



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

REQUERIMIENTOS TÉRMICOS Y
COMPORTAMIENTO DE SEMILLAS EN EL
BANCO DEL SUELO PARA ALGUNAS
MALEZAS CUARENTENADAS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

OSCAR CALDERÓN BARRAZA

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2005



m343956



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.

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en Internet el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Oscar Calderón Barraza

FECHA: 11 de mayo de 2005

FIRMA:

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de marzo del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Calderón Barraza Oscar** con número de cuenta **99809858** y número de expediente **3991101** con la tesis titulada: **"Requerimientos térmicos y comportamiento de semillas en el banco del suelo para algunas malezas cuarentenadas"**, bajo la dirección del(a) **Dr. Francisco J. Espinosa García**.

Presidente:	Dr. Jorge Meave del Castillo
Vocal:	M. en C. Irene Pisanty Baruch
Secretario:	Dr. Francisco J. Espinosa García
Suplente:	M. en C. María Esther Sánchez Coronado
Suplente:	Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a, 2 de mayo del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Francisco J. Espinosa García, tutor y amigo, gracias por su amistad y palabras de aliento, así como por la dirección de este trabajo.

A la Dra. Alma D.L. Orozco Segovia, por su asesoría y facilidades brindadas para llevar a cabo este trabajo.

A la Dra. Susana Orozco Segovia, por haber proporcionado la función matemática $Y = a \text{ Exp } (-b (X/c-1)^2 + 1/(X-d))$ que permitió el ajuste de las tasas de germinación para las diferentes subpoblaciones porcentuales y con ello la determinación de las temperaturas cardinales y tiempos térmicos.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos, por su asesoría y apoyo para llevar a cabo los análisis de sobrevivencia.

Al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, por sus comentarios y observaciones que permitieron mejorar este trabajo.

A la M. en C. Irene Pisanty Baruch, por sus observaciones y revisión de esta tesis.

A la M. en C. María Esther Sánchez Coronado, por su apoyo y revisión de esta tesis.

Al Dr. José A. Domínguez Valenzuela y Dr. Fernando Urzua Soria de la Universidad Autónoma Chapingo, por haber dado todas las facilidades para establecer los experimentos de campo dentro del Campo Experimental de la UACH.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme permitido realizar mis estudios de maestría.

DEDICATORIAS

A mis padres con respeto y admiración

*Guillermo Calderón Iracheta
Esperanza Barraza de la Fuente*

A mis hermanos, fieles compañeros de toda la vida

Rosario, Ana, Guillermo, Arturo, Jesús, Alonso y Sergio

A mi esposa, confidente, compañera y amiga

Alma Rosa Fernández Román

A mis hijos, mi razón de ser

Alma Karina y Oscar

C O N T E N I D O

	Pág.
1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	3
2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	6
2.2. HIPÓTESIS	6
3. ANTECEDENTES	7
3.1. MALEZAS CUARENTENADAS EN MÉXICO	7
3.2. INVASIONES BIOLÓGICAS	12
3.2.1. Estudio de las plantas exóticas en México	14
3.2.2. Éxito o fracaso de las invasiones	16
3.3. BANCO DE SEMILLAS Y EFECTO DE LOS INSECTOS Y MICROORGANISMOS	22
3.3.1. Influencia de la depredación de semillas en la invasión de plantas exóticas	27
3.4. GENERALIDADES SOBRE LA GERMINACIÓN	27
3.4.1. Factores para inducir la germinación	29
3.5. MÉTODOS PARA EL ANÁLISIS DE LA GERMINACIÓN	32
3.6. USO PRÁCTICO DE LA ACUMULACIÓN DE CALOR	34
4. MATERIALES Y MÉTODOS	37
4.1. RESPUESTA GERMINATIVA DE LAS SEMILLAS	38
4.2. EMERGENCIA DE PLÁNTULAS EN CONDICIONES DE CAMPO	40
4.3. SUPERVIVENCIA Y VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS EN EL BANCO DEL SUELO	43
5. RESULTADOS	44
5.1. CAPACIDAD GERMINATIVA Y GERMINACIÓN ACUMULADA EN EL TIEMPO	44
5.1.1. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos	48
5.2. EMERGENCIA DE PLÁNTULAS EN CONDICIONES DE CAMPO	55
5.3. SUPERVIVENCIA Y VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS EN EL BANCO DEL SUELO	60

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	66
7. LITERATURA CITADA	74
8. ANEXOS	83
8.1. ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN LABORATORIO	83
8.1.1. <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra	83
8.1.2. <i>Thlaspi arvense</i> de Inglaterra	84
8.2. ANÁLISIS DE VARIANZA PARA TEMPERATURAS CARDINALES Y TIEMPOS TÉRMICOS	86
8.2.1. <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra	86
8.2.2. <i>Thlaspi arvense</i> de Inglaterra	88
8.3. ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LA EMERGENCIA Y MORTALIDAD DE PLÁNTULAS	90
8.3.1. <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra	90
8.3.2. <i>Polygonum convolvulus</i> de Inglaterra	91
8.4. ANÁLISIS DE SUPERVIVENCIA PARA LAS SEMILLAS RECUPERADAS DEL SUELO Y SU GERMINACIÓN	92
8.4.1. Semillas recuperadas del suelo	92
8.4.2. Semillas germinadas después de haber sido recuperadas	102

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Porcentaje de germinación, día de la primera semilla germinada y velocidad de germinación de las semillas de <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra	45
Cuadro 2. Porcentaje de germinación, día de la primera semilla germinada y velocidad de germinación de las semillas de <i>Thlaspi arvense</i> de Inglaterra	47
Cuadro 3. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos obtenidos del ajuste de las subpoblaciones porcentuales de <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra	50
Cuadro 4. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos obtenidos del ajuste de las subpoblaciones porcentuales de <i>Thlaspi arvense</i> de Inglaterra	53
Cuadro 5. Emergencia y mortalidad de las plántulas de <i>Aegilops cylindrica</i> y de <i>Polygonum convolvulus</i> de Inglaterra después de 360 días	56

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Curva exponencial sigmoide ilustrando el período de latencia y la primera derivada ..	39
Figura 2. Curva gaussiana ilustrando el intervalo de las temperaturas subóptimas y supraóptimas, así como las temperaturas cardinales y la primera derivada	40
Figura 3. Esquema de la distribución de los tratamientos y repeticiones en campo	41
Figura 4. Curvas de germinación de <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra ajustadas a una función exponencial sigmoide del tipo $Y = a/(1+b (\text{Exp} (-cx)))$	46
Figura 5. Curvas de germinación de <i>Thlaspi arvense</i> de Inglaterra ajustadas a una función exponencial sigmoide del tipo $Y = a/(1+b (\text{Exp} (-cx)))$	49
Figura 6. Tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra ajustadas a la función gaussiana $Y = a \text{Exp} (-b (x/c-1)^2 + 1/(x-d))$	51
Figura 7. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos de las subpoblaciones porcentuales de <i>Aegilops cylindrica</i> de Inglaterra ajustadas a una función exponencial sigmoide del tipo $Y = a/(1+b (\text{Exp} (-cx)))$	52
Figura 8. Tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de <i>Thlaspi arvense</i> de Inglaterra ajustadas a la función gaussiana $Y = a \text{Exp} (-b (x/c-1)^2 + 1/(x-d))$	54
Figura 9. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos de las subpoblaciones porcentuales de <i>Thlaspi arvense</i> de Inglaterra ajustadas a una función sigmoide del tipo $Y = a+b/(1+\text{Exp} (-(x-c)/d))$	55
Figura 10. Porcentaje de emergencia y mortalidad de las plántulas de <i>Aegilops cylindrica</i> (Ac) y <i>Polygonum convolvulus</i> (Pc) de Inglaterra durante 360 días	58
Figura 11. Temperaturas y precipitaciones registradas de noviembre de 2000 a octubre de 2001 por la estación meteorológica de la Universidad Autónoma Chapingo	59
Figura 12. Semillas recuperadas del suelo para las diferentes especies, períodos, países y tratamientos	61
Figura 13. Semillas que germinaron después de haber sido recuperadas del suelo para las diferentes especies, períodos, países y tratamientos	63
Figura 14. Análisis de supervivencia para las semillas recuperadas del suelo y las germinadas ...	65

1. RESUMEN

Se estudiaron los requerimientos térmicos y el comportamiento del banco de semillas de las siguientes malezas cuarentenadas en México: *Aegilops cylindrica*, *Polygonum convolvulus*, *Thlaspi arvense* y *Vaccaria hispanica*, para probar las siguientes hipótesis:

- a) La capacidad germinativa de las semillas se verá afectada por las temperaturas extremas, pero las temperaturas altas afectarán más que las bajas porque estas especies son de climas templados. Los efectos de la temperatura serán reflejados también en el inicio y la velocidad de germinación.
- b) Habrá diferencias en cuanto a los requerimientos térmicos y patrones de germinación para las semillas de la misma especie provenientes de distinto país. Las subpoblaciones porcentuales altas se alcanzarán sólo en temperaturas cercanas a la óptima.
- c) La emergencia y la mortalidad de las plántulas en condiciones de campo dependerán de las condiciones climáticas y del ataque de hongos del suelo. El establecimiento de estas especies dependerá de su capacidad para mantener un banco de semillas viables en el suelo.

Para cumplir con los objetivos del trabajo fue necesario dividirlo en varios experimentos de la siguiente manera:

- a) Respuesta germinativa de las semillas en un gradiente de temperatura (5°C a 35°C) en condiciones de laboratorio; evaluando capacidad germinativa, tiempo para la primera semilla germinada, velocidad de germinación, y temperaturas cardinales y tiempos térmicos.
- b) Emergencia de plántulas en condiciones de campo a lo largo de 12 meses; evaluando los efectos de la aplicación de un insecticida, un fungicida y una mezcla de ambos sobre la emergencia y mortalidad de plántulas.
- c) Supervivencia de las semillas en el banco del suelo durante 18 meses en condiciones de campo y viabilidad de las semillas recuperadas del suelo en condiciones de laboratorio; evaluando los efectos de la aplicación de un insecticida, un fungicida y una mezcla de ambos sobre la pérdida de semillas en el suelo, y evaluando la capacidad germinativa de las semillas recuperadas.

Los experimentos de laboratorio se realizaron en el Instituto de Ecología de la UNAM y los de campo en la Universidad Autónoma Chapingo. En estos experimentos se utilizaron semillas tanto de los Estados Unidos de Norteamérica como de Inglaterra para determinar posibles diferencias entre procedencias. La aplicación de agroquímicos tuvo como objeto minimizar el ataque de los herbívoros.

En condiciones de laboratorio las semillas de *Aegilops cylindrica* y de *Thlaspi arvense* de Inglaterra no presentaron latencia y tuvieron buena viabilidad, pero las provenientes de EUA no fueron viables. Las semillas de *Polygonum convolvulus* y *Vaccaria hispanica* de ambos países presentaron latencia y una baja viabilidad. Las semillas de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra mostraron una respuesta germinativa elevada en la mayoría de las temperaturas probadas, pero sobre todo en temperaturas constantes de 15 a 30°C; para esta especie se encontraron temperaturas base de 4.24°C a 7.03°C y máximas de 34.86°C a 42.60°C. En *Thlaspi arvense* del mismo país el porcentaje más alto de germinación se logró en 20°C, para esta especie se determinaron temperaturas base de 4.98°C a 7.88°C y máximas de 29.92°C a 30.89°C. En condiciones de campo, *Aegilops cylindrica* de Inglaterra tuvo una baja emergencia de plántulas, *Polygonum convolvulus* proveniente del mismo país tuvo una emergencia pobre, y en *Aegilops cylindrica* y *Polygonum convolvulus* de EUA, así como en *Thlaspi arvense* y *Vaccaria hispanica* de ambos países no hubo emergencia. Ninguno de los tratamientos con agroquímicos tuvo efectos significativos sobre la emergencia de plántulas, la supervivencia de las semillas enterradas ni sobre la viabilidad de las semillas recuperadas; tampoco se encontraron diferencias para la procedencia de las semillas.

Aunque los resultados de este trabajo no indican que estas especies pueden tener un alto potencial de establecimiento en México, debemos considerar que bajo condiciones naturales puede haber resultados diferentes. Además, existen varios factores que pueden favorecer su establecimiento, como son: la intervención humana en la dispersión de sus semillas, su historial como maleza en otras partes del mundo, sus atributos ecológicos, su amplia distribución mundial y la diversidad de climas presentes en el país.

2. INTRODUCCIÓN

La importancia de las malezas (plantas no necesariamente exóticas, que crecen en sitios donde no se desean y que generalmente tienen efectos económicos o ambientales – Richardson *et al.*, 2000) como plagas agrícolas es indiscutible, por lo cual se han desarrollado diversos métodos de control encaminados a disminuir los daños ocasionados por estas especies. Sin embargo, las mejores medidas de control son aquellas encaminadas a prevenir su introducción, establecimiento y dispersión en áreas libres de ellas. Las malezas pueden dispersarse natural o artificialmente a través de sus semillas o estructuras asexuales; en general la dispersión natural tiene alcances locales, pero la artificial rebasa fronteras. La dispersión artificial es promovida por el hombre y forma parte de su historia, por ejemplo, muchas de las malezas naturalizadas en México fueron introducidas durante la colonización (Challenger, 1998).

Aunque la introducción y la diseminación de plagas no son algo nuevo, con la actual globalización y expansión de rutas comerciales que experimenta el planeta se han incrementado los riesgos de introducción y establecimiento de nuevas plagas, incluyendo malezas. En este contexto, la comercialización internacional de productos agrícolas es uno de los principales factores que contribuye a la introducción de plantas exóticas (plantas cuya presencia se debe a una introducción deliberada o accidental como resultado de las actividades humanas – Richardson *et al.*, 2000). Aunque no todas las especies exóticas logran establecerse, algunas pueden convertirse en invasoras (plantas naturalizadas que producen descendencia reproductiva, frecuentemente en gran número y extensión, y que tienen potencial para dispersarse sobre un área considerable – Richardson *et al.*, 2000). En sistemas agrícolas estas especies pueden convertirse en malezas nocivas, pero en sistemas naturales pueden desplazar a algunas especies nativas.

Existen varios factores que pueden determinar el éxito o fracaso de una invasión; por ejemplo, se supone que las comunidades ricas en especies resisten mejor las invasiones bióticas que las comunidades pobres (hipótesis de la resistencia biótica; Elton, 1958). El clima es uno de los factores importantes que pueden ayudar a predecir el éxito de una invasión, ya que se ha observado que las especies introducidas generalmente invaden áreas con climas

similares a los de su región de origen (hipótesis de los homoclimas; Panetta y Mitchell, 1991). Este principio ha sido usado para detectar distribuciones potenciales a través del uso de los Sistemas de Información Geográfica, lo cual es una herramienta importante en las actividades de cuarentena y control, porque permite anticipar posibles establecimientos y zonas de dispersión de especies introducidas (Mack, 1996a).

Como parte del clima, la temperatura juega un papel importante porque regula el metabolismo y el desarrollo de las plantas, así como la respuesta germinativa de sus semillas. Se sabe que la germinación inicia sólo si, además de la humedad, existen temperaturas propicias. Los extremos de temperatura que delimitan la germinación se conocen como temperaturas cardinales. Estas temperaturas y el tiempo térmico (relación entre la temperatura y la tasa de germinación) son requerimientos propios de cada especie y por lo tanto constituyen un buen elemento de predicción. Así, el establecimiento de especies queda restringido a ciertas áreas geográficas, hábitats o épocas del año (Thompson, 1970a, 1973; Probert, 1992). Sin embargo, debemos tener en cuenta que los requerimientos térmicos pueden variar aun dentro de una misma especie en poblaciones con diferente distribución geográfica, por adaptación a las condiciones ambientales de cada lugar (Long, 1965). El conocimiento de estas variaciones ha permitido caracterizar la germinación de especies y ecotipos de acuerdo a su distribución geográfica (Thompson, 1970ab). Las diferencias en los requerimientos de germinación pueden ser importantes para determinar el potencial de dispersión de estas especies (Thomas *et al.*, 1994).

Otro factor importante de predicción es la capacidad de los herbívoros nativos para alimentarse de plantas exóticas. El éxito puede ser más factible si las plantas exóticas tienen una tasa de ataque baja por parte de los enemigos naturales de las especies nativas. Sin embargo, al parecer esto no se aplica para semillas, ya que en general se ha observado que tanto las semillas de las especies nativas como de las exóticas están expuestas al mismo grado de ataque por los hongos del suelo (Blaney y Kotanen, 2001a, 2002). El papel que juegan los hongos sobre la dinámica de las semillas en el suelo, ya sea promoviendo su muerte o su germinación, puede ayudar a determinar si una especie introducida es capaz de formar y mantener un banco de semillas, parte importante para asegurar su éxito de colonización.

Nuestro país no está exento de la invasión de plantas exóticas. Por ello ha sido necesario reforzar las medidas legales fitosanitarias. En materia de malezas, la Norma Oficial Mexicana 043 (Diario Oficial, 2000) representa un esfuerzo para minimizar los riesgos de introducción de nuevas especies. Sin embargo, esta norma se limita a 65 especies cuarentenadas y aunque no hace distinción entre productos para siembra o consumo, sólo las semillas para siembra se rechazan o destruyen cuando vienen contaminadas con estas malezas. Los granos importados destinados para el consumo o la industria se consideran de bajo riesgo y se permite su ingreso aun cuando sean portadores de estas malezas. Aunado a las limitaciones de esta Norma, no existe una regulación interna para especies con distribución limitada y la investigación sobre especies introducidas en el país es incipiente. En otros países, por ejemplo los Estados Unidos de Norteamérica, además de la regulación federal de malezas exóticas existen regulaciones por estado, y la investigación sobre estas especies es amplia. Por otra parte, la regulación fitosanitaria sólo restringe especies no presentes o con distribución limitada, pero permite el ingreso de especies ampliamente distribuidas. La falta de restricción de estas últimas fomenta la aparición de ecotipos y la ampliación del área de distribución de muchas especies nativas o naturalizadas. Akeroyd (1994) observó estos efectos en la flora británica y determinó que se debían a la introducción de semillas exóticas. Desde esta perspectiva, deberían también restringirse las especies nativas o naturalizadas cuando provengan de otros países.

Tal parece que las medidas legales encaminadas a prevenir el ingreso de malezas exóticas y las investigaciones sobre estas especies en el país están siendo rebasadas por la globalización. Por ello, es necesario redoblar esfuerzos para abordar más ampliamente el estudio de estas especies. Conocer más sobre su biología y hábitos, incluyendo sus requerimientos climáticos y el comportamiento del banco de semillas, nos puede ayudar a comprender por qué algunas especies introducidas han logrado establecerse y otras no, o por qué algunas sólo se han establecido inicialmente y después desaparecen. Estos conocimientos son de gran utilidad en la lucha contra estas especies y pueden ayudar a prevenir su establecimiento y dispersión, así como a diseñar estrategias de manejo encaminadas a la erradicación de especies recién establecidas. Por todo lo antes expuesto, este trabajo tiene como finalidad contribuir en el estudio de las malezas cuarentenadas en México, abordando aspectos sobre requerimientos térmicos y comportamiento del banco de semillas de algunas especies.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Determinar los requerimientos térmicos para la germinación de semillas de algunas malezas cuarentenadas a través de sus temperaturas cardinales y tiempos térmicos.
- b) Establecer si para una especie determinada, las semillas provenientes de distinto país presentan diferencias en cuanto a sus requerimientos térmicos y patrones de germinación.
- c) Evaluar la emergencia y la mortalidad de plántulas bajo condiciones de campo y el efecto de la aplicación de fungicida y/o insecticida.
- d) Evaluar la supervivencia de semillas depositadas en el banco del suelo y su viabilidad, así como el efecto de la aplicación de fungicida y/o insecticida.

2.2. HIPÓTESIS

- a) La capacidad germinativa de las semillas se verá afectada por las temperaturas extremas, pero las temperaturas altas afectarán más que las bajas porque estas especies son de climas templados. Los efectos de la temperatura serán reflejados también en el inicio y la velocidad de germinación.
- b) Habrá diferencias en cuanto a los requerimientos térmicos y patrones de germinación para las semillas de la misma especie provenientes de distinto país. Las subpoblaciones porcentuales altas se alcanzarán sólo en temperaturas cercanas a la óptima.
- c) La emergencia y la mortalidad de las plántulas en condiciones de campo dependerán de las condiciones climáticas y del ataque de hongos del suelo. El establecimiento de estas especies dependerá de su capacidad para mantener un banco de semillas viables en el suelo.

3. ANTECEDENTES

3.1. MALEZAS CUARENTENADAS EN MÉXICO

En México, la regulación fitosanitaria de malezas está sustentada en la Norma Oficial Mexicana NOM-043-FITO-1999 (Diario Oficial, 2000), la cual contempla un total de 65 especies prohibidas. La mayoría de estas especies no están presentes en el país y aquellas que sí lo están tienen una distribución limitada. Todas estas malezas tienen gran importancia económica como especies nocivas en otros países y tienen potencial de entrada a México; actualmente se han detectado más de 30 especies cuarentenadas como contaminantes de diversos cultivos, procedentes de diferentes países y destinados para su venta en México. Algunas de las principales malezas cuarentenadas encontradas como contaminantes de granos y semillas de importación son: *Aegilops cylindrica*, *Polygonum convolvulus*, *Thlaspi arvense* y *Vaccaria hispanica*; todas ellas son más frecuentes en granos y poco comunes como contaminantes de semillas para siembra (Calderón-Barraza, 2000, 2002).

Aegilops cylindrica Host es una gramínea anual de invierno originaria del sureste de Europa con los hábitos de crecimiento del trigo (Muenscher, 1980; Dotray y Young, 1993). Está presente en Asia, Europa y América del norte (Holm *et al.*, 1979; Basel y Zürich, 1988). En México es una especie rara; sólo se reporta como maleza de trigo y cebada en el estado de Chihuahua (Beetle, 1983). En Estados Unidos de Norteamérica (EUA) se ha establecido en áreas donde se cultiva trigo de invierno y se ha dispersado como semilla contaminante. Se encuentra principalmente en campos de trigo, pero sobrevive a lo largo de caminos, áreas abandonadas, campos de alfalfa y forrajes (USDA, 1970; Whitson *et al.*, 1992). En los estados del oeste de EUA infesta trigo de invierno en más de un millón de hectáreas, y en el estado de Washington se reportan 0.2 millones de hectáreas (Dotray y Young, 1993; Lyon *et al.*, 1994). Está considerada dentro de las 10 principales malezas que atacan cereales en Colorado, Nuevo México y Oklahoma. Puede reducir el rendimiento de grano de trigo de invierno por arriba de 30% y es más competitiva que este cultivo conforme las condiciones se vuelven más calientes o secas (Dotray y Young, 1993). Entre 1980 y 1988 se extendió de 16 a 21 condados en EUA y en 1989 se reportó que junto con *Secale cereale* y *Bromus tectorum* infestó 526 mil

hectáreas cultivadas en Colorado. En 1991 se reportó que 23% del trigo de invierno en Colorado estaba contaminado con esta maleza. Las pérdidas anuales en este estado se estiman en 24 millones de dólares (Anderson, 1993a; Lyon *et al.*, 1994). Uno de los factores que ha contribuido en el incremento de las infestaciones es la dificultad para desarrollar herbicidas que controlen selectivamente a esta maleza en trigo, ya que genéticamente está relacionada con el cultivo (Anderson, 1993b). Es una especie cuarentenada en México y se ha detectado como contaminante en cargamentos de granos de cebada, maíz, sorgo, soya y trigo importados de EUA, y en trigo de Canadá y Ucrania (Calderón-Barraza, 2000, 2002).

La unidad de semilla es una articulación de la espiga de 8 a 12 mm de largo (Beetle, 1983) en cuyo interior se encuentran de 1 a 3 granos (Whitson *et al.*, 1992). Una sola planta puede producir 3,000 semillas, aunque en competencia con el cultivo de trigo sólo se producen en promedio 130 semillas por planta. Las semillas pueden permanecer viables en el suelo de 3 a 5 años, son polimórficas por lo que algunas pueden germinar rápidamente y otras lo hacen hasta después de varios años (NAPPO-PRA, 2003a). Después de pasar por el tracto digestivo, las semillas de *Aegilops cylindrica* presentan alta viabilidad y de ellas emergen plántulas vigorosas, por lo cual el ganado alimentado con trigo contaminado puede actuar como un mecanismo dispersor de esta maleza (Lyon *et al.*, 1993). Para la germinación de sus semillas, se sugiere el uso de temperaturas alternas de 10 a 30°C (Andersen, 1968). Por su parte, Donald (1994) encontró que las semillas extraídas de las articulaciones de la inflorescencia fueron latentes, pero las semillas que permanecieron dentro de las articulaciones lograron una germinación de 52 a 75% un mes después de haber sido colectadas. Las semillas de esta maleza permanecieron viables después de dos años de almacenamiento a temperaturas de laboratorio.

Polygonum convolvulus L. es una maleza anual nativa de Europa que se reproduce por semillas. Es una especie cosmopolita presente en casi todas las áreas de cultivo alrededor del mundo, está ampliamente distribuida en EUA y Canadá. Es común en campos cultivados, jardines, cultivos de granos, huertos y áreas no cultivadas; las plantas tienen una alta producción de semillas (Holm *et al.*, 1977). En México ha sido reportada para Coahuila, Estado de México, Guerrero, Nuevo León, San Luis Potosí y Tamaulipas (Espinosa-García, 1981; Rzedowski y Rzedowski, 1981; Villarreal, 1983; NAPPO-PRA, 2003b), aunque más

bien es muy escasa y difícilmente se le encuentra. Es una de las malezas más problemáticas en el cultivo de trigo en EUA. En Argentina es común encontrarla como invasora en cultivos de alfalfa, trigo y lino, y contamina con sus semillas a las cosechas. También entorpece las labores de cosecha y reduce el rendimiento de los cultivos (Marzocca, 1976; Holm *et al.*, 1977). En México está regulada como maleza cuarentenada y ha sido detectada como contaminante en cargamentos de granos y semilla de alpiste, arroz, avena, cebada, girasol, maíz, mijo, mostaza, nabo, pasto ballico, sorgo, soya y trigo de EUA; en alpiste, avena, canola, cebada, chícharo, lenteja, lino, mostaza y trigo de Canadá; en nabo de Alemania, Francia y Polonia; en girasol de Argentina y Francia; en avena y cebada de Suecia; en alfalfa de España; en pasto ballico de Holanda; en avena de Finlandia y Ucrania; y en trigo de Rusia y Ucrania (Calderón-Barraza, 2000, 2002).

Las semillas miden de 3 a 4 mm de largo y una sola planta puede producir de 100 a 1000 semillas, aunque sin competencia se han reportado de 11,000 a 30,000 semillas por planta (NAPPO-PRA, 2003b). Las semillas tienen una marcada latencia cuando maduran debido principalmente a la dureza del pericarpio, que limita el intercambio de agua y gases y actúa como una barrera para la germinación (Ransom, 1935; Timson, 1966; Holm *et al.*, 1977). La mayoría de las semillas germinan durante el primer año, pero algunas pueden sobrevivir en el suelo durante varios años; las plántulas aparecen durante toda la estación de crecimiento (Chepil, 1946; Holm *et al.*, 1977). En el campo, las semillas pueden emerger de hasta 20 cm de profundidad, pero los porcentajes de emergencia más altos se obtienen de 1.3 a 5.0 cm (Andersen, 1968). Las semillas nuevas requieren de estratificación para su germinación, la eliminación del pericarpio acorta el período de estratificación e incrementa el porcentaje de germinación, y el almacenamiento en seco a temperatura ambiente rompe la latencia. Las semillas almacenadas durante seis meses en seco, sin pre-tratamiento, alcanzan 34% de germinación a los 6 días en 20°C, y 20% a los 6 días en temperaturas alternas de 20 a 30°C. Las semillas humedecidas y pre-congeladas a 6°C por 20 días, germinan en 90% a los 6 días en 20°C, y 89% durante 6 días en temperaturas alternas de 20 a 30°C. La temperatura máxima de germinación es superior a 30°C, la mínima está por abajo de 2°C y la óptima es de 2 a 5°C. Las semillas almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente durante un año logran 86% de germinación, pero después de 9 años sólo germina 15% (Andersen, 1968).

Thlaspi arvense L. es originaria de Eurasia, es una maleza anual o anual de invierno que se reproduce por semilla (Frankton y Mulligan, 1970; Mitich, 1996). Está adaptada a una gran variedad de condiciones ambientales, y de hecho el clima no parece ser un factor limitante para su distribución (Shibata, 1960; Holm *et al.*, 1997). Tiene una amplia distribución mundial, pues está presente en América, África, Asia, Europa y Oceanía (Holm *et al.*, 1979; Basel y Zürich, 1988), y se reporta como maleza de 30 cultivos en 45 países (Holm *et al.*, 1997). En México se han realizado algunas colectas en el Estado de México (Villaseñor y Espinosa, 1998; Rzedowski y Rzedowski (eds.), 2001; Vibrans, 2003), pero es una especie rara. Es un fuerte competidor porque tiene una prolífica producción de semillas y un sistema radicular extenso que rodea a las plantas cercanas, teniendo así una ventaja competitiva en la toma de agua y nutrientes (Holm *et al.*, 1997). En Canadá y EUA es una maleza problemática en campos de granos, lugares abandonados, orillas de caminos, jardines y áreas con disturbio (Frankton y Mulligan, 1970; Whitson *et al.*, 1992). En Canadá crece en hábitats secos y húmedos, montañas y valles húmedos, desde el nivel de mar hasta 2,739 m de altitud (Frankton y Mulligan, 1970; Best y McIntyre, 1975).

En Canadá se considera como una maleza seria que compite por humedad; una infestación de 16% puede reducir el rendimiento del trigo en 36%, y 61% de infestación lo reduce en 51% (Best y McIntyre, 1975). Las semillas consumidas en grandes cantidades pueden causar trastornos al ganado, además transmite un olor y sabor desagradable a la leche y sus derivados (Shibata, 1960; Marzocca, 1976; Best y McIntyre, 1975). Produce una gran cantidad de semillas que pueden permanecer viables después de 10 años en el suelo, pero las semillas latentes en campos de cultivo no sobreviven por más de 6 años. Estas características de viabilidad, la capacidad de las semillas para germinar cuando son llevadas a la superficie y el gran reservorio de semillas latentes en los suelos muy infestados, son los factores que contribuyen significativamente a que esta especie persista como una maleza problemática (Mitich, 1996). En México está regulada como maleza cuarentenada y se ha detectado como contaminante en granos y semilla de alpiste, avena, canola, cebada, lino, mostaza y trigo de Canadá; en alfalfa, alpiste, arroz, avena, cebada, maíz, mijo, nabo, pasto, sorgo, soya y trigo de EUA; en nabo de Alemania y Polonia; en alfalfa de España y EUA; en avena y cebada de Suecia; en girasol de Argentina; en avena de Ucrania; y en trigo de Ucrania y Rusia (Calderón-Barraza, 2000, 2002).

Las semillas miden de 1.2 a 2.3 mm de largo y una sola planta puede producir hasta 20,000 semillas (Holm *et al.*, 1997). Las semillas de nueva cosecha tienen como regla una capacidad de germinación baja y desigual, debido a la fuerte latencia; para inducir su germinación se sugiere el uso de temperaturas alternas de 15 a 30°C y presencia de luz; la escarificación y el ácido giberélico rompen la latencia de las semillas. Con temperaturas alternas de 20 a 30°C se logra 94% de germinación sobre papel secante y 96% sobre suelo. En un lote de semillas clasificadas como maduras con una germinación inicial de 98%, se logró una germinación de 97, 74, 11, 6 y 0% después de 1, 2, 3, 4, y 5 años de almacenamiento, respectivamente (Andersen, 1968).

Vaccaria hispanica (Mill.) Rauschert es una maleza anual nativa de Europa que se propaga por semillas (Whitson *et al.*, 1992). Se distribuye principalmente en Asia y Europa, pero también está presente en África, América del norte, América del sur y Oceanía (Holm, 1979; Bayer, 1986). Es común en las áreas ganaderas de las provincias del noreste y oeste de Canadá, así como en áreas cultivadas, jardines, huertos y áreas no cultivadas del oeste de EUA. Es abundante en campos de granos y ocasionalmente en campos recién establecidos con alfalfa o trébol (Frankton y Mulligan, 1970; Whitson *et al.*, 1992); en Argentina es maleza del trigo y del lino (Marzocca, 1976). Es una de las malezas que más pérdidas ocasiona a cultivos en EUA (Bridges, 1992) y compite directamente por humedad y nutrimentos con las plantas de cultivo (Royer y Dickinson, 1999), además es una planta tóxica que puede ocasionar envenenamiento al ganado (Marzocca, 1976). Actualmente no existen reportes oficiales de su presencia en México y está considerada como una maleza cuarentenada, cuyas semillas se han detectado como contaminantes en cargamentos de granos y semillas de alpiste, avena, cebada, maíz, sorgo, soya y trigo de EUA; en alpiste, avena, canola, cebada, chícharo, mostaza y trigo de Canadá; en alfalfa de España; y en trigo de Ucrania (Calderón-Barraza, 2000, 2002).

Las semillas miden de 2.0 a 2.7 mm de diámetro (Marzocca, 1976). En los trabajos compilados por Andersen (1968) se reportó que las semillas de un año de cosecha no lograron germinar a 15°C alternando luz y oscuridad, ni tampoco germinaron en temperaturas alternas de 20 a 30°C en oscuridad, ni alternando luz y oscuridad. Sin embargo, lograron 68% de germinación en oscuridad a 15 ó 20°C.

3.2. *INVASIONES BIOLÓGICAS*

Las invasiones biológicas se presentan cuando un organismo rebasa los límites de su hábitat original. Las invasiones han sido un componente importante de los procesos evolutivos en toda la historia geológica. Sin embargo, en la actualidad muchas invasiones se dan por acciones humanas y éstas pueden ser deliberadas o accidentales. Las invasiones naturales también pueden darse, en pequeña o gran escala y con efectos diversos. Aunque la mayoría de las invasiones fracasan y no tienen efectos importantes, el efecto de algunas cuantas invasiones puede ser devastador (Mack, 1995; Williamson, 1996). Los problemas causados por las plantas invasoras se han incrementado dramáticamente en las décadas recientes, debido en parte al incremento de la población humana. La población humana crece ocasionando grandes disturbios al planeta, incrementando la demanda de alimentos y fibras, utilizando la tierra para recreación o producción comercial, incrementando las rutas internacionales y globalizando el comercio mundial. Todo esto fomenta la introducción, el establecimiento y la dispersión de plantas invasoras (Westbrooks, 1998).

Desde los primeros días de la colonización europea muchas plantas fueron introducidas en América; la mayoría fueron introducidas con fines de cultivo pero muchas se convirtieron en invasoras. Muchas plantas introducidas son inocuas al inicio de su introducción, pero pueden adaptarse y en la ausencia de enemigos naturales pueden multiplicarse rápidamente en su nuevo ambiente. Las plantas introducidas que aparentemente no representan ninguna amenaza obvia a los ecosistemas nativos en la actualidad, pueden convertirse en invasoras en un futuro (Westbrooks, 1998; Wooten y Morrison, 1995). Una vez establecidas pueden extenderse de un sitio a otro, y de región en región sin ayuda humana. Según algunos ecólogos, si las invasiones biológicas continúan como en los últimos 100 años, los sistemas biológicos del mundo podrían ser homogeneizados y muchas especies nativas declinarán o desaparecerán (Westbrooks, 1998).

Algunas especies introducidas se han convertido en malezas nocivas en su nuevo ambiente y han tenido éxito al invadir rápidamente hábitats particulares, reemplazando a las especies nativas. Esto puede ocasionar pérdida de biodiversidad, pero también puede ocurrir hibridación con plantas nativas u otras exóticas y así generar una novedad evolutiva,

encabezando el origen de nuevas especies (Abbott y Milne, 1995). La invasión de especies y/o las extinciones pueden dar lugar a varias trayectorias de homogeneización o diferenciación dentro de las comunidades (Olden y Poff, 2003).

Actualmente los científicos buscan más explicaciones que ayuden a comprender por qué algunas plantas se comportan como invasoras en algunos hábitats pero no en otros. En años recientes, el impacto de las especies invasoras sobre la biodiversidad ha despertado una gran preocupación. Estos invasores silenciosos constantemente usurpan parques, reservas, refugios de fauna silvestre y espacios urbanos. Las especies no nativas son consideradas por algunos expertos como la segunda amenaza más importante a la biodiversidad (Westbrooks, 1998; Wooten y Morrison, 1995). En la década de los ochentas se reportaron daños devastadores en todos los continentes con excepción de la Antártica (Cronk, 1995; Westbrooks, 1998). Sin embargo, los efectos futuros son aún desconocidos, y cualquier cosa que pronostiquemos sobre las plantas invasoras seguramente nos sorprenderá. El hecho de que los problemas por malezas, y ellas mismas, se desarrollen con tanta rapidez indica que la ciencia de la maleza es el primer campo donde coinciden la evolución, los cambios ambientales y la botánica económica. Uno de los problemas para estudiar la evolución aplicada es la falta de detalles para evaluar el ritmo y la dirección del cambio. El cambio global es más rápido ahora que en el pasado, y esto producirá sus principales efectos en el desequilibrio de los hábitats naturales, ocasionando nuevos problemas ambientales (Cronk, 1995). Por todo esto, mientras no se puedan predecir los efectos de las invasiones, las introducciones de nuevas plantas deben ser manejadas cuidadosamente. Cada nueva introducción es un experimento con resultado desconocido (Westbrooks, 1998).

El éxito o fracaso de una invasión dependerá de varios factores, pero en general se cree que las comunidades ricas en especies resisten mejor las invasiones bióticas que las comunidades pobres (hipótesis de la resistencia biótica). Debido a que el número de interacciones en las comunidades ricas en especies es elevado, éstas excluyen o restringen el reclutamiento y/o la persistencia de nuevas especies (Elton, 1958). Algunos estudios han arrojado resultados contradictorios a esta hipótesis; sin embargo, Espinosa-García *et al.* (2004b) determinaron que a gran escala la correlación entre la riqueza de especies nativas y exóticas es positiva (las invasiones traen diversidad), pero a pequeña escala la correlación es negativa (hipótesis de la resistencia biótica).

3.2.1. Estudio de las plantas exóticas en México

A pesar de que México ha sido importador de productos agrícolas desde hace ya varias décadas y que actualmente participa con varios países en un intercambio comercial más activo a través de la firma de tratados de libre comercio, los estudios sobre la introducción de plantas invasoras, su impacto y consecuencias son insuficientes. Legalmente existe un listado de 65 especies cuarentenadas que están reconocidas mundialmente como malezas agresivas importantes, pero la atención en estas malezas básicamente se centra en el monitoreo de cultivos de importación para regular el ingreso de productos contaminados con estas especies. El estudio científico de éstas y otras especies exóticas presentes en México es incipiente, y la mayoría de la literatura para malezas en México se enfoca al estudio de la flora local que ocasiona problemas en las áreas de cultivo. Algunos de los pocos trabajos que han contribuido al estudio de las plantas exóticas en México se resumen a continuación.

Rzedowski y Rzedowski (1990) puntualizaron el gran incremento que la flora silvestre de México experimentó en el siglo pasado a causa de la introducción de especies de origen Africano. La mayoría de estas especies pertenecen a la familia Poaceae, escaparon de cultivo y se comportan como ruderales (orillas e caminos, baldío o áreas con disturbio). De las especies introducidas, *Rhynchelytrum repens* es la más agresiva y se encuentra en varias regiones del país. Muchas de estas especies fueron introducidas con fines de cultivo y muy probablemente ingresaron a través de los Estados Unidos de Norteamérica y Brasil. Vibrans (1995) reportó el primer registro de *Silene noctiflora* para México, maleza cuarentenada en el país. La planta fue colectada en varias milpas del poblado de Magueyes en Orizaba, Veracruz, cerca de la autopista Puebla-Veracruz. Su distribución en el poblado (menos de 5% pero con numerosos individuos) y su permanencia (al menos 10 años) sugieren su naturalización.

Calderón-Barraza y Espinosa-García (1997) escribieron un manual de identificación de semillas para auxiliar en la identificación de las malezas que contaminan los granos y semillas de importación. Medina-Pitalúa y Domínguez-Valenzuela (2001) analizaron la situación y el estatus legal de *Rottboellia cochinchinensis* en México, la expansión de su distribución, las estrategias de manejo y control, y sugirieron instrumentar campañas contra esta especie para evitar su introducción en áreas libres de ella. Calderón-Barraza (2001) realizó una revisión

sobre la distribución mundial, la descripción morfológica, la importancia económica y el control de algunas de las malezas cuarentenadas más comúnmente detectadas en granos y semillas importación. Calderón-Barraza (2002) señaló algunos antecedentes de la regulación legal de malezas, indicó el estatus de presencia o ausencia de las malezas cuarentenadas en México y proporcionó una lista de detecciones por cultivo y país.

Rzedowski *et al.* (2003) registraron a *Senecio inaequidens* como maleza invasora de origen sudafricano en varias localidades del centro de México. Las diferentes colectas se realizaron en orillas de caminos y carreteras, vías de ferrocarril, áreas perturbadas y baldíos. Muchos de los registros de esta especie se refieren a poblaciones pequeñas de reciente aparición, pero una población del estado de Querétaro es abundante como ruderal y se estima que ha estado en el lugar por lo menos durante 50 años. Esta especie se comporta como invasora en Europa, Australia y Argentina y es perjudicial en áreas ganaderas y sistemas naturales. Vibrans (2003) realizó un trabajo sobre la distribución de algunas Brassicaceae de reciente introducción en el centro de México, entre las cuales se encuentra *Thlaspi arvense*, maleza cuarentenada en nuestro país. Esta especie se colectó en tres ocasiones cerca de estaciones de ferrocarril en el Valle de Toluca, en todos los casos se observó que la planta es capaz de formar semillas fértiles, lo que sugiere que puede establecerse en esta región. Otras especies citadas en este trabajo son conocidas en el norte de México, pero actualmente se encuentran en expansión en el centro del país.

Espinosa-García (2003) escribió un ensayo sobre la problemática de las plantas exóticas invasoras y su situación en el país, discutió el tamaño de la flora introducida en México y otros países, los costos de las plantas exóticas y las perspectivas de manejo. Puntualizó que la experiencia en otros países indica que el manejo de las especies exóticas es un problema complejo que involucra no sólo a técnicos y legisladores, sino a toda la sociedad. Villaseñor y Espinosa-García (2004) realizaron un análisis de las plantas que han sido introducidas en México y determinaron un total de 618 especies fanerógamas exóticas, distribuidas en 355 géneros y 87 familias; el total de las especies registradas representa 2.7% de las fanerógamas del país.

Espinosa-García *et al.* (2004a) estudiaron la distribución de las plantas exóticas y nativas en México y determinaron que las malezas exóticas y nativas presentan diferentes patrones en tamaño de distribución y agrupamiento geográfico. Cerca de 64% de las especies exóticas están en ocho o menos estados, mientras que 36% de las malezas nativas están en este pequeño intervalo. Sin embargo, sólo 5.3% de las especies exóticas, pero 8.5% de las nativas están registradas para 25 ó más estados. Ninguna de estas malezas tiene una distribución más limitada que las plantas exóticas. El agrupamiento basado en malezas nativas es principalmente coherente con la clasificación fitogeográfica general. El agrupamiento de estados para malezas exóticas es diferente y puede estar relacionado con factores climáticos y de manejo.

Considerando que algunos estudios anteriores sobre la resistencia de las comunidades a la invasión de plantas en diferentes escalas espaciales han tenido resultados contradictorios atribuidos a factores escala-dependientes, Espinosa-García *et al.* (2004b) analizaron la correlación entre malezas exóticas y especies nativas de México; ellos determinaron que a gran escala la correlación entre riqueza de nativas y exóticas es positiva (las invasiones traen diversidad), pero a pequeña escala la correlación es negativa (hipótesis de la resistencia biótica). Sus resultados indicaron que la resistencia biótica es independiente de la escala pero que ésta puede ser enmascarada por otros factores que influyen sobre la diversidad entre especies maleza y no maleza.

3.2.2. *Éxito o fracaso de las invasiones*

Existen varios factores que pueden determinar el éxito o fracaso de una invasión, y varios de ellos pueden actuar de manera conjunta. Entre algunos de estos factores se encuentra el efecto de las actividades humanas, el tiempo de naturalización, el historial como maleza, la similitud climática respecto al área de origen, la abundancia y la extensión en el hábitat nativo, el clima, los enemigos naturales y el aislamiento taxonómico, la presión de propágulos, la estructura y variación genética, y los atributos ecológicos y biológicos (Mack, 1996a; Williamson, 1996; Rejmánek y Richardson, 1996).

Efecto de las actividades humanas. Wooten y Morrison (1995) encontraron que la invasión de plantas exóticas en la cuenca del río Columbia es ocasionada en gran medida por las actividades humanas que alteran los ecosistemas nativos y crean oportunidades para el establecimiento de nuevos colonizadores. Las principales causas que promueven la dispersión de plantas exóticas son las prácticas de manejo de tierras, la apertura y el uso de caminos, la tala de bosques, el pastoreo y el control de la erosión. Sylvia y Reynolds (1990) reportaron que muchas de las plantas exóticas que tienen amplia distribución en los puertos de Foynes y de Dublín también se han naturalizado en muchas otras partes del mundo. No obstante, éstas son casuales en Irlanda y usualmente se han asociado a la importación de granos. Panetta y Scanlan (1995) determinaron que en Australia los humanos han contribuido en casi 90% de la dispersión de 233 malezas exóticas nocivas, y que 21% de estas especies fueron dispersadas únicamente por humanos.

A escala de familia, la habilidad de una especie exótica para acompañar seres humanos y llegar a ser introducida en una región está pobremente correlacionada con la habilidad de sus representantes para penetrar masivamente en la vegetación local. Sin embargo, existe una gran diferencia en la frecuencia de distribución de familias en el mundo cuando las introducciones deliberadas o accidentales son consideradas separadamente. Algunas familias tienen una fuerte dependencia en la intervención humana (introducciones deliberadas), como las Fabaceas en particular, pero también las Solanaceas, Rosaceas, Liliaceas, Acanthaceas, Iridaceas y en algunas áreas las Poaceas; todas ellas contienen numerosos cultivos y ornamentales. En contraste, Asteraceae, Caryophyllaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Scrophulariaceae, Cyperaceae y Poaceae en algunas áreas están principalmente representadas por introducciones accidentales (Pysek, 1998).

Tiempo de naturalización. Se podría pensar que una especie recién introducida en un sitio nuevo tiene altas probabilidades de establecimiento porque no cuenta con los enemigos naturales de su lugar de origen. Sin embargo, las especies introducidas pueden encontrar nuevas barreras en su nuevo ambiente para las cuales no tienen defensas. Para algunas plantas exóticas estas barreras son tan extremas que evitan repetidamente su naturalización; estas barreras pueden ser el ataque de herbívoros nativos (barreras bióticas) o condiciones climáticas desfavorables (barreras abióticas). Una especie exótica logra naturalizarse sólo si su

nuevo ámbito ambiental es benigno en los años inmediatos después de su arribo. Muchas especies sobreviven en los climas similares a los de su origen y otras en climas que se encuentran entre esos límites. La gran mayoría de las plantas inmigrantes no se han naturalizado, pero algunas que sí lo han hecho persisten en cantidades suficientes como para convertirse en plagas. La naturalización es más posible si cuando arriban, logran escapar del mal clima y las plagas; el escape de plagas es más probable cuando llegan a un sitio donde no hay parientes cercanos (hipótesis de afinidad taxonómica; Mack, 1995).

Entre mayor sea el tiempo de introducción y establecimiento, más se incrementan las posibilidades de que la especie se convierta en maleza invasora. La primera fase de invasión inicia con una mínima dispersión, continúa con una dispersión más rápida y termina con una expansión exponencial (Williamson, 1989; Virtue *et al.*, 1998). Sylvia y Reynolds (1990) reportaron 21 plantas exóticas, las cuales después de 80 años de su arribo se encuentran ampliamente distribuidas en los puertos de Foynes y de Dublín; también encontraron que éstas se han naturalizado en muchas otras partes del mundo.

Historial como maleza. Sin duda, uno de los factores más importantes que nos pueden ayudar a predecir si una planta puede llegar a ser invasora o no en otros lugares, es la historia de su comportamiento en su lugar de origen y en los lugares donde se ha introducido. Las regiones del mundo más seriamente invadidas (Hawaii, Mauricio, SE Australia, y Nueva Zelanda) tienen un gran historial de germoplasma importado (especies naturalizadas; Cronk, 1995). La flora arvense de muchos lugares está compuesta principalmente de especies exóticas y éstas son comunes en otras regiones (por ejemplo *Avena fatua*, *Capsella bursa-pastoris*, *Galium aparine*, *Poa annua*, *Rumex crispus*). Por este motivo, la aproximación más directa para predecir futuras invasoras ha sido el uso de listados de especies que han sido reconocidas como invasoras o por lo menos como malezas en otras partes (como por ejemplo las publicaciones de Holm *et al.*, 1977, 1979, 1997). Sin embargo, se debe tomar en cuenta que hay plantas que no se comportan como invasoras en su lugar de origen pero pueden convertirse en invasoras cuando son introducidas en otras áreas (Mack, 1991, 1996a). Algunas de las familias que más especies exóticas aportan a floras locales son Poaceae, Asteraceae y Fabaceae (Heywood, 1989; Mack, 1995; Mack, 1996a).

Pysek (1998) encontró que en total 164 familias (más de 40% del total del mundo) aportan especies exóticas a floras locales. Las familias invasoras se distribuyen principalmente en las Subclases Caryophyllidae, Asteridae y Commelinidae. En términos cuantitativos la agresividad para invadir no parece estar relacionada con el grado de evolución. Las familias más grandes (Poaceae, Asteraceae, Fabaceae (*s.l.*), Brassicaceae) contribuyen principalmente al número total de especies exóticas en floras locales. Pero si expresamos el éxito en términos del parentesco, las especies más invasoras son Papaveraceae, Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Brassicaceae, Polygonaceae y Poaceae. Las familias más exitosas poseen características a las cuales se les puede atribuir su invasibilidad, pero esto es muy complejo y ninguna característica morfológica, fisiológica o ecológica por sí sola puede ser responsable de la invasibilidad de una familia en particular. El total de invasoras en el mundo, visto a nivel de familia, corresponden estrechamente al total de las especies europeas.

Similitud climática respecto al área de origen. Los principales factores climáticos que limitan la distribución de los seres vivos son la temperatura y la humedad (Krebs, 1985). La distribución natural de las familias vegetales en el mundo está reflejada en sus distribuciones adventicias. Familias particulares tienden a invadir regiones con condiciones similares a las de su área nativa (Pysek, 1998). Los cambios climáticos juegan un papel importante en la diversidad genética; todas las especies tienen un área de distribución restringida, es decir, pueden encontrarse en ciertos climas pero no en otros. Sin embargo, existen organismos que se pueden extender en zonas climáticas distintas de las de su origen (Williamson, 1996).

Las especies invasoras tienden a adaptarse bien a una variedad de hábitats, pero usualmente primero invaden áreas con climas similares a los de su región de origen (hipótesis de los homoclimas) y posteriormente se adaptan a otros climas (Panetta y Mitchell, 1991). Sin embargo, pueden ocurrir excepciones importantes: especies que repetidamente fallan su persistencia en lugares con climas similares al de su origen y especies que también logran ser naturalizadas fuera de los límites climáticos de su lugar de origen (Mack, 1995; Mack, 1996a). El clima del lugar de origen ha sido usado como guía para detectar distribuciones potenciales; el método consiste en comparar el clima de origen con climas similares de otro lugar. Ésta es una herramienta importante en las actividades de cuarentena y control porque permite

anticipar posibles establecimientos y dispersiones (Mack, 1996a). Algunos programas de cómputo que se han desarrollado para predecir distribución potencial son el CLIMEX (Virtue *et al.*, 1998) y el GARP (Stockwell y Peters, 1999), que utilizan básicamente parámetros meteorológicos para la predicción.

Thompson (1973) 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 a lo largo de un gradiente de temperatura refleja la distribución geográfica de las especies, lo que permite establecer sus límites de tolerancia a las variaciones de temperatura.

Abundancia y extensión en el hábitat nativo. Por otra parte, entre más abundante sea la especie en su hábitat nativo o el tamaño de su distribución sea más amplio, las posibilidades de éxito de la especie invasora también aumentan (Williamson, 1996). Para muchas especies, su abundancia y el tamaño de su distribución en su área de origen se correlacionan positivamente. Dentro de un género, las malezas más importantes pueden tener una amplia distribución en su región nativa; esto ha sido evidenciado para *Carduus*, *Centaurea*, *Onopordum*, *Bromus* y *Echium*. Pero esto no siempre resulta cierto; por ejemplo, *Pinus contorta* es una de las principales especies invasoras en Nueva Zelanda pero tiene una distribución nativa limitada (Virtue *et al.*, 1998).

Clima, enemigos naturales y aislamiento taxonómico. Al parecer, la ausencia o ineficacia de los enemigos naturales propios o adquiridos es la causa de expansión de los límites climáticos de muchas especies. Una especie ecológicamente distinta del resto de las que conforman la comunidad receptora puede tener ventajas; por ejemplo, es posible que las especies invasoras que llegan a un sitio que no contiene parientes taxonómicos sean menos atacadas por plagas que en su lugar de origen (Mack, 1995; Williamson, 1996). Los éxitos anteriores de una invasión pueden ser un buen indicio para determinar si una invasora podría tener éxito en un nuevo lugar. Las especies nativas emparentadas pueden comportarse o no de forma similar a la introducida. Al final, las diferencias pueden ser más importantes que las similitudes, aunque estas últimas también permiten hacer algunas predicciones (Williamson, 1996).

La afinidad taxonómica puede ser un buen predictor de la similitud química, pero hay casos en los que las especies de un género pueden ser químicamente distintas, ocasionando que éstas sean atacadas por diferentes enemigos naturales. Algunos análisis estadísticos demuestran que los modelos históricos sobre cambio de hospederos corresponden fuertemente a los modelos de similitud química de los hospederos, indicando que la química de las plantas ha jugado un papel importante en la evolución del cambio de hospederos por insectos fitófagos (Becerra, 1997).

Presión de propágulo (tamaño de la población). Si la cantidad de propágulos es elevada, se incrementan las oportunidades para el establecimiento de una especie por varias razones. Algunos acarreoos o introducciones individuales pueden provocar que los miembros de la especie nunca se encuentren y esto dificulta su reproducción. Con más individuos existen mayores oportunidades de encontrar un hábitat adecuado, de facilitar el apareamiento y de superar dificultades por mal tiempo o por el ataque de parásitos o patógenos. En general, los depredadores o herbívoros pueden fácilmente destruir una pequeña colonia inicial (Williamson, 1996; Mack, 1995, 1996b).

Estructura y Variación Genética. Las diferencias genéticas son importantes no sólo en el origen de las invasiones, sino que también son parte de la razón del éxito o fracaso de muchas. Cambios genéticos pequeños pueden tener importantes efectos ecológicos, y ésta puede ser una razón del por qué las invasiones son difíciles de predecir. Los factores genéticos afectan eventos en la invasión inicial; la evolución puede ocurrir después de la invasión (Williamson, 1996). Una diversidad genética grande en la población aumenta las oportunidades de éxito en la invasión, pero si no la hay se dependerá de las estrategias de vida y características ecológicas (Virtue *et al.*, 1998). A nivel de individuo, se reconoce que las malezas tienen una gran plasticidad para adaptarse a determinadas condiciones ambientales y esta plasticidad se debe a su diversa variabilidad genética (Baltazar, 1997).

Atributos ecológicos y biológicos. Entre estos encontramos los mecanismos de reproducción (sexual y asexual), la producción de semillas continua, la latencia de las semillas, la pérdida de requerimientos especiales para la germinación, los hábitos de

crecimiento competitivo, la eficacia de la dispersión de semillas, la habilidad para acompañar humanos y la resistencia al fuego (Mack, 1996a; Williamson, 1996; Virtue *et al.*, 1998). Considerando que la tasa de incremento es una característica particularmente importante cuando se analizan las invasiones, se presupone que las especies invasoras tienen rasgos genéticos definidos, tal como serían autogamia o reproducción asexual, poliploidía, heterocigosis, etc. (Williamson, 1996).

Rejmánek y Richardson (1996) mostraron que se podía predecir el carácter de invasor en las especies de pinos. En sus estudios encontraron que las especies invasoras tienen un período juvenil corto, el intervalo entre la maduración de semillas y su reproducción también es corto (por lo tanto tienen un rápido crecimiento poblacional). Además, las semillas de estas especies son de tamaño pequeño, por lo que se producen en grandes cantidades, se dispersan mejor, tienen una germinación inicial alta, requieren de un período corto de frío para romper la latencia y las plántulas presentan una elevada tasa de crecimiento. Asimismo, encontraron que algunas especies que no son invasoras pueden tener estas características, pero también tienen otras que impiden que se comporten como invasoras, por ejemplo, una corta viabilidad y una alta mortalidad de plántulas debido al escaso desarrollo de raíces primarias.

3.3. BANCO DE SEMILLAS Y EFECTO DE LOS INSECTOS Y MICROORGANISMOS

Las malezas son exitosas debido a su gran adaptabilidad a una amplia variedad de hábitats y de condiciones de estrés, tales como estrés por clima y por disturbio en el suelo. Los ciclos de latencia son una importante contribución en su adaptabilidad, aunque sólo un pequeño número de especies son capaces de mantener un banco persistente de semillas por 40 años o más (Baskin y Baskin, 1994). Así, los ejemplos mejor documentados de especies que acumulan grandes reservas de semillas en el suelo, son las malezas de los campos de cultivo. Sobre estas plantas existe abundante evidencia acerca de la capacidad de las semillas enterradas que sobreviven largos períodos y germinan en grandes cantidades al alterar el hábitat (Grime, 1982). En un estudio comparativo se demostró que la cantidad de semillas por especie es mayor en campos continuamente cultivados que en áreas sin laboreo (áreas de reserva), pero no hubo diferencia en cuanto a la diversidad y las especies de hoja ancha comprendieron 90% del banco de semillas en ambos tipos de campo. Es probable que la cubierta vegetal en los campos sin laboreo suprima la recarga del banco de semillas (Felix y Owen, 2004).

La ventaja del banco de semillas persistente es obvia en las tierras de labor y en todas las zonas con disturbio recurrente, ya que la supervivencia de las poblaciones a largo plazo depende de su habilidad para permanecer en una condición latente mientras que el hábitat está ocupado. Un rasgo de muchas especies herbáceas que poseen bancos de semillas persistentes es la tendencia a presentar polimorfismo con respecto a los requerimientos para la germinación. El significado de este polimorfismo es particularmente obvio en las malezas. Debido a que las plantas ocupan ambientes perturbados, el riesgo de mortalidad de las plántulas es grande y la germinación sincrónica del banco de semillas podría hacer que la población se volviera susceptible a la extinción. Por lo tanto, el polimorfismo no sólo proporciona la posibilidad de la regeneración en una variedad de diferentes nichos espaciales y temporales, sino que también asegura la persistencia en el suelo de un depósito de semillas germinables (Grime, 1982).

Muchas prácticas agrícolas comunes afectan la latencia de las semillas de malezas y su germinación debido a que influyen en el microambiente que rodea a las semillas en el suelo. Los factores del suelo tales como la penetración de luz, el contenido de agua, la fertilidad y los cambios de temperatura por laboreo, plantación, cosecha y otras prácticas de producción, resultan en un incremento o baja en la germinación de semillas de malezas. Los cambios en estos factores también pueden afectar la concentración de fitohormonas durante el desarrollo de la semilla, que puede subsecuentemente afectar el estado de latencia de las semillas maduras (Dyer, 1995). El estudio de la latencia puede darnos conocimientos valiosos que pueden ser aplicados a prácticas agrícolas o programas de manejo de malezas. Por ejemplo, el conocimiento de los ciclos estacionales de latencia puede contribuir al control biológico de malezas en campos de cultivo (Hilhorst y Toorop, 1997). Las medidas encaminadas a agotar el banco de semillas de malezas a través de la interferencia con la latencia o los requerimientos de germinación tienen un gran potencial para mejorar aspectos de manejo en sistemas agrícolas (Dyer, 1995). Existen tres formas de reducir el tamaño del banco de semillas: 1) destrucción de las semillas mientras están en el suelo, 2) estimular la germinación de las semillas y destruir las plántulas, y 3) remover las malezas antes de que produzcan semillas (Hilhorst y Toorop, 1997).

La dinámica de las semillas en el suelo puede ser influenciada no sólo por las condiciones ambientales y las prácticas agrícolas, sino también por los animales que depredan o dispersan estas semillas; todos estos factores pueden limitar el establecimiento de bancos de semillas persistentes. Los insectos pueden actuar como dispersores o depredadores de semillas, mientras que los microorganismos del suelo pueden influir en la germinación o pudrición de las semillas depositadas en el banco del suelo. Scott (1996) estudió la ecología poblacional de algunas especies del género *Chrysanthemoides* en el sur de África, y encontró que los insectos que limitan la producción de semillas se alimentan principalmente de semillas en formación o inmaduras, y que la depredación postdispersión se debe principalmente a roedores. Sin embargo, y aunque sean relativamente pocas, también existen varias especies de insectos que llevan a cabo la depredación de semillas en la postdispersión. Por ejemplo, los coleópteros carábidos *Amara aulica* y *Amara cupreolata* se alimentan de semillas maduras de *Centaurea nigra* en Alemania y *Abutilon theophrasti* en EUA, respectivamente (Cardina *et al.*, 1996; Hövemeyer y Gilbert, 1999). También el carábido *Notiobia cupripennis* se alimenta de semillas maduras de *Amaranthus quitensis* en Argentina (Nisensohn *et al.*, 1999), y el grillo *Gryllus pennsylvanicus* se alimenta de semillas maduras de *Abutilon theophrasti*, *Amaranthus retroflexus* y *Digitaria sanguinalis* en EUA (Carmona *et al.*, 1999). Además, se sabe que muchas hormigas consumen semillas en la etapa de postdispersión, aunque se dice que ellas más bien actúan como dispersores de semillas, más que como consumidores (Holmes, 1990).

Con relación a los microorganismos que atacan semillas, se ha encontrado una baja diversidad de éstos y la mayoría son hongos. Sin embargo, la diversidad de hongos colonizadores de semillas en el suelo puede depender de la diversidad de las especies vegetales que se desarrollan sobre ese suelo. Así, Xia *et al.* (1998) encontraron que en suelos enmalezados las especies de microorganismos son más abundantes y diversas, en comparación con los suelos libres de malezas. Es importante reconocer que los efectos de los patógenos sobre las semillas pueden ser variados. Mortensen y Molloy (1993) señalan que muchas de las semillas de malezas desarrollan crecimiento de hongos y que muy pocas de las semillas afectadas llegan a germinar. Por otra parte, Baskin y Baskin (1998) mencionan que al parecer los microorganismos no tienen un efecto significativo en la muerte de las semillas. Por lo

tanto, la colonización por hongos u otros microorganismos no siempre resulta en la muerte de las semillas depositadas en el suelo. Así, los microorganismos que colonizan las semillas en el suelo pueden causar la muerte o el debilitamiento de las semillas o de las plántulas, pero también pueden traer beneficios a las semillas, ya sea protegiéndolas contra otros depredadores o escarificándolas y promoviendo su germinación. Todos estos efectos pueden jugar un papel importante en la dinámica poblacional de las malezas, por lo cual es de interés reconocer la microbiota asociada a las semillas depositadas en el suelo, así como la forma en que estas semillas son colonizadas (Espinosa-García *et al.*, 1993).

El efecto de los microorganismos del suelo, ya sea sobre la muerte o la germinación de las semillas puede estar fuertemente influenciado por la virulencia del patógeno y por las condiciones ambientales que prevalecen en el suelo, sobre todo la temperatura y la humedad. Por ejemplo, Kiewnick (1964) señala que los hongos y bacterias del suelo están en cantidades mínimas en el invierno, se incrementan durante la primavera, decrecen durante el verano y tienen otro pico durante el otoño. De acuerdo con esto, la microflora puede, en sus picos, tener un efecto depresivo sobre la germinación de las semillas latentes en el suelo. Esto indicaría que las semillas son muy importantes para el ciclo de vida de estos hongos y por lo tanto actuarían como un reservorio para los hongos saprofitos y parásitos. Esto también demuestra que la humedad del suelo influye en la actividad de las semillas y microflora. Los hongos son más agresivos en suelos con una capacidad de retención de agua de 50%. Si las semillas de avena silvestre se encuentran en el suelo con un contenido de agua de entre 14.6 y 17%, un alto porcentaje germinará. Sin embargo, un contenido de agua mayor induce latencia secundaria en el grano, lo que posiblemente favorece el ataque por microorganismos. Schafer y Kotanen (2003) determinaron que la pérdida de semillas en el suelo por el ataque de hongos es mayor en suelos húmedos que en secos, aunque la resequedad es una de las principales causas de mortalidad para las semillas que se encuentran en el proceso de germinación.

La pérdida de semillas de malezas en el suelo no sólo se debe al papel que juegan los microorganismos al matar las semillas o promover su germinación. Se sabe que la temperatura por sí sola puede ocasionar los mismos efectos que los microorganismos. Por ejemplo, Lonsdale (1993) determinó que la pérdida de semillas de *Mimosa pigra* latentes en el banco de

semillas se debió a la muerte o germinación, y que ambos fenómenos son provocados por temperaturas diurnas superiores a 50°C y por los microorganismos del suelo. La germinación de semillas latentes debida a la fluctuación de temperatura fue más importante que la germinación de semillas latentes debida a los microorganismos. Sus resultados no apoyan la suposición de que muchas de las semillas latentes se pierden por la depredación de estos organismos. Es posible que el principal impacto de los patógenos sea sobre la germinabilidad de las semillas no latentes.

Además de las condiciones ambientales y la virulencia de los patógenos, bajo ciertas condiciones de riqueza de nutrimentos y disturbio, los microorganismos pueden tener efectos inhibitorios o de estímulo sobre la germinación de semillas. Por ejemplo, la composta estimula la germinación de las semillas al igual que el desarrollo de microorganismos (Kiewnick, 1964). Van Leeuwen (1981) encontró que la microflora de la cubierta del aquenio de *Cirsium vulgare* puede producir un efecto inhibitorio sobre la germinación bajo condiciones de escasez de nutrimentos (suelos con disturbio y relativamente libres de humus) o pueden estimular la germinación bajo condiciones de riqueza de nutrimentos (suelos sin disturbio y con contenido de humus). Él atribuye el estímulo observado a la actividad de los microorganismos, los cuales pueden exudar sustancias promotoras del crecimiento y/o romper las cubiertas del aquenio.

Sin embargo, el posible beneficio que los microorganismos pudieran darle a las semillas al promover su germinación puede ser relativo, si consideramos que las semillas pueden ser estimuladas a germinar cuando no existen las condiciones adecuadas para el desarrollo de las plántulas resultantes. Por ejemplo, los resultados obtenidos por Van Leeuwen (1981) son contradictorios con la distribución de *Cirsium vulgare* observada en campo, ya que las plantas se encuentran más comúnmente en sitios con disturbio y pobres en humus. Van Leeuwen supuso que los aquenios de *Cirsium vulgare* son forzados a germinar en sitios sin disturbio por la actividad de los microorganismos, pero bajo condiciones poco favorables para la supervivencia de las plántulas. En cambio, en los sitios con disturbio, la germinación está menos influenciada por la microflora local, lo que da como resultado una mayor supervivencia de plántulas.

3.3.1. Influencia de la depredación de semillas en la invasión de plantas exóticas

La invasión de plantas exóticas puede ser más factible si éstas tienen una tasa de ataque baja por los enemigos naturales de las especies nativas. Sin embargo, al parecer esto no se aplica a nivel de semillas, ya que en general se ha observado que tanto las semillas de las especies nativas como las de las exóticas están expuestas al mismo grado de ataque. Blaney y Kotanen (2001a) no encontraron evidencias de que las especies exóticas se beneficien de una baja tasa de depredación de semillas en la postdispersión. El impacto de la depredación de semillas por vertebrados e insectos no mostró diferencias significativas entre especies nativas y exóticas. El efecto de la exclusión de vertebrados en la recuperación de semillas fue significativo tanto para especies nativas como exóticas, pero no lo fue para insectos. En otro experimento, Blaney y Kotanen (2001b) depositaron semillas de especies nativas y exóticas emparentadas en dos suelos con diferentes condiciones de humedad; ellos determinaron que tanto las semillas de plantas nativas como las de exóticas fueron recuperadas en menores tasas en tierras húmedas. La adición de fungicida mejoró la recuperación en tierras húmedas pero no tuvo diferencias significativas entre especies nativas y exóticas. Los resultados de Blaney y Kotanen (2002) sugieren que los hongos del suelo tienen un impacto importante sobre el banco de semillas de muchas especies, pero que las especies exóticas no son consistentemente más resistentes que las nativas al ataque de hongos patógenos o invertebrados.

3.4. GENERALIDADES SOBRE LA GERMINACIÓN

La germinación se define como la reanudación del crecimiento del embrión contenido en la semilla. La germinación implica una secuencia precisa de eventos: imbibición de la semilla, un marcado incremento de la respiración, y movilización y digestión de reservas alimenticias. El tiempo requerido es modificado sólo por las condiciones del suelo y la temperatura (Aldrich, 1984). La germinación es un factor crítico para el establecimiento de infestaciones de plantas nocivas. Las semillas de las plantas nocivas que germinan en las mismas condiciones y al mismo tiempo que las semillas del cultivo son las más persistentes y competitivas. Las condiciones externas de humedad adecuada en el suelo, una temperatura favorable y oxígeno suficiente, son esenciales para la germinación de las semillas tanto de plantas nocivas como de plantas cultivadas (NAS, 1986).

Algunas semillas pueden germinar inmediatamente y otras pueden permanecer en latencia por diferentes causas, hasta que las condiciones ambientales se vuelvan favorables; algunas presentan cubiertas duras o impermeables al agua y al intercambio de gases, por lo tanto necesitan de condiciones ambientales extremas que rompan la cubierta seminal para germinar (Milthorpe y Morby, 1979; Fenner, 1985). La latencia es un buen mecanismo para asegurar la supervivencia de las especies y evita que toda la población sea expuesta a las mismas condiciones de crecimiento, no importa cómo se haya propiciado ni en qué tiempo. La preirrigación, la sequía y las condiciones desfavorables no tienen un efecto adverso sobre la supervivencia de malezas latentes, ya que éstas generalmente no germinarán hasta después de un tiempo, lo que garantiza la permanencia de algunas semillas viables para estaciones futuras (Schlesselman *et al.*, 1989).

La condición de latencia puede ser adquirida mientras la semilla permanece físicamente adherida al progenitor o después que ha sido liberada. Por lo tanto, esta condición puede ser el resultado de un mensaje genético o una reacción bioquímica entre el tejido materno y el embrión o meristemo. Asimismo, la condición puede ser adquirida por causas del ambiente al que es expuesta la parte reproductiva. Cinco factores ambientales afectan la latencia de la semilla: temperatura, humedad, oxígeno, iluminación y la presencia de inhibidores. Existen tres tipos de latencia: innata o primaria, inducida o secundaria e impuesta o forzada (Klingman y Ashton, 1980; Aldrich, 1984).

La latencia innata se presenta inmediatamente después de que el nuevo embrión deja de crecer, estando aún en la planta madre. La función de la latencia innata es evitar la germinación vivípara y en algunas especies persiste después de la maduración, asegurándose la dispersión de las semillas y evitándose la germinación inmediata y sincrónica de las mismas (Roberts, 1972; Murdoch y Ellis, 1992). La latencia inducida es el resultado de condiciones en las cuales la semilla es expuesta después de haber sido separada de su progenitor. Una vez que la latencia es inducida, la germinación o rebrote comúnmente no comienza inmediatamente aun cuando las condiciones cambien (Aldrich, 1984). La latencia impuesta se manifiesta debido a las condiciones ambientales desfavorables para inducir la germinación de semillas viables, generalmente escasez de agua, bajas temperaturas, una pobre aireación o falta de luz (Aldrich, 1984; Murdoch y Ellis, 1992); una característica de este tipo de latencia es que una vez suprimida la limitación ambiental, se inicia el proceso de germinación (Roberts, 1972).

3.4.1. Factores para inducir la germinación

Si una semilla no germina bajo ninguna condición se puede considerar latente o muerta (Hilhorst y Toorop, 1997). Durante años, muchos investigadores han estudiado las causas y formas de romper la latencia de las semillas de malezas. Estos estudios han contribuido con métodos que suministran condiciones especiales para mejorar la germinación de las semillas de malezas. En ocasiones dos o más condiciones especiales son usadas en combinación para inducir una germinación favorable (Andersen, 1968). Entre los factores para inducir la germinación encontramos el agua, la temperatura, el oxígeno, la luz (cantidad y calidad) y la oscuridad, la escarificación, los estimuladores químicos para la germinación y la estratificación.

Agua. El agua permite que se lleve a cabo el primer proceso de la germinación: la imbibición de la semilla. El tiempo en el cual ocurre la imbibición está determinado por tres factores, la composición de la semilla, la permeabilidad de la testa o el fruto al agua, y la disponibilidad de ésta en el ambiente (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1989). La expansión de la semilla se debe simplemente a un incremento en el contenido de agua, por lo cual se expanden las paredes celulares. Si se reduce el contenido de agua de la semilla, la actividad enzimática y consecuentemente el metabolismo descienden. La cantidad de humedad contenida en las semillas puede determinar su grado de respiración; durante la germinación la semilla respira más rápido. Muchas semillas no pueden mantener su ritmo respiratorio mientras el contenido de humedad no alcance un 14% o más. Por eso, en suelos secos las semillas permanecen latentes (Klingman y Ashton, 1980).

Temperatura. En una población dada, la sensibilidad de las semillas a los factores ambientales se distribuye diferencialmente: una parte de éstas pueden germinar a una temperatura relativamente baja o alta, mientras que las otras permanecen en reposo con una latencia condicionada inducida entre otros factores por temperaturas que no son óptimas para la germinación. Por lo tanto, la germinación de cada especie ocurrirá de manera diferencial en un margen de temperaturas determinado (Baskin y Baskin, 1998). El intervalo de temperaturas está determinado por los recursos de los que disponga la semilla, las diferencias genéticas

entre especies y la edad de las semillas (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1989), así como por el contenido de humedad, ya que las semillas secas resisten mejor las temperaturas extremas que aquellas semillas que están húmedas (Strafford, 1982). Las semillas de algunas malezas pueden germinar mejor a temperaturas constantes, pero muchas otras requieren temperaturas alternantes para su germinación (Andersen, 1968).

En las plantas, la temperatura es un factor muy importante para la respuesta germinativa, ya que regula procesos metabólicos elementales. Cualquier cambio por debajo o encima de la temperatura óptima se manifiesta en la capacidad o en la tasa de germinación de las semillas. Por ello, la germinación y el establecimiento de las especies están restringidos a ciertos hábitats, áreas geográficas o determinadas épocas del año. La temperatura no sólo puede dar lugar a la inhibición de la germinación, sino también a la muerte de la semilla (Thompson, 1970a, 1973; Probert, 1992). La temperatura determina la capacidad germinativa de las semillas en un gradiente (Thompson, 1970b). En este intervalo se pueden identificar las temperaturas cardinales (óptima, mínima y máxima) para la germinación (Probert, 1992). Para determinar estas temperaturas, Thompson (1970a, 1970b, 1973, 1975) construyó curvas donde se estableció el tiempo en que cada especie alcanza 50% de germinación en cada una de las temperaturas de un gradiente.

Otros autores consideran como temperaturas cardinales a las temperaturas extremas de germinación, definidas como la temperatura base y máxima, las cuales junto con el tiempo térmico son características de cada especie (Probert, 1992). Las temperaturas cardinales son constantes inequívocas para las especies, pero podrían modificarse debido a factores ambientales y a la naturaleza de las especies, aun en una misma especie, debido a su localización geográfica en donde el resultado es una expresión genética diferente debido a la variación poblacional (Long, 1965).

Oxígeno. Aunque la humedad y la temperatura sean suficientes, el proceso de la germinación depende del oxígeno. Algunas semillas empiezan a germinar bajo condiciones anaeróbicas, pero cuando se rompe la cubierta de la semilla empiezan a tener respiración aeróbica. El porcentaje de oxígeno que tenga el suelo dependerá enormemente de la porosidad,

profundidad y organismos del suelo que empleen el oxígeno y liberen el CO₂. Por lo general, el porcentaje de oxígeno del suelo es inversamente proporcional al porcentaje de CO₂ (Klingman y Ashton, 1980). Además, en las plantas hay diferentes tipos de inhibidores; el más importante es el ácido absícico, y para remover estos inhibidores pueden usarse la escarificación, la estratificación o elevados niveles de oxígeno, que ayudan a su oxidación (Richards, 1980).

Luz y oscuridad. Las semillas de algunas especies requieren luz para su germinación, o al menos ésta se mejora si se suministra este elemento. La respuesta a la luz está determinada por la longitud de onda, duración de la exposición e intensidad, y la temperatura de la semilla antes, durante y después de la exposición (Andersen, 1968). Algunas semillas germinan mejor en la luz, otras en la oscuridad, y otras están preparadas para germinar tanto en luz como en oscuridad (Klingman y Ashton, 1980; Richards, 1980). Las semillas se clasifican en tres clases de acuerdo con su respuesta a la luz: semillas fotoblásticas positivas, cuya germinación es influenciada por la luz; semillas fotoblásticas negativas, cuya germinación es inhibida por la luz; y semillas que son indiferentes al estímulo lumínico (Hart, 1988). Las semillas que exhiben respuestas a la luz por lo general son pequeñas, como las del tabaco y el jitomate (Bleasdale, 1984).

Escarificación. Como ya se mencionó, las cubiertas duras o impermeables de algunas semillas restringen la entrada de agua o el intercambio de gases, evitando con esto la germinación en presencia de abundante agua y aire a temperaturas normales (Klingman y Ashton, 1980; Bleasdale, 1984). El tratamiento más simple y seguro para eliminar las cubiertas duras o impermeables es la escarificación, lo cual implica la ruptura o eliminación de la cubierta de la semilla (Richards, 1980). Muchas veces las envolturas impermeables impiden que el CO₂ (resultado de la respiración del embrión) salga; se sabe que en altas concentraciones, este gas inhibe la germinación (Medina, 1977). La escarificación puede mitigar los requerimientos de luz en algunas especies sensibles a la misma, y puede ser mecánica o química con ácidos (Andersen, 1968).

Estimuladores químicos. Ciertos químicos, adicionados al agua con que se embeben las semillas, han incrementado la germinación de algunas especies maleza. El nitrato de potasio ha sido el material inorgánico más frecuentemente usado, mientras que el ácido giberélico (giberelinas) y la tiourea son los materiales orgánicos de mayor uso (Andersen, 1968). El remojo en etanol absoluto por tres días también es efectivo, sobre todo en plantas de la familia Fabaceae (Bleasdale, 1984). En especial, las semillas que requieren enfriamiento, luz o postmaduración muestran respuestas notables a estas sustancias, al igual que aquellas que no tienen ningún tipo de latencia (Bewley y Black, 1985). Dentro de los reguladores de crecimiento, las giberelinas son los de mayor uso y sustituyen muchas respuestas fisiológicas a la luz, como es la germinación en la oscuridad de algunas semillas (Hart, 1988).

Estratificación. La estratificación promueve la germinación de semillas de algunas especies. Hay muchos métodos posibles, pero todos involucran una condición húmeda, oxígeno adecuado y una temperatura satisfactoria. El método consiste en envolver o cubrir las semillas en material húmedo; las semillas se colocan en capas o se mezclan con materiales envolventes como pueden ser turba, arena, suelo o material semejante (Andersen, 1968). Algunas semillas necesitan para germinar de un período de bajas temperaturas cuya intensidad y duración varía con la especie. Algunas sólo necesitan un período de unas cuantas semanas de frío, mientras que otras necesitan de dos temporadas de invierno (Richards, 1980). La estratificación en frío consiste en colocar las semillas en un material que mantenga la humedad y guardarlas (durante 8 a 20 semanas) a temperaturas por arriba del punto de congelamiento (5°C). Después de la estratificación en frío, las semillas son transferidas a temperaturas más altas o favorables para su germinación y desarrollo (Andersen, 1968).

3.5. MÉTODOS PARA EL ANÁLISIS DE LA GERMINACIÓN

Los métodos de análisis de la germinación pueden diferenciarse en descriptivos y analíticos. Los descriptivos o gráficos permiten hacer una evaluación preliminar de los resultados, mientras que los analíticos consisten en la aplicación de funciones matemáticas que describen el comportamiento germinativo de las semillas. Entre los primeros encontramos la capacidad de germinación, la germinación diaria, la germinación acumulada por intervalos de tiempo, la germinación en el tiempo y la capacidad de germinación en el tiempo; entre los segundos tenemos varios índices de germinación y ajustes de curvas (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996).

De los métodos analíticos, los que interpretan matemáticamente la dependencia de la germinación con la temperatura son de particular interés, ya que permiten describir cuantitativamente la respuesta germinativa en un gradiente de temperaturas, así como calcular el tiempo térmico y las temperaturas cardinales. El método consiste en ajustar curvas de germinación acumulada y calcular el tiempo en que se alcanza la germinación para diferentes subpoblaciones porcentuales a una temperatura determinada; las subpoblaciones porcentuales representan las porciones en que se divide la población de semillas germinadas (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100% de germinación). Con los resultados obtenidos, se calculan las tasas de germinación en las diferentes temperaturas para las diferentes subpoblaciones porcentuales a través del inverso del tiempo. La tasa de germinación describe la velocidad a la que se lleva a cabo el proceso de germinación. El tiempo térmico está dado por la relación entre la temperatura y el tiempo necesario para completar un proceso fisiológico, y se puede expresar como grados-hora ($^{\circ}\text{H}$) o grados-día ($^{\circ}\text{D}$). Las temperaturas cardinales corresponden a las temperaturas extremas de germinación (base y máxima), fuera de las cuales la tasa de germinación es igual a cero (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996; Reyes, 2001).

Washitani y Takenaka (1984) y Washitani (1987) propusieron un modelo lineal para calcular el tiempo térmico y las temperaturas cardinales. Con las tasas de germinación y las temperaturas construyeron curvas para cada subpoblación y los valores de la porción ascendente de cada curva se ajustaron a rectas, el tiempo térmico se calculó como el recíproco de la pendiente y la temperatura base como el intercepto de la recta en el eje de la temperatura. Uno de los inconvenientes del método es que no incluye en el análisis a las temperaturas óptimas porque dificultan el ajuste de las rectas (el ajuste lineal divide a la curva de germinación en dos partes). Además, el principio de que la germinación se incrementa en forma lineal con relación a la temperatura, el cual es utilizado para calcular las temperaturas cardinales y el tiempo térmico, sólo es real para las temperaturas subóptimas; por lo cual, el uso de funciones lineales no proporciona datos fidedignos sobre la temperatura máxima. Como resultado, estos modelos predictivos tienen un margen de error amplio. Debido a que la germinación decae en las temperaturas altas es necesario describir esta relación con un modelo en forma de curva gaussiana (Orozco-Segovia *et al.*, 1996).

Por esta razón, Orozco-Segovia *et al.* (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 la tasa de germinación en un gradiente de temperaturas: $Y = a (\text{Exp} (-b (X/c)-1)^2)$. 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 $T_b = \{1 - [2/(\sqrt{2B})]\} T_{op}$ y la máxima como $T_m = \{1 + [2/(\sqrt{2B})]\} T_{op}$. Gráficamente se determinan como las temperaturas en la intersección entre la tangente de la curva y el eje de temperaturas. Sin embargo, la principal limitante del modelo se encontró en el ajuste de las subpoblaciones porcentuales altas, ya que en las temperaturas bajas y altas no siempre se alcanzan buenos porcentajes de germinación. Además, como la curva describe una forma simétrica, cuando el modelo empieza a fallar se sobreestiman las temperaturas máximas. Por lo tanto, este modelo no se ajusta bien a especies o poblaciones cuya germinación cae abruptamente en las temperaturas altas.

Por este motivo, Reyes (2001) utilizó una variante de la función anterior para ajustar las tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de *Wigandia urens* en función de la temperatura para calcular la temperatura base, la temperatura máxima y el tiempo térmico. La función gaussiana modificada fue: $Y = a \text{Exp} (-b (X/c-1)^2 + 1/(x-d))$, que permite describir una curva asimétrica; esto es lo más apegado a la realidad cuando la germinación empieza a ser afectada por las temperaturas altas. 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 y los inversos de las pendientes al tiempo térmico. Las pendientes en los puntos de inflexión de la curva gaussiana corresponden a la primera derivada máxima que permite calcular la temperatura base y la primera derivada mínima que permite calcular la temperatura máxima.

3.6. USO PRÁCTICO DE LA ACUMULACIÓN DE CALOR

En agronomía, para predecir el desarrollo de un cultivo y el comportamiento de sus plagas dentro de los programas de manejo integrado, se ha utilizado un sistema que toma en cuenta la acumulación de calor con el paso del tiempo (tiempo térmico). El desarrollo de estos organismos inicia sólo cuando la temperatura ambiental se encuentra por arriba de la

temperatura base de desarrollo (umbral de temperatura inferior), y el desarrollo se ve afectado o se detiene cuando se alcanza la temperatura máxima de desarrollo (umbral de temperatura superior); fuera de las temperaturas cardinales la tasa de desarrollo es igual a cero. Este sistema está basado en el concepto de tiempo fisiológico y se mide en unidades calor (°D). Una unidad calor diaria es la cantidad de calor acumulada por un organismo exotermo en un período de 24 horas cuando la temperatura promedio es de un grado arriba de su temperatura base de desarrollo (Wilson y Barnett, 1983; Nava y Byerly, 1989). En este campo, se presupone que la respuesta de la planta o el animal a la temperatura es lineal y constante en un período de crecimiento. Sin embargo, como hemos visto anteriormente, en las plantas la respuesta a la temperatura puede describir una curva gaussiana, por lo que es importante determinar los umbrales de temperatura con base en este comportamiento.

El concepto de tiempo fisiológico se ha venido utilizando cada vez más en el diseño de modelos de predicción para malezas. Así, Gouvêa y Agudo (1987) determinaron los requerimientos térmicos y los umbrales de temperatura para la germinación de semillas de *Salvia hispanica*; McGiffen y Masiunas (1992) predijeron el crecimiento de *Solanum nigrum* y *Solanum ptycanthum* usando unidades calor; Wilen *et al.* (1996) predijeron la emergencia de *Cyperus esculentus* usando modelos con unidades calor; Holt y Orcuti (1996) determinaron los umbrales de temperatura para la brotación de yemas en los propágulos vegetativos de algunas malezas perennes (*Sorghum halepense*, *Cyperus rotundus* y *Cyperus esculentus*) y para la germinación de semillas en algodón.

En otros modelos de predicción de mayor complejidad, se puede considerar la acumulación de calor como uno de sus componentes. Por ejemplo, Bai *et al.* (1995) estudiaron la influencia de la temperatura, la luz y el estrés hídrico sobre la germinación de *Artemisia frigida*. Dürr *et al.* (2001) diseñaron un modelo para simular la emergencia de plántulas de betabel, prediciendo los efectos de la labranza del suelo y operaciones de siembra. Para ello se consideraron la textura y temperatura del suelo, la precipitación, la posición de los semilleros, la profundidad de siembra y las características de la semilla. El tiempo necesario para lograr la emergencia de plántulas fue calculado usando el tiempo térmico para la germinación, y el umbral de temperatura utilizado fue 3.5°C.

Los efectos de la temperatura también se han usado junto con el potencial de agua para construir modelos que ayuden a predecir tasas de germinación y de emergencia (Alm *et al.*, 1993). Recientemente, en algunos modelos de predicción se está utilizando el concepto de tiempo hidrotérmico, donde se contemplan umbrales de temperatura y de potencial de agua. Los modelos basados en tiempo hidrotérmico pueden describir y cuantificar los efectos de la temperatura y del potencial de agua en la germinación de semillas. Este modelo es un buen método para entender cómo los factores ambientales interactúan para determinar los patrones de germinación de una población de semillas. También puede describir y cuantificar la conducta de la germinación a través de una gran combinación de condiciones ambientales y estados de latencia, y puede ser usado en modelos más generales de germinación y emergencia de plántulas en campo (Bradford, 2002). El tiempo hidrotérmico puede ser usado para diseñar modelos que permitan predecir la pérdida de latencia en campo (Allen y Meyer, 1998).

Además, la respuesta a la temperatura ha sido utilizada para caracterizar la germinación de especies y ecotipos de acuerdo con su distribución geográfica (Thompson, 1970a, 1970b, 1970c, 1973, 1975). Las especies de muchas familias exhiben diferencias en las características de germinación de las semillas colectadas en diferentes localidades. Dependiendo de la especie, la respuesta de la germinación varía con la latitud, la elevación, la humedad del suelo, los nutrimentos del suelo, la temperatura, la densidad de la cubierta vegetal y el grado de disturbio del hábitat en el cual la semilla maduró (Baskin y Baskin, 1998). Se sabe que en una misma especie se pueden encontrar diferencias en cuanto a las temperaturas cardinales de germinación (mínima, óptima y máxima) (Long, 1965). Las diferencias en los requerimientos o patrones de germinación pueden ser importantes para entender el potencial de dispersión de estas especies (Thomas *et al.*, 1994). En principio, para determinar si las diferencias en germinación se deben más a diferencias genéticas que causas ambientales, se debe comparar el desempeño de las semillas obtenidas a partir de plantas que han crecido bajo las mismas condiciones ambientales (Baskin y Baskin, 1973).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

En este trabajo se utilizaron semillas de *Aegilops cylindrica*, *Polygonum convolvulus*, *Thlaspi arvense* y *Vaccaria hispanica* tanto de los Estados Unidos de Norteamérica (EUA) como de Inglaterra. Las semillas de EUA fueron adquiridas con la empresa Valley Seed Service (P.O. Box 9335, Fresno, CA. 93791), y las de Inglaterra con la empresa Herbiseed (The Nurseries Bilingbear Park, Wokingham, Berkshire RG40 5RY, Inglaterra). Debido a que todas estas especies están cuarentenadas y se prohíbe su importación a México, se obtuvieron los permisos de excepción correspondientes en la Secretaría de Agricultura para realizar la investigación. En todos los casos se tomaron las medidas pertinentes para evitar la diseminación o permanencia de las semillas en el suelo o la supervivencia de plántulas. Las semillas sobrantes o las que quedaron en las macetas fueron destruidas al finalizar los experimentos. Antes de establecer los experimentos, se corrieron algunos ensayos de laboratorio para determinar el porcentaje de germinación de estas semillas y detectar estados de latencia; las especies que presentaron problemas de germinación fueron sometidas a giberelinas, estratificación y escarificación para tratar de estimular su germinación.

Para cumplir con los objetivos del trabajo fue necesario dividirlo en varios experimentos de la siguiente manera: 1) respuesta germinativa de las semillas en un gradiente de temperatura (5°C a 35°C) en condiciones de laboratorio; evaluando capacidad germinativa, tiempo para la primera semilla germinada, velocidad de germinación, y temperaturas cardinales y tiempos térmicos; 2) emergencia de plántulas en condiciones de campo a lo largo de 12 meses; evaluando los efectos de la aplicación de un insecticida, un fungicida y una mezcla de ambos sobre la emergencia y mortalidad de plántulas; y 3) supervivencia de las semillas en el banco del suelo durante 18 meses en condiciones de campo y viabilidad de las semillas recuperadas del suelo en condiciones de laboratorio; evaluando los efectos de la aplicación de un insecticida, un fungicida y una mezcla de ambos sobre la pérdida de semillas en el suelo, y evaluando la capacidad germinativa de las semillas recuperadas.

Todos los experimentos de laboratorio se realizaron en el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y los de campo en el Campo Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo, localizado en el kilómetro 38.5 de la carretera México- Texcoco, a 2 Km de la ciudad de Texcoco en el oriente del Estado de México (19° 31' latitud norte y 98° 53' longitud oeste). La altitud es de 2,500 m y el clima es templado semiseco, con lluvias intensas en verano y heladas ocasionales en invierno, y los suelos son arcillosos (comunicado de la Estación Meteorológica de la Universidad Autónoma Chapingo). Los experimentos de campo se establecieron de manera conjunta en el mismo terreno, bajo el mismo diseño experimental y con los mismos tratamientos.

4.1. RESPUESTA GERMINATIVA DE LAS SEMILLAS

Sólo *Aegilops cylindrica* y *Thlaspi arvense* de Inglaterra fueron consideradas para estas pruebas; el resto de las especies fueron excluidas porque presentaron una baja o nula germinación, aun con la aplicación de tratamientos especiales para su estimulación. Por esta razón, no fue posible determinar si las semillas de diferente región presentan variación en los patrones de germinación y requerimientos térmicos. Para las especies probadas, se establecieron siete tratamientos con cinco repeticiones bajo un diseño completamente al azar. Los tratamientos se mantuvieron bajo temperaturas constantes con 12 hr luz y 12 hr oscuridad. Las temperaturas que determinaron los tratamientos fueron 5, 10, 15, 20, 25, 30 y 35°C; por cada tratamiento se utilizaron 250 semillas y por cada repetición 50.

Antes de su siembra, las semillas fueron desinfectadas con una solución de fungicida¹ al 1% durante diez minutos, después se colocaron y distribuyeron uniformemente sobre agar bacteriológico (1 g por 100 ml de agua) contenido en cajas de Petri; el agar también fue protegido con una película de la solución de fungicida para evitar la proliferación de hongos. Cada caja de Petri preparada representó una repetición, a la cual se le asignó un número de control para su identificación. Una vez colocadas las semillas en las cajas de Petri, se mantuvieron en condiciones controladas en cámaras de ambiente controlado (Modelo 844 Lab-Line Instruments Inc., Melrose Park, Illinois, EUA) con luz fluorescente de 20 W (Sylvania, EUA). Para evitar pérdidas de humedad en el agar, las cajas de Petri se colocaron dentro de bolsas de plástico transparente. El conteo de semillas germinadas se realizó cada dos días a partir de la fecha de siembra y hasta que la germinación cesó.

¹ Interguzan-PH (Quintozeno: Pentacloronitrobencono 30%. Thiram: Bisulfuro de tetrametiltiuram 30%)

Para cada especie, los porcentajes de germinación acumulada en el tiempo para cada una de las repeticiones de los diferentes tratamientos, se ajustaron a una función exponencial sigmoide de la forma $Y = a/(1+b (\text{Exp} (-cx)))$ con el programa *TableCurve 2D* versión 3.0 (AISN. Software, Inc., Chicago, Illinois, USA). El ajuste permitió determinar el día en que se presentó la primera semilla germinada (el inicio de la germinación, definido por Côme (1968) como el tiempo de latencia) y la velocidad de germinación (equivalente a la primera derivada máxima) para cada una de las repeticiones (figura 1). Los porcentajes finales de germinación, la primera semilla germinada y la velocidad de germinación, fueron sometidos a un análisis de varianza con el programa *Statgraphics* versión 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, N.J. USA), para determinar si había diferencias entre tratamientos. Los porcentajes de germinación fueron transformados a la raíz cuadrada del arco seno para el análisis de varianza.

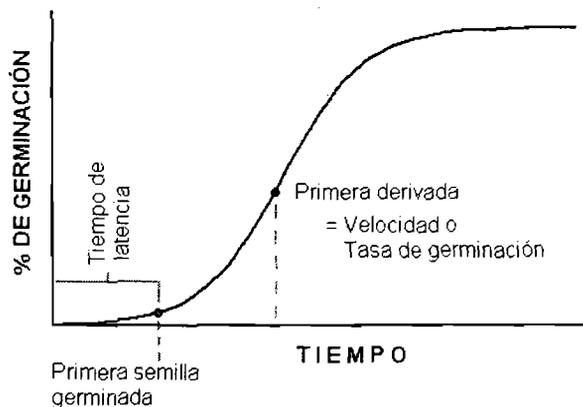


Figura 1. Curva exponencial sigmoide ilustrando el período de latencia (primera semilla germinada) y la primera derivada (velocidad de germinación).

El ajuste de las curvas de germinación también permitió calcular el tiempo en el que se presentaron las diferentes subpoblaciones porcentuales (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100%) para cada una de las temperaturas probadas. Con los tiempos se calcularon las tasas de germinación (inverso del tiempo) y con éstas se construyeron las curvas de tasa de germinación en un gradiente de temperaturas para cada subpoblación porcentual. Estas curvas fueron ajustadas a una función gaussiana de tipo $Y = a \text{Exp} (-b (x/c-1)^2 + 1/(x-d))$, el ajuste permitió calcular las pendientes (primera derivada) en los puntos de inflexión en los extremos

de la curva (ascendente y descendente). Dichas pendientes permitieron calcular las rectas correspondientes, que cuando interceptan el eje de las abscisas dan como resultado las temperaturas cardinales, base (T_b) y máxima (T_m); con el inverso de las pendientes se obtuvieron los tiempos térmicos en las temperaturas subóptimas y en las temperaturas supraóptimas (figura 2).

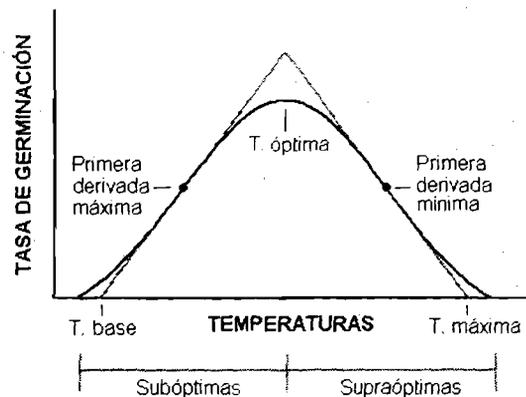


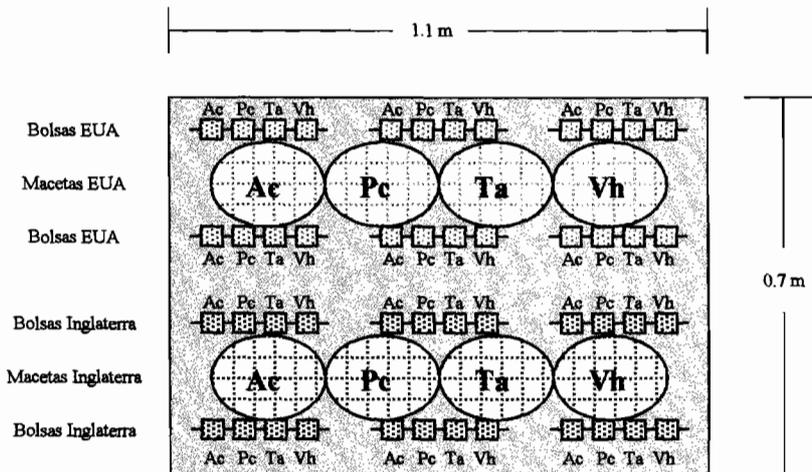
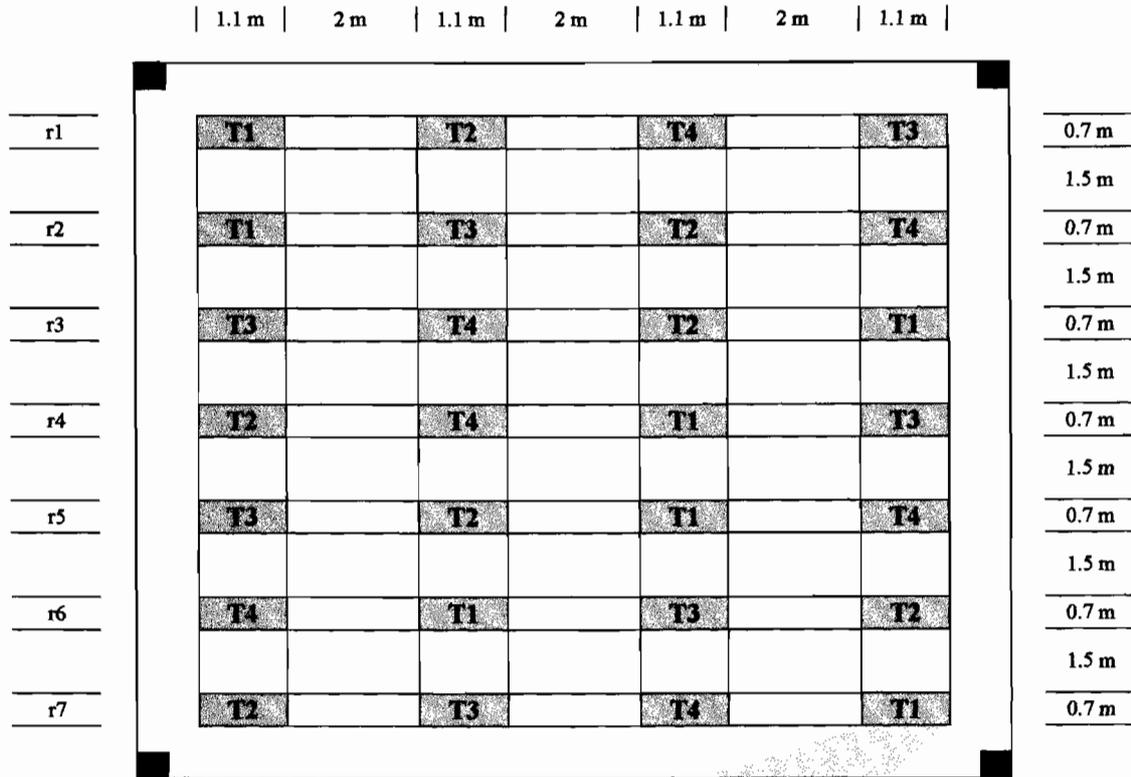
Figura 2. Curva gaussiana ilustrando el intervalo de las temperaturas subóptimas y supraóptimas, así como las temperaturas cardinales de desarrollo y la primera derivada para calcular el tiempo térmico.

Las temperaturas cardinales y los tiempos térmicos fueron sometidos a un análisis de varianza con el programa *Statgraphics* para determinar si había diferencias entre tratamientos. La relación entre temperaturas cardinales y subpoblaciones porcentuales, así como la relación entre tiempos térmicos y subpoblaciones porcentuales, fueron graficados y ajustados para determinar su comportamiento.

4.2. EMERGENCIA DE PLÁNTULAS EN CONDICIONES DE CAMPO

Para este estudio se utilizaron todas las especies de ambos países, aun aquellas que habían presentado problemas de germinación, ya que bajo condiciones de campo puede haber respuestas diferentes a las observadas en laboratorio. Para establecer el experimento, se seleccionó un terreno de 200 m² en el cual era posible encontrar especies emparentadas con las especies bajo estudio, tales como especies de los géneros *Bromus*, *Hordeum* y *Lolium* para *Aegilops cylindrica*, *Rumex* y *Polygonum* para *Polygonum convolvulus*, *Capsella* y *Lepidium* para *Thlaspi arvense*, y *Cerastium* y *Drymaria* para *Vaccaria hispanica*. La presencia de parientes permitiría el ataque de herbívoros en aquellos tratamientos sin agroquímicos.

A) Distribución de tratamientos (T) y repeticiones (r) en campo bajo un diseño bloques al azar
 El espacio donde se establecieron los tratamientos fue de 200 m² (12.5 × 16 m); para evitar contaminación por agroquímicos la distancia entre tratamientos fue de 2 × 1.5 m. Los tratamientos en el terreno son: T1 = Testigo, T2 = Fungicida, T3 = Insecticida y T4 = Fungicida+Insecticida. Se dejó un borde periférico de 1 m de ancho libre de tratamientos para cercar el terreno y los tratamientos y repeticiones fueron delimitados con hilo de rafia.



B) Detalle de la colocación de macetas y bolsas en los tratamientos.

Los tratamientos y repeticiones con bolsas se representaron seis veces (equivalente a seis fechas de colecta). La colecta de bolsas se realizó cada tres meses por sorteo.

- Ac = *Aegilops cylindrica*
- Pc = *Polygonum convolvulus*
- Ta = *Thlaspi arvense*
- Vh = *Vaccaria hispanica*

Figura 3. Esquema de la distribución de los tratamientos y repeticiones en campo.

Para minimizar posibles efectos de sitio el experimento se estableció con un diseño de bloques al azar, con cuatro tratamientos y siete repeticiones por procedencia y especie. Los tratamientos se establecieron con y sin control de herbívoros para determinar si éstos tenían influencia en la emergencia y el establecimiento de estas especies. Los tratamientos establecidos fueron los siguientes: testigo, aplicación de fungicida, aplicación de insecticida y aplicación de mezcla fungicida+insecticida. En cada tratamiento se usaron 700 semillas y en cada repetición 100. Para tener control sobre las semillas en el terreno, cada una de las repeticiones consistió de una maceta de malla plástica y tela permeable (15 cm de diámetro por 15 cm de profundidad), enterrada y rellena con suelo del mismo lugar (figura 3). Las semillas fueron depositadas a 5 mm de profundidad para permitir su emergencia.

Todo el material utilizado, como macetas de tela, suelo y semillas, fue tratado inicialmente con el agroquímico correspondiente, posteriormente se realizaron aplicaciones quincenales a las áreas que delimitaban los tratamientos y repeticiones (0.77 m²). Como fungicida se utilizó Captan (15 gramos de ingrediente activo en 10 litros de agua) y como insecticida Cypermctrina (20 gramos de ingrediente activo en 10 litros de agua); a cada área tratada (0.77 m²) le correspondió 1.4 litros de producto preparado. Para facilitar el movimiento y levantamiento de datos los pasillos entre tratamientos se mantuvieron libres de malezas, y para evitar la competencia, el interior de las macetas también se mantuvo libre de otras especies. Los tratamientos se mantuvieron bajo condiciones ambientales y sin irrigación.

El conteo de plántulas emergidas (aquellas que brotaron sobre la superficie del suelo) se realizó cada 15 días durante 18 meses, la muerte de las mismas también se contabilizó, y las plántulas sobrevivientes se eliminaron antes de que formaran semillas. Para los porcentajes finales de emergencia y mortalidad se realizaron análisis de varianza con el programa *Statgraphics*, para este análisis los porcentajes fueron transformados a la raíz cuadrada del arco seno. El porcentaje de mortalidad en cada una de las repeticiones se determinó con base en el promedio final de plántulas emergidas en cada tratamiento. La emergencia y mortalidad quincenal se graficaron contra el tiempo para describir su comportamiento con base en las condiciones climáticas que prevalecieron en el lugar. Los datos de temperatura y precipitación fueron obtenidos de la estación meteorológica de la Universidad Autónoma Chapingo; estos

datos también fueron usados para calcular los grados-día ($^{\circ}\text{D}$) entre los diferentes picos de emergencia de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra. Los $^{\circ}\text{D}$ día se calcularon con base en el método de triangulación simple propuesto por Zalom *et al.* (1983) con las siguientes formulas: $^{\circ}\text{D} = (6(\text{Tmax} + \text{Tmin}) - (2\text{Tb}))/12$ cuando las temperaturas ambientales mínima y máxima se encontraban entre las temperaturas cardinales de desarrollo, y $^{\circ}\text{D} = (((6(\text{Tmax} - \text{Tb})^2)/(\text{Tmax} - \text{Tmin}))/12$ cuando la temperatura mínima ambiental se encontraba debajo de la temperatura base de desarrollo (Tmax = Temperatura máxima ambiental, Tmin = Temperatura mínima ambiental, Tb = Temperatura base de desarrollo).

4.3. SUPERVIVENCIA Y VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS EN EL BANCO DEL SUELO

Este experimento se estableció de manera conjunta con el anterior, utilizando el mismo terreno, especies, diseño experimental, tratamientos, repeticiones y semillas por repetición. A diferencia del anterior, aquí se colocaron las semillas en bolsas de tela de organza a 10 cm de profundidad para evitar su emergencia. En este caso, cada bolsa de tela con semillas representó una repetición. El conjunto de tratamientos y repeticiones fue representado seis veces en el terreno para las semillas de ambos países, lo cual permitió realizar seis colectas trimestrales para cada tratamiento y repetición (figura 3); la colecta de bolsas se hizo al azar. En cada fecha de colecta se determinó la cantidad de semillas recuperadas por especie, procedencia, tratamiento y repetición. No fue posible someter la recuperación de semillas de las diferentes colectas a un análisis de varianza para determinar diferencias entre origen, tratamientos y tiempo, ya que los datos de campo fueron muy heterogéneos. Sin embargo, utilizando los totales de las semillas recuperadas en las diferentes colectas se logró hacer un análisis de supervivencia con el programa *GLIM* versión 3.77 (Royal Statistical Society, Londres).

Por otro parte, las semillas que fueron recuperadas del suelo en las diferentes fechas de colecta se probaron bajo condiciones de laboratorio para determinar su viabilidad. Antes de sembrar las semillas éstas fueron lavadas, desinfectadas con una solución de hipoclorito de sodio al 5% durante cinco minutos y enjuagadas con agua corriente, después se colocaron y distribuyeron sobre agar bacteriológico (1 g por 100 ml de agua) dentro de cajas de Petri por repetición; el agar fue protegido con una película de fungicida para evitar la proliferación de hongos. Las semillas desinfectadas se mantuvieron a 20°C y 12 hr luz en cámaras de ambiente

controlado (Modelo 844 Lab-Line Instruments Inc., Melrose Park, Illinois, EUA) con luz fluorescente de 20 W (Sylvania, EUA). Los totales de germinación de las semillas recuperadas en las diferentes colectas fueron analizados con el con el programa *GLIM* versión 3.77 (Royal Statistical Society, Londres).

Los totales de las semillas recuperadas y de las semillas germinadas se graficaron contra el tiempo para describir su comportamiento con relación a las condiciones climáticas que prevalecieron en el lugar del experimento. Los resultados obtenidos con el programa *GLIM* también fueron graficados para determinar por cuánto tiempo, las semillas de estas especies pueden permanecer viables en el suelo.

5. RESULTADOS

Pruebas previas mostraron una pobre germinación para las semillas de *Polygonum convolvulus* y *Vaccaria hispanica* de Inglaterra, y una pobre o nula germinación para todas las semillas provenientes de los Estados Unidos de Norteamérica (EUA). Aunque las semillas de *Vaccaria hispanica* de Inglaterra dieron la apariencia de una germinación regular, muy pocas alcanzaron el estado de plántula (aparición de hojas dicotiledonales) y murieron. Aun con la aplicación de tratamientos especiales como el uso de giberelinas, estratificación y escarificación, su respuesta germinativa no mejoró, por lo cual se excluyeron de las pruebas formales de germinación y determinación de temperaturas cardinales y tiempos térmicos.

5.1. CAPACIDAD GERMINATIVA Y GERMINACIÓN ACUMULADA EN EL TIEMPO

La germinación de semillas de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra presentó diferencias significativas entre tratamientos ($F_{(6,28)} = 54.65$, $P = 0.00001$). El porcentaje más alto de germinación se observó a los 25°C con el 100% de germinación, aunque estadísticamente fue igual a los porcentajes observados en 15, 20 y 30°C. Las temperaturas bajas disminuyeron poco la germinación; en 5 y 10°C, que fueron estadísticamente iguales, hubo 86 y 91.34% de germinación, respectivamente. La germinación tuvo una baja significativa en temperaturas superiores a 30°C, ya que a 35°C sólo hubo 49.34% de germinación, que estadísticamente es diferente de todos los tratamientos (cuadro 1).

controlado (Modelo 844 Lab-Line Instruments Inc., Melrose Park, Illinois, EUA) con luz fluorescente de 20 W (Sylvania, EUA). Los totales de germinación de las semillas recuperadas en las diferentes colectas fueron analizados con el con el programa *GLIM* versión 3.77 (Royal Statistical Society, Londres).

Los totales de las semillas recuperadas y de las semillas germinadas se graficaron contra el tiempo para describir su comportamiento con relación a las condiciones climáticas que prevalecieron en el lugar del experimento. Los resultados obtenidos con el programa *GLIM* también fueron graficados para determinar por cuánto tiempo, las semillas de estas especies pueden permanecer viables en el suelo.

5. RESULTADOS

Pruebas previas mostraron una pobre germinación para las semillas de *Polygonum convolvulus* y *Vaccaria hispanica* de Inglaterra, y una pobre o nula germinación para todas las semillas provenientes de los Estados Unidos de Norteamérica (EUA). Aunque las semillas de *Vaccaria hispanica* de Inglaterra dieron la apariencia de una germinación regular, muy pocas alcanzaron el estado de plántula (aparición de hojas dicotiledonales) y murieron. Aun con la aplicación de tratamientos especiales como el uso de giberelinas, estratificación y escarificación, su respuesta germinativa no mejoró, por lo cual se excluyeron de las pruebas formales de germinación y determinación de temperaturas cardinales y tiempos térmicos.

5.1. CAPACIDAD GERMINATIVA Y GERMINACIÓN ACUMULADA EN EL TIEMPO

La germinación de semillas de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra presentó diferencias significativas entre tratamientos ($F_{(6,28)} = 54.65$, $P = 0.00001$). El porcentaje más alto de germinación se observó a los 25°C con el 100% de germinación, aunque estadísticamente fue igual a los porcentajes observados en 15, 20 y 30°C. Las temperaturas bajas disminuyeron poco la germinación; en 5 y 10°C, que fueron estadísticamente iguales, hubo 86 y 91.34% de germinación, respectivamente. La germinación tuvo una baja significativa en temperaturas superiores a 30°C, ya que a 35°C sólo hubo 49.34% de germinación, que estadísticamente es diferente de todos los tratamientos (cuadro 1).

La germinación acumulada en el tiempo fue ajustada a una función exponencial sigmoide para cada tratamiento y en todos los ajustes se logró una $r^2 > 0.90$ (figura 4). Gracias a estos ajustes se pudo determinar el tiempo en el que se presentó la primera semilla germinada y la velocidad de germinación para cada una de las temperaturas probadas. En ambos casos se observaron diferencias significativas ($F_{(6,28)} = 999.99$, $P = 0.00001$). Para la primera semilla germinada, el tiempo más corto se observó en la temperatura de 25°C con 0.88 días, pero estadísticamente fue igual a lo observado en 20 y 30°C. Sólo la temperatura de 5°C mostró un incremento considerable en tiempo para que se presentara la primera semilla germinada, ya que esto ocurrió a los 7.6 días después de la siembra, siendo estadísticamente diferente del resto de los tratamientos. En cuanto a la velocidad de germinación, la velocidad más alta también se observó en la temperatura de 25°C con 156.56, siendo estadísticamente diferente del resto de los tratamientos. La temperatura que registró la velocidad de germinación más baja fue 5°C con 8.4, también diferente de los otros tratamientos (cuadro 1).

Cuadro 1. Porcentaje de germinación, día de la primera semilla germinada y velocidad de germinación de las semillas de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra en diferentes temperaturas.

Tratamiento	% de germinación		Primera semilla germinada		Velocidad de germinación (Primera derivada máxima)	
	Media	± EE	Media	± EE	Media	± EE
5°C	86.00 a	1.95	7.620 a	0.073	8.370 a	0.600
10°C	91.34 ab	1.34	1.534 b	0.039	27.800 b	0.775
15°C	97.36 bc	0.66	1.184 c	0.053	76.066 c	1.560
20°C	99.34 c	0.66	0.992 cd	0.029	122.002 d	1.010
25°C	100.00 c	0.00	0.878 d	0.027	156.562 e	1.547
30°C	97.34 c	1.94	1.014 cd	0.041	119.532 d	0.888
35°C	49.34 d	3.39	1.146 c	0.033	22.472 f	1.475

Las medias con la misma letra son iguales estadísticamente (Tukey. $P \leq 0.05$). EE = error estándar

n = 5

En términos generales, se observó una excelente respuesta germinativa, una rápida aparición de la primera semilla germinada y una alta velocidad de germinación en 25°C, pero estas respuestas se ven afectadas conforme nos desplazamos hacia las temperaturas extremas. En temperaturas bajas (5°C) la aparición de la primera semilla germinada se alargó y la velocidad de germinación se redujo, pero aun así se logró un porcentaje de germinación alto; contrariamente, en temperaturas elevadas (35°C) la aparición de la primera semilla germinada y la velocidad de germinación mejoraron, pero se redujo la germinación (cuadro 1).

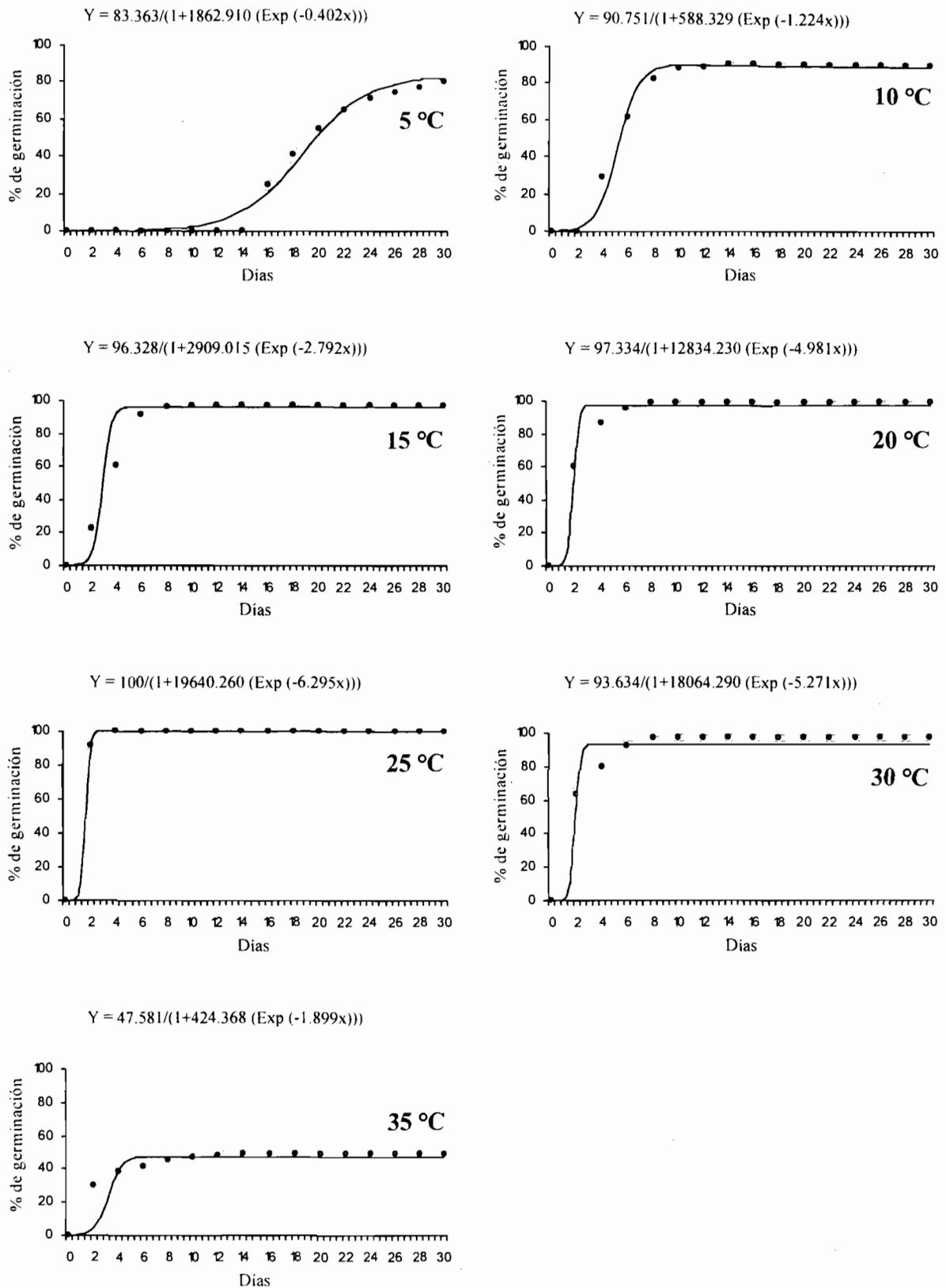


Figura 4. Curvas de germinación de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra ajustadas a una función exponencial sigmoide del tipo $Y = a / (1 + b (\text{Exp} (-cx)))$.

Por su parte, la germinación de semillas de *Thlaspi arvense* de Inglaterra también presentó diferencias significativas entre tratamientos ($F_{(5,24)} = 131.42$, $P = 0.00001$). El porcentaje más alto se presentó a los 20°C con 97.83% de germinación; este porcentaje fue estadísticamente diferente del resto de los tratamientos. Otras temperaturas que lograron buenos porcentajes de germinación fueron 15 y 25°C, siendo estadísticamente iguales entre ellos pero diferentes de los otros tratamientos. Las temperaturas extremas fueron las que más afectaron la germinación, ya que no hubo semillas germinadas en 35°C y sólo se logró un 45.65% de germinación en 5°C; esta última fue estadísticamente igual al porcentaje observado en 30°C. La germinación en 10°C también fue estadísticamente igual a la de 30°C pero diferente de la de 5°C (cuadro 2).

En esta especie, los ajustes de la germinación acumulada en el tiempo también lograron una $r^2 > 0.90$ (figura 5). La aparición de la primera semilla germinada ($F_{(5,24)} = 811.94$, $P = 0.00001$) y la velocidad de germinación ($F_{(5,24)} = 790.49$, $P = 0.00001$) calculadas con estos ajustes presentaron diferencias significativas. Para la primera semilla germinada, el tiempo más corto se observó en la temperatura de 20°C con 1.12 días, aunque estadísticamente fue igual a lo ocurrido en 25°C con 1.34 días. Nuevamente, la temperatura de 5°C mostró un incremento considerable en tiempo para que se presentara la primera semilla germinada, ya que ésta se presentó a los 8.07 días después de la siembra, siendo estadísticamente diferente del resto de los tratamientos (cuadro 2).

Cuadro 2. Porcentaje de germinación, día de la primera semilla germinada y velocidad de germinación de las semillas de *Thlaspi arvense* de Inglaterra en diferentes temperaturas.

Tratamiento	% de germinación		Primera semilla germinada		Velocidad de germinación (Primera derivada máxima)	
	Media	± EE	Media	± EE	Media	± EE
5°C	45.65 a	2.17	8.066 a	0.147	1.698 a	0.070
10°C	59.57 b	1.89	3.220 b	0.109	3.580 b	0.185
15°C	89.57 c	1.27	1.772 c	0.048	12.260 c	0.299
20°C	97.83 d	0.97	1.118 d	0.042	17.546 d	0.342
25°C	91.30 c	0.97	1.338 d	0.044	15.832 e	0.315
30°C	49.13 ab	1.47	2.708 e	0.101	2.736 ab	0.195

Las medias con la misma letra son iguales estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$). EE = error estándar

n = 5

En cuanto a la velocidad de germinación, la temperatura con la velocidad más alta fue 20°C con 17.55, siendo significativamente diferente del resto de los tratamientos. La temperatura con menor velocidad de germinación fue 5°C con 1.69, aunque estadísticamente fue igual a la observada en 30°C. La velocidad de germinación en 10°C también fue igual a la observada en 30°C pero diferente de la de 5°C (cuadro 2).

De manera general, en esta especie se observa un excelente porcentaje de germinación, una rápida aparición de la primera semilla germinada y una buena velocidad de germinación en 20°C, pero estas respuestas se vieron afectadas conforme nos desplazamos hacia las temperaturas extremas. En temperaturas bajas (5°C) hubo poca germinación, la aparición de la primera semilla germinada se alargó y la velocidad de germinación se redujo; en temperaturas elevadas (35°C) no hubo germinación. Sin embargo, con relación a la temperatura de 5°C, se observó una mejora de los parámetros anteriores en 30°C (cuadro 2).

5.1.1. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos

El modelo utilizado para describir las curvas de tasa de germinación en un gradiente de temperaturas para cada subpoblación porcentual fue: $Y = a \text{Exp}(-b(x/c-1)^2 + 1/(x-d))$. Para *Aegilops cylindrica* se logró ajustar las subpoblaciones de 10 a 90% (figura 6) y para *Thlaspi arvense* sólo de 10 a 60%. No se ajustaron subpoblaciones superiores porque la germinación no alcanzó porcentajes de 70% en varias temperaturas, por lo que no fue posible calcular las tasas de desarrollo para su ajuste (figura 8). Para cada una de las subpoblaciones ajustadas se calcularon las temperaturas cardinales y los tiempos térmicos (cuadros 3 y 4).

Los análisis de varianza para la temperatura base ($F_{(8,36)} = 20.87, P = 0.00001$), temperatura máxima ($F_{(8,36)} = 82.99, P = 0.00001$), tiempos térmicos para las temperaturas subóptimas ($F_{(8,36)} = 152.09, P = 0.00001$) y tiempos térmicos para las temperaturas supraóptimas ($F_{(8,36)} = 105.01, P = 0.00001$) de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra mostraron diferencias significativas entre subpoblaciones. Las temperaturas base obtenidas fueron desde 4.24°C para la subpoblación de 10% hasta 7.03°C para la subpoblación de 90%. Se presentaron varios grupos homogéneos compartidos entre subpoblaciones cercanas, pero la subpoblación de 90% fue diferente de todas. Los tiempos térmicos para las temperaturas subóptimas fueron de 21.61 °D para la subpoblación de 10%, hasta 29.76 °D para la subpoblación de 90%; los tiempos térmicos de las subpoblaciones de 10 y 20% fueron estadísticamente diferentes entre ellos y del resto de las subpoblaciones (cuadro 3).

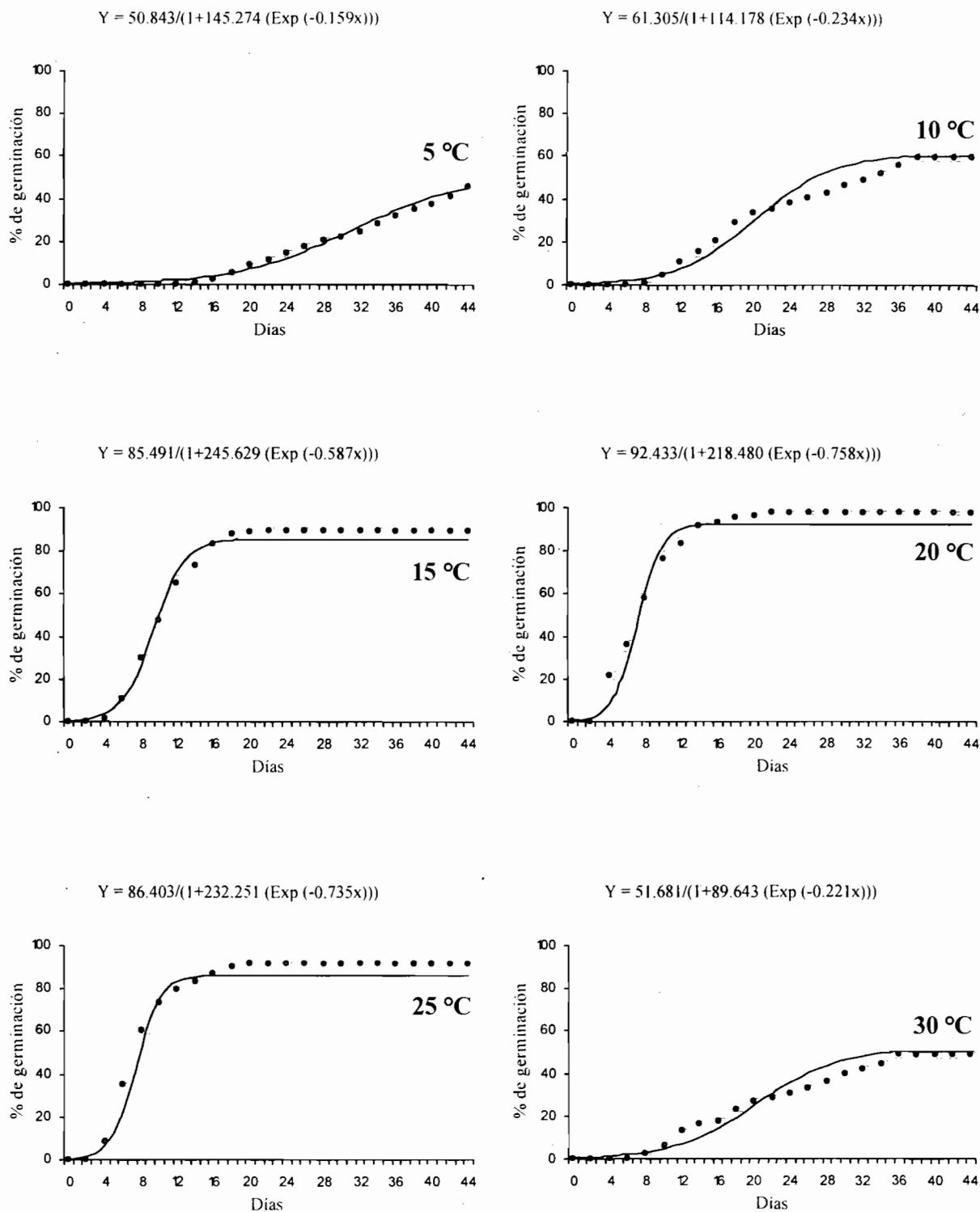


Figura 5. Curvas de germinación de *Thlaspi arvense* de Inglaterra ajustadas a una función exponencial sigmoide del tipo $Y = a/(1+b (\text{Exp} (-cx)))$.

En el caso de las temperaturas máximas, se lograron temperaturas desde 42.60°C para la subpoblación de 10% hasta 34.86°C para la subpoblación de 70%; la subpoblación de 10% fue diferente de todas las subpoblaciones. Los tiempos térmicos para las temperaturas supraóptimas fueron de 18.32 °D para la subpoblación de 10% hasta 4.18 °D para la subpoblación de 60%; nuevamente los tiempos térmicos de las subpoblaciones de 10 y 20% fueron estadísticamente diferentes entre sí y del resto de los tratamientos. Las temperaturas máximas y los tiempos térmicos de las subpoblaciones de 60 a 90% fueron estadísticamente iguales (cuadro 3).

Cuadro 3. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos obtenidos del ajuste de las subpoblaciones porcentuales de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra.

Sub-población	Temperatura base (°C)		Temperatura máxima (°C)		Tiempo térmico (°D)			
					Temperaturas Subóptimas		Temperaturas Supraóptimas	
	Media	± EE	Media	± EE	Media	± EE	Media	± EE
10%	4.24 a	0.154	42.60 a	0.512	21.61 a	0.102	18.32 a	0.532
20%	4.78 ab	0.167	40.25 b	0.414	23.35 b	0.100	15.39 b	0.497
30%	5.06 abc	0.176	38.82 bc	0.390	24.56 c	0.123	12.99 c	0.665
40%	5.24 bc	0.179	37.76 cd	0.366	25.55 cd	0.173	10.82 cd	0.782
50%	5.42 bcd	0.183	37.11 d	0.197	26.48 de	0.202	9.46 d	0.737
60%	5.61 cd	0.184	34.92 e	0.162	27.37 ef	0.223	4.18 e	0.220
70%	5.85 cd	0.202	34.86 e	0.143	28.19 fg	0.262	4.38 e	0.204
80%	6.15 d	0.215	34.87 e	0.153	29.16 gh	0.386	4.75 e	0.250
90%	7.03 e	0.125	34.87 e	0.152	29.76 h	0.252	5.32 e	0.297

Las medias con la misma letra son iguales estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$). EE = error estándar

n = 5

Por otra parte, la relación entre temperaturas cardinales y subpoblaciones, así como entre tiempos térmicos y subpoblaciones, se ajustaron a una función exponencial sigmoide del tipo $Y = a/(1+b (\text{Exp} (-cx)))$, en todos los casos se lograron ajustes con una $r^2 > 0.90$ (figura 7). De manera general, se observa que mientras se incrementan las subpoblaciones porcentuales se requiere de temperaturas base cada vez más altas y temperaturas máximas cada vez menores (temperaturas cada vez más cercanas a la óptima). Esta especie mostró una respuesta germinativa muy sensible a las temperaturas altas, aunque prolongando el tiempo de exposición de las semillas en estas temperaturas, puede traer como resultado la inhibición de la germinación. Para realizar predicciones de campo con base en la acumulación de calor (°D), las subpoblaciones de 50 ó 60% parecen ser las indicadas, ya que las temperaturas máximas y los tiempos térmicos (en temperaturas supraóptimas) después de 60% fueron estadísticamente iguales; además, comienzan a tener un comportamiento poco predecible (cuadro 3 y figura 7).

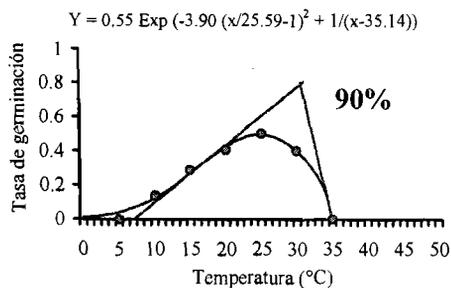
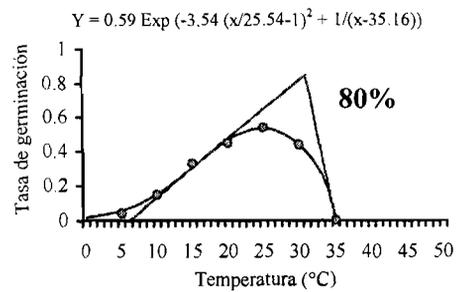
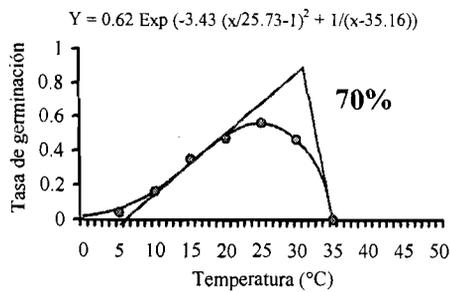
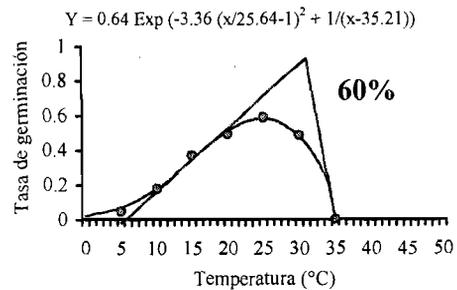
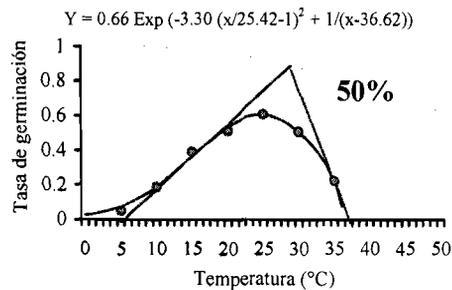
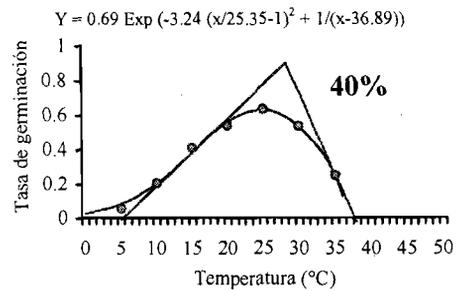
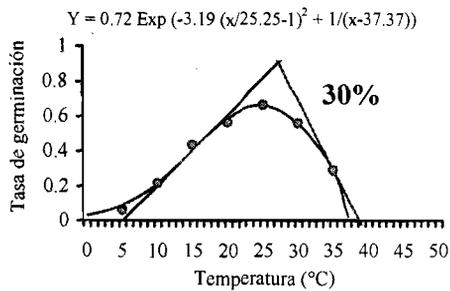
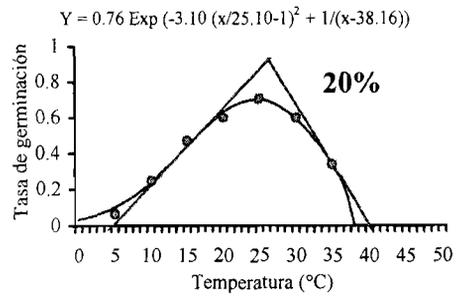
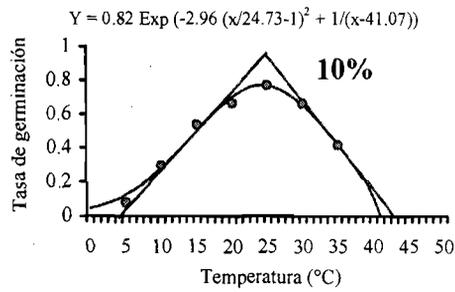


Figura 6. Tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra ajustadas a una función gaussiana tipo $Y = a \text{ Exp}(-b (x/c-1)^2 + 1/(x-d))$. En cada curva se muestran las tangentes que son utilizadas para calcular las temperaturas cardinales.

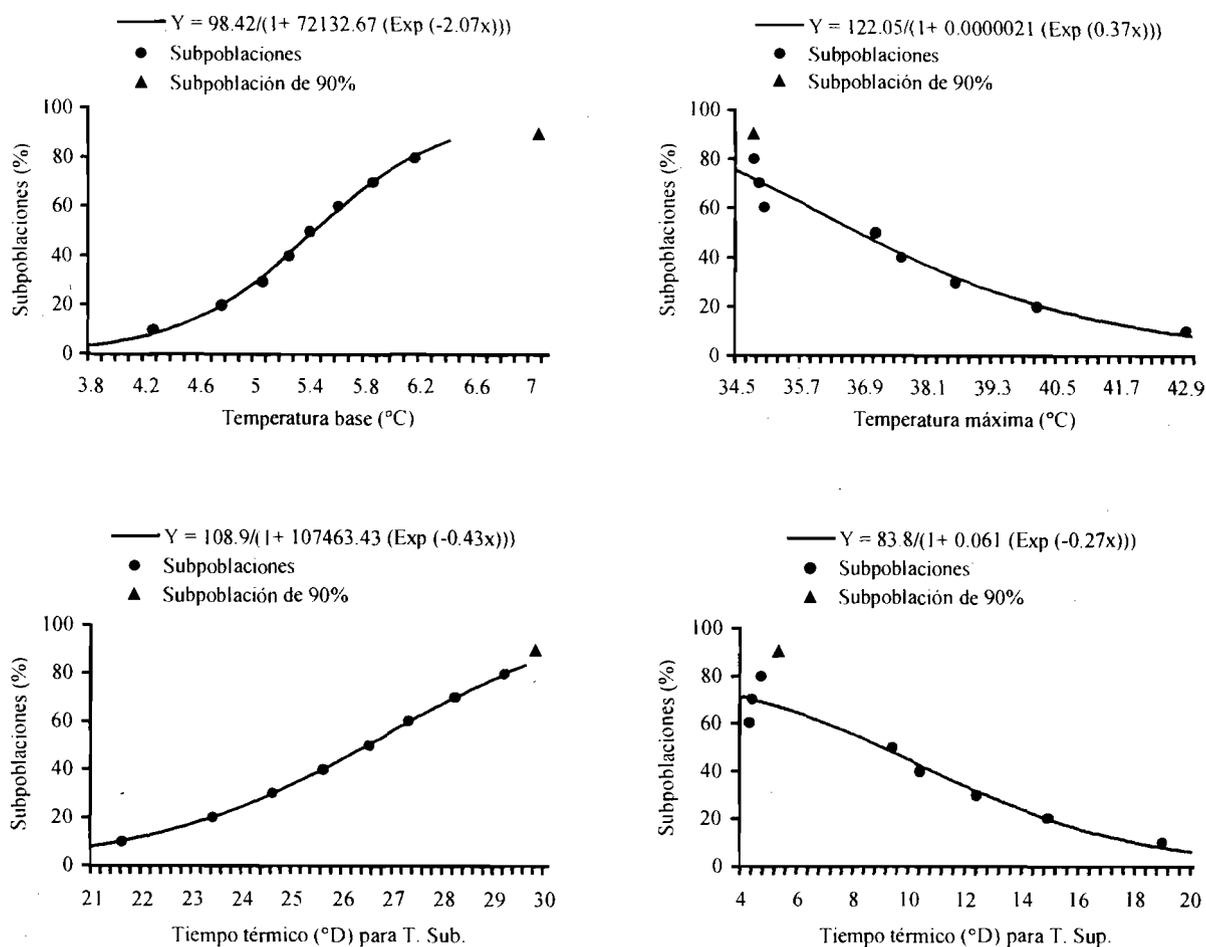


Figura 7. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos de las subpoblaciones porcentuales de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra ajustadas a una función exponencial sigmoide del tipo $Y = a/(1+b (\text{Exp} (-cx)))$. T. Sub. = temperaturas subóptimas, T. Sup. = temperaturas supraóptimas.

También para *Thlaspi arvense* de Inglaterra se encontraron diferencias significativas entre subpoblaciones para la temperatura base ($F_{(5,24)} = 8.42, P = 0.0001$), temperatura máxima ($F_{(5,24)} = 15.52, P = 0.00001$), tiempos térmicos para las temperaturas subóptimas ($F_{(5,24)} = 9.96, P = 0.00001$) y tiempos térmicos para las temperaturas supraóptimas ($F_{(5,24)} = 3.50, P = 0.0161$). Las temperaturas base obtenidas fueron desde 4.98°C para la subpoblación de 10% hasta 7.88°C para la subpoblación de 60%. Los tiempos térmicos para las temperaturas subóptimas fueron de 60.68 °D para la subpoblación de 10% hasta 84.38 °D para la subpoblación de 60%. En ambos casos hay grupos homogéneos compartidos entre subpoblaciones cercanas (cuadro 4).

En las temperaturas máximas, se lograron temperaturas desde 30.89°C para la subpoblación de 10% hasta 29.92°C para la subpoblación de 60%; las subpoblaciones de 10 a 50% fueron estadísticamente iguales, pero la temperatura máxima de la subpoblación de 60% fue estadísticamente diferente del resto de las subpoblaciones. Los tiempos térmicos para las temperaturas supraóptimas fueron de 12.99 °D para la subpoblación de 10% hasta 21.70 °D para la subpoblación de 50%; las subpoblaciones de 10 a 40% fueron estadísticamente iguales, así como las subpoblaciones de 20 a 60% (cuadro 4).

Cuadro 4. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos obtenidos del ajuste de las subpoblaciones porcentuales de *Thlaspi arvense* de Inglaterra.

Sub-población	Temperatura base (°C)		Temperatura máxima (°C)		Tiempo térmico (°D)			
	Media	± EE	Media	± EE	Temperaturas Subóptimas		Temperaturas Supraóptimas	
	Media	± EE	Media	± EE	Media	± EE	Media	± EE
10%	4.98 a	0.397	30.89 a	0.091	60.68 a	2.565	12.99 a	1.152
20%	5.19 ab	0.405	30.83 a	0.096	74.44 ab	3.169	15.93 ab	1.529
30%	5.53 ab	0.434	30.79 a	0.106	82.10 b	3.691	18.19 ab	1.982
40%	5.92 ab	0.422	30.72 a	0.108	87.21 b	4.012	19.90 ab	2.305
50%	6.70 bc	0.356	30.60 a	0.091	88.03 b	3.701	21.70 b	2.311
60%	7.88 c	0.175	29.92 b	0.014	84.38 b	2.298	20.92 b	0.748

Las medias con la misma letra son iguales estadísticamente (Tukey. $P \leq 0.05$). EE = error estándar

n = 5

Las relaciones entre temperaturas cardinales y subpoblaciones, y de tiempos térmicos y subpoblaciones se ajustaron a una función sigmoide del tipo $Y = a+b/(1+Exp(-(x-c)/d))$, logrando ajustes con una $r^2 > 0.90$ (figura 9). Nuevamente, se observa que mientras se incrementen las subpoblaciones porcentuales se requiere de temperaturas base cada vez más altas y temperaturas máximas cada vez menores. La respuesta germinativa de esta especie a temperaturas elevadas fue poco sensible. Para realizar predicciones de campo con base en la acumulación de calor (°D), la subpoblación de 50% parece ser la indicada, ya que para todos los casos, la subpoblación de 60% quedó fuera de los ajustes (cuadro 4 y figura 9).

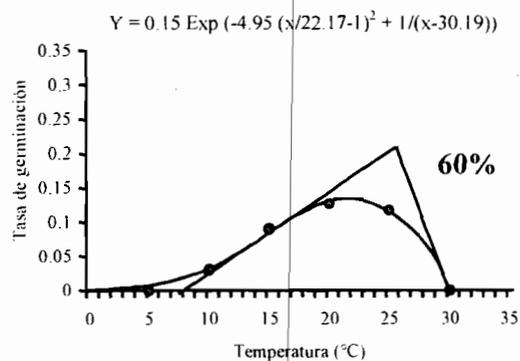
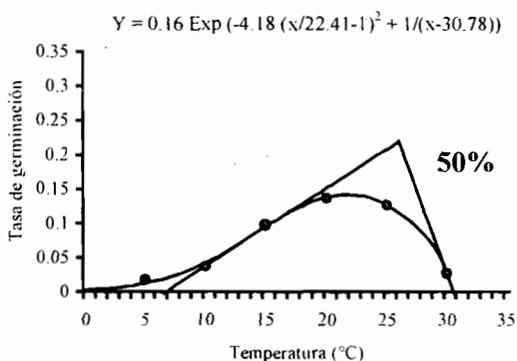
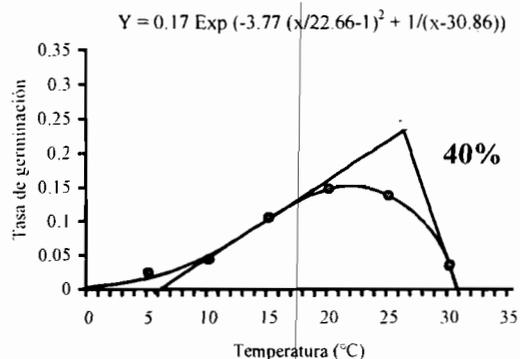
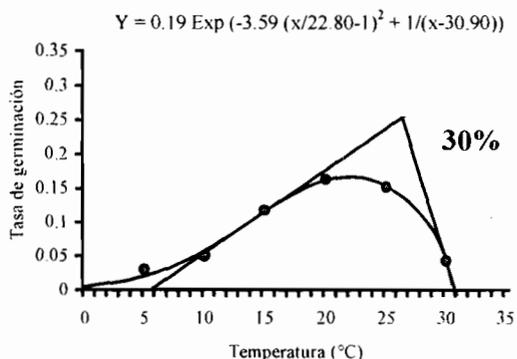
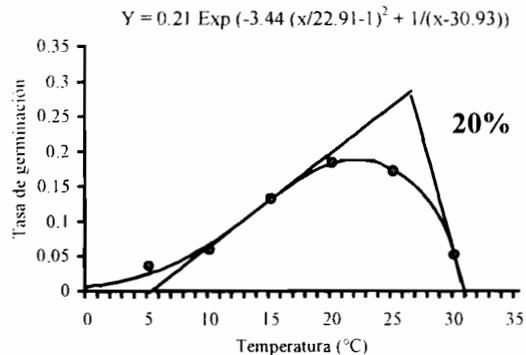
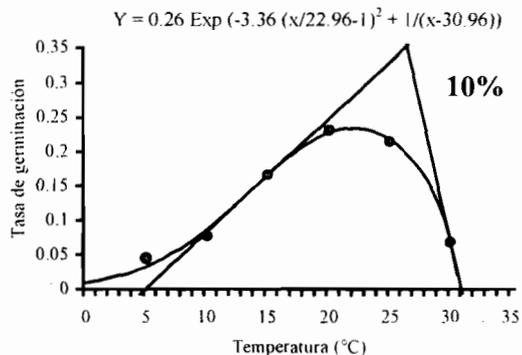


Figura 8. Tasas de germinación de las subpoblaciones porcentuales de *Thlaspi arvense* de Inglaterra ajustadas a una función gaussiana tipo $Y = a \text{ Exp } (-b (x/c-1)^2 + 1/(x-d))$. En cada curva se muestran las tangentes que son utilizadas para calcular las temperaturas cardinales (intersección en el eje x).

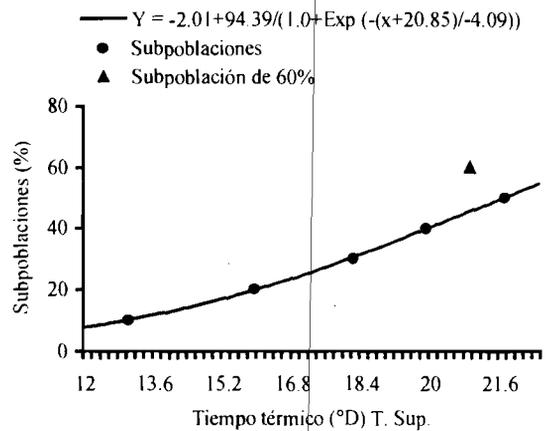
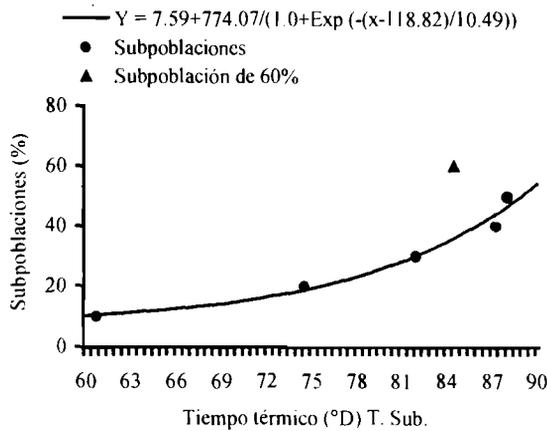
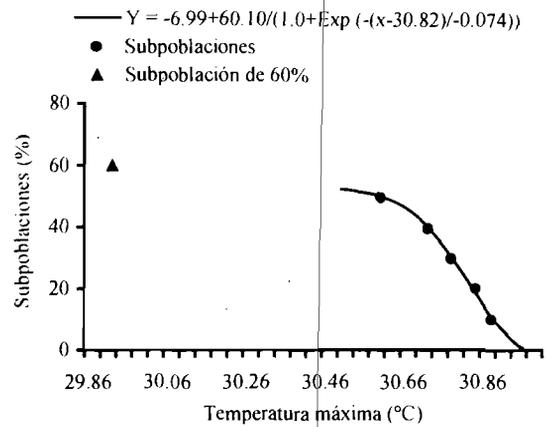
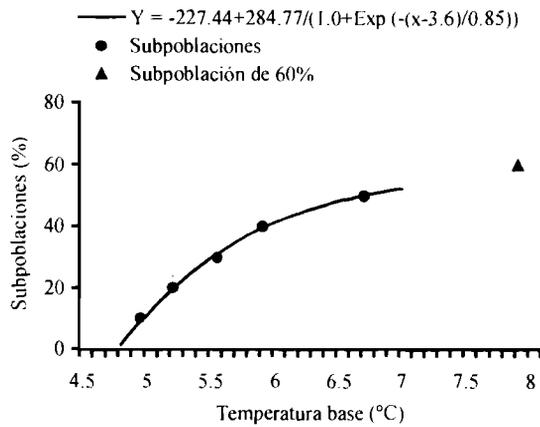


Figura 9. Temperaturas cardinales y tiempos térmicos de las subpoblaciones porcentuales de *Thlaspi arvense* de Inglaterra ajustadas a una función sigmoide del tipo $Y = a+b/(1+\text{Exp}(-(x-c)/d))$. T. Sub. = temperaturas subóptimas, T. Sup. = temperaturas supraóptimas.

5.2. EMERGENCIA DE PLÁNTULAS EN CONDICIONES DE CAMPO

Aunque en estas pruebas se incluyó a *Aegilops cylindrica*, *Polygonum convolvulus*, *Thlaspi arvense* y *Vaccaria hispanica* tanto de EUA como de Inglaterra, sólo hubo emergencia de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra y de *Polygonum convolvulus* de ambos países. Contrariamente a lo sucedido en las pruebas de laboratorio, bajo condiciones de campo hubo una pobre emergencia de plántulas de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra y una nula emergencia de plántulas de *Thlaspi arvense* del mismo país. Por otra parte, *Polygonum convolvulus* de

Inglaterra, que había sido excluida en las pruebas de laboratorio por problemas de germinación, tuvo una raquítica emergencia de plántulas (menos de 2%); *Polygonum convolvulus* de EUA, que también quedó fuera de las pruebas de laboratorio, sólo presentó una plántula a los 330 días después de la siembra (DDS) en el tratamiento con insecticida. En ninguna especie hubo emergencia después de los doce meses.

Para *Aegilops cylindrica* de Inglaterra se analizó la emergencia ($F_{(3,24)} = 6.057, P = 0.0032$) y la mortalidad ($F_{(3,24)} = 4.307, P = 0.0145$) de plántulas, encontrándose diferencias significativas entre tratamientos. Para *Polygonum convolvulus* de Inglaterra sólo se analizó la emergencia ($F_{(3,24)} = 1.357, P = 0.2795$) y no se encontraron diferencias entre tratamientos; no se analizó la mortalidad porque todas las plántulas sobrevivieron. En *Aegilops cylindrica* de Inglaterra, la mayor emergencia de plántulas se presentó en el testigo con 45.43%, siendo estadísticamente diferente del resto de los tratamientos, que fueron iguales. Sin embargo, en el testigo y en los tratamientos con insecticida y fungicida+insecticida fue donde se registró la mayor mortalidad de plántulas, siendo estadísticamente iguales entre ellos, pero diferentes del tratamiento con fungicida, que fue el que registró la mortalidad más baja (cuadro 5).

En *Polygonum convolvulus* de Inglaterra, aunque hubo una escasa emergencia de plántulas todas sobrevivieron. El tratamiento con fungicida+insecticida fue el que presentó más plántulas, con 1.71%; sin embargo, fue estadísticamente igual a todos los tratamientos. La aplicación de fungicida y/o insecticida no tuvo efecto sobre la emergencia y supervivencia de plántulas (cuadro 5).

Cuadro 5. Emergencia y mortalidad de las plántulas de *Aegilops cylindrica* y de *Polygonum convolvulus* de Inglaterra después de 360 días.

Tratamiento	<i>Aegilops cylindrica</i>					<i>Polygonum convolvulus</i>		
	% de emergencia		% de mortalidad		% de supervivencia	% de emergencia		% de mortalidad
	Media	± EE	Media	± EE		Media	± EE	
Testigo	45.43	a 3.80	80.52	a 7.66	19.48	0.57	a 0.37	Todas las plántulas sobrevivieron
Fungicida	25.14	b 2.50	37.50	b 8.80	62.50	0.29	a 0.29	
Insecticida	28.57	b 1.84	88.97	a 7.74	11.03	0.57	a 0.37	
Fungicida + Insecticida	28.00	b 5.64	82.65	a 16.41	17.35	1.71	a 0.81	

Las medias con la misma letra son iguales estadísticamente (Tukey. $P \leq 0.05$). EE = error estándar

n = 7

Para ambas especies se graficó la emergencia y la mortalidad de plántulas a través del tiempo, tanto quincenal como acumulativamente, lo cual permitió visualizar su comportamiento a lo largo de un año. Las gráficas que detallan mejor la información son aquellas que describen el comportamiento de la emergencia y de la mortalidad quincenalmente. Comparando estas gráficas con las condiciones climáticas que prevalecieron en el lugar (figura 11), se determinó que la emergencia de plántulas generalmente estuvo asociada a un evento de lluvia y al incremento de temperatura, y la mortalidad a la ausencia de lluvias. La emergencia de plántulas para *Aegilops cylindrica* de Inglaterra inició a los 90 DDS en el tratamiento con insecticida (1.14%), a los 180 DDS en el testigo (8.29%), y a los 195 DDS en el tratamiento a base de fungicida (7.14%) y mezcla fungicida+insecticida (20.57%). Las primeras plántulas emergidas en el tratamiento con insecticida estuvieron asociadas a un evento de lluvia de 4 mm el 29 de diciembre de 2000, pero prácticamente todas murieron 30 días después por la ausencia de lluvias durante varias semanas (figuras 10 y 11).

El primer pico importante de emergencia para todos los tratamientos se presentó a los 195 DDS, con 25.43, 7.14, 22.00 y 20.57% para el testigo, tratamiento con fungicida, insecticida y mezcla fungicida+insecticida, respectivamente. Este pico responde al incremento de temperaturas y lluvias del 12 y 14 de abril de 2001. Sin embargo, 15 días después murieron más de 60% de estas plántulas en el testigo, en el tratamiento con insecticida y en la mezcla fungicida+insecticida; el tratamiento con fungicida sólo registró 28% de mortalidad. La muerte de estas plántulas se debió a la ausencia de lluvias importantes durante siete días, lo cual provocó la resequedad del suelo por efecto de las altas temperaturas. En casi todos los tratamientos la máxima emergencia se registró a los 195 DDS (alrededor de 20%), con excepción del tratamiento con fungicida donde sólo hubo 7.14% de emergencia. Después de este pico, la emergencia de plántulas declinó y desapareció en los tratamientos donde antes había sido buena, pero se mantuvo con picos similares a los 240, 285 y 330 DDS en el tratamiento con fungicida (figuras 10 y 11).

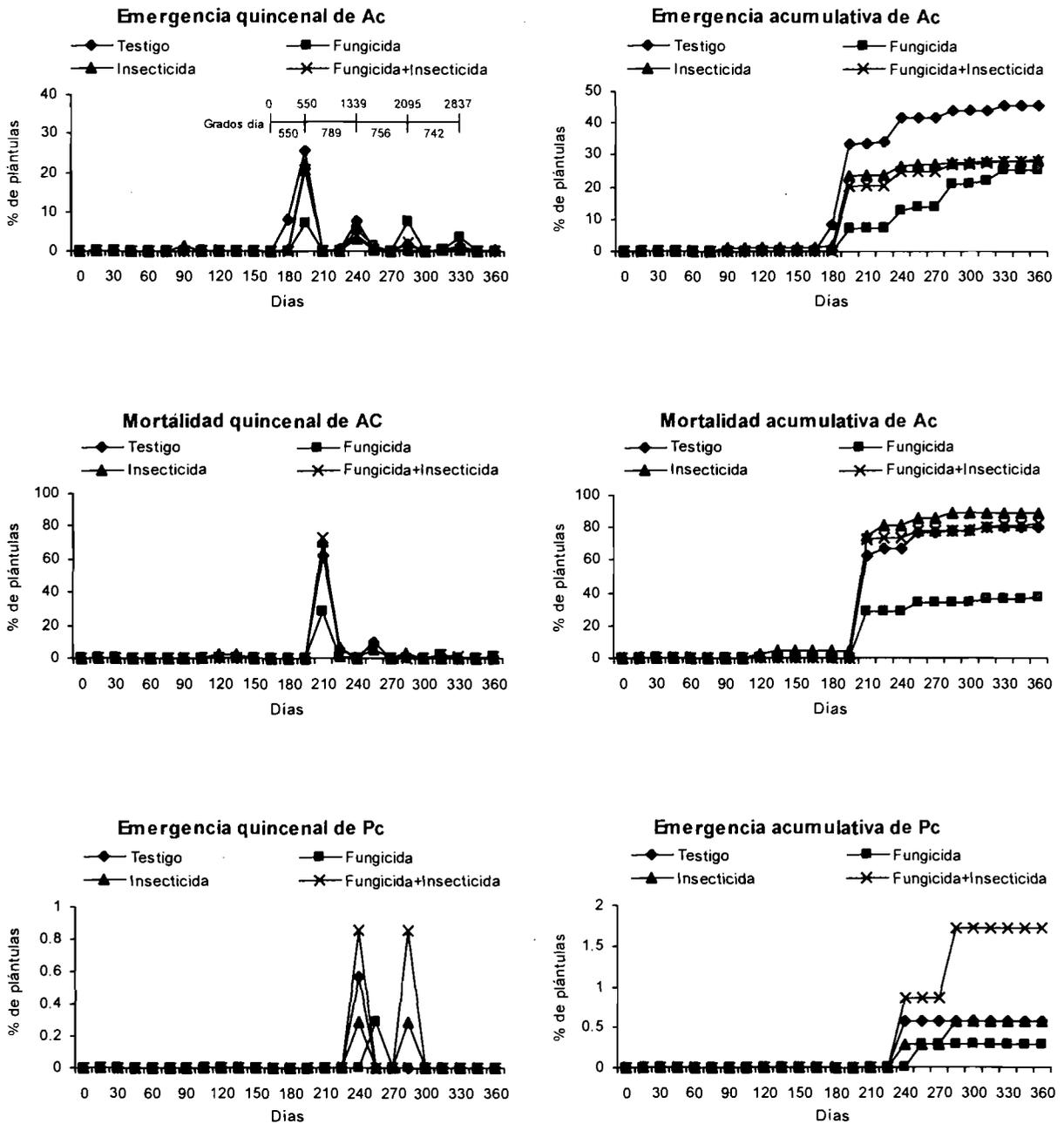


Figura 10. Porcentaje de emergencia y mortalidad de las plántulas de *Aegilops cylindrica* (Ac) y *Polygonum convolvulus* (Pc) de Inglaterra durante 360 días. En la gráfica de emergencia quincenal de Ac se muestran también los °D para los diferentes picos poblacionales.

Sin considerar los tratamientos, se registraron cuatro picos de emergencia para *Aegilops cylindrica*: a los 195, 240, 285 y 330 DDS, que corresponden al 15 de mayo, 30 de junio, 15 de agosto y 30 de septiembre de 2001, respectivamente. Tomando como referencia las temperaturas base de 4.78°C y máxima de 40.25°C, necesarias para lograr una germinación de 20% y como punto de partida el 12 de abril de 2001, que es cuando se inició la temporada de lluvias, los picos de emergencia se presentaron a los 550, 1339, 2095 y 2837 °D. En promedio, se observaron 762 °D entre picos poblacionales (figura 10).

La emergencia de plántulas para *Polygonum convolvulus* de Inglaterra se inició en la mayoría de los tratamientos a los 240 DDS, con excepción del tratamiento con fungicida donde comenzó a los 255 DDS; en los días antes señalados se registraron los primeros picos poblacionales. El inicio de la emergencia estuvo asociado al incremento de la temperatura y a varios eventos de lluvia que ocurrieron entre finales de abril y principios de mayo de 2001. Sólo se presentó un segundo pico en el tratamiento con insecticida y la mezcla fungicida+insecticida a los 285 DDS. Al parecer, la emergencia de plántulas se estimuló con la mezcla fungicida+insecticida, pero se aletargó en el tratamiento con fungicida, ya que sólo se registró un pequeño pico de emergencia (figuras 10 y 11).

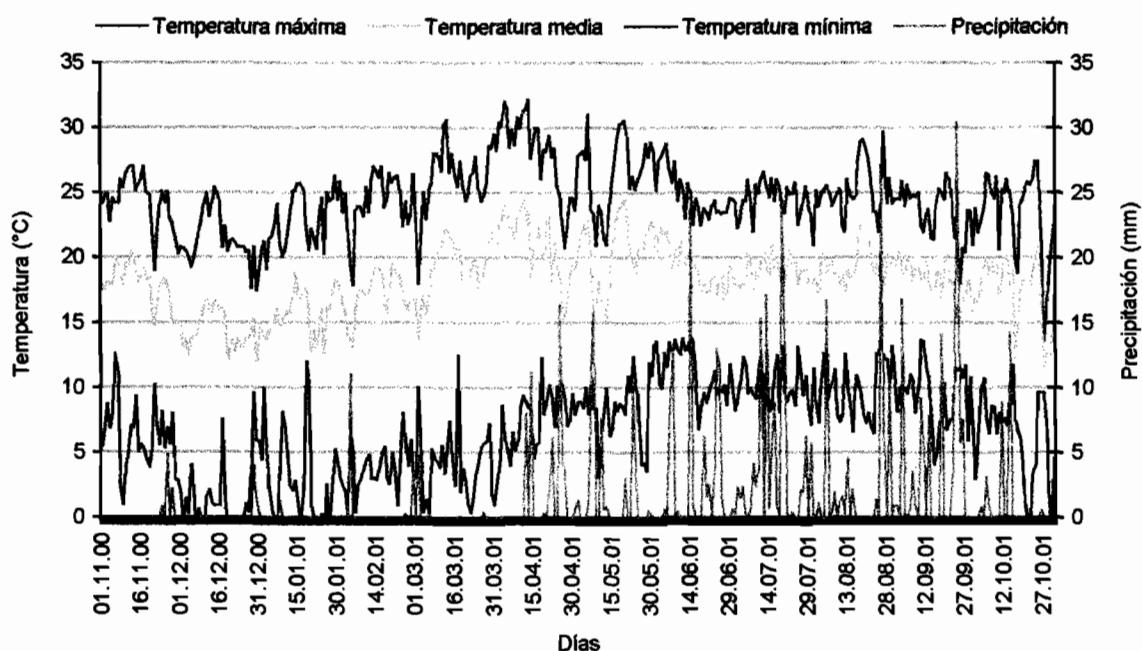


Figura 11. Temperaturas y precipitaciones registradas de noviembre de 2000 a octubre de 2001 por la estación meteorológica de la Universidad Autónoma Chapingo.

5.3. SUPERVIVENCIA Y VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS EN EL BANCO DEL SUELO

No fue posible someter la recuperación de semillas a un análisis de varianza para determinar diferencias entre origen, tratamientos y tiempo, ya que los datos de campo fueron muy heterogéneos; lo mismo ocurrió con la germinación de las semillas recuperadas. Sin embargo, utilizando los totales de recuperación, se lograron hacer análisis de supervivencia con el programa *Glim*. Para todas las especies, el descenso en la cantidad de semillas depositadas en el suelo (por muerte o germinación) estuvo influenciado por la presencia de lluvias abundantes y temperaturas elevadas a partir del noveno mes (figura 11). En todas las especies, ninguno de los tratamientos influyó en la recuperación de semillas enterradas ni en su germinación, ni tampoco se encontraron efectos para el origen de las semillas; sólo el tiempo tuvo efecto significativo sobre la recuperación de semillas y su germinación. En todos los casos, las semillas recuperadas que no germinaron en condiciones de laboratorio se pudrieron.

En el caso de las semillas de *Aegilops cylindrica* de EUA e Inglaterra, la cantidad de semillas enterradas en el suelo descendió a partir del tercer mes, aunque se perdieron pocas semillas hasta los seis meses, tiempo en el que se recuperaron entre 500 y 600 semillas (de 700 por tratamiento). A los nueve meses se recuperaron entre 20 y 40 semillas, pero después de ese período sólo se logró recuperar entre 0 y 20 semillas (figura 12). Sin embargo, el análisis de supervivencia señala que las semillas recuperables se agotan hasta los 15 meses. El análisis de supervivencia demostró que ni el origen ni los tratamientos tuvieron efecto sobre la pérdida de semillas en el suelo; sólo el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 279.5$, $r^2=0.73$) y el tiempo como componente cuadrático ($\chi^2_{(1)} = 63.88$, $r^2=0.90$) tuvieron efectos significativos (figura 14).

En cuanto a la germinación de las semillas recuperadas, es posible que las semillas provenientes de EUA hayan muerto al ser depositadas en el suelo, ya que estas semillas tenían una germinación inicial de 10%, pero las semillas recuperadas del suelo nunca germinaron. Las semillas de Inglaterra con una germinación inicial de casi 100%, presentaron una buena germinación a los tres meses con más de 400 semillas que germinaron (de 520 recuperadas por tratamiento), y una pobre germinación a los seis meses con 76 semillas (de 510 recuperadas); después del sexto mes la germinación fue mínima (figura 13). Sin embargo, el análisis de supervivencia indica que las semillas de Inglaterra pudieron mantener un banco de semillas viables hasta casi los 15 meses. En este análisis, no se encontraron efectos entre tratamientos, sólo el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 316.4$, $r^2=0.94$) y el tiempo cuadrático ($\chi^2_{(1)} = 6.795$, $r^2=0.96$) tuvieron efectos significativos sobre la germinación (figura 14).

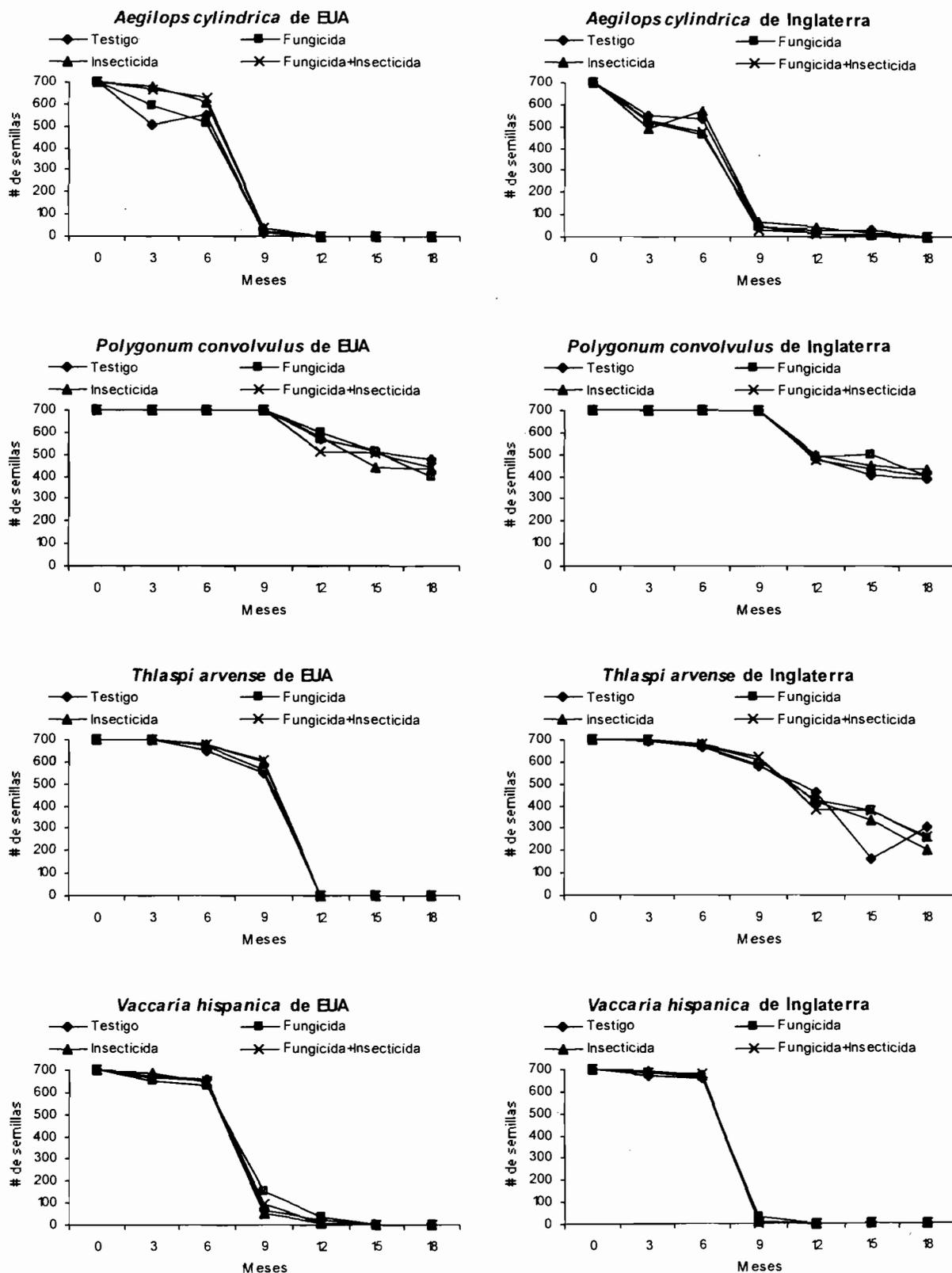


Figura 12. Semillas recuperadas del suelo para las diferentes especies, períodos, procedencias y tratamientos.

En *Polygonum convolvulus* proveniente de ambos países prácticamente no se registró pérdida de semillas hasta los doce meses, tiempo en el que se logró recuperar 560 semillas para EUA y 480 para Inglaterra (de 700 por tratamiento). Durante los dieciocho meses, el número de semillas disponibles en el suelo nunca descendió a menos de 400 (figura 12). Con el análisis de supervivencia se determinó que el origen y los tratamientos no tuvieron efectos sobre la pérdida de semillas en el suelo, sólo el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 390.2$, $r^2=0.75$) y el tiempo como componente cuadrático ($\chi^2_{(1)} = 68.68$, $r^2=0.88$) tuvieron efectos significativos. La interacción tiempo-origen también fue significativa ($\chi^2_{(1)} = 8.744$, $r^2=0.90$), demostrando que la pérdida de semillas en el tiempo fue ligeramente mayor para las provenientes de Inglaterra (figura 14). Estas semillas tuvieron una respuesta positiva al enterramiento; inicialmente presentaban una germinación de no más de 3%, pero las semillas recuperadas del suelo tuvieron una mejor germinación. En general, se registraron tres picos de germinación a los tres, seis y doce meses; en este último se logró la germinación más alta con aproximadamente 190 semillas para EUA (de 560 recuperadas) y 250 para Inglaterra (de 480 recuperadas). En ambos países, se logró mantener un banco de semillas viables hasta los 18 meses (figura 13), pero el análisis de supervivencia nos señala que puede ser de mucho más tiempo. Nuevamente, el análisis de supervivencia demostró que ni el origen ni los tratamientos fueron significativos sobre la germinación de las semillas recuperadas, pero sí hubo efectos para el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 3.525$, $r^2=0.06$) y el tiempo cuadrático ($\chi^2_{(1)} = 13.061$, $r^2=0.26$) (figura 14).

Para *Thlaspi arvense* de ambos países, el número de semillas en el suelo se mantuvo de manera similar hasta los nueve meses, tiempo en el que se recuperaron casi 600 semillas (de 700 por tratamiento). Sin embargo, para las provenientes de EUA no se logró recuperar semillas después de ese tiempo, mientras que para Inglaterra se recuperaron 400, 300 y 250 semillas a los 12, 15 y 18 meses, respectivamente. De los tratamientos con semillas de Inglaterra, sólo el testigo registró una mayor pérdida a los quince meses (figura 12). En esta especie, tampoco el origen y los tratamientos mostraron efectos sobre la pérdida de semillas en el suelo; el análisis de supervivencia reveló que sólo el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 206.6$, $r^2=0.48$) y el tiempo cuadrático ($\chi^2_{(1)} = 37.17$, $r^2=0.57$) tuvieron efectos significativos. También las interacciones tiempo-origen ($\chi^2_{(1)} = 69.98$, $r^2=0.73$) y tiempo cuadrático-origen ($\chi^2_{(1)} = 61.03$, $r^2=0.87$) fueron significativas; indicando que las semillas de EUA se perdieron más rápido que las de Inglaterra (figura 14).

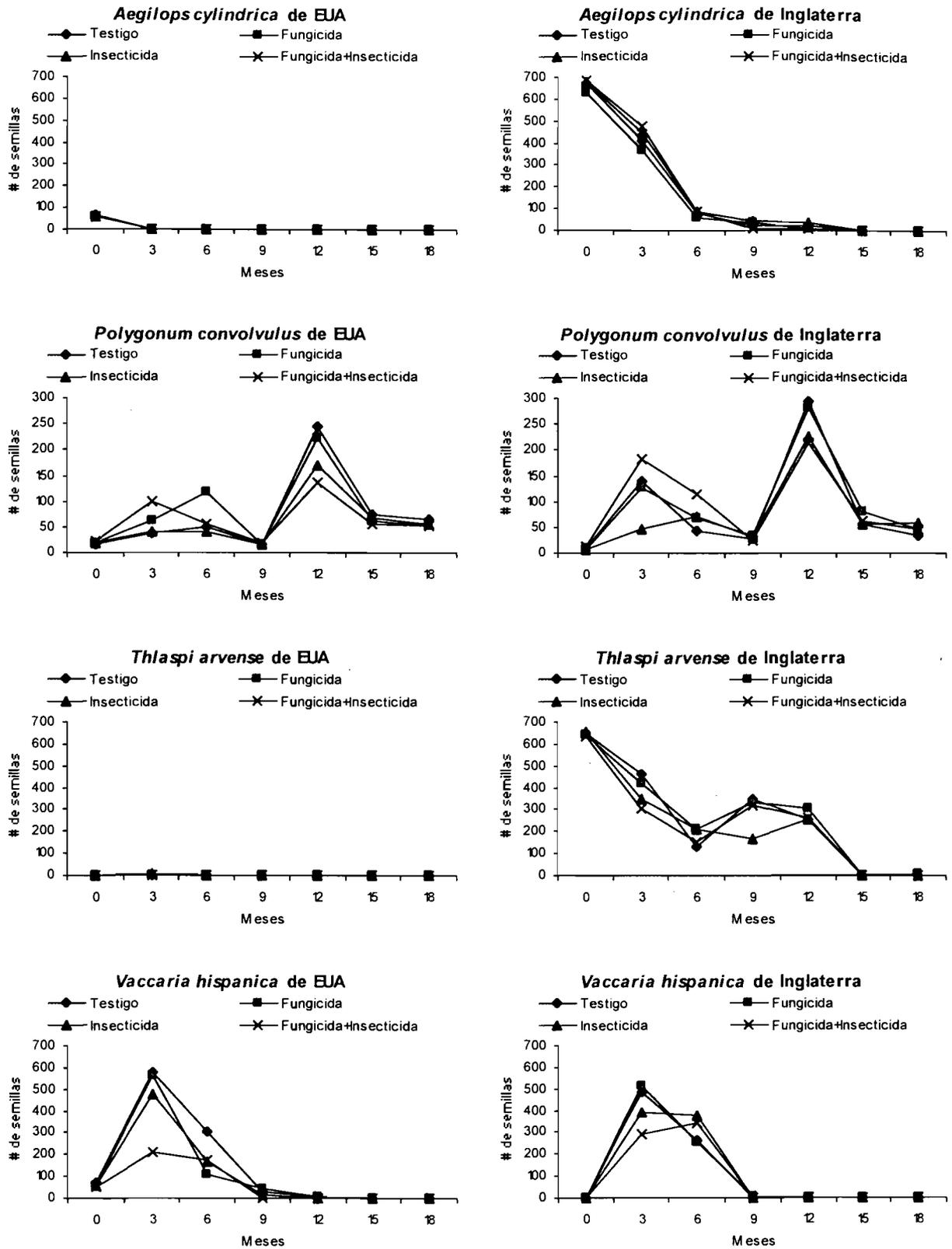


Figura 13. Semillas que germinaron después de haber sido recuperadas del suelo para las diferentes especies, períodos, países y tratamientos.

Las semillas provenientes de EUA con una germinación inicial de 0% no cambiaron su respuesta germinativa con el enterramiento, ya que las semillas recuperadas del suelo no germinaron. Las provenientes de Inglaterra con una germinación inicial de 90%, tuvieron una germinación de 380 semillas a los tres meses (de 700 recuperadas), en el sexto mes la germinación cayó a 170 (de 670 recuperadas) pero mejoró a los nueve y doce meses con 290 (de 600 recuperadas) y 260 (de 420 recuperadas), respectivamente; después del mes doce la germinación fue mínima. La respuesta entre tratamientos fue similar, sólo el tratamiento con insecticida tuvo menos germinación que los otros tratamientos en el noveno mes (figura 13). El análisis de supervivencia indica que esta especie puede sostener un banco de semillas viables por más de 18 meses. Este análisis demostró que no hubo efectos entre tratamientos, sólo el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 47.09$, $r^2=0.67$) tuvo efecto significativo (figura 14).

En *Vaccaria hispanica* proveniente de ambos países, las semillas en el suelo se mantuvieron casi sin cambio hasta los seis meses, tiempo en el que se recuperaron 660 semillas (de 700 por tratamiento). Sin embargo, el número de semillas descendió drásticamente a menos de 100 en el noveno mes; después de este mes la recuperación fue prácticamente nula (figura 12). Sin embargo, el análisis de supervivencia señaló que las semillas recuperables se agotan hasta los 12 meses. Al igual que en los casos anteriores, el origen y los tratamientos no tuvieron efectos sobre la pérdida de semillas en el suelo, sólo el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 174.43$, $r^2=0.56$) y el tiempo cuadrático ($\chi^2_{(1)} = 87.76$, $r^2=0.88$) fueron significativos (figura 14).

Estas semillas también respondieron positivamente al enterramiento. Inicialmente presentaron una germinación de entre 0 y 8%, pero las semillas recuperadas del suelo mejoraron su germinación, aunque muy pocas lograron desarrollar plántulas. Esta especie logró una germinación de más de 400 semillas (de 680 recuperadas) a los tres meses. En el sexto mes la germinación se redujo a 180 y 300 semillas (de 660 recuperadas) para EUA e Inglaterra, respectivamente; después del sexto mes la germinación fue prácticamente nula. Para las semillas de EUA, la germinación en la mezcla fungicida+insecticida del tercer mes estuvo muy por debajo del resto de los tratamientos (figura 13). Aunque después del sexto mes la germinación fue raquítica, el análisis de supervivencia indica que se puede mantener un banco de semillas viables por 12 meses. En esta especie, se vuelve a manifestar el nulo efecto del origen y los tratamientos sobre la germinación de las semillas; sólo el tiempo ($\chi^2_{(1)} = 4.226$, $r^2=0.14$) y el tiempo cuadrático ($\chi^2_{(1)} = 22.61$, $r^2=0.88$) fueron significativos (figura 14).

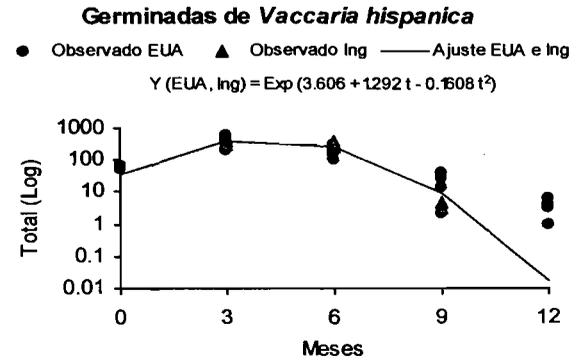
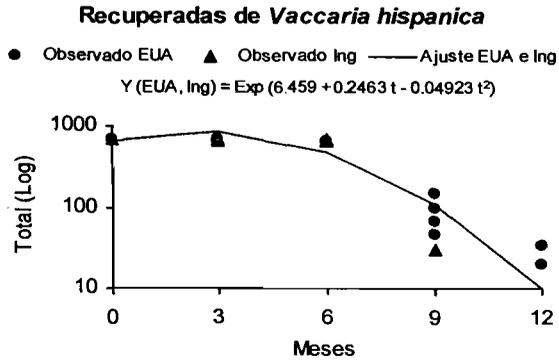
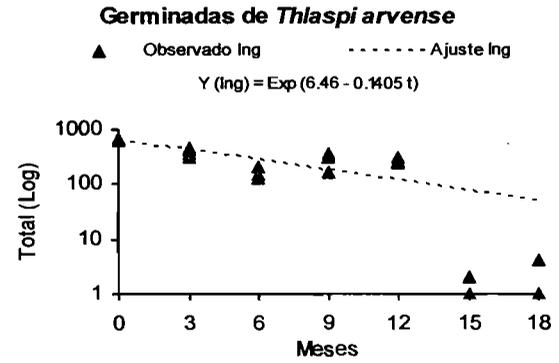
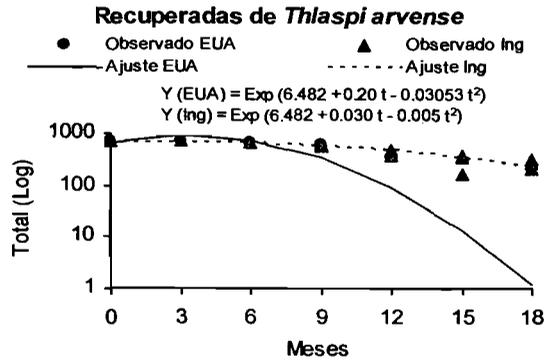
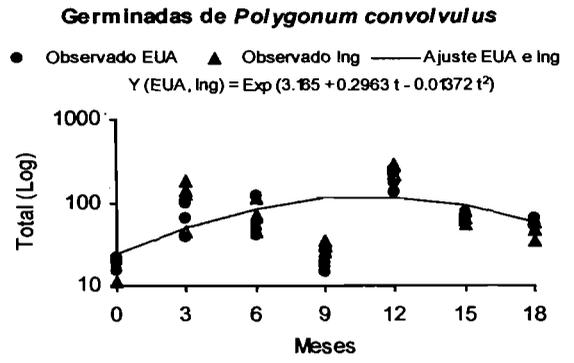
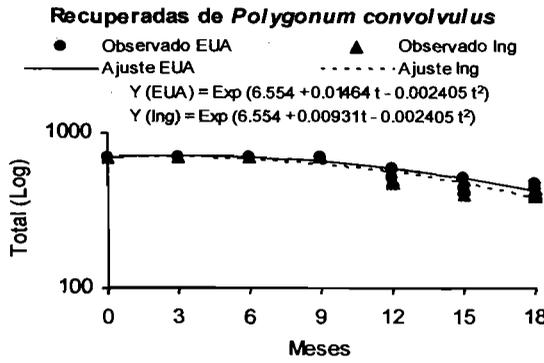
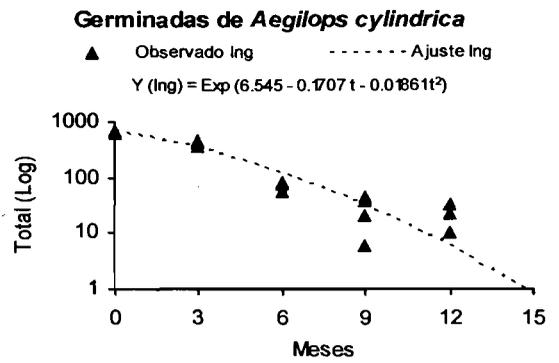
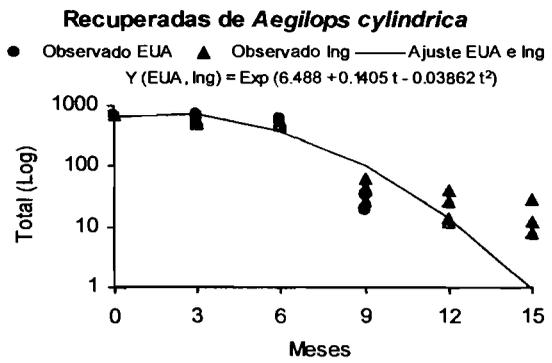


Figura 14. Análisis de supervivencia para las semillas recuperadas del suelo y las germinadas (no hubo germinación o fue mínima en *Aegilops cylindrica* y *Thlaspi arvense* de EUA).

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las semillas de *Aegilops cylindrica* y *Thlaspi arvense* provenientes de Inglaterra no presentaron latencia y tuvieron buena germinación, sobre todo bajo condiciones controladas. La pérdida de estas semillas en el suelo a través del tiempo se debió principalmente a la germinación, lo cual fue evidenciado con la emergencia de plántulas de *Aegilops cylindrica* cuyas semillas se encontraban en bolsas de tela a 10 cm de profundidad. La falta de germinación de *Aegilops cylindrica* y *Thlaspi arvense* de EUA se pueden atribuir a una pobre o nula viabilidad que se manifestó en todas las pruebas, incluyendo tratamientos especiales de estimulación; es decir, en este caso, la pérdida de semillas en el suelo a lo largo del tiempo se debió principalmente a la pudrición. Por otra parte, los problemas de germinación de *Polygonum convolvulus* y *Vaccaria hispanica* de ambas procedencias pueden ser atribuidos a la latencia combinada con una baja viabilidad. Estas semillas no tuvieron una buena respuesta a los tratamientos especiales usados para estimular su germinación, pero mostraron una respuesta positiva a períodos cortos de enterramiento, ya que las semillas recuperadas del suelo mejoraron su germinación, aunque muy pocas de las semillas de *Vaccaria hispanica* lograron desarrollar plántulas. El hecho de que algunas semillas hayan presentado problemas de germinación no significa que estas especies no tengan potencial de establecimiento, esto simplemente refleja la mala calidad de los lotes de semilla utilizados.

Los resultados de laboratorio sugieren que la temperatura no ha sido el factor limitante para la adaptación y dispersión de estas malezas, a pesar de que continuamente se introducen semillas como contaminantes (Calderón-Barraza, 2000 y 2002). Los resultados de laboratorio mostraron que *Aegilops cylindrica* podría emerger en una gran diversidad de temperaturas, desde lugares fríos, templados, cálidos e incluso calientes, pero su potencial en estos últimos sería más limitado. Algo similar ocurrió con *Thlaspi arvense*, sólo que esta especie se vio afectada por temperaturas muy frías (5°C) y no toleró temperaturas demasiado calientes (> 30°C). *Aegilops cylindrica* mostró una respuesta germinativa muy sensible a las temperaturas elevadas, pero *Thlaspi arvense* fue poco sensible.

Las temperaturas cardinales para la germinación reflejaron mejor el intervalo de temperaturas donde estas especies podrían germinar y establecerse. Para *Aegilops cylindrica* se obtuvieron temperaturas base de 4.24°C (10%) a 7.03°C (90%) y máximas de 42.60°C (10%) a 34.86°C (70%). Para *Thlaspi arvense* las temperaturas base fueron de 4.98°C (10%) a 7.88°C (60%) y las máximas de 30.89°C (10%) a 29.92°C (60%). En general, se observó que para lograr subpoblaciones porcentuales altas se requiere de temperaturas (base y máxima) cada vez más cercanas a la temperatura óptima. Las temperaturas cardinales obtenidas pueden usarse como herramienta para estimar su distribución potencial, o en programas de manejo para predecir y monitorear la emergencia de poblaciones con base en unidades calor (°D). Para predicciones de campo, las subpoblaciones de 50-60% parecen ser las indicadas para *Aegilops cylindrica*, ya que las temperaturas máximas y los tiempos térmicos (temperaturas supraóptimas) después de 60% son estadísticamente iguales. En *Thlaspi arvense* la subpoblación de 50% parece ser la adecuada, ya que en todos los casos (temperatura base y máxima, y tiempos térmicos) la subpoblación de 60% es poco predecible.

Bajo condiciones de campo, sólo *Aegilops cylindrica* y *Polygonum convolvulus* de Inglaterra tuvieron emergencia y supervivencia de plántulas, por lo que sólo éstas pudieron garantizar la recarga de semillas en el banco del suelo. Contrariamente a lo observado en laboratorio, bajo condiciones de campo la emergencia de plántulas de *Aegilops cylindrica* de Inglaterra ya no fue tan notable y la mortalidad de plántulas fue elevada; algo más drástico sucedió con *Thlaspi arvense* de Inglaterra, donde ni siquiera hubo emergencia de plántulas. En *Polygonum convolvulus* de Inglaterra, la cual quedó fuera de las pruebas de laboratorio por problemas de germinación, hubo una emergencia raquílica de plántulas bajo condiciones de campo, pero todas sobrevivieron y produjeron semillas. Por otra parte, en *Polygonum convolvulus* de EUA y *Vaccaria hispanica* de ambos países, también descartadas para las pruebas de laboratorio por problemas de germinación, no hubo emergencia de plántulas bajo condiciones de campo. Muy probablemente las semillas cercanas a la superficie murieron antes o durante su germinación debido a condiciones climáticas poco favorables en la superficie del suelo. Lonsdale (1993) señala que las temperaturas elevadas pueden ocasionar la muerte de estas semillas.

Ninguno de los tratamientos con agroquímicos tuvo efectos significativos sobre la emergencia de plántulas, aunque la aplicación de fungicida mejoró la supervivencia de plántulas en *Aegilops cylindrica*. Posiblemente el fungicida inhibió o retardó la acción escarificadora de los hongos del suelo, por lo que pocas semillas estuvieron disponibles a la germinación o expuestas a la depredación cuando llegaron las primeras lluvias. La prolongación del período de emergencia garantizó la presencia de plántulas cuando las condiciones fueron más favorables, aumentando con esto su supervivencia. Los tratamientos con insecticida y la mezcla fungicida+insecticida tuvieron un comportamiento similar al testigo; muchas de estas plántulas emergieron con las primeras lluvias, pero gran parte de ellas murió posteriormente por la falta de agua. Van Leeuwen (1981) encontró que las semillas pueden ser forzadas a germinar por la actividad de los microorganismos, pero bajo condiciones poco favorables para su supervivencia. La pobre emergencia de plántulas de *Polygonum convolvulus* se puede atribuir a la baja viabilidad de las semillas y a la dureza del pericarpio que limita el intercambio de agua y gases, actuando como una barrera para la germinación (Ransom, 1935; Timson, 1966; Holm *et al.*, 1977).

La supervivencia de semillas depositadas en el suelo a 10 cm de profundidad estuvo influenciada por el clima. Las escasas lluvias y las bajas temperaturas durante los seis primeros meses contribuyeron a una alta recuperación de semillas, mientras que las abundantes lluvias y las elevadas temperaturas a partir del noveno mes repercutieron en una gran pérdida de semillas. Es probable que las condiciones climáticas que prevalecieron después del noveno mes hayan favorecido el desarrollo de microorganismos, los cuales degradaron las cubiertas de las semillas y promovieron su germinación o pudrición (Kiewnick, 1964; Schafer y Kotanen 2003). Esto explica porqué en *Aegilops cylindrica* y *Vaccaria hispanica* hubo una gran recuperación de semillas durante los seis primeros meses, pero después la recuperación fue mínima. Las semillas *Polygonum convolvulus* recuperadas del suelo germinaron mejor después de haber sido extraídas y colocadas en condiciones favorables. Sin embargo, no se observaron los mismos efectos cuando las cubiertas fueron removidas mecánicamente. La germinación de estas semillas a lo largo del tiempo mostró ciclos de latencia evidenciados por altibajos en la germinación. Esto concuerda con semillas de otras especies de *Polygonum*, que también muestran ciclos de latencia en el suelo (Baskin y Baskin, 1998). Muy probablemente la latencia mostrada por estas semillas pudo haber sido latencia secundaria.

Los análisis de supervivencia indicaron que las semillas depositadas en el suelo pueden permanecer viables de 12 a 18 meses o más. También demostraron que en todas las especies, ninguno de los tratamientos tuvo efecto sobre la recuperación de semillas enterradas ni sobre su germinación; tampoco se encontraron efectos para la procedencia de las semillas, y de hecho sólo el tiempo tuvo efecto significativo sobre la recuperación de semillas y su germinación. Tampoco la emergencia de plántulas bajo condiciones de campo se vio influenciada por los tratamientos, pero la aplicación de fungicida mejoró la supervivencia de plántulas en *Aegilops cylindrica*. Estos resultados concuerdan con los hallazgos de Blaney y Kotanen (2001a), quienes no encontraron evidencias de que las especies exóticas se beneficien de una baja tasa de depredación de semillas en la postdispersión. El impacto de la depredación de semillas por vertebrados e insectos tampoco tuvo diferencias significativas entre nativas y exóticas. En otro experimento, Blaney y Kotanen (2001b) determinaron que tanto las semillas de plantas nativas como de las exóticas fueron recuperadas a tasas menores en tierras húmedas y que la adición de fungicida mejoró la recuperación de semillas, pero no tuvo diferencias significativas entre especies nativas y exóticas. Los resultados de Blaney y Kotanen (2002) sugieren que los hongos del suelo tienen un impacto importante sobre el banco de semillas de muchas especies, pero que las especies exóticas no son consistentemente más resistentes que las nativas al ataque de hongos patógenos o invertebrados. Así, la hipótesis donde se supone que las especies introducidas se benefician al dejar a sus enemigos naturales en su lugar de origen cuando son introducidas a nuevos territorios, no es apoyada por los resultados observados con las semillas depositadas en el suelo en este estudio.

Por otra parte, aunque las semillas de la misma especie provenientes de países diferentes tuvieron un comportamiento similar en el banco del suelo y no hubo ningún efecto de los tratamientos sobre la supervivencia de semillas ni emergencia de plántulas, es importante estudiar varias poblaciones porque éstas pueden comportarse de manera diferente cuando provienen de distinta región. Por ejemplo, las especies de muchas familias exhiben diferencias en las características de germinación de las semillas colectadas en diferentes localidades (Baskin y Baskin, 1998). Long (1965) señala que en una misma especie se pueden encontrar diferencias en cuanto a las temperaturas cardinales de germinación. Las diferencias en los requerimientos o patrones de germinación pueden ser importantes para entender el potencial

de dispersión de estas especies (Thomas *et al.*, 1994). Lamentablemente y debido a problemas de germinación en laboratorio, no fue posible determinar para cada una de las malezas si las poblaciones de semillas de EUA y de Inglaterra presentaban diferencias en cuanto a sus requerimientos térmicos de germinación. Sin embargo, sería importante que en los análisis de riesgo que se hacen para estimar la distribución y nocividad de las malezas cuarentenadas, se considerara que estas diferencias pueden existir.

Los resultados contrastantes de laboratorio y campo sugieren que, además de la temperatura, hay otros factores importantes que están limitando el establecimiento de estas especies. El uso que se les da a los productos de importación contaminados con especies cuarentenadas podría en primera instancia explicarnos este fenómeno. Las especies bajo estudio contaminan principalmente productos destinados al consumo o la industria y son poco comunes como contaminantes de semillas para siembra. Por esta razón, se puede pensar que tal vez las semillas contaminantes no han logrado llegar a los lugares donde pueden prosperar o, de haberlo hecho, el número de semillas no ha sido suficiente como para establecer una colonia inicial.

Suponiendo que no se sabe con certeza el destino de los residuos del procesamiento de los productos contaminados (semillas de malezas) y que durante el transporte terrestre suele haber pérdidas de dichos productos, lo más probable es que a través de los años, algunas de estas semillas hayan llegado de alguna u otra forma al campo o lugares donde pueden prosperar. Este ha sido probablemente el caso de la hoja de terciopelo (*Abutilon theophrasti*) maleza nociva en EUA que ha sido detectada en el Bajío alrededor de granjas avícolas, donde posiblemente fue introducida como contaminante del grano usado para alimentar a gallinas (Domínguez-Valenzuela y Medina-Pitalúa, 2004). También podría ser el caso de *Polygonum convolvulus*, el cual ha sido detectado creciendo en Chihuahua, Coahuila y Estado de México, aunque nunca en forma abundante (Espinosa, 1981; Villarreal, 1983). De la misma manera, este podría ser el caso de los primeros registros de *Silene noctiflora* (Vibrans, 1995) y de *Thlaspi arvense* (Vibrans, 2003), ambas malezas cuarentenadas; así como el caso de *Senecio inaequidens* (Rzedowski *et al.*, 2003), especie introducida que se comporta como invasora; ya que las tres especies han sido colectadas a orillas de caminos o carreteras, vías de ferrocarril y áreas perturbadas.

Si damos por hecho la suposición anterior, también tendríamos que reconocer que el número de semillas de *Aegilops cylindrica*, *Polygonum convolvulus*, *Thlaspi arvense* y *Vaccaria hispanica* que han logrado arribar a campo fértil ha sido limitado (la presión de los propágulos no ha sido suficiente). Por lo tanto, el número de semillas puede ser una de las razones de que estas especies no hayan logrado establecerse en el territorio nacional. Pocos individuos aislados podrían ser destruidos fácilmente por condiciones climáticas adversas al momento de su arribo, por competencia con especies nativas, por el ataque de herbívoros de los parientes nativos o por fallas en la reproducción (Williamson, 1996). Por ejemplo, bajo condiciones de campo, las plántulas emergidas de *Aegilops cylindrica* tuvieron que enfrentar períodos largos sin lluvia y el ataque de insectos y patógenos (no cuantificados), lo cual produjo la muerte de muchas de esas plántulas. La presencia de herbívoros capaces de alimentarse de estas especies puede ser una realidad, ya que en México existen plantas nativas o naturalizadas estrechamente relacionadas, como especies de los géneros *Bromus*, *Hordeum* y *Lolium* para *Aegilops cylindrica*; *Rumex* y *Polygonum* para *Polygonum convolvulus*; *Capsella* y *Lepidium* para *Thlaspi arvense*; y *Cerastium* y *Drymaria* para *Vaccaria hispanica*.

Aunque los resultados de laboratorio y campo no indican que estas especies pueden tener un alto potencial de establecimiento en México, debemos tomar en cuenta que bajo condiciones naturales puede haber resultados diferentes. Considerando los factores que determinan el éxito de una invasión y los resultados obtenidos en este trabajo, se puede suponer que *Aegilops cylindrica*, *Polygonum convolvulus*, *Thlaspi arvense* y *Vaccaria hispanica* sí tienen potencial de establecimiento en el país. Por ejemplo, si consideramos la intervención humana, podemos decir que gracias a ella todas estas especies han roto las barreras geográficas desde hace ya décadas, ya que han sido capaces de ingresar al país como contaminantes de los granos y semillas que importamos. Todas con excepción de *Vaccaria hispanica* han sido reportadas en el país, y si hasta ahora no ha logrado establecerse y naturalizarse por diversos factores, no significa que en un futuro no lo puedan hacer. Considerando su historial como malezas, se sabe que estas especies están reconocidas mundialmente como malezas de gran importancia económica en áreas de cultivo. Como atributos podemos decir que son altamente competitivas, con alta producción de semillas y

capaces de formar bancos permanentes de semillas por varios años. Además, su distribución en el planeta es amplia e incluso *Polygonum convolvulus* y *Thlaspi arvense* son cosmopolitas. En el aspecto climático, podemos señalar que México es un país con una gran diversidad de climas y es posible que algunas regiones del país cuenten con las condiciones adecuadas para el establecimiento de estas especies; además, el carácter cosmopolita de algunas de ellas asegura la adaptación a climas variados.

Al parecer, lo que está limitando el establecimiento de estas especies puede ser una combinación de factores tales como un bajo número de propágulos que llegan a tierra fértil, el ataque por herbívoros de los parientes nativos (barreras bióticas) y condiciones climáticas poco favorables durante la fase inicial de establecimiento (barreras abióticas). Lo que es un hecho es que estas especies han estado ingresando continuamente al país (Calderón-Barraza, 2000 y 2002), por lo que en un momento dado pueden llegar a establecerse si encuentran condiciones favorables. Una explicación más general, podría ser la riqueza de especies nativas de México, que puede estar actuando como una barrera biótica contra el establecimiento de especies introducidas (hipótesis de la resistencia biótica de Elton, 1958). Sin embargo, ninguna de las causas antes señaladas que pudieran estar evitando el establecimiento de estas malezas, representa un escudo permanente e impenetrable. Basta ver algunas especies exóticas que se han extendido por todo el país, como el lirio acuático (*Eichornia crassipes*) o el zacate Johnson (*Sorghum halepense*) (Espinosa-García, 2003).

Aunque al parecer en los últimos años son pocas las malezas exóticas de reciente introducción que se han convertido en invasoras en nuestro país, es necesario tomar medidas ahora para evitar que en el futuro se conviertan en problema. Tal y como sucedió con *Rottboellia cochinchinensis*, maleza cuarentenada en México y reconocida mundialmente como invasora, que fue reportada en la década de los ochenta en el sur del país y que actualmente ya está ocasionando problemas en la región centro y norte (SAGAR, 1997; Medina-Pitalúa y Domínguez-Valenzuela, 2001). La constante introducción de semillas exóticas puede estar ejerciendo presión sobre las poblaciones nativas, pero desconocemos hasta donde ellas puedan resistir.

Dadas las consideraciones anteriores, se debe suponer que el riesgo y potencial de establecimiento de éstas y otras especies es permanente, por lo que sería un error eliminar de la NOM-043 este tipo de malezas; por el contrario, lo ideal sería aplicar para granos la tolerancia cero. En otras palabras, mientras se sigan introduciendo especies habrá posibilidades de establecimiento, dispersión y naturalización. Por otra parte, durante mucho tiempo se manejó que el bajo riesgo que representaban los granos contaminados con malezas cuarentenadas no sólo se debía a su uso, sino también a que estos productos son fumigados con bromuro de metilo, el cual se creía inhibía la germinación, tal y como sucede en las fumigaciones a suelos. Sin embargo, el trabajo realizado por Gallegos (2002) demuestra que la fumigación de los granos importados no garantiza la muerte de las semillas contaminantes. Por todo lo anterior, sería un error seguir manejando los granos importados para consumo o la industria como productos de bajo riesgo.

Al parecer, hace falta un mayor empeño de las autoridades para legislar nacional y localmente malezas potencialmente peligrosas, así como para instrumentar campañas y estrategias encaminadas a la detección, destrucción y erradicación de especies recién introducidas. También se necesita una mayor participación de la comunidad científica para el estudio de estas especies, y de sus efectos y consecuencias. Igualmente importante resulta la concientización de la sociedad para que se involucre y participe activamente en el nivel que le corresponda. A la larga, los costos por no atender oportunamente estos problemas pueden ser mayores y quizá ecológicamente irreversibles. La experiencia en otros países indica que el manejo de las especies exóticas es un problema complejo que involucra no sólo a técnicos y legisladores, sino a toda la sociedad (Espinosa-García, 2003).

7. LITERATURA CITADA

- Abbott, R.J. y Milne, R.I. 1995. Origins and evolutionary effects of invasive weeds. *BCPC Symposium Proceedings No. 64: Weeds in a Changing World*. Farnham. 53-64 pp.
- Akeroyd, J. 1994. Seeds of destruction? Non-native wild flower seed and British floral biodiversity. *Plantlife – The Wild-plant Conservation Charity*. <http://www.naturebureau.co.uk/pages/floraloc/The%20issues/Seeds.html> (última consulta 06/06/2002).
- Aldrich, J.R. 1984. *Weed Crop Ecology. Principles in Weed Management*. Breton Publishers. North Scituate. 465 p.
- Allen, P.S. y Meyer, S.E. 1998. Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed Science Research*, 8: 183-191.
- Alm, D.M., Stoller, E.W. y Wax, L.M. 1993. An index model for predicting seed germination and emergence rates. *Weed Technology*, 7: 560-569.
- Andersen, N.R. 1968. *Germination and Establishment of Weeds for Experimental Purposes*. A Weed Science Society of America Handbook. Urbana, Illinois. 236 p.
- Anderson, L.R. 1993a. Jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*) ecology and interference in winter wheat. *Weed Science*, 41: 388-393.
- Anderson, L.R. 1993b. Crop residue reduces jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*) seedling growth. *Weed Technology*, 7: 717-722.
- Bai, Y., Romo, J.T. y Young, J.A. 1995. Influences of temperature, light and water stress on germination of fringed sage (*Artemisia frigida*). *Weed Science*, 43: 219-225.
- Baltazar, A.M. 1997. What makes a weed a weed: Weed survival and adaptation mechanisms. <http://www.cimmyt.mx/cgi-bin/dbtcg> (última consulta 04/07/2002).
- Basel, T.J.H. y Zürich, M.W. 1988. *Dicot Weeds 1*. Documenta CIBA - GEIGY. Basle. Pág. 207-275.
- Baskin, C.C. y Baskin, J.M. 1994. Germination requirements of *Oenothera biennis* seeds during burial under natural seasonal temperature cycles. *Canadian Journal of Botany*, 72: 779-782.
- Baskin, C.C. y Baskin, J.M. 1998. *Seeds – Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego. Pág. 53, 158-192.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C. 1973. Plant population differences in dormancy and germination characteristics of seeds: heredity or environment? *The American Midland Naturalist*, 90: 493-498.
- Bayer, A.G. 1986. *Important Crops of the World and their Weeds*. Bayer Ag. Leverkusen. 1465 p.

- Becerra, J.X. 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, 276: 253-256.
- Beetle, A.A. 1983. *Las Gramíneas de México*. Tomo I. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos - Comisión Técnico Consultiva para la Determinación Regional de los Coeficientes de Agostadero. México, D.F. 260 p.
- Best, K.F. y McIntyre, G.I. 1975. The biology of Canadian weeds. 9. *Thlaspi arvense* L. *Canadian Journal of Plant Science*, 55: 279-292.
- Bewley, J.D. y Black, M. 1985. *Seeds: Physiology of development and germination*. Plenum Press. New York. 367 p.
- Blaney, C.S. y Kotanen, P.M. 2001a. Post-dispersal losses to seed predators: an experimental comparison of native and exotic old field plants. *Canadian Journal of Botany*, 79: 284-292.
- Blaney, C.S. y Kotanen, P.M. 2001b. Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. *Journal of Applied Ecology*, 38: 1104-1113.
- Blaney, C.S. y Kotanen, P.M. 2002. Persistence in the seed bank: the effects of fungi and invertebrates on seeds of native and exotic plants. *Ecoscience*, 9: 509-517.
- Bleasdale, J.K.A. 1984. *Plant Physiology: in Relation to Horticulture*. Horticultural Education Association and Royal Horticultural Society. Macmillan Press, London. Pág. 1-23.
- Bradford, K.J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, 50: 248-260.
- Bridges, D.C. 1992. *Crop Losses due to Weeds in the United States*. Weed Science Society of America. 403 p.
- Calderón-Barraza, O. y Espinosa-García, F.J. 1997. *Manual de Identificación de Semillas de Malezas*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. Cuernavaca, Mor. 112 p.
- Calderón-Barraza, O. 2000. Metodología para el diagnóstico de malezas de importancia cuarentenaria. En: *Maestría Tecnológica en Medidas Sanitarias y Fitosanitarias, Módulo 1: Principios de Salud Animal y Fitosanidad*. Montecillo, Estado de México. Colegio de Postgraduados - OIRSA. Pág. 72-89.
- Calderón-Barraza, O. 2001. Malezas de importancia cuarentenaria: Distribución, descripción, importancia económica y control. *Memorias del Taller: Plagas y Enfermedades de Importancia Cuarentenaria. XXVIII Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana de Fitopatología*. Querétaro. Pág. 112-131.
- Calderón-Barraza, O. 2002. Regulación legal del movimiento de malezas en México. *Memorias del Curso Precongreso: Actualización en el Conocimiento y Manejo de Malezas y Plantas Contra Plagas. XXIII Congreso Nacional de la Ciencia de la Maleza. Asociación Mexicana de la Ciencia de la Maleza, A.C.* San Luis Potosí. Pág. 102-115.
- Cardina, J., Norquay, H.M., Stinner, B.R. y McCartney, D.A. 1996. Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed Science*, 44: 534-539.

- Carmona, D.M., Menalled, F.D. y Landis, D.A. 1999. *Gryllus pennsylvanicus* (Orthoptera: Gryllidae): laboratory weed seed predation and within field activity-density. *Journal of Economic Entomology*, 92: 825-829.
- Côme, D. 1968. Problèmes de terminologie posés par la germination et ses obstacles. *Bulletin de la Société Française de Physiologie Végétale*. 14: 3-9.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, S.C. México, D.F. 131 p.
- Chepil, W. 1946. Germination of weed seeds: I. Longevity, periodicity of germination and vitality of seeds in cultivated soil. *Scientific Agriculture*, 26: 307-346.
- Cronk, Q.C.B. 1995. Changing worlds and changing weeds. *BCPC Symposium Proceedings No. 64: Weeds in a Changing World*. Farnham. Pág. 3-13.
- Diario Oficial. 2000. NOM-043-FITO-1999, Especificaciones para Prevenir la Introducción de Malezas Cuarentenarias a México. 1 de marzo del 2000. Pág. 18-23.
- Domínguez-Valenzuela, J.A. y Medina-Pitalúa, J.L. 2004. Información técnica sobre *Abutilon theophrasti*. Minuta de la Reunión 03/2004 del Grupo Técnico de Malezas. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. *XXV Congreso Nacional de la Ciencia de la Maleza*. Chapala, Jal.
- Donald, W.W. 1994. A method of validating tetrazolium assay for testing viability of dormant jointed goatgrass *Aegilops cylindrica* seed. *Weed Science*, 42: 502-508.
- Dotray, A.P. y Young, F.L. 1993. Characterization of root and shoot development of jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*). *Weed Science*, 41: 353-361.
- Dürr, C., Aubertot, J.N., Richard, G., Dubrulle, P., Duval, Y. y Boiffin, J. 2001. SIMPLE: a model for simulation of plant emergence predicting the effects of soil tillage and sowing operations. *Soil Science Society of America Journal*, 65: 414-423.
- Dyer, W.E. 1995. Exploiting weed seed dormancy and germination requirements through agronomic practices. *Weed Science*, 43: 498-503.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Espinosa-García, F.J. 1981. Adiciones a la flora arvense del Valle de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 41: 27-32.
- Espinosa-García, F.J., Vázquez-Bravo, R., Rodríguez-Bravo, D., López-Guerrero, A. y Castro-Acero, L. 1993. Microbiota y colonización de semillas de arvenses enterradas en un campo agrícola. *XIV Congreso Nacional de la Ciencia de la Maleza*. Puerto Vallarta, Jal. p. 4.
- Espinosa-García, F.J. 2003. La amenaza de las plantas exóticas invasoras. *Memorias del Seminario Michoacano sobre Problemática Ambiental de las Especies Introducidas. Caso Eucalyptus*. CIDEM, Morelia, Mich. 11 p.
- Espinosa-García, F.J., Villaseñor, J.L. y Vibrans, H. 2004a. Geographical patterns in native and exotic weeds of Mexico. *Weed Technology*, 18: 1552-1558.

- Espinosa-García, F.J., Villaseñor, J.L. y Vibrans, H. 2004b. The rich generally get richer, but there are exceptions: correlations between species richness of native plant species and alien weed in México. *Diversity and Distributions*, 10: 399-407.
- Felix, J. y Owen, M.D.K. 2004. Weed seedbank comparison in conservation reserve program and adjacent fields under continuous cultivation. *Weed Technology*, 18: 45-51.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. New York. 160 p.
- Frankton, C. y Mulligan, G.A. 1970. *Weeds of Canada*. Canada Department of Agriculture. Hull, Quebec. 217 p.
- Gallegos M., R. 2002. *Influencia del bromuro de metilo sobre la germinación de semillas de malezas de interés cuarentenario para México*. Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Cuernavaca, Mor. 81 p.
- González-Zertuche, L. y Orozco-Segovia, A. 1996. Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 58: 15-30.
- Gouvêa L., L. y Agudo, M. 1987. On the physiology of seed germination in *Salvia hispanica* L. *Annais da Academia Brasileira de Ciências*, 59: 37-56
- Grime, J.P. 1982. *Estrategias de Adaptación de las Plantas y Procesos que Controlan la Vegetación*. LIMUSA. México, D.F. 291 p.
- Hart, J.W. 1988. Light and plant growth. *Topics in plant physiology: 1*. M. Black (ed.). Chapman and Hall. London. Pág. 80-137.
- Heywood, V.H. 1989. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. *Biological Invasion: a Global Perspectives*. SCOPE 37. J.A. Drake, H.A. Mooney, R.H. Groves, F. di Castri, F.J. Kruger, M. Rejmánek, M. Williamson (eds.). John Wiley & Sons. New York. Pág. 31-60.
- Hilhorst, H.W.M. y Toorop, P.E. 1997. Review on dormancy, germinability, and germination in crop and weed seeds. *Advances in Agronomy*, 61: 111-165.
- Holm, L., Doll, J., Holm, E., Pancho, J. y Herberger, J. 1997. *World Weeds. Natural Histories and Distribution*. John Wiley & Sons. New York. 1129 p.
- Holm, L.G., Plucknett, D.L., Pancho, J.V. y Herberger, J.P. 1979. *A Geographical Atlas of World Weeds*. Wiley - Interscience. New York. 391 p.
- Holm, L.G., Plucknett, D.L., Pancho, J.V. y Herberger, J.P. 1977. *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. Hawaii University Press, Honolulu. 399 p.
- Holmes, P.M. 1990. Dispersal and predation of alien *Acacia* seeds: effects of season and invading stand density. *Weed Abstracts 1991*; 40: 185.
- Holt, J.S. y Orcuti, D.R. 1996. Temperature thresholds for bud sprouting in perennial weeds and seed germination in cotton. *Weed Science*, 44: 523-533.
- Hövmeyer, K. y Gilbert, F. 1999. Activity patterns of *Amara aulica* (Panzer) (Coleoptera: Carabidae) in a patchy black knapweed environment. *Weed Abstracts 1999*, 48: 440.

- Kiewnick, L. 1964. Untersuchungen über den Einfluss der Samen- und Bodenmikroflora auf die Lebensdauer der Spelzfrüchte des Flughafers (*Avena fatua* L.). II. Zum Einfluss der Mikroflora auf die Lebensdauer der Samen im Boden. *Weed Research*, 4: 31-43.
- Klingman, G.C. y Ashton, F.M. 1980. *Estudio de las Plantas Nocivas. Principios y Prácticas*. LIMUSA. México, D.F. 449 p.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. 2ª. Harper & Row Latinoamericana. México, D.F. Pág. 71-113.
- Long, A. 1965. Effects of some internal and external conditions on seed germination. *Encyclopaedia of Plants Physiology*, 15: 848-893.
- Lonsdale, W.M. 1993. Losses from the seed bank of *Mimosa pigra*: soil micro-organism vs. temperature fluctuations. *Journal of Applied Ecology*, 30: 654-660.
- Lyon, D.J., Baltensperger, D.D. y Rush, I.G. 1993. Viability, germination, and emergence of cattle-fed jointed goatgrass seed. *Weed Abstracts*, 42: 598.
- Lyon, D.J., Smith, J.A. y Jones, D.D. 1994. Sampling wheat (*Triticum aestivum*) at elevator for jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*). *Weed Technology*, 8: 64-68.
- Mack, R.N. 1991. The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States. *Economic Botany*, 45: 257-273.
- Mack, R.N. 1995. Understanding the processes of weed invasion: The influence of environmental stochasticity. *BCPC Symposium Proceedings No. 64: Weeds in a Changing World*. Farnham. Pág. 65-74.
- Mack, R.N. 1996a. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, 78: 107-121.
- Mack, R.N. 1996b. Biotic barriers to plant naturalization. *Proceedings of the IX International Symposium of Biological Control of Weeds*. Stellenbosch. Pág. 39-46
- Marzocca, A. 1976. *Manual de Malezas*. 3ª edición. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina. 564 p.
- Mayer, A.M. y Poljakoff-Mayber, A. 1989. *The Germination of Seeds*. 4ª ed. Pergamon Press. Oxford. Pág. 38-110.
- McGiffen, M.E. y Masiunas, J.B. 1992. Prediction of black and eastern black nightshade (*Solanum nigrum* and *S. ptycanthum*) growth using degree-days. *Weed Science*, 40: 86-89.
- Medina, E. 1977. *Introducción a la Ecofisiología Vegetal*. Organización de Estados Americanos. Washington, D.C. Pág. 7-14.
- Medina-Pitalúa, L. y Domínguez-Valenzuela, J.A. 2001. *Rottboellia cochinchinensis* en México: una maleza fuera de la ley. *Revista Mexicana de la Ciencia de la Maleza*, 1: 15-18.
- Milthorpe, F.L. y Morby, J. 1979. *An Introduction to Crop Physiology*. 2ª ed. Cambridge University Press. Cambridge. Pág. 132-147.

- Mitich, L.W. 1996. Field pennycress (*Thlaspi arvense* L.) - The Stink weed. Intriguing world of weeds. *Weed Technology*, 10: 675-678.
- Mortensen, K. y Molloy, M.M. 1993. Survey for seed-borne diseases on weed species from screening samples obtained from seed cleaning plants across Canada in 1987/88. *Weed Abstracts 1994*, 43: 471.
- Muenscher, W.C. 1980. *Weeds*. 2ª ed. Comstock Publishing Associates. Ithaca. 586 p.
- Murdoch, A.J. y Ellis, R.H. 1992. Longevity, viability and dormancy. En: *Seed: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. M. Fenner (ed.). C.A.B. International. Wallingford, Oxon. Pág. 193-229.
- NAPPO-PRA. 2003a. Grains Panel Pest Fact Sheet – *Aegilops cylindrica* Host. Bulletin. 6 p.
- NAPPO-PRA. 2003b. Grains Panel Pest Fact Sheet – *Polygonum convolvulus* L. Bulletin. 23 p.
- NAS. 1986. *Control de Plagas de Plantas y Animales. Plantas Nocivas y como Combatirlas*. LIMUSA. México, D.F. 574 p.
- Nava, U. y Byerly, K.F. 1989. Predicción de la fenología de las principales plagas del algodón, mediante acumulación de unidades calor. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Comarca Lagunera. *Resúmenes - Día del Algodonero. Publicación Especial*, 27: 19-32.
- Nisensohn, L., Faccini, D., Montero, G. y Lietti, M. 1999. Predation of *Amaranthus quitensis* H.B.K. seeds in soybean crops: influence of the tillage system. *Weed Abstracts 1999*, 48: 423.
- Olden, J.D. y Poff, N.L. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162: 442-460.
- Orozco-Segovia, A., González Zertuche, L., Mendoza, A. y Orozco, S. 1996. A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient. *Physiologia Plantarum*, 98: 431-438.
- Panetta, F.D. y Mitchell, N.D. 1991. Homoclimate analysis and the prediction of weediness. *Weed Research*, 31: 273-284.
- Panetta, F.D. y Scanlan, J.C. 1995. Human involvement in the spread of noxious weeds: what plants should be declared and when should control be enforced? *Plant Protection Quarterly*, 10: 69-74.
- Probert, R.J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. En: *Seed: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. M. Fenner (ed.). C.A.B. International. Wallingford, Oxon. Pág. 285-325.
- Pysek, P. 1998. Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos*, 82: 282-294.
- Ransom, E.R. 1935. The interrelations of catalase, respiration, after-ripening, and germination in some dormant seeds of the Polygonaceae. *American Journal of Botany*, 22: 815-825.
- Rejmánek, M. y Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77: 1655-1661.

- Reyes O., M.I. 2001. Modelo de la respuesta germinativa de diferentes poblaciones de *Wigandia urens* (Ruíz et Pav.) Kunth en un gradiente de temperaturas constantes. Tesis Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México, D.F. 75 p.
- Richards, K.S. 1980. *Prelude to Plant Physiology*. Keele University Library, Occasional Publication, 8: 142-151.
- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. y West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6: 93-107.
- Roberts, E.H. 1972. Dormancy: A factor affecting seed survival in the soil. En: *Viability of Seeds*. E.H. Roberts (ed.). Chapman and Hall. London. Pág. 320-359.
- Royer, F. y Dickinson, R. 1999. *Weeds of Canada and the northern United States: A guide to identification*. University of Alberta Press. Edmonton, Alberta.
- Rzedowski, J. y Rzedowski, G.C. 1981. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Vol. I. CECSA. México, D.F. 403 p.
- Rzedowski, J. y Rzedowski, G.C. 1990. Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. *Acta Botánica Mexicana*, 12: 21-24.
- Rzedowski, G.C. y Rzedowski, J. (eds.). 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. 2ª Edición. Instituto de Ecología. A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán. 1406 p.
- Rzedowski, J., Vibrans, H. y Rzedowski, G.C. 2003. *Senecio inaequidens* DC. (Compositae, Senecioneae), una maleza perjudicial introducida en México. *Acta Botánica Mexicana*, 63: 83-96.
- SAGAR. 1997. *Rottboellia cochinchinensis* (Lour.) W.D. Clayton. *Ficha Técnica*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. Unidad de Referencia en Roedores, Aves y Malezas. Cuernavaca, Mor. 2 p.
- Schafer, M. y Kotanen, P.M. 2003. The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi. *Acta Oecologica*, 24: 255-263.
- Schlesselman, J.T., Ritenour, G.L. y Hile, M.M.S. 1989. Cultural and physical control methods. En: *Principles of Weed Control in California*. 2ª ed. California Weed Conference. Thomson Publications. Fresno, CA. Pág. 47-50.
- Scott, J.K. 1996. Population ecology of *Chrysanthemoides monilifera* in South Africa: implications for its control in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1496-1508.
- Shibata, J.K. 1960. *Weeds and Weed Seeds*. The Warrex Corporation. Chicago. 96 p.
- Stockwell, D.R.B. y Peters, D. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13: 143-158.
- Strafford, G.A. 1982. *Essentials of Plant Physiology*. Heinemann Educational Books. London. Pág. 201-218.

- Sylvia, C. y Reynolds, P. 1990. Alien plants at Foynes and Dublin ports in 1988. *The Irish Naturalists' Journal*, 23: 262-268.
- Thomas, A.G., Lefkovitch, L.P., Woo, S.L., Bowes, G.G. y Peschken, D.P. 1994. Effect of temperature on germination within and between diploid and tetraploid populations of *Matricaria perforata* Mérat. *Weed Research*, 34: 187-198.
- Thompson, P.A. 1970a. Germination of species of Caryophyllaceae in relation to the geographical distribution in Europe. *Annals of Botany*, 34: 427-449.
- Thompson, P.A. 1970b. Characterization of the germination response to temperature of species and ecotypes. *Nature*, 225: 827-831.
- Thompson, P.A. 1970c. A comparison of the germination character of species of Caryophyllaceae collected in central Germany. *Journal of Ecology*, 58: 699-711.
- Thompson, P.A. 1973. Geographical adaptation of seeds. En: *Seed Ecology*. W. Heydecker (ed.). Butterworth. London. 578 p.
- Thompson, P.A. 1975. Characterization of the germination responses of *Silene dioica* (L.) Clairv., populations from Europe. *Annals of Botany*, 39: 1-19.
- Timson, J. 1966. The germination of *Polygonum convolvulus* L. *New Phytology*, 65: 423-428.
- USDA. 1970. *Selected Weeds of the United States*. Agricultural Research Service. United States Department of Agriculture. Washington, D.C. 463 p.
- Van Leeuwen, B.H. 1981. Influence of micro-organisms on the germination of the monocarpic *Cirsium vulgare* in relation to disturbance. *Oecologia*, 48: 112-115.
- Vibrans, H. 1995. Notas sobre Neófitas I. *Silene noctiflora* L. (Caryophyllaceae) registrada para México. *Acta Botánica Mexicana*, 32: 79-83.
- Vibrans, H. 2003. Notas sobre Neófitas 3. Distribución de algunas Brassicaceae de reciente introducción en el centro de México. *Acta Botánica Mexicana*, 65: 31-44.
- Villarreal, J.A. 1983. *Malezas de Buenavista, Coahuila*. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coah. Pág. 239-240.
- Villaseñor R., J.L. y Espinosa G., F.J. 1998. *Catálogo de Malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario y Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 449 p.
- Villaseñor, J.L. y Espinosa-García, F.J. 2004. The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distributions*, 10: 113-123.
- Virtue, J., Panetta, D., Randall, J. y Parnell, T. 1998. Discussion Paper: International Workshop on Weed Risk Assessment for Quarantine and Coordinated Control. <http://www.ozemail.com.au/~davcooke/virtue2.htm> (última consulta 15/11/2002).
- Washitani, I. 1987. A convenient screening test system and a model for thermal germination responses of wild plant seeds: behaviour of model and real seeds in the system. *Plant cell and environment*, 10: 587-589.
- Washitani, I. and Takenaka, A. 1984. Mathematical description of seed germination dependency on time and temperature. *Plant Cell and Environment*, 7: 359-362.

- Westbrooks, R. 1998. *Invasive Plants, Changing the Landscape of America: Fact book*. Federal Interagency Committee for the Management of Noxious and Exotic Weeds (FICMNEW). Washington, D.C. 109 p.
- Whitson, T.D., Burrill, L.C., Dewey, S.A., Cudney, D.W., Nelson, B.E., Lee, R.D. y Parker, R. 1992. *Weeds of the West*. The Western Society of Weed Science. University of Wyoming. Jackson. 630 p.
- Wilen, C.A., Holt, J.S. y McCloskey, W.B. 1996. Predicting yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) emergence using degree-day models. *Weed Science*, 44: 821-829.
- Williamson, M. 1989. Mathematical models of invasion. *Biological Invasion: a Global Perspectives*. SCOPE 37. J.A. Drake, H.A. Mooney, R.H. Groves, F. di Castri, F.J. Kruger, M. Rejmánek, M. Williamson (eds.). John Wiley & Sons. New York. Pág. 329-350.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman and Hall. London. 244 p.
- Wilson, L.T. y Barnett, W.W. 1983. Degree - days: and aid in crop and pest management. *California Agriculture*, 37: 4-7.
- Wooten, G. y Morrison, P. 1995. Biological invasion of aliens plants in the interior Columbia River Basin. <http://balsam.methow.com/~gwooten/ecology/aliens.htm> (última consulta 06/02/1998).
- Xia, B., Zhou, J. y Tiedje, J.M. 1998. Effect of vegetation on structure of soil microbial community. *Weed Abstracts 1999*, 48: 545.
- Zalom, F.G., Goodell, P.B., Wilson, L.T., Barnett, W.W. y Benetley, W.J. 1983. Degree-days: The calculation and use of heat units in pest management. University of California. Davis. *Leaflet 21373*. 10 p.

8. ANEXOS

8.1. ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN LABORATORIO.

8.1.1. *Aegilops cylindrica* de Inglaterra

A) Capacidad germinativa

(Porcentajes de germinación transformados a la raíz cuadrada del arco seno)

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	7452.9423	6	1242.1571	54.649	.00001
Within groups	636.4349	28	22.7298		
Total (corrected)	8089.3772	34			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.44362 P = 0.0389501
 Bartlett's test: B = 1.18565 P(4.34556) = 0.500809
 Hartley's test: 5.55799

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
35°C	5	44.605869	X
5°C	5	68.211198	X
10°C	5	73.158759	XX
15°C	5	81.626874	XX
30°C	5	84.219729	X
20°C	5	87.906718	X
25°C	5	90.000000	X

B) Día en que se presentó la primera semilla germinada

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	182.12263	6	30.353771	999.999	.00001
Within groups	.28224	28	.010080		
Total (corrected)	182.40487	34			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.380527 P = 0.124432
 Bartlett's test: B = 1.25809 P(5.86972) = 0.437941
 Hartley's test: 7.12202

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
25°C	5	.8780000	X
20°C	5	.9920000	XX
30°C	5	1.0140000	XX
35°C	5	1.1460000	X
15°C	5	1.1840000	X
10°C	5	1.5340000	X
5°C	5	7.6200000	X

C) Velocidad máxima de germinación (pendiente de la curva = primera derivada)

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	101318.35	6	16886.392	999.999	.00001
Within groups	195.47	28	6.981		
Total (corrected)	101513.82	34			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.249012 P = 0.898391
 Bartlett's test: B = 1.24682 P(5.63953) = 0.464755
 Hartley's test: 6.75378

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
5°C	5	8.37000	X
35°C	5	22.47200	X
10°C	5	27.80000	X
15°C	5	76.06600	X
30°C	5	119.53200	X
20°C	5	122.00200	X
25°C	5	156.56200	X

8.1.2. *Thlaspi arvense* de Inglaterra

A) Capacidad germinativa

(Porcentajes de germinación transformados a la raíz cuadrada del arco seno)

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	7393.3375	5	1478.6675	131.416	0.00001
Within groups	270.0424	24	11.2518		
Total (corrected)	7663.3799	29			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.554335 P = 0.012135
 Bartlett's test: B = 1.42531 P(7.75164) = 0.170465
 Hartley's test: 10.4637

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
5°C	5	42.496080	X
30°C	5	44.501600	XX
10°C	5	50.531400	X
15°C	5	71.292180	X
25°C	5	72.951520	X
20°C	5	83.490140	X

B) Día en que se presentó la primera semilla germinada

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	168.00979	5	33.601958	811.936	0.00001
Within groups	0.99324	24	0.041385		
Total (corrected)	169.00303	29			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.432645 P = 0.110444
 Bartlett's test: B = 1.5828 P(10.0442) = 0.0739928
 Hartley's test: 12.391

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
20°C	5	1.1180000	X
25°C	5	1.3380000	X
15°C	5	1.7720000	X
30°C	5	2.7080000	X
10°C	5	3.2200000	X
5°C	5	8.0660000	X

C) Velocidad máxima de germinación (pendiente de la curva = primera derivada)

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	1261.2553	5	252.25106	790.487	0.00001
Within groups	7.6586	24	0.31911		
Total (corrected)	1268.9139	29			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.305659 P = 0.633929
 Bartlett's test: B = 1.46916 P(8.41448) = 0.134824
 Hartley's test: 23.579

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
5°C	5	1.6980000	X
30°C	5	2.7360000	XX
10°C	5	3.5800000	X
15°C	5	12.2600000	X
25°C	5	15.8320000	X
20°C	5	17.5460000	X

8.2. ANÁLISIS DE VARIANZA PARA TEMPERATURAS CARDINALES Y TIEMPOS TÉRMICOS.

8.2.1. *Aegilops cylindrica* de Inglaterra

A) Temperatura base

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	26.410550	8	3.3013188	20.865	0.00001
Within groups	5.696004	36	0.1582223		
Total (corrected)	32.106554	44			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.162013 P = 1
 Bartlett's test: B = 1.04177 P(1.34817) = 0.994951
 Hartley's test: 2.96817

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
10%	5	4.2428246	X
20%	5	4.7751562	XX
30%	5	5.0605932	XXX
40%	5	5.2447194	XX
50%	5	5.4185463	XXX
60%	5	5.6109818	XX
70%	5	5.8493791	XX
80%	5	6.1513042	X
90%	5	7.0343267	X

B) Temperatura máxima

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	314.24559	8	39.280699	82.986	0.00001
Within groups	17.04019	36	0.473338		
Total (corrected)	331.28578	44			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.308051 P = 0.147367
 Bartlett's test: B = 1.57393 P(14.9449) = 0.0602267
 Hartley's test: 12.8565

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
70%	5	34.855000	X
90%	5	34.866000	X
80%	5	34.869500	X
60%	5	34.920660	X
50%	5	37.108060	X
40%	5	37.758380	XX
30%	5	38.823000	XX
20%	5	40.253720	X
10%	5	42.601060	X

C) Tiempo térmico para las temperaturas subóptimas

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	295.25740	8	36.907175	152.087	0.00001
Within groups	8.73619	36	0.242672		
Total (corrected)	303.99359	44			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.341457 P = 0.072785
 Bartlett's test: B = 1.42354 P(11.636) = 0.168198
 Hartley's test: 14.8213

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
10%	5	21.611540	X
20%	5	23.354840	X
30%	5	24.558340	X
40%	5	25.550420	XX
50%	5	26.477640	XX
60%	5	27.373100	XX
70%	5	28.189980	XX
80%	5	29.156160	XX
90%	5	29.755160	X

D) Tiempo térmico para las temperaturas supraóptimas

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	1105.1366	8	138.14208	105.010	0.00001
Within groups	47.3583	36	1.31551		
Total (corrected)	1152.4949	44			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.258328 P = 0.38728
 Bartlett's test: B = 1.5553 P(14.5525) = 0.0684525
 Hartley's test: 14.7332

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
10%	5	18.322740	X
20%	5	15.393086	X
30%	5	12.989844	X
40%	5	10.816166	XX
50%	5	9.463018	X
90%	5	5.317534	X
80%	5	4.749300	X
70%	5	4.382026	X
60%	5	4.181064	X

8.2.2. *Thlaspi arvense* de Inglaterra

A) Temperatura base

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	29.726464	5	5.9452927	8.415	0.0001
Within groups	16.955561	24	0.7064817		
Total (corrected)	46.682025	29			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.223042 P = 1
 Bartlett's test: B = 1.15062 P(3.06888) = 0.689368
 Hartley's test: 6.14367

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
10%	5	4.9788320	X
20%	5	5.1942540	XX
30%	5	5.5300760	XX
40%	5	5.9194480	XX
50%	5	6.6965140	XX
60%	5	7.8835280	X

B) Temperatura máxima

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	3.1882717	5	0.6376543	15.516	0.00001
Within groups	0.9863270	24	0.0410970		
Total (corrected)	4.1745987	29			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.23699 P = 1
 Bartlett's test: B = 1.61095 P(10.4298) = 0.0639332
 Hartley's test: 57.6719

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
60%	5	29.923880	X
50%	5	30.604300	X
40%	5	30.719420	X
30%	5	30.790280	X
20%	5	30.827460	X
10%	5	30.886600	X

C) Tiempo térmico para las temperaturas subóptimas

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	2712.1723	5	542.43446	9.964	0.00001
Within groups	1306.4944	24	54.43727		
Total (corrected)	4018.6667	29			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.246416 P = 1
 Bartlett's test: B = 1.08017 P(1.68687) = 0.890549
 Hartley's test: 3.04806

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
10%	5	60.682240	X
20%	5	74.441840	XX
30%	5	82.100460	X
60%	5	84.379380	X
40%	5	87.209900	X
50%	5	88.028320	X

D) Tiempo térmico para las temperaturas supraóptimas

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	274.50116	5	54.900232	3.503	0.0161
Within groups	376.15394	24	15.673081		
Total (corrected)	650.65510	29			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.28407 P = 0.815207
 Bartlett's test: B = 1.3036 P(5.79937) = 0.326234
 Hartley's test: 9.55315

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
50%	5	-21.704160	X
60%	5	-20.923480	X
40%	5	-19.900340	XX
30%	5	-18.193540	XX
20%	5	-15.925120	XX
10%	5	-12.987620	X

8.3. ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LA EMERGENCIA Y MORTALIDAD DE PLÁNTULAS.

8.3.1. *Aegilops cylindrica* de Inglaterra

A) Porcentaje de emergencia

(Porcentajes transformados a la raíz cuadrada del arco seno)

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	693.21360	3	231.07120	6.057	0.0032
Within groups	915.53123	24	38.14713		
Total (corrected)	1608.7448	27			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.575118 P = 0.038014
 Bartlett's test: B = 1.36181 P(6.93036) = 0.0741508
 Hartley's test: 8.87448

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
FUNGICIDA	7	29.904257	X
FUNGI+INSEC	7	30.842214	X
INSECTICIDA	7	32.238071	X
TESTIGO	7	42.324586	X

B) Porcentaje de mortalidad

(Porcentajes transformados a la raíz cuadrada del arco seno)

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	2951.8422	3	983.94738	4.307	0.0145
Within groups	5482.5404	24	228.43918		
Total (corrected)	8434.3826	27			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.605277 P = 0.0213386
 Bartlett's test: B = 1.30933 P(6.04842) = 0.109278
 Hartley's test: 5.54088

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
FUNGICIDA	7	31.572776	X
TESTIGO	7	52.685773	X
FUNGI+INSEC	7	55.372969	X
INSECTICIDA	7	56.992578	X

8.3.2. *Polygonum convolvulus* de Inglaterra

A) Porcentaje de emergencia

(Porcentajes transformados a la raíz cuadrada del arco seno)

Source of variation	Sum of Squares	d.f.	Mean square	F-ratio	Sig. level
Between groups	73.36097	3	24.453656	1.357	0.2795
Within groups	432.33247	24	18.013853		
Total (corrected)	505.69344	27			

- Prueba de homogeneidad de varianza

Cochran's C test: 0.432129 P = 0.326516
 Bartlett's test: B = 1.09658 P(2.0691) = 0.55819
 Hartley's test: 3.29751

- Prueba de rango múltiple

Method: 95 Percent Tukey HSD

Level	Count	Average	Homogeneous Groups
FUNGICIDA	7	1.1614432	X
TESTIGO	7	2.3228864	X
INSECTICIDA	7	2.3228864	X
FUNGI+INSEC	7	5.5098751	X

B) Porcentaje de mortalidad

No hubo mortalidad, todas las plántulas llegaron a la etapa adulta y produjeron semillas.

8.4. ANÁLISIS DE SUPERVIVENCIA REALIZADOS EN EL PROGRAMA "GLIM" PARA LAS SEMILLAS RECUPERADAS DEL SUELO Y SU GERMINACIÓN.

8.4.1. Semillas recuperadas del suelo.

Ori = origen (1 EUA. 2 Inglaterra). trat = tratamiento (1 testigo. 2 fungicida. 3 insecticida. 4 fungicida más insecticida). tie = tiempo en meses. sob = semillas recuperadas en total.

A) *Aegilops cylindrica* de Estados Unidos e Inglaterra

```
[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? Sunits 48$
[i] ? $data ori trat tie sob$
[i] ? $factor ori 2 trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link 1$
[i] ? $yvar sob$
[i] ? $dinput 11$
[i] File name? c:aegsob48.prn
[i]      1      1      0      700
[i]      1      1      3      503
[i]      1      1      6      552
[i]      1      1      9      18
[i]      1      1     12      0
[i]      1      1     15      0
[i]      1      2      0      700
[i]      1      2      3      595
[i]      1      2      6      510
[i]      1      2      9      20
[i]      1      2     12      0
[i]      1      2     15      0
[i]      1      3      0      700
[i]      1      3      3      678
[i]      1      3      6      603
[i]      1      3      9      36
[i]      1      3     12      0
[i]      1      3     15      0
[i]      1      4      0      700
[i]      1      4      3      666
[i]      1      4      6      629
[i]      1      4      9      33
[i]      1      4     12      0
[i]      1      4     15      0
[i]      2      1      0      700
[i]      2      1      3      548
[i]      2      1      6      535
[i]      2      1      9      43
[i]      2      1     12      26
[i]      2      1     15      28
[i]      2      2      0      700
[i]      2      2      3      523
[i]      2      2      6      463
[i]      2      2      9      41
[i]      2      2     12      12
[i]      2      2     15      0
[i]      2      3      0      700
[i]      2      3      3      492
[i]      2      3      6      572
[i]      2      3      9      64
[i]      2      3     12      40
[i]      2      3     15      12
[i]      2      4      0      700
[i]      2      4      3      529
[i]      2      4      6      475
[i]      2      4      9      26
[i]      2      4     12      14
[i]      2      4     15      8
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 17617. at cycle 4
[o]      d.f. = 47
[o]
[i] ? $calc t2=tie*tie$
[i] ? $fit +tie$
```

```

[o] scaled deviance = 4685.0 (change = -12932.) at cycle 5
[o]      d.f. = 46 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 1729.3 (change = -2956.) at cycle 5
[o]      d.f. = 45 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 1729.2 (change = -0.1) at cycle 5
[o]      d.f. = 44 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit -tie.ori$
[o] scaled deviance = 1729.3 (change = +0.1) at cycle 5
[o]      d.f. = 45 (change = +1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 1688.2 (change = -41.1) at cycle 5
[o]      d.f. = 42 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 1663.8 (change = -24.4) at cycle 5
[o]      d.f. = 41 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 1621.7 (change = -42.1) at cycle 5
[o]      d.f. = 38 (change = -3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o]   number of units is 48
[o]
[o]   y-variate SOB
[o]   weight      *
[o]   offset      *
[o]
[o]   probability distribution is POISSON
[o]   link function is LOGARITHM
[o]   scale parameter is 1.000
[o]
[o]   terms = 1 + TIE + T2 + TIE.TRAT + T2.TRAT + T2.ORI
[o]
[o]       estimate      s.e.      parameter
[o]       1          6.486      0.01342      1
[o]       2          0.09756     0.01175      TIE
[o]       3         -0.03383     0.001510     T2
[o]       4          0.06119     0.01613      TIE.TRAT(2)
[o]       5          0.04890     0.01495      TIE.TRAT(3)
[o]       6          0.07947     0.01562      TIE.TRAT(4)
[o]       7         -0.01211     0.002294     T2.TRAT(2)
[o]       8         -0.004530     0.002006     T2.TRAT(3)
[o]       9         -0.01174     0.002186     T2.TRAT(4)
[o]      10          0.002803     0.0005709    T2.ORI(2)
[o]   scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 380.75 at cycle 4
[o]      d.f. = 47
[o]
[i] ? $fit +ties$
[o] scaled deviance = 101.25 (change = -279.5) at cycle 5
[o]      d.f. = 46 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 37.374 (change = -63.88) at cycle 5
[o]      d.f. = 45 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 36.486 (change = -0.888) at cycle 5
[o]      d.f. = 42 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -tie.trat$

```

```

[o] scaled deviance = 37.374 (change = +0.89) at cycle 5
[o]       d.f. = 45 (change = +3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 36.195 (change = -1.180) at cycle 5
[o]       d.f. = 42 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 37.374 (change = +1.18) at cycle 5
[o]       d.f. = 45 (change = +3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 36.847 (change = -0.53) at cycle 5
[o]       d.f. = 44 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit -t2.ori$
[o] scaled deviance = 37.374 (change = +0.53) at cycle 5
[o]       d.f. = 45 (change = +1 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 48
[o]
[o] y-variate SOB
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 46.27
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2
[o]
[o] estimate      s.e.      parameter
[o] 1      6.488      0.09116      .1
[o] 2      0.1405      0.05074      TIE
[o] 3     -0.03862      0.005913      T2
[o] scale parameter taken as 46.27
[o]
[i] ? $d S$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o] 1      0.000
[o] 2      0.1307      0.000
[o] 3      0.08867      0.05622      0.000
[o]           1      2      3
[o] scale parameter taken as 46.27
[o]
[i] ? $stop$

```

B) *Polygonum convolvulus* de Estados Unidos e Inglaterra

```

[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? $units 56$
[i] ? $data ori trat tie sob$
[i] ? $factor ori 2 trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link l$
[i] ? $yvar sob$
[i] ? $dinput ll$
[i] File name? c:polsob56.prn
[i]      1      1      0      700
[i]      1      1      3      700
[i]      1      1      6      700
[i]      1      1      9      700
[i]      1      1      12     571
[i]      1      1      15     514
[i]      1      1      18     476
[i]      1      2      0      700
[i]      1      2      3      700
[i]      1      2      6      700
[i]      1      2      9      700
[i]      1      2      12     598

```

[i]	1	2	15	510
[i]	1	2	18	394
[i]	1	3	0	700
[i]	1	3	3	700
[i]	1	3	6	700
[i]	1	3	9	700
[i]	1	3	12	577
[i]	1	3	15	440
[i]	1	3	18	436
[i]	1	4	0	700
[i]	1	4	3	700
[i]	1	4	6	700
[i]	1	4	9	697
[i]	1	4	12	513
[i]	1	4	15	504
[i]	1	4	18	440
[i]	2	1	0	700
[i]	2	1	3	700
[i]	2	1	6	700
[i]	2	1	9	700
[i]	2	1	12	482
[i]	2	1	15	403
[i]	2	1	18	388
[i]	2	2	0	700
[i]	2	2	3	700
[i]	2	2	6	697
[i]	2	2	9	697
[i]	2	2	12	493
[i]	2	2	15	497
[i]	2	2	18	407
[i]	2	3	0	700
[i]	2	3	3	700
[i]	2	3	6	700
[i]	2	3	9	700
[i]	2	3	12	495
[i]	2	3	15	448
[i]	2	3	18	433
[i]	2	4	0	700
[i]	2	4	3	700
[i]	2	4	6	700
[i]	2	4	9	698
[i]	2	4	12	475
[i]	2	4	15	436
[i]	2	4	18	402

[i] ? \$fit 1\$
[o] scaled deviance = 1371.1 at cycle 3
[o] d.f. = 55
[o]
[i] ? \$calc t2=tie*tie\$
[i] ? \$fit +tie\$
[o] scaled deviance = 342.36 (change = -1029.) at cycle 3
[o] d.f. = 54 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit +t2\$
[o] scaled deviance = 161.30 (change = -181.1) at cycle 3
[o] d.f. = 53 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit +tie.ori\$
[o] scaled deviance = 138.25 (change = -23.05) at cycle 3
[o] d.f. = 52 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit +tie.trat\$
[o] scaled deviance = 136.84 (change = -1.406) at cycle 3
[o] d.f. = 49 (change = -3)
[o]
[i] ? \$fit -tie.trat\$
[o] scaled deviance = 138.25 (change = +1.406) at cycle 3
[o] d.f. = 52 (change = +3)
[o]
[i] ? \$fit +t2.ori\$
[o] scaled deviance = 137.78 (change = -0.4624) at cycle 3
[o] d.f. = 51 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit -t2.ori\$
[o] scaled deviance = 138.25 (change = +0.4624) at cycle 3

```

[o]          d.f. = 52    (change = +1    )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 137.37 (change = -0.8756) at cycle 3
[o]          d.f. = 49    (change = -3    )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 138.25 (change = +0.876) at cycle 3
[o]          d.f. = 52    (change = +3    )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 56
[o]
[o] y-variate  SOB
[o] weight    *
[o] offset    *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o]          link function is LOGARITHM
[o]          scale parameter is 1.000
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.ORI
[o]
[o]          estimate      s.e.      parameter
[o] 1          6.554      0.01174      1
[o] 2          0.01464    0.003268     TIE
[o] 3         -0.002405   0.0001797    T2
[o] 4         -0.005330   0.001111     TIE.ORI(2)
[o]          scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 520.12 at cycle 3
[o]          d.f. = 55
[o]
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 129.87 (change = -390.2) at cycle 3
[o]          d.f. = 54    (change = -1    )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 61.186 (change = -68.68) at cycle 3
[o]          d.f. = 53    (change = -1    )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 52.442 (change = -8.744) at cycle 3
[o]          d.f. = 52    (change = -1    )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 56
[o]
[o] y-variate  SOB
[o] weight    *
[o] offset    *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o]          link function is LOGARITHM
[o]          scale parameter is 2.636
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.ORI
[o]
[o]          estimate      s.e.      parameter
[o] 1          6.554      0.01907      1
[o] 2          0.01464    0.005307     TIE
[o] 3         -0.002405   0.0002918    T2
[o] 4         -0.005330   0.001803     TIE.ORI(2)
[o]          scale parameter taken as 2.636
[o]
[i] ? $d s$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates

```

```

[o] 1      0.000
[o] 2      0.02336      0.000
[o] 3      0.01889      0.005583      0.000
[o] 4      0.01915      0.005887      0.001824      0.000
[o]      1      2      3      4
[o]      scale parameter taken as 2.636
[o]
[i] ? $stop$

```

C) *Thlaspi arvense* de Estados Unidos e Inglaterra

```

[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? $units 56$
[i] ? $data ori trat tie sob$
[i] ? $factor ori 2 trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link l$
[i] ? $yvar sob$
[i] ? $dinput l1$
[i] File name? c:thlsob$6.prn
[i]      1      1      0      700
[i]      1      1      3      700
[i]      1      1      6      652
[i]      1      1      9      551
[i]      1      1      12     0
[i]      1      1      15     0
[i]      1      1      18     0
[i]      1      2      0      700
[i]      1      2      3      700
[i]      1      2      6      668
[i]      1      2      9      563
[i]      1      2      12     0
[i]      1      2      15     0
[i]      1      2      18     0
[i]      1      3      0      700
[i]      1      3      3      700
[i]      1      3      6      680
[i]      1      3      9      596
[i]      1      3      12     0
[i]      1      3      15     0
[i]      1      3      18     0
[i]      1      4      0      700
[i]      1      4      3      700
[i]      1      4      6      681
[i]      1      4      9      607
[i]      1      4      12     0
[i]      1      4      15     0
[i]      1      4      18     0
[i]      2      1      0      700
[i]      2      1      3      693
[i]      2      1      6      667
[i]      2      1      9      578
[i]      2      1      12     462
[i]      2      1      15     161
[i]      2      1      18     301
[i]      2      2      0      700
[i]      2      2      3      700
[i]      2      2      6      671
[i]      2      2      9      585
[i]      2      2      12     424
[i]      2      2      15     377
[i]      2      2      18     254
[i]      2      3      0      700
[i]      2      3      3      700
[i]      2      3      6      678
[i]      2      3      9      607
[i]      2      3      12     419
[i]      2      3      15     329
[i]      2      3      18     200
[i]      2      4      0      700
[i]      2      4      3      700
[i]      2      4      6      680

```

```

[i]      2      4      9      619
[i]      2      4      12     379
[i]      2      4      15     373
[i]      2      4      18     262
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 14519. at cycle 4
[o]      d.f. = 55
[o]
[i] ? $calc t2=tie*tie$
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 7539.1 (change = -6980.) at cycle 4
[o]      d.f. = 54 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 6283.2 (change = -1255.8) at cycle 5
[o]      d.f. = 53 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 3918.7 (change = -2365.) at cycle 5
[o]      d.f. = 52 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 3907.2 (change = -12.) at cycle 5
[o]      d.f. = 49 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 1845.2 (change = -2062.) at cycle 6
[o]      d.f. = 48 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 1837.1 (change = -8.) at cycle 6
[o]      d.f. = 45 (change = -3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 56
[o]
[o] y-variate SOB
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 1.000
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.ORI + T2.ORI + TIE.TRAT + T2.TRAT
[o]
[o] estimate      s.e.      parameter
[o] 1      6.482      0.01256      1
[o] 2      0.1944     0.007743     TIE
[o] 3     -0.03041     0.0007217     T2
[o] 4     -0.1700     0.006109     TIE.ORI(2)
[o] 5      0.02560     0.0006419     T2.ORI(2)
[o] 6      0.001053     0.006922     TIE.TRAT(2)
[o] 7      0.01543     0.006955     TIE.TRAT(3)
[o] 8      0.005918     0.006905     TIE.TRAT(4)
[o] 9      0.0004188     0.0005370     T2.TRAT(2)
[o] 10     -0.001030     0.0005467     T2.TRAT(3)
[o] 11     0.0001014     0.0005366     T2.TRAT(4)
[o] scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 429.73 at cycle 4
[o]      d.f. = 55
[o]
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 223.13 (change = -206.6) at cycle 4
[o]      d.f. = 54 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 185.97 (change = -37.17) at cycle 5

```

```

[o]          d.f. = 53      (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 115.98 (change = -69.98) at cycle 5
[o]          d.f. = 52      (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 115.64 (change = -0.3) at cycle 5
[o]          d.f. = 49      (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -tie.trat$
[o] scaled deviance = 115.98 (change = +0.3) at cycle 5
[o]          d.f. = 52      (change = +3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 54.96 (change = -61.03) at cycle 6
[o]          d.f. = 51      (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 54.56 (change = -0.4) at cycle 6
[o]          d.f. = 48      (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 54.96 (change = +0.4) at cycle 6
[o]          d.f. = 51      (change = +3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 56
[o]
[o] y-variate SOB
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 33.79
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.ORI + T2.ORI
[o]
[o]          estimate      s.e.      parameter
[o] 1          6.482      0.07301      1
[o] 2          0.2000      0.03740      TIE
[o] 3         -0.03053      0.003712      T2
[o] 4         -0.1701      0.03551      TIE.ORI(2)
[o] 5          0.02561      0.003731      T2.ORI(2)
[o] scale parameter taken as 33.79
[o]
[i] ? $d s$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o] 1          0.000
[o] 2          0.1003      0.000
[o] 3          0.07159      0.04085      0.000
[o] 4          0.07483      0.06872      0.03265      0.000
[o] 5          0.07386      0.03449      0.007285      0.03899      0.000
[o]          1          2          3          4          5
[o] scale parameter taken as 33.79
[o]
[i] ? $stop$

```

D) *Vaccaria hispanica* de Estados Unidos e Inglaterra

```

[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? $units 40$
[i] ? $data ori trat tie sob$
[i] ? $factor ori 2 trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link l$
[i] ? $dinput l1$
[i] ? $yvar sob$
[i] File name? c:vacsob40.prn

```

[i]	1	1	0	700
[i]	1	1	3	668
[i]	1	1	6	655
[i]	1	1	9	68
[i]	1	1	12	20
[i]	1	2	0	700
[i]	1	2	3	652
[i]	1	2	6	630
[i]	1	2	9	148
[i]	1	2	12	33
[i]	1	3	0	700
[i]	1	3	3	685
[i]	1	3	6	644
[i]	1	3	9	47
[i]	1	3	12	9
[i]	1	4	0	700
[i]	1	4	3	662
[i]	1	4	6	649
[i]	1	4	9	97
[i]	1	4	12	8
[i]	2	1	0	700
[i]	2	1	3	670
[i]	2	1	6	659
[i]	2	1	9	9
[i]	2	1	12	0
[i]	2	2	0	700
[i]	2	2	3	682
[i]	2	2	6	666
[i]	2	2	9	31
[i]	2	2	12	0
[i]	2	3	0	700
[i]	2	3	3	690
[i]	2	3	6	668
[i]	2	3	9	9
[i]	2	3	12	0
[i]	2	4	0	700
[i]	2	4	3	686
[i]	2	4	6	678
[i]	2	4	9	2
[i]	2	4	12	0

[i] ? \$fit 1\$
[o] scaled deviance = 13878. at cycle 4
[o] d.f. = 39
[o]
[i] ? \$calc t2=tie*tie\$
[i] ? \$fit +tie\$
[o] scaled deviance = 5750.6 (change = -8127.) at cycle 5
[o] d.f. = 38 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit +t2\$
[o] scaled deviance = 1661.9 (change = -4089.) at cycle 4
[o] d.f. = 37 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit +tie.ori\$
[o] scaled deviance = 1632.3 (change = -29.6) at cycle 4
[o] d.f. = 36 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit +tie.trat\$
[o] scaled deviance = 1621.2 (change = -11.1) at cycle 4
[o] d.f. = 33 (change = -3)
[o]
[i] ? \$fit +t2.ori\$
[o] scaled deviance = 1513.2 (change = -108.0) at cycle 5
[o] d.f. = 32 (change = -1)
[o]
[i] ? \$fit +t2.trat\$
[o] scaled deviance = 1481.2 (change = -32.0) at cycle 5
[o] d.f. = 29 (change = -3)
[o]
[i] ? \$d me\$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 40
[o]
[o] y-variate SOB

```

[o] weight      *
[o] offset      *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 1.000
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.ORI + T2.ORI + TIE.TRAT + T2.TRAT
[o]
[o] estimate      s.e.      parameter
[o] 1          6.454      0.01363      1
[o] 2          0.2144     0.01293     TIE
[o] 3         -0.04323    0.001774    T2
[o] 4          0.08440     0.01085    TIE.ORI(2)
[o] 5         -0.01667    0.001627    T2.ORI(2)
[o] 6         -0.03476     0.01483    TIE.TRAT(2)
[o] 7          0.02440     0.01547    TIE.TRAT(3)
[o] 8          0.008948    0.01525    TIE.TRAT(4)
[o] 9          0.007356    0.002139    T2.TRAT(2)
[o] 10         -0.004464    0.002330    T2.TRAT(3)
[o] 11        -0.001048    0.002267    T2.TRAT(4)
[o] scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 297.85 at cycle 4
[o] d.f. = 39
[o]
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 123.42 (change = -174.43) at cycle 5
[o] d.f. = 38 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 35.668 (change = -87.76) at cycle 4
[o] d.f. = 37 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 35.034 (change = -0.634) at cycle 4
[o] d.f. = 36 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit -tie.ori$
[o] scaled deviance = 35.668 (change = +0.634) at cycle 4
[o] d.f. = 37 (change = +1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 35.430 (change = -0.238) at cycle 4
[o] d.f. = 34 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -tie.trat$
[o] scaled deviance = 35.668 (change = +0.238) at cycle 4
[o] d.f. = 37 (change = +3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 34.037 (change = -1.63) at cycle 5
[o] d.f. = 36 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit -t2.ori$
[o] scaled deviance = 35.668 (change = +1.631) at cycle 4
[o] d.f. = 37 (change = +1 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 35.106 (change = -0.562) at cycle 4
[o] d.f. = 34 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 35.668 (change = +0.562) at cycle 4
[o] d.f. = 37 (change = +3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 40
[o]

```

```

[o] y-variate SOB
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 46.59
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2
[o]
[o] estimate s.e. parameter
[o] 1 6.459 0.09275 1
[o] 2 0.2463 0.05140 TIE
[o] 3 -0.04923 0.006168 T2
[o] scale parameter taken as 46.59
[o]
[i] ? $d s$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o] 1 0.000
[o] 2 0.1339 0.000
[o] 3 0.08996 0.05714 0.000
[o] 1 2 3
[o] scale parameter taken as 46.59
[o]
[i] ? $stop$

```

8.4.2. Semillas germinadas después de haber sido recuperadas del suelo (no hubo germinación o fue mínima en *Aegilops cylindrica* y *Thlaspi arvense* de los Estados Unidos).

Ori = origen (1 EUA, 2 Inglaterra), trat = tratamiento (1 testigo, 2 fungicida, 3 insecticida, 4 fungicida más insecticida), tie = tiempo en meses, ger = germinación total.

A) *Aegilops cylindrica* de Inglaterra

```

[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? $units 24$
[i] ? $data trat tie ger$
[i] ? $factor trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link l$
[i] ? $yvar ger$
[i] ? $dinput l$
[i] File name? c:aegige24.prn
[i] 1 0 674
[i] 1 3 411
[i] 1 6 79
[i] 1 9 20
[i] 1 12 22
[i] 1 15 0
[i] 2 0 629
[i] 2 3 369
[i] 2 6 56
[i] 2 9 39
[i] 2 12 10
[i] 2 15 0
[i] 3 0 680
[i] 3 3 448
[i] 3 6 85
[i] 3 9 45
[i] 3 12 34
[i] 3 15 0
[i] 4 0 689
[i] 4 3 477
[i] 4 6 84
[i] 4 9 6
[i] 4 12 10
[i] 4 15 0
[i] ? $fit l$
[o] scaled deviance = 7595. at cycle 5

```

```

[o]          d.f. = 23
[o]
[i] ? $calc t2=tie*tie$
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 480.16 (change = -7115.) at cycle 4
[o]          d.f. = 22 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 327.34 (change = -152.8) at cycle 4
[o]          d.f. = 21 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 301.33 (change = -26.006) at cycle 4
[o]          d.f. = 18 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 253.56 (change = -47.77) at cycle 4
[o]          d.f. = 15 (change = -3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 24
[o]
[o] y-variate GER
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 1.000
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.TRAT + T2.TRAT
[o]
[o] estimate      s.e.      parameter
[o] 1          6.541      0.01877      1
[o] 2         -0.1863     0.02391      TIE
[o] 3        -0.01688     0.003217     T2
[o] 4         -0.03295     0.03324     TIE.TRAT(2)
[o] 5          0.001585     0.03015     TIE.TRAT(3)
[o] 6           0.1612     0.03547     TIE.TRAT(4)
[o] 7          0.001629     0.004638     T2.TRAT(2)
[o] 8          0.005338     0.003996     T2.TRAT(3)
[o] 9         -0.02861     0.005766     T2.TRAT(4)
[o] scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 337.71 at cycle 5
[o]          d.f. = 23
[o]
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 21.350 (change = -316.4) at cycle 4
[o]          d.f. = 22 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 14.555 (change = -6.795) at cycle 4
[o]          d.f. = 21 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 13.399 (change = -1.15633) at cycle 4
[o]          d.f. = 18 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -tie.trat$
[o] scaled deviance = 14.555 (change = +1.156) at cycle 4
[o]          d.f. = 21 (change = +3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 12.797 (change = -1.7579) at cycle 4
[o]          d.f. = 18 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 14.555 (change = +1.758) at cycle 4

```

```

[o]          d.f. = 21      (change = +3  )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o]   number of units is  24
[o]
[o]   y-variate  GER
[o]   weight     *
[o]   offset     *
[o]
[o]   probability distribution is POISSON
[o]           link function is LOGARITHM
[o]           scale parameter is 22.49
[o]
[o]   terms =  1 + TIE + T2
[o]
[o]           estimate      s.e.      parameter
[o]   1           6.545      0.08877      1
[o]   2          -0.1707     0.06356     TIE
[o]   3          -0.01861    0.008021    T2
[o]   scale parameter taken as 22.49
[o]
[i] ? $d s$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o]   1           0.000
[o]   2           0.1337      0.000
[o]   3           0.08656     0.07088      0.000
[o]           1           2           3
[o]   scale parameter taken as 22.49
[o]
[i] ? $stop$

```

B) *Polygonum convolvulus* de Estados Unidos e Inglaterra

```

[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? $units 56$
[i] ? $data ori trat tie ger$
[i] ? $factor ori 2 trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link l$
[i] ? $yvar ger$
[i] ? $dinput ll$
[i] File name? C:\polger56.prn
[i]           1           1           0           15
[i]           1           1           3           38
[i]           1           1           6           48
[i]           1           1           9           14
[i]           1           1          12          244
[i]           1           1          15           74
[i]           1           1          18           66
[i]           1           2           0           20
[i]           1           2           3           63
[i]           1           2           6          118
[i]           1           2           9           17
[i]           1           2          12          223
[i]           1           2          15           62
[i]           1           2          18           54
[i]           1           3           0           19
[i]           1           3           3           41
[i]           1           3           6           41
[i]           1           3           9           14
[i]           1           3          12          170
[i]           1           3          15           67
[i]           1           3          18           55
[i]           1           4           0           22
[i]           1           4           3           98
[i]           1           4           6           57
[i]           1           4           9           19
[i]           1           4          12          136
[i]           1           4          15           56

```

```

[i]          1          4          18          53
[i]          2          1          0          8
[i]          2          1          3         138
[i]          2          1          6          44
[i]          2          1          9          29
[i]          2          1         12         294
[i]          2          1         15          55
[i]          2          1         18          34
[i]          2          2          0          7
[i]          2          2          3         126
[i]          2          2          6          67
[i]          2          2          9          35
[i]          2          2         12         281
[i]          2          2         15          80
[i]          2          2         18          47
[i]          2          3          0          6
[i]          2          3          3          46
[i]          2          3          6          70
[i]          2          3          9          31
[i]          2          3         12         225
[i]          2          3         15          56
[i]          2          3         18          59
[i]          2          4          0          11
[i]          2          4          3         183
[i]          2          4          6         113
[i]          2          4          9          26
[i]          2          4         12         212
[i]          2          4         15          63
[i]          2          4         18          47
[o] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 3091.2 at cycle 4
[o]      d.f. = 55
[o]
[i] ? $calc t2=tie*tie$
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 2920.8 (change = -170.4) at cycle 4
[o]      d.f. = 54 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 2289.2 (change = -631.5) at cycle 4
[o]      d.f. = 53 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 2266.8 (change = -22.5) at cycle 4
[o]      d.f. = 52 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 2239.6 (change = -27.2) at cycle 4
[o]      d.f. = 49 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 2178.7 (change = -60.9) at cycle 4
[o]      d.f. = 48 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 2141.0 (change = -37.7) at cycle 4
[o]      d.f. = 45 (change = -3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 56
[o]
[o] y-variate GER
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 1.000
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.ORI + T2.ORI + TIE.TRAT + T2.TRAT
[o]
[o] estimate      s.e.      parameter
[o] 1          3.160      0.05431      1

```

```

[o]      2      0.2492      0.01594      TIE
[o]      3     -0.01044     0.0009441     T2
[o]      4      0.09513      0.01093      TIE.ORI(2)
[o]      5     -0.005951     0.0007643     T2.ORI(2)
[o]      6      0.03353      0.01472      TIE.TRAT(2)
[o]      7     -0.06513      0.01573      TIE.TRAT(3)
[o]      8      0.01519      0.01533      TIE.TRAT(4)
[o]      9     -0.002201     0.001036     T2.TRAT(2)
[o]     10      0.003754     0.001081     T2.TRAT(3)
[o]     11     -0.002000     0.001086     T2.TRAT(4)
[o]      scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit l$
[o] scaled deviance = 63.931 at cycle 4
[o]      d.f. = 55
[o]
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 60.406 (change = -3.525) at cycle 4
[o]      d.f. = 54      (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 47.345 (change = -13.061) at cycle 4
[o]      d.f. = 53      (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 46.881 (change = -0.464) at cycle 4
[o]      d.f. = 52      (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit -tie.ori$
[o] scaled deviance = 47.345 (change = +0.464) at cycle 4
[o]      d.f. = 53      (change = +1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 46.783 (change = -0.562) at cycle 4
[o]      d.f. = 50      (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -tie.trat$
[o] scaled deviance = 47.345 (change = +0.562) at cycle 4
[o]      d.f. = 53      (change = +3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 47.200 (change = -0.145) at cycle 4
[o]      d.f. = 52      (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit -t2.ori$
[o] scaled deviance = 47.345 (change = +0.145) at cycle 4
[o]      d.f. = 53      (change = +1 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 46.928 (change = -0.417) at cycle 4
[o]      d.f. = 50      (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 47.345 (change = +0.417) at cycle 4
[o]      d.f. = 53      (change = +3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o]      number of units is 56
[o]
[o]      y-variate GER
[o]      weight *
[o]      offset *
[o]
[o]      probability distribution is POISSON
[o]      link function is LOGARITHM
[o]      scale parameter is 48.35
[o]
[o]      terms = 1 + TIE + T2
[o]
[o]      estimate      s.e.      parameter

```

```

[o]      1      3.165      0.3764      1
[o]      2      0.2963      0.08170      TIE
[o]      3      -0.01372      0.004054      T2
[o]      scale parameter taken as 48.35
[o]
[i] ? $d s$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o]      1      0.000
[o]      2      0.4505      0.000
[o]      3      0.3734      0.08562      0.000
[o]          1          2          3
[o]      scale parameter taken as 48.35
[o]
[i] ? $stop$

```

C) *Thlaspi arvense* de Inglaterra

```

[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? $units 28$
[i] ? $data trat tie ger$
[i] ? $factor trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link l$
[i] ? $yvar ger$
[i] ? $dinput ll$
[i] File name? c:thlige28.prn
[i]      1      0      650
[i]      1      3      462
[i]      1      6      130
[i]      1      9      349
[i]      1      12     251
[i]      1      15      0
[i]      1      18      0
[i]      2      0      640
[i]      2      3      418
[i]      2      6      209
[i]      2      9      334
[i]      2      12     303
[i]      2      15      2
[i]      2      18      4
[i]      3      0      655
[i]      3      3      349
[i]      3      6      206
[i]      3      9      164
[i]      3      12     250
[i]      3      15      1
[i]      3      18      1
[i]      4      0      635
[i]      4      3      304
[i]      4      6      151
[i]      4      9      317
[i]      4      12     257
[i]      4      15      0
[i]      4      18      1
[i] ? $fit l$
[o] scaled deviance = 6162.5 at cycle 4
[o]      d.f. = 27
[o]
[i] ? $calc t2=tie*tie$
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 2059.7 (change = -4103.) at cycle 5
[o]      d.f. = 26 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 1873.7 (change = -186.) at cycle 6
[o]      d.f. = 25 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 1829.4 (change = -44.) at cycle 6
[o]      d.f. = 22 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$

```

```

[o] scaled deviance = 1817.3 (change = -12.) at cycle 6
[o] d.f. = 19 (change = -3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 28
[o]
[o] y-variate GER
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON
[o] link function is LOGARITHM
[o] scale parameter is 1.000
[o]
[o] terms = 1 + TIE + T2 + TIE.TRAT + T2.TRAT
[o]
[o] estimate s.e. parameter
[o] 1 6.329 0.01967 1
[o] 2 -0.02744 0.01152 TIE
[o] 3 -0.008289 0.0009280 T2
[o] 4 0.009938 0.01427 TIE.TRAT(2)
[o] 5 -0.05856 0.01527 TIE.TRAT(3)
[o] 6 -0.04193 0.01478 TIE.TRAT(4)
[o] 7 0.0001798 0.001218 T2.TRAT(2)
[o] 8 0.003256 0.001299 T2.TRAT(3)
[o] 9 0.003107 0.001244 T2.TRAT(4)
[o] scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit 1$
[o] scaled deviance = 70.732 at cycle 4
[o] d.f. = 27
[o]
[i] ? $fit +tie$
[o] scaled deviance = 23.641 (change = -47.09) at cycle 5
[o] d.f. = 26 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 21.506 (change = -2.13) at cycle 6
[o] d.f. = 25 (change = -1 )
[o]
[i] ? $fit -t2$
[o] scaled deviance = 23.641 (change = +2.13) at cycle 5
[o] d.f. = 26 (change = +1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 23.178 (change = -0.463) at cycle 5
[o] d.f. = 23 (change = -3 )
[o]
[i] ? $fit -tie.trat$
[o] scaled deviance = 23.641 (change = +0.46) at cycle 5
[o] d.f. = 26 (change = +3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 21.192 (change = -2.45) at cycle 6
[o] d.f. = 22 (change = -4 )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 23.641 (change = +2.45) at cycle 5
[o] d.f. = 26 (change = +4 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o] number of units is 28
[o]
[o] y-variate GER
[o] weight *
[o] offset *
[o]
[o] probability distribution is POISSON

```

```

[o]          link function is LOGARITHM
[o]          scale parameter is 87.12
[o]
[o] terms = 1 + TIE
[o]
[o]          estimate      s.e.      parameter
[o] 1          6.460      0.1517      1
[o] 2         -0.1405     0.02260     TIE
[o]          scale parameter taken as 87.12
[o]
[i] ? $d s$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o] 1          0.000
[o] 2          0.1678      0.000
[o]          1          2
[o]          scale parameter taken as 87.12
[o]
[i] ? $stop$

```

D) *Vaccaria hispanica* de Estados Unidos e Inglaterra

```

[o] GLIM 3.77 update 0 (copyright)1985 Royal Statistical Society, London
[o]
[i] ? $units 40$
[i] ? $data ori trat tie ger$
[i] ? $factor ori 2 trat 4$
[i] ? $error p$
[i] ? $link l$
[i] ? $yvar ger$
[i] ? $dinput l1$
[i] File name? C:\vacger40.prn
[i]          1          1          0          69
[i]          1          1          3          579
[i]          1          1          6          301
[i]          1          1          9          26
[i]          1          1          12         6
[i]          1          2          0          58
[i]          1          2          3          561
[i]          1          2          6          107
[i]          1          2          9          40
[i]          1          2          12         4
[i]          1          3          0          59
[i]          1          3          3          477
[i]          1          3          6          164
[i]          1          3          9          14
[i]          1          3          12         1
[i]          1          4          0          50
[i]          1          4          3          207
[i]          1          4          6          172
[i]          1          4          9          2
[i]          1          4          12         3
[i]          2          1          0          0
[i]          2          1          3          487
[i]          2          1          6          261
[i]          2          1          9          0
[i]          2          1          12         0
[i]          2          2          0          0
[i]          2          2          3          513
[i]          2          2          6          251
[i]          2          2          9          5
[i]          2          2          12         0
[i]          2          3          0          0
[i]          2          3          3          391
[i]          2          3          6          373
[i]          2          3          9          3
[i]          2          3          12         0
[i]          2          4          0          0
[i]          2          4          3          289
[i]          2          4          6          339
[i]          2          4          9          0
[i]          2          4          12         0
[i] ? $fit l$
[o] scaled deviance = 9515. at cycle 5

```

```

[o]          d.f. =    39
[o]
[i] ? $calc t2=tie*tie$
[i] ? $fit +ties$
[o] scaled deviance = 8202. (change = -1313.) at cycle 5
[o]          d.f. =    38 (change =    -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 1179.8 (change = -7022.) at cycle 5
[o]          d.f. =    37 (change =    -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$
[o] scaled deviance = 1156.5 (change = -23.3) at cycle 5
[o]          d.f. =    36 (change =    -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 1060.7 (change = -95.8) at cycle 5
[o]          d.f. =    33 (change =    -3 )
[o]
[i] ? $fit +t2.ori$
[o] scaled deviance = 1059.1 (change =  -1.6) at cycle 5
[o]          d.f. =    32 (change =    -1 )
[o]
[i] ? $fit -t2.ori$
[o] scaled deviance = 1060.7 (change =  +1.6) at cycle 5
[o]          d.f. =    33 (change =  +1 )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 966.5 (change = -94.2) at cycle 5
[o]          d.f. =    30 (change =    -3 )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o]   number of units is 40
[o]
[o]   y-variate GER
[o]   weight      *
[o]   offset      *
[o]
[o]   probability distribution is POISSON
[o]   link function is LOGARITHM
[o]   scale parameter is 1.000
[o]
[o]   terms = 1 + TIE + T2 + TIE.ORI + TIE.TRAT + T2.TRAT
[o]
[o]           estimate      s.e.      parameter
[o]    1           3.586      0.05441      1
[o]    2           1.374      0.03224      TIE
[o]    3          -0.1717     0.004427     T2
[o]    4           0.02896     0.006003     TIE.ORI(2)
[o]    5           0.002300     0.02906     TIE.TRAT(2)
[o]    6          -0.07067     0.02883     TIE.TRAT(3)
[o]    7           -0.3151     0.03015     TIE.TRAT(4)
[o]    8          -0.007225     0.005335     T2.TRAT(2)
[o]    9           0.007852     0.005194     T2.TRAT(3)
[o]   10           0.04258     0.005238     T2.TRAT(4)
[o]   scale parameter taken as 1.000
[o]
[i] ? $calc %s=%x2/%df$
[i] ? $scale %s$
[w] -- model changed
[i] ? $fit l$
[o] scaled deviance = 30.633 at cycle 5
[o]          d.f. =    39
[o]
[i] ? $fit +ties$
[o] scaled deviance = 26.407 (change = -4.226) at cycle 5
[o]          d.f. =    38 (change =    -1 )
[o]
[i] ? $fit +t2$
[o] scaled deviance = 3.7986 (change = -22.61) at cycle 5
[o]          d.f. =    37 (change =    -1 )
[o]
[i] ? $fit +tie.ori$

```

```

[o] scaled deviance = 3.7234 (change = -0.075) at cycle 5
[o]      d.f. = 36      (change = -1   )
[o]
[i] ? $fit -tie.ori$
[o] scaled deviance = 3.7986 (change = +0.075) at cycle 5
[o]      d.f. = 37      (change = +1   )
[o]
[i] ? $fit +tie.trat$
[o] scaled deviance = 3.4900 (change = -0.3086) at cycle 5
[o]      d.f. = 34      (change = -3   )
[o]
[i] ? $fit -tie.trat$
[o] scaled deviