($F_{(20, 89)} = 2.26$, $p = 0.0081$).

La relación entre el tiempo térmico y las subpoblaciones, para cada altitud, también se modeló con la función exponencial-sigmoide $y = a / 1 + b e^{-ct}$ para las curvas máximas (Fig. 5 a-e) y mínimas (Fig. 5 f-j), obteniendo un buen ajuste para la temperatura máxima $R = 0.95$, $p > 0.0001$; y para la mínima $R^2 = 72$, $p > 0.0001$. Los tiempos térmicos de cada subpoblación entre altitudes se compararon con análisis de varianza, las diferencias disminuyen entre los valores obtenidos a subpoblaciones menores.

Cuadro 5. Análisis de Varianza del tiempo térmico de cada subpoblación porcentual, para las curvas mínima y máxima de germinación.

% Mínima	F _(4,13)	p	% Máxima	F _(4,13)	p
10	4.49	0.0246	-10	5.04	0.0174
20	21.81	0.0001	-20	11.42	0.0010
30	63.26	0.0001	-30	19.92	0.0001
40	107.8	0.0010	-40	28.00	0.0001
50	109.4	0.0001	-50	29.13	0.0001
60	82.9	0.0001	-60	25.46	0.0001

VI. DISCUSIÓN

1. LOS SITIOS DE COLECTA

Los cambios fisionómicos que se presentan gradualmente a lo largo de un gradiente altitudinal, sugieren que las diferencias fenotípicas en las especies se deben principalmente a los factores ambientales (luz y temperatura) que cambian la estructura forestal y la composición de las especies, debido a la fuerte relación existente entre la temperatura y la altitud, que a su vez produce zonación en estos sitios (Pendry y Proctor, 1996).

Entre los sitios de estudio se encontró que existe una tasa de cambio de 1.96°C en la temperatura promedio cada 200 m de altitud, 1.35 °C en la mínima de y 1.57°C en la máxima, este resultado se aproxima a lo reportado en la literatura para gradientes altitudinales medidos en atmósfera seca donde se reporta que por cada 100 m hay una variación de 1 °C (Jones, 1983), la diferencia aunque es pequeña puede deberse a que las temperaturas se tomaron en el suelo o a la humedad de la atmósfera. Es

Cuadro 5. Análisis de Varianza del tiempo térmico de cada subpoblación porcentual, para las curvas mínima y máxima de germinación.

% Mínima	F _(4,13)	p	% Máxima	F _(4,13)	p
10	4.49	0.0246	-10	5.04	0.0174
20	21.81	0.0001	-20	11.42	0.0010
30	63.26	0.0001	-30	19.92	0.0001
40	107.8	0.0010	-40	28.00	0.0001
50	109.4	0.0001	-50	29.13	0.0001
60	82.9	0.0001	-60	25.46	0.0001

VI. DISCUSIÓN

1. LOS SITIOS DE COLECTA

Los cambios fisionómicos que se presentan gradualmente a lo largo de un gradiente altitudinal, sugieren que las diferencias fenotípicas en las especies se deben principalmente a los factores ambientales (luz y temperatura) que cambian la estructura forestal y la composición de las especies, debido a la fuerte relación existente entre la temperatura y la altitud, que a su vez produce zonación en estos sitios (Pendry y Proctor, 1996).

Entre los sitios de estudio se encontró que existe una tasa de cambio de 1.96°C en la temperatura promedio cada 200 m de altitud, 1.35 °C en la mínima de y 1.57°C en la máxima, este resultado se aproxima a lo reportado en la literatura para gradientes altitudinales medidos en atmósfera seca donde se reporta que por cada 100 m hay una variación de 1 °C (Jones, 1983), la diferencia aunque es pequeña puede deberse a que las temperaturas se tomaron en el suelo o a la humedad de la atmósfera. Es

interesante que a pesar de que la zona de estudio está ubicada en la zona tropical se conserva la relación reportada para zonas templadas. Los gradientes verticales en la temperatura del aire y del suelo dependen de la radiación solar, dando como resultado un aumento rápido y progresivo de la temperatura en la superficie de la tierra, donde la tasa de calentamiento es mayor a la de enfriamiento, por lo que la temperatura promedio del suelo es superior a la del aire (esta relación se mantiene a 15 cm de profundidad, Daubenmire 1979).

La zona de estudio se encuentra en el Eje Neovolcánico y los sitios en que se determinó la temperatura del suelo están en laderas con diferente orientación, se debe considerar que hay un efecto de las montañas como barreras climáticas que modifican la temperatura debido a que su orientación determina la insolación diaria, las precipitaciones y el viento, los cuales inciden en la humedad relativa de la atmósfera, en la que la mitad del total de vapor de agua se encuentra a menos de 2000 m de altura (Daubenmire 1979). Todos estos elementos aparentemente tienen una mayor influencia en la temperatura del aire (no se determinó por problemas estratégicos) que en la del suelo.

Los sitios en estudio se caracterizaron por presentar diferencias ambientales entre ellos; las zonas con mayor altitud, que presentaron temperaturas bajas, en su mayoría son zonas boscosas con perturbación moderada, con suelos menos erosionados y húmedos. Las zonas de menor altitud, con temperaturas significativamente mayores a la de mayor altitud, son sitios más perturbados, muchas veces dentro de cultivos como nopaleras y tienen suelos más erosionados. En los sitios de estudio se observó que la fluctuación diaria de temperatura es mayor a menor

altitud (5.1°C) debido a que la perturbación del área permite una mayor insolación y por lo tanto un mayor calentamiento del suelo al medio día; en las zonas altas, la fluctuación de temperatura es menor pero las temperaturas en general son más bajas, esto puede deberse a que en la zona hay más vegetación y más humedad que pueden amortiguar los cambios de temperatura.

2. LA CAPACIDAD MÁXIMA GERMINATIVA DE CADA POBLACIÓN

La capacidad germinativa se vio afectada por la altitud. Los resultados en la capacidad germinativa de *Wigandia urens*, mostraron un comportamiento similar a una campana de Gauss en relación con la altitud (fig.2), las diferencias significativas de las capacidades germinativas entre los sitios de colecta fueron significativas y la respuesta germinativa dependió de factores climáticos, en este caso relacionados con la altitud, en los que se desarrolla la especie (Pendry y Proctor, 1996).

La temperatura en un gradiente altitudinal es un elemento muy importante ya que existe una respuesta en el crecimiento y desarrollo de las especies a ésta, las plantas son sensibles a cambios en la temperatura, por ejemplo, en sus tasas de crecimiento (Daubenmire 1979). En este trabajo encontramos que el proceso germinativo es mucho más sensible a cambios en la temperatura de pocos grados centígrados.

Frecuentemente la temperatura influye directamente en el ciclo de vida al activar o desactivar diversos procesos, tal es el caso de la germinación de la semilla, la iniciación de la floración y la inducción o interrupción de la latencia (Salisbury y Ross 1991).

Se ha demostrado que durante el desarrollo de la semilla se presentan efectos

maternos dependientes de la temperatura. En un estudio realizado en *Sorbus aucuparia* (Barclay y Crawford, 1984), se demostró que la altitud influye en el tamaño de la semilla. Esto tiene como consecuencia cambios en el nivel de maduración del embrión, afectando directamente a la viabilidad de la semilla.

Wigandia urens es un género tropical, que registra diferencias en la capacidad germinativa, relacionadas con la altitud del sitio; a mayor altitud menor temperatura, por lo que se esperaría que en el sitio 1260 msnm presentara mayor capacidad germinativa con respecto a las otras poblaciones de *Wigandia urens*; sin embargo los resultados mostraron que la capacidad germinativa es mayor a 1660 msnm, donde la temperatura es ligeramente menor que en 1260 msnm. El comportamiento gaussiano de la capacidad germinativa con respecto a la altitud indica que la temperatura en este sitio podría ser el óptimo para el desarrollo de la especie. Al parecer las condiciones ambientales en las que se desarrolla esta población estimulan de alguna manera el desarrollo fisiológico y morfológico de la especie ya que también se observó en el campo que las poblaciones en esta zona tenían un mejor desarrollo que en las otras zonas, pudiendo este hecho estar determinado también, por otros factores tales como las condiciones del suelo. En diversos experimentos se ha observado que la altitud se relaciona significativamente con el crecimiento o tamaño de las estructuras, tal es el caso del crecimiento longitudinal de algunas especies que se distribuyen en un gradiente altitudinal, como sucede en el monte Fuji en donde se comprobó que aproximadamente cada 100 m (2380-2500 msnm) la altitud la vegetación decrece en altura casi 1m (Gansert y col, 1999). Otro caso que corrobora esta relación es el tamaño y peso de las hojas (aquí no existe una correlación directa), estructuras que

presentan diferencias, a mayor altitud registran menor tamaño y peso (Buot y Okitsu, 1999; Tang y Ohsawa, 1999). Por estos motivos sería muy interesante analizar en un futuro si al igual que en el caso de la capacidad germinativa hay una relación entre el desarrollo morfológico y funcional de la especie y la altitud.

Con base en lo anterior, los cambios que ocurren en la germinación por influencia de la temperatura y que expresan su efecto sobre la capacidad germinativa, son resultado de adaptaciones al hábitat entre diferentes poblaciones (Vázquez-Yanes y col. 1997), como ocurre con *Wigandia urens*. La capacidad germinativa de la gran mayoría de las semillas depende tanto de factores internos como externos, dentro de los externos la temperatura juega el papel más importante, por estar ligada a los procesos metabólicos fundamentales y cualquier cambio en la temperatura se expresa en la capacidad germinativa, lo que marca los límites geográficos para cada especie (Thompson, 1970a; Pendry y Proctor, 1996). También la temperatura puede producir latencia endógena (inhibición temporal total o parcial de la germinación), sin embargo las giberelinas no incrementaron la capacidad germinativa, en el momento de la colecta ni después de uno o dos años posteriores (datos no mostrados), lo cual demuestra que la especie no presenta este tipo de latencia.

Otra forma en que la temperatura interactúa con las especies, es a través de los cambios estacionales, determinando la capacidad germinativa de las especies, de tal forma que si la temperatura del suelo o ambiental disminuye, la capacidad de germinación será baja o nula, (Walck y Baskin & Baskin, 1997a). Esto está relacionado con la temperatura mínima en la que las especies pueden germinar.

3. RESPUESTA GERMINATIVA A LA TEMPERATURA

Los resultados obtenidos en cada temperatura, durante el experimento, se analizaron mediante curvas de germinación acumuladas (exponencial-sigmoide), estas curvas tienen tres fases importantes: fase de reposo que representa el tiempo necesario para que se inicie la germinación en una condición particular, el incremento en la pendiente de la curva que representa la velocidad del proceso y la fase de saturación que indica la capacidad germinativa. Por lo general la germinación describe curvas de este tipo debido a que entre las semillas de un lote hay una latencia o reposo diferencial cuya profundidad está distribuida normalmente en la población.

La germinación se presenta en tres fases principalmente, de las cuales la fase II es la más importante, ya que en esta fase está la activación y síntesis de enzimas entre otros procesos, de los cuales depende la emergencia de la radícula (Vázquez-Yanes y cols., 1997). Este periodo corresponde al tiempo de respuesta (lag time, tiempo de reposo).

El análisis de las curvas acumuladas (figuras 3c – 3i) indicó diferencias en el tiempo de inicio de la germinación como consecuencia de la temperatura. En las temperaturas de 11, 14 y 17°C, se requirió de mayor tiempo para iniciar la respuesta, pero a medida que se optimizó la temperatura (21° a 33°C), se requirió de menor tiempo para iniciar la germinación. La fase inicial de la imbibición se debe a un proceso de difusión cuya tasa depende directamente de la temperatura, que además afecta la velocidad y la energía de activación de los procesos metabólicos (Nobel, 1991).

Las tasas de germinación calculadas a partir de las curvas exponencial sigmoide indicaron que cada población de *Wigandia urens* respondió de manera distinta a la

temperatura, los sitios con mayor altitud presentaron tasas menores con respecto a las altitudes más bajas, la misma relación se encontró entre las temperaturas y los sitios, lo que comprueba que la tasa o velocidad germinativa de la especie depende de la temperatura en la que se desarrolla *Wigandia urens*.

Termodinámicamente hablando, la temperatura actúa directamente sobre la respuesta en la síntesis y activación de enzimas y otras proteínas, translocación de moléculas orgánicas y haciendo más lentas o rápidas las respuestas bioquímicas. También puede haber un componente genético que se expresa durante las fases de germinación, que se manifiesta como cierto grado de variabilidad en la respuesta a cada temperatura de acuerdo con el grado de plasticidad de la especie.

No se presentó germinación a temperaturas menores de 11°C, ni a temperaturas mayores a los 33°C. Las temperaturas en que no ocurre la germinación de *Wigandia urens* pueden indicar que no son las adecuadas para dicho proceso y esto se manifestará en latencia, o en que algunas temperaturas inducen la muerte de la semilla, hecho que se notó al transferir a las semillas incubadas a 40°C a la temperatura óptima (25°C) y no obtener germinación, como ocurre en la gran mayoría de las especies. Las otras temperaturas sólo indujeron una latencia condicionada, no letal para la semilla, la cual se termina al colocar las semillas a temperaturas óptimas para la especie. Se ha propuesto que las altas temperaturas durante el verano pueden inducir latencia secundaria condicionada a especies anuales de verano (Walck y Baskin & Baskin, 1997b). En general, no hay reportes en que se diferencien las temperaturas letales de las cardinales.

El intervalo en el que ocurrió la germinación de la especie neotropical *Wigandia urens* es amplio en comparación con muchas especies (15-30°C, Long, 1965) y coincide más con el reportado para las especies de zonas desérticas o de zonas tropicales, en los cuales las temperaturas son más altas; Abulfatih, (1995) reporta intervalos de 10-35°C y 10-40°C en especies de *Acacia* del Suroeste de Arabia Saudita; Jacobesen y Bach (1998) determinaron intervalos entre 8-35°C con especies de quinoa del Sur de América. En algunos casos se ha reportado que dentro de una zona geográfica amplia los intervalos de germinación pueden diferir mucho entre las especies de un género dependiendo de condiciones ambientales particulares, por ejemplo, Walck y Baskin & Baskin, 1997a), indican que algunas especies de malezas endémicas de Norteamérica, como *Solidago* (Asteraceae), con diferencias en su distribución geográfica regional, presentan intervalos que varían entre 6-15°C y 20-35°C; sin embargo para otras especies de malezas norteamericanas, tanto de verano como de invierno el intervalo se presenta entre 10-30 °C (Steinmaus y col, 2000).

Thompson (1973), propuso que la respuesta germinativa presenta algún grado de similitud entre especies con una distribución latitudinal similar y que el rango de temperaturas al que responden influye sobre el curso temporal de la germinación. Con relación a la altitud otros autores indican que a mayor altitud 1750 – 2500 m se presentan mayores picos de germinación entre 10 y 35°C, mientras que a altitudes menores de 250 –750 m el intervalo se encuentra entre 20 y 40 °C (Abulfatih, 1995). Desde el punto de vista ecofisiológico *Wigandia urens* presentó un amplio intervalo de germinación, que en teoría le permitiría colonizar sitios que presenten estas temperaturas por lo menos durante la época lluviosa del año, sin descartar la

posibilidad de que las semillas toleren favorablemente periodos con temperaturas inferiores a 11° o superiores a 35°.

Las tasas de germinación de las subpoblaciones difieren entre los sitios a lo largo del gradiente de temperatura. Se ha propuesto que la tasa de germinación se incrementa en forma lineal en relación con la temperatura (Washitani y Takenaka, 1884; Benech-Arnold y Sánchez, 1995), esto ha sido un principio en el que se basa el cálculo de: la temperatura base o mínima y tope o máxima de la germinación y el tiempo térmico. Sin embargo, esto es real para las temperaturas subóptimas bajas, pero no lo es para las altas, por lo que el uso de funciones lineales no proporciona datos fidedignos sobre la temperatura máxima, y como resultado los modelos predictivos tienen un margen amplio de error (Orozco-Segovia *et al.* 1998).

La función gaussiana propuesta por Orozco-Segovia *et al.* (1998) tampoco se ajusta a especies o poblaciones cuya germinación cae abruptamente en las temperaturas altas como es el caso de *Wigandia urens*, por lo que la modificación propuesta $Y = a \text{Exp}(-b (X/c - 1)^2 + 1 / (X - d))$ permitió calcular de manera más precisa las temperaturas cardinales (base, óptima y tope) y también proporcionó la relación de la dependencia de cada subpoblación porcentual con la temperatura en esta especie, caracterizada por el tiempo térmico requerido para alcanzar los porcentajes de germinación de cada subpoblación.

Las temperaturas límite calculadas para *Wigandia urens* se localizaron entre los intervalos de temperatura mínima de germinación 8.00- 11.27 °C y máxima de 34.59 - 35.22 °C, por debajo y por encima de las cuales las semillas no necesariamente dejan de ser viables, la temperatura máxima letal estuvo en 40°C. Las temperaturas límite

que se encontraron al graficar directamente la capacidad germinativa en el gradiente de temperatura fueron 9 y 35°C, las cuales se encuentran en los intervalos propuestos por el modelo, lo que indica que incluso en el caso de no tener la respuesta germinativa en un amplio intervalo de temperaturas (a intervalos pequeños) el modelo podría predecir con fidelidad las temperaturas cardinales.

Entre las poblaciones las temperaturas cardinales y el tiempo térmico calculados con el método gaussiano (de análisis de subpoblaciones) difirieron significativamente. La diferencia en las temperaturas cardinales se encontró principalmente entre las poblaciones de altitudes bajas y altas. Algunos autores han propuesto que las temperaturas cardinales no cambian en la especie (García-Huidobro y col., 1982; Washitani, 1987; Washitani y Takenaka, 1984 y Ellis y col., 1986), los resultados obtenidos con *Wigandia urens* concuerdan más con lo propuesto por Dahal y Bradford (1994) en el sentido de que las temperaturas cardinales y el tiempo térmico de una especie no necesariamente es una característica que no cambie ya que ellos encontraron que se puede modificar con la temperatura de incubación durante tratamientos de priming. No existen reportes previos sobre la variación en estos parámetros entre poblaciones, aunque a partir de los datos publicados por Abulfatih (1995) se puede inferir que existen diferencias en las temperaturas cardinales que están relacionadas con la altitud. Las temperaturas cardinales para *Wigandia urens* guardan una relación gaussiana con la altitud, lo que indica que al igual que la capacidad germinativa pudieran ser determinadas por la temperatura durante el desarrollo o por algún otro parámetro dependiente de la altitud.

VII. CONCLUSIONES

La especie en estudio *Wigandia urens* es una especie neotropical (Herrera y Almeida 1994) que ocupa una gran diversidad de hábitats, está restringida geográficamente principalmente por la por la altitud con variación en las respuestas fisiológicas entre las diferentes poblaciones, estas diferencias se observan principalmente en la capacidad germinativa, es probable que otros factores ambientales como la luz y la humedad, estén influyendo fuertemente sobre la capacidad germinativa de la especie, sin olvidar que la mayor parte de las especies silvestres crecen bajo fuertes condiciones competitivas, y su plasticidad les permite responder fisiológicamente a áreas particulares. Estas respuestas sugieren que las presiones selectivas que caracterizan la respuesta germinativa en *Wigandia urens* están representadas principalmente por la temperatura, la cual depende de la altitud, y cualquier cambio de temperatura que ocurra en un momento del ciclo de vida de una especie, está debe estar comprendida en el conjunto de temperaturas cardinales y su efecto se expresa en la germinación, latencia o floración de una población, tal es el caso de las temperaturas mínimas, óptima y máxima. Estas respuestas a las diferentes temperaturas frecuentemente se presentan como adaptaciones de las diferentes poblaciones al hábitat de acuerdo con la distribución geográfica, en el caso de *Wigandia urens* de acuerdo con su distribución altitudinal (Thompson 1976; Vázquez-Yanes y col. 1997).

Parte de esta investigación consistió en describir matemáticamente la respuesta germinativa de *Wigandia urens* en un gradiente de temperaturas. El uso de modelos como la exponencial sigmoide $Y = A / (1 + b(EXP)^{-rt})$ permite calcular de manera muy

precisa, la capacidad germinativa de la especie en el tiempo para distintas condiciones experimentales.

Por otro lado, la modificación propuesta $Y = a \text{Exp}(-b (X / c - 1)^2 + 1 / (X - d))$ permitió calcular las temperaturas cardinales (base, óptima y tope) y el tiempo térmico de manera más precisa que los métodos lineales propuestos por Washitani y Takenaka (1984) y Benech-Arnold y Sánchez (1995), además caracterizar apropiadamente los requerimientos térmicos de especies como *Wigandia urens* y explicar la relación entre estos requerimientos con su distribución latitudinal; además, representa una herramienta útil para la estimación de estos requerimientos para la germinación y que podría sustituir las ecuaciones propuestas por Washitani y Takenaka (1984) y Benech-Arnold y Sánchez (1995).

VIII. LITERATURA CITADA

1. **Abulfath, H.A.** (1995) Seed germination in *Acacia* species and their relation to altitudinal gradient in south-western Saudi Arabia. *Journal of Arid Enviroments*. 31, 171-178.
2. **Alvarez, Cruz E. M.** (1992) Condiciones de temperatura y precipitación en el SW del D.F. Tesis. Colegio de Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.
3. **Barclay, A.M. y Crawford, R.M.M.** (1984) Seedling emergence in the rowan (*Sorbus aucuparia*) from an altitudinal gradient. *Journal Ecology* 72, 627-636
4. **Baskin, C. and Baskin, J.** (1988) Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region, *American Journal of Botany*. 75 (2) 286-305.
5. **Baskin, C. and Baskin, J.** (1998) Seed ecology Biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press. USA. 607pp.
6. **Benech-Arnold, R.L. and Sánchez, R.A.** (1995) Modeling Weed Seed Germination, in Kigel J. And Galilifi G., Seed development and germination, Marcel Dekker, Inc. N.Y. Pp. 545-556.
7. **Bewley, J.D and Black, M.** (1985) Seed physiology of development and germination. Plenum Press. N.Y. Pp. 243-245.
8. **Black, M.** (1970) Seed germination and dormancy. *Science. Prog. Oxf.* 58, 379-393.
9. **Brockle, R.E. Loope, I.L. Usher, M.B. y Hamann, O.** (1988) I Invasions of Island Nature Reserves. *Biological conservation*. 44,9 - 36.
10. **Buot, I.E. and Okisu, S.** (1999) Leaf size zonation pattern off woody species along an altitudinal gradient on Mt. Pulog, Philoppiness. *Plant of Ecology* 145,197-208
11. **Colbert, (1988).** Plant Molecular biology of phytochrome. *Cell and enviroment*. 11, 305-318.
12. **Cano, S. Z.** (1987) Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus hervivoros

- en el Pedregal de San Ángel, D.F.
Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM,
México.
13. **Dahal, P., Bradford, K.J. and Jones, R.A. (1990)** Effects of priming and endosperm integrity on seed germination retess of tomato genotypes. *Journal of Experimental Botany*. 41, 1431-1439.
 14. **Dahal, P. and Bradford, K.J.(1994)** Hydrothermal time analysis of tomato seed germination at suboptimal temperature and reduced water potential. *Seed science Research* 4, 71-80.
 15. **Daubenmire, R.F. (1979)** Ecología vegetal, tratado de autoecología de plantas. Ed. LIMUSA.195-227.
 16. **Ellis, R.H. and Butcher, (1988)** The effects of priming and nature differences in quality amongst onion seed lost on the response of the rate of germination to temperature and the identification of characteristics under genotypic control. *Journal of Experimental Botany*. 39, 935-950.
 17. **Ellis ,R.H., Covll, S.R. and Summerfield, R.J. (1986)** The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. II intraespecific variation in chickpea (*cicer arietinum* L.) at constant temperature. *Journal of Experimental Botany*. 37, 1503-1515.
 18. **Espinosa, O.G. y Engleman, M. (1998)** Breve recopilación de anatomía de semillas.Colegio de postgraduados. México. 45pp.
 19. **Fenner, M. (1985)** Seed ecology. Chapman and Hall. NY. 160pp.
 20. **Fielding, A., Kristie, D.N. and Dearman, P. (1992)** The temperature dependence of Pfr action governs the upper temperature limit for germination in lettuce. *Photochemistry and photobiology* (56) 5, 623-627
 21. **Finkelstein, L. and Carson, E.R. (1986)** Matematical modelling of dinamic biological systems. 2ª ed. Research studies Press, Ltd. N.Y, 355p.
 22. **Gansert, D., Backes, K. and Kakubari, Y. (1999)** Altitudinal and seasonal variation of frost resistance of *Fagus crenata* and *Betula ermanii* along the Pacific slope of Mt. Fuji, Japan. 87, 382-390.

23. **García-Huidobro**, and., Monteith, J.L. and Squire, G.R. (1982) Time, temperature and germination of pearl millet (*pennisetum typhoides* S.&H). *Journal of experimental Botany* 33(133), 288-296.
24. **Grime**, J.P. (1982). Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. LIMUSA. México.
25. **Gutterman**, Y. 1982. Phenotypic maternal effect of photoperiod on seed germination. En: Khan. A.A. (ed.). *The Physiology y Biochemistry of Seed Development. Dormancy and Germination*. Elsevier Biomedical Press. Pp.67-79.
26. **Harlan**, J.R. y Wet, J.M.J. (1965) Some thoughts about weeds. *Economy of Botany* 19, 16:24.
27. **Hegarty**, T.W. (1973) Temperature coefficient (Q_{10}), seed germination and other biological process, *Nature*. 243, 305-306.
28. **Hendry**, G.A.F. y Grime, J.P. (1993) *Methods in comparative Plant ecology a laboratory manual*. Chapman y Hall, Great Britain.
29. **Herrera**, L.A. y Almeida, L.L., (1994) Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la reserva de Pedregal de San Angel; en reserva ecológica del Pedregal de San Angel. *Ecología Historia y Manejo*. Ariel Rojo compilador UNAM Mex. D.F. pp 83 – 90.
30. **Hilhorst**, H.W.M. and Karszen, C.M. (1992) Seed dormancy and germination: The role of abscisic acid and gibberellins and the importance of hormone mutants. *Plant Growth Regulation* 11, 225-238.
31. **Hilhorst**, H.W.M. (1995). A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research*. 5, 61-73.
32. **Jacobsen**, S.E and Bach, A.P. (1998) The influence of temperature on seed germination rate in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd). *Seed Science and technology*. 26, 515-523.
33. **Jones**, H.G. (1983) *Plant and microclimate a quantitative approach enviromental plant physiology*. Cambridge University Press. N.Y.

34. Long, A. (1965). Effects of some internal and external conditions on seed germination. *Encyclopedia of plants physiology*. 15, 848-893.
35. Mayer, A. M. and Shain, Y. (1974) Control of seed germination. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25, 167-193.
36. Novel, P.S. (1991) *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, Inc. San Diego California. 635 Pp.
37. Ochoa, G.S. (1985) Hydrophyllaceae. In Rzedowski J. (ed.) *Flora fanerogámica del Valle de México*. Jalapa ver., México.
38. Orozco-Segovia, A., Gonzalez Zertuche, L., Mendoza, A. and Orozco Segovia. (1996) A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* in a thermogradient. *Physiologia Plantarum*. 98, 431-438.
39. Orozco Segovia, A. (1999) Procesos ecofisiológicos que intervienen en la germinación de semillas de especies tropicales. Papel de los fitocromos. en: *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Orellana, Escamilla y Larqué-Saavedra editores. CICY. Mérida, Yucatán, México.
40. Pendry, C.A. and Proctor, J. (1996) The cause of altitudinal zonation of rain forest on bukit belalong, Brunei. *Journal of Ecology*. 84:407-418.
41. Priestley, D.A. (1986) Seed aging: Implications for seed storage and persistence in the soil. Cornstock Cornell Univ. Press. N.Y.
42. Probert, R. J. (1992). The role of temperature in germination ecophysiology. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds- The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C-A-B International. United Kingdom. pp. 285-325.
43. Raven, P.H., Evert, R.F. and Eichhorn, S.E. (1991) *Biología de las Plantas*, Ed. Revertá S.A., Barcelona España.
44. Roberts, E. H. (1973) Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*. 1, 499-514.
45. Rzedowski, J. (1954) *Vegetación del Pedregal de San Angel Distrito Federal México*. An. Esc. Nal. de

- Ciencias Biológicas. México. 8:59-129.
46. **Rzedowski, J.** (1978) Vegetación de México. Ed. LIMUSA. México Pp. 57 - 96.
 47. **Rzedowski, J.** (1979). Flora fanerogámica del Valle de México, Vol I y II, Ed. C.E.C.S.A, México 325Pp. .
 48. **Rzedowski, J. Y Rzedowski, G.** (1985) Flora fanerogámica del Valle de México. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología. II: 291-2977.
 49. **Rzedowski, J. y Equihua, M.** (1987) Las Malezas en: Atlas Cultural de México. Ed. Grupo Planeta. Pp 168 - 172.
 50. **Salisbury, F.B. y Ross, C.W.** (1991) *Plant Physiology*. fourth edition. Wadsworth Publishing Company. Belmont. California. pp 372 -558.
 51. **SARH-UNAM.** Secretaría forestal y de fauna silvestre. UNAM Instituto de geografía. Carta forestal 1:250,000. E14-2.
 52. **Secretaría de Gobernación y Gobierno del edo de Morelos,** 1988. Los Municipios de Morelos. C2 1ª Ed. Pp. 100 y 109.
 53. **Smith, H.** (1983) Light quality Photo-percepcion and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiology*. 33, 481-518.
 54. **SPP.** Programación y presupuesto, coordinación general de servicios nacionales de estadística geográfica e informática. Carta hidrológica de aguas subterráneas. 1:250,000;E14-2
 55. **Steinmaus, S.J., Prather, T.S. and Holt, J.S.** (2000). Estimation of base temperatures for nine weed species. *Journal Experimental Botany*. (51)343, 275-286.
 56. **Tang, C. Q. y Ohsawa, M.,** (1999) Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf-size pattern on a humid subtropical mountain, Mt Ermei, Sichuan, China. *Plant Ecology* 145, 221-233.
 57. **Thompson, P A.** (1970a). Characterization of the germination to temperature of species and ecotypes. *Nature*. 225, 827-831.

58. **Thompson, P A.** (1970b).
Germination of species of
Cariophyllaceae in relation to their
geographical distribution in Europe.
Ann. Botany. 34, 427-449.
59. **Thompson, P A.** (1973)
Geographical adaptation of seeds.
En: Heydecker, W. (ed.). *Seed
Ecology.* The Butterworth Group.
London. 578 pp.
60. **Thompson, P A.** (1975)
Characterization of the germination
responses of *Silene dioica* (L.) Clairv.
Populations from Europe. *Ann.
Botany.* 39, 1-19.
61. **Thompson, K., Grime, J. P. And
Mason, G.** (1977). Seed germination
in response to diurnal fluctuations of
temperature, *Nature*, 267:117-119.
62. **Usher, M.B.** (1988) The ecology of
reserves: An introduction. biological
invasions into nature *Biological
conservation* 44, 1-8.
63. **Vázquez-Yanes C. Orozco A. Rojas
M. Sánchez M.E. y Cervantes V.**
(1997) La reproducción de las
plantas: semillas y meristemos. La
ciencia para todos 157pp.
64. **Walck ,J.L., Baskin, J.M. and
Baskin, C.C.** (1997) A comparative
study of the seed germination biology
of a narrow endemic and two
geographically – widespread species
of *solidago* (Asteraceae).
1. Germination phenology and effect
of cold stratification on germination.
Seed Science Research 7, 47-58.
65. **Walck ,J.L., Baskin, J.M. and
Baskin, C.C.** (1997) A comparative
study of the seed germination biology
of a narrow endemic and two
geographically – widespread species
of *solidago* (Asteraceae).
2. Germination responses of buried
seeds in relation to seasonal
temperature cycles. *Seed Science
Research* 7, 47-58.
66. **Washitani, I.** (1987) A convenient
screening test system and a model
for thermal germination responses of
wild plant seed: Behaviour of model
and real seeds in the system. *Plant
Cell and environment.* 10, 587-598.
67. **Washitani, I. and Takenaka, A.**
(1984) Mathematical description of
the seed germination dependency on
time and temperature. *Plan cell and
environment* 7, 359-362.

68. **Went, F. W.** (1957) Experimental control of plant growth. *Chronica Botanica* Waltham, MA
69. **Wulff, R.D.** (1995) Environmental maternal effects on seed quality and germination. En Kigel. J. and Galili G. *Seed development y germination.* Marcel Dekker. INC. N. Pp. 491-505.
70. **Yeh, D.M. and Atherton, J.G.,** (2000). Cardinal temperatures and thermal requeriments for germination of cineria seed. *Journal of horticultural Science and Biotechnology.* 75 (4) 476-480.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

IX. APÉNDICES

1. TEMPERATURA EN LOS SITIOS DE COLECTA

Análisis de varianza y rangos múltiples para cada población altitudinal (msnm) y la temperatura del sitio de colecta (mínima, media y máxima).

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Temperatura mínima	358.90171	4	89.725429	59.440	.0000
RESIDUAL	45.285714	30	1.5095238		
Total (corrected)	404.18743				

2500	7	27.200000	X
2345	7	35.200000	X
2040	7	47.200000	X
1660	7	47.600000	X
1260	7	92.400000	X

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Temperatura media	476.75043	4	119.18761	87.974	.0000
RESIDUAL	40.644286	30	1.3548095		
Total (corrected)	517.39471	34			

2500	7	27.200000	X
2345	7	35.200000	X
2040	7	47.200000	X
1660	7	47.600000	X
1260	7	92.400000	X

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Temperatura máxima	626.95257	4	156.73814	113.266	.0000
RESIDUAL	41.514286	30	1.3838095		
Total (corrected)	668.46686				

2500	7	27.200000	X
2345	7	35.200000	X
2040	7	47.200000	X
1660	7	47.600000	X
1260	7	92.400000	X

2. CAPACIDAD GERMINATIVA MÁXIMA DE CADA POBLACIÓN

Análisis de varianza y rangos múltiples para cada población altitudinal (msnm) y la temperatura.

11°C

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	12751.040	4	3187.7600	15.338	.0000
Within groups	4156.800	20	207.8400		
Total (corrected)	16907.840	24			

2500	5	27.200000	X
2345	5	35.200000	X X
1260	5	47.200000	X
2040	5	47.600000	X
1660	5	92.400000	X

14°C	Between groups	7294.4000	4	1823.6000	14.840	.0000
	Within groups	2457.6000	20	122.8800		
	Total (corrected)	9752.0000	24			

2345	5	43.600000	X
2500	5	43.600000	X
1260	5	60.800000	X
2040	5	75.600000	X
1660	5	86.400000	X

17°C	Between groups	6314.2400	4	1578.5600	16.161	.0000
	Within groups	1953.6000	20	97.6800		
	Total (corrected)	8267.8400	24			

2500	5	44.400000	X
2345	5	62.800000	X
2040	5	65.200000	X
1260	5	74.000000	X
1660	5	93.200000	X

21°C	Between groups	3930.2400	4	982.56000	25.911	.0000
	Within groups	758.4000	20	37.92000		
	Total (corrected)	4688.6400	24			

2500	5	54.800000	X
1260	5	74.000000	X
2040	5	75.600000	X
2345	5	75.600000	X
1660	5	94.400000	X

23°C	Between groups	4727.3600	4	1181.8400	24.912	.0000
	Within groups	948.8000	20	47.4400		
	Total (corrected)	5676.1600	24			

2500	5	56.400000	X
2345	5	57.200000	X
2040	5	74.800000	X
1260	5	75.200000	X
1660	5	93.600000	X

25°C	Between groups	5419.8400	4	1354.9600	11.143	.0001
	Within groups	2432.0000	20	121.6000		
	Total (corrected)	7851.8400	24			

2500	5	51.600000	X
2345	5	54.400000	X X
2040	5	66.400000	X X
1260	5	76.400000	X
1660	5	91.600000	X

28°C	Between groups	6179.8400	4	1544.9600	17.848	.0000
	Within groups	1731.2000	20	86.5600		
	Total (corrected)	7911.0400	24			

2345	5	47.600000	X
2500	5	55.600000	X
2040	5	72.000000	X
1260	5	81.200000	X X
1660	5	90.000000	X

31°C	Between groups	6744.0000	4	1686.0000	16.529	.0000
	Within groups	2040.0000	20	102.0000		
	Total (corrected)	8784.0000	24			

2500	5	49.200000	X
2345	5	50.400000	X X
1260	5	63.600000	X X
2040	5	76.000000	X
1660	5	92.800000	X

33°C	Between groups	4842.5600	4	1210.6400	9.833	.0001
	Within groups	2462.4000	20	123.1200		
	Total (corrected)	7304.9600	24			

2345	5	52.400000	X
2500	5	53.600000	X
1260	5	65.200000	X X
2040	5	73.600000	X
1660	5	90.000000	X

3. GERMINACIÓN ACUMULADA EN EL TIEMPO.

Análisis de varianza y rangos múltiples para cada población (msnm) y el gradiente de temperatura correspondiente al cuadro 3a.

1260	Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
	Between groups	957.50939	8	119.68867	446.230	.0000
	Within groups	4.82800	18	.26822		
	Total (corrected)	962.33739	26			

33	3	.780000	X
31	3	1.366667	X X
28	3	1.943333	X X
25	3	2.000000	X X
23	3	2.366667	X X
21	3	3.060000	X X
17	3	3.933333	X
14	3	9.996667	X
11	3	20.266667	X

1660	Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
	Between groups	821.77653	8	102.72207	541.667	.0000
	Within groups	3.41353	18	.18964		
	Total (corrected)	825.19007	26			

33	3	.560000	X
31	3	1.366667	X
28	3	1.466667	X
25	3	2.433333	X
23	3	2.533333	X
21	3	3.033333	X
17	3	4.566667	X
14	3	10.293333	X
11	3	18.556667	X

2040	Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
	Between groups	751.84230	8	93.980287	391.421	.0000
	Within groups	4.32180	18	.240100		
	Total (corrected)	756.16410	26			

28	3	1.300000	X
31	3	1.833333	X X
33	3	1.966667	X X X
25	3	2.166667	X X
23	3	2.700000	X X
21	3	3.166667	X
17	3	4.090000	X
14	3	9.846667	X
11	3	18.293333	X

2345		Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
		Between groups	828.18190	8	103.52274	206.754	.0000
		Within groups	9.01267	18	.50070		
		Total (corrected)	837.19456	26			

33	3	1.233333	X
31	3	1.566667	X X
28	3	1.663333	X X
25	3	1.896667	X X
23	3	2.550000	X X
21	3	2.766667	X X
17	3	3.450000	X
14	3	9.773333	X
11	3	18.903333	X

2500		Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
		Between groups	870.86310	8	108.85789	86.015	.0000
		Within groups	22.78027	18	1.26557		
		Total (corrected)	893.64336	26			

25	3	1.633333	X
31	3	1.666667	X
28	3	1.800000	X
17	3	1.853333	X X
33	3	2.200000	X X
23	3	2.800000	X X
21	3	3.733333	X
14	3	9.200000	X
11	3	19.690000	X

Análisis de varianza y rangos múltiples entre las poblaciones altitudinales y la temperatura correspondiente al cuadro 3b.

11°C	Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
	Between groups	8.0549733	4	2.0137433	7.284	.0051
	Within groups	2.7644667	10	.2764467		
	Total (corrected)	10.819440	14			

2040	3	18.293333	X
1660	3	18.556667	X
2345	3	18.903333	X X
2500	3	19.690000	X X
1260	3	20.266667	X

14°C	Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
	Between groups	1.9275733	4	.4818933	1.772	.2110
	Within groups	2.7196667	10	.2719667		
	Total (corrected)	4.6472400	14			

2500	3	9.200000	X
2345	3	9.773333	X X
2040	3	9.846667	X X
1260	3	9.996667	X X
1660	3	10.293333	X

17°C	Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
	Between groups	13.070173	4	3.2675433	1.787	.2080
	Within groups	18.282800	10	1.8282800		
	Total (corrected)	31.352973	14			

2500	3	1.8533333	X
2345	3	3.4500000	X X
1260	3	3.9333333	X X
2040	3	4.0900000	X X
1660	3	4.5666667	X

21°C	Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
	Between groups	1.527573	4	.3818933	.323	.8565
	Within groups	11.832267	10	1.1832267		
	Total (corrected)	13.359840	14			

2345	3	2.7666667	X
1660	3	3.0333333	X
1260	3	3.0600000	X
2040	3	3.1666667	X
2500	3	3.7333333	X

23°C		Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
		Between groups	.3326667	4	.0831667	.809	.5472
		Within groups	1.0283333	10	.1028333		
		Total (corrected)	1.3610000	14			
1260	3	2.3666667	X				
1660	3	2.5333333	X				
2345	3	2.5500000	X				
2040	3	2.7000000	X				
2500	3	2.8000000	X				

25°C		Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
		Between groups	1.0718933	4	.2679733	.933	.4831
		Within groups	2.8720667	10	.2872067		
		Total (corrected)	3.9439600	14			
2500	3	1.6333333	X				
2345	3	1.8966667	X				
1260	3	2.0000000	X				
2040	3	2.1666667	X				
1660	3	2.4333333	X				

28°C		Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
		Between groups	.7909733	4	.1977433	2.516	.1079
		Within groups	.7860000	10	.0786000		
		Total (corrected)	1.5769733	14			
2040	3	1.3000000	X				
1660	3	1.4666667	X X				
2345	3	1.6633333	X X				
2500	3	1.8000000	X X				
1260	3	1.9433333	X				

31°C		Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
		Between groups	.4826667	4	.1206667	1.293	.3365
		Within groups	.9333333	10	.0933333		
		Total (corrected)	1.4160000	14			
1660	3	1.3666667	X				
1260	3	1.3666667	X				
2345	3	1.5666667	X				
2500	3	1.6666667	X				
2040	3	1.8333333	X				

33°C		Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
		Between groups	6.1961067	4	1.5490267	4.937	.0185
		Within groups	3.1373333	10	.3137333		
		Total (corrected)	9.3334400	14			
1660	3	.5600000	X				
1260	3	.7800000	X				
2345	3	1.2333333	X X				
2040	3	1.9666667	X				
2500	3	2.2000000	X				

Análisis de varianza y rangos múltiples de la respuesta germinativa de *Wigandia urens* de las poblaciones altitudinales a través del tiempo y su respuesta a las giberelinas.

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
MAIN EFFECTS					
A:GATIEMPO.sitio	20861.87	4	5215.467	83.336	.0000
B:GATIEMPO.tratamien	105820.40	5	21164.080	338.174	.0000
INTERACTIONS					
AB	17611.733	20	880.58667	14.071	.0000
RESIDUAL	7510.0000	120	62.583333		
TOTAL (CORRECTED)	151804.00	149			

Sitio

2345	30	34.066667	X
2500	30	41.466667	X
1260	30	58.666667	X
1660	30	61.333333	X X
2040	30	63.466667	X

Tratamiento

6	25	8.480000	X
5	25	20.880000	X
2	25	68.000000	X
1	25	68.080000	X
4	25	72.080000	X X
3	25	73.280000	X

1. Nov / 98
2. Jul / 00 testigo
3. Jul / 00 500 ppm
4. Jul / 00 1000 ppm
5. Jul / 00 1500 ppm
6. Jul / 00 2000 ppm

4. TASA DE GERMINACIÓN

Análisis de varianza y rangos múltiples de la tasa de germinación para cada población (msnm) y entre las subpoblaciones porcentuales.

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
MAIN EFFECTS					
A:TASAS.sitio	1.55270E-004	4	3.88175E-005	118.715	.0000
B:TASAS.subpoblac	2.42989E-004	5	4.85978E-005	148.626	.0000
INTERACTIONS					
AB	1.02815E-005	20	5.14077E-007	1.572	.0909
RESIDUAL	1.96188E-005	60	3.26981E-007		
TOTAL (CORRECTED)	4.28159E-004	89			

Sitio					
2345	18	.0109565	X		
2500	18	.0111684	X		
1260	18	.0127532		X	
2040	18	.0133031			X
1660	18	.0144402			X

Subpoblación					
60	15	.0102721	X		
50	15	.0111982		X	
40	15	.0120100			X
30	15	.0126417			X
20	15	.0137408			X
10	15	.0152829			X

Análisis de varianza y rangos múltiples de la tasa de germinación entre las poblaciones (msnm), para cada subpoblación porcentual.

10%

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
MAIN EFFECTS					
A:SUBTASAS.sitio	1.91077E-005	4	4.77694E-006	6.714	.0087
RESIDUAL	6.40378E-006	9	7.11531E-007		
TOTAL (CORRECTED)	2.55115E-005	13			

4	3	.0139577	X
5	3	.0141937	X
1	2	.0151629	X X
3	3	.0162298	X
2	3	.0168706	X

20%

A:SUBTASAS.sitio	2.19603E-005	4	5.49007E-006	15.239	.0005
RESIDUAL	3.24236E-006	9	3.60262E-007		
TOTAL (CORRECTED)	2.52026E-005	13			

5	3	.0122299	X
4	3	.0126449	X X
1	2	.0136386	X X
3	3	.0148121	X X
2	3	.0153784	X

30%

A:SUBTASAS.sitio	2.58428E-005	4	6.46070E-006	28.718	.0000
RESIDUAL	2.02475E-006	9	2.24972E-007		
TOTAL (CORRE)	2.78675E-005	13			

4	3	.0111578	X
5	3	.0111984	X
1	2	.0127952	X
3	3	.0135447	X
2	3	.0145122	X

40%

A:SUBTASAS.sitio	2.22994E-005	4	5.57484E-006	12.404	.0010
RESIDUAL	4.04507E-006	9	4.49452E-007		
TOTAL (CORREC)	2.63444E-005	13			

5	3	.0104493	X
4	3	.0109120	X X
1	2	.0122319	X X
3	3	.0125997	X
2	3	.0138572	X

50%

A:SUBTASAS.sitio	2.86447E-005	4	7.16116E-006	31.200	.0000
RESIDUAL	2.06573E-006	9	2.29526E-007		
TOTAL (CORREC)	3.07104E-005	13			

4	3	.0095224	X
5	3	.0098035	X
1	2	.0116173	X
3	3	.0117599	X
2	3	.0132878	X

60%

A:SUBTASAS.sitio	4.67160E-005	4	1.16790E-005	57.214	.0000
RESIDUAL	1.83717E-006	9	2.04130E-007		
TOTAL (CORREC)	4.85532E-005	13			

4	3	.0075442	X
5	3	.0091355	X
3	3	.0108724	X
1	2	.0110733	X
2	3	.0127350	X

5. LAS TEMPERATURAS CARDINALES

Análisis de varianza y rangos múltiples para los tiempos térmicos mínimos de las poblaciones altitudinales (msnm) y de las subpoblaciones porcentuales.

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
MAIN EFFECTS					
A:TTOTALP.sitio	3452683.1	4	863170.78	256.103	.0000
B:TTOTALP.subpo	3727155.9	5	745431.17	221.169	.0000
INTERACTIONS					
AB	1101720.4	20	55086.018	16.344	.0000
RESIDUAL	202224.67	60	3370.4111		
TOTAL (CORRECTED)	8483784.0	89			
1660	18	1099.1111	X		
2040	18	1324.1111	X		
1260	18	1350.8889	X		
2500	18	1508.7778	X		
2345	18	1685.4444	X		
10	15	1082.7333	X		
20	15	1236.0667	X		
30	15	1345.6000	X		
40	15	1443.0000	X		
50	15	1546.5333	X		
60	15	1708.0667	X		

Análisis de varianza y rangos múltiples para los tiempos térmicos máximos de las poblaciones altitudinales (msnm) y de las subpoblaciones porcentuales.

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
MAIN EFFECTS					
A:TTOTALP.sitio	54555.489	4	13638.872	95.037	.0000
B:TTOTALP.subpo	52828.133	5	10565.627	73.622	.0000
INTERACTIONS					
AB	6477.3111	20	323.86556	2.257	.0081
RESIDUAL	8610.6667	60	143.51111		
TOTAL (CORRECTED)	122471.60	89			
2500	18	-172.27778	X		
2345	18	-158.88889	X		
1260	18	-133.66667	X		
2040	18	-127.94444	X		
1660	18	-101.88889	X		
60	15	-175.00000	X		
50	15	-158.26667	X		
40	15	-145.60000	X		
30	15	-133.40000	X		
20	15	-120.00000	X		
10	15	-101.33333	X		

Análisis de varianza y rangos múltiples del tiempo térmico de cada población altitudinal (msnm) y subpoblaciones porcentuales, para las curvas mínimas y máximas; correspondiente al cuadro 5.

10%

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
MAIN EFFECTS					
A:TTPORCEN.sitio	100521.60	4	25130.400	4.495	.0246
RESIDUAL	55907.333	10	5590.7333		
TOTAL (CORRECTED)	156428.93	14			

1660	3	922.0000	X
2040	3	1101.3333	X
1260	3	1115.3333	X
2500	3	1126.0000	X
2345	3	1149.0000	X

20%

A:TTPORCEN.sitio	230264.27	4	57566.067	21.815	.0001
RESIDUAL	26388.667	10	2638.8667		
TOTAL (CORRECTED)	256652.93	14			

1660	3	1016.0000	X
2040	3	1222.0000	X
1260	3	1237.3333	XX
2500	3	1330.0000	XX
2345	3	1375.0000	X

30%

A:TTPORCEN.sitio	386513.60	4	96628.400	63.263	.0000
RESIDUAL	15274.000	10	1527.4000		
TOTAL (CORRECTED)	401787.60	14			

1660	3	1081.3333	X
2040	3	1304.0000	X
1260	3	1323.3333	X
2500	3	1471.3333	X
2345	3	1548.0000	X

40%

A:TTPORCEN.sitio	589766.67	4	147441.67	107.863	.0000
RESIDUAL	3669.333	10	366.9333		
TOTAL (CORRECTED)	603436.00	14			

1660	3	1137.3333	X
2040	3	1372.6667	X
1260	3	1398.0000	X
2500	3	1592.0000	X
2345	3	1715.0000	X

50%

A:TTPORCEN.sitio		934259.73	4	233564.93	109.429	.0000
RESIDUAL		21344.000	10	2134.4000		
TOTAL (CORRECTED)		955603.73	14			
1660	3	1191.3333	X			
2040	3	1438.0000	X			
1260	3	1472.6667	X			
2500	3	1706.3333	X			
2345	3	1924.0000	X			

60%

A:TTPORCEN.sitio		2312757.6	4	578189.40	82.902	.0000
RESIDUAL		69743.333	10	6974.3333		
TOTAL (CORRECTED)		2382500.9	14			
1660	3	1246.6667	X			
2040	3	1506.6667	X			
1260	3	1558.6667	X			
2500	3	1826.6667	X			
2345	3	2401.6667	X			

-10%

Source of variation		Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
MAIN EFFECTS						
A:TTPORCEN.sitio		4730.6667	4	1182.6667	5.044	.0174
RESIDUAL		2344.6667	10	234.46667		
TOTAL (CORRECTED)		7075.3333	14			
2500	3	-130.66667	X			
2345	3	-103.33333	XX			
2040	3	-102.00000	XX			
1260	3	-95.33333	XX			
1660	3	-75.33333	X			

-20%

A:TTPORCEN.sitio		6344.6667	4	586.1667	11.417	.0010
RESIDUAL		1389.3333	10	138.93333		
TOTAL (CORRECTED)		7734.0000	14			
2500	3	-153.00000	X			
2345	3	-128.00000	X			
2040	3	-115.33333	X			
1260	3	-113.66667	X			
1660	3	-90.00000	X			

-30%

A:TTPORCEN.sitio		7926.9333	4	981.7333	19.924	.0001
RESIDUAL		994.66667	10	99.466667		
TOTAL (CORRECTED)		8921.6000	14			
2500	3	-168.00000	X			
2345	3	-147.33333	X			
1260	3	-127.33333	X			
2040	3	-124.66667	X			
1660	3	-99.66667	X			

-40%

A:TPPORCEN.sitio		9864.9333	4	2466.2333	28.004	.0000
RESIDUAL		880.66667	10	88.066667		
TOTAL (CORRECTED)		10745.600	14			
2500	3	-181.33333	X			
2345	3	-165.66667	X			
1260	3	-140.33333	X			
2040	3	-132.66667	X			
1660	3	-108.00000	X			

-50%

A:TPPORCEN.sitio		12680.933	4	3170.2333	29.138	.0000
RESIDUAL		1088.0000	10	108.80000		
TOTAL (CORRECTED)		13768.933	14			
2500	3	-193.66667	X			
2345	3	-187.00000	X			
1260	3	-154.00000	X			
2040	3	-141.33333	X			
1660	3	-115.33333	X			

-60%

A:TPPORCEN.sitio		19484.667	4	4871.1667	25.459	.0000
RESIDUAL		1913.3333	10	191.33333		
TOTAL (CORRECTED)		21398.000	14			
2345	3	-222.00000	X			
2500	3	-207.00000	X			
1260	3	-171.33333	X			
2040	3	-151.66667	X			
1660	3	-123.00000	X			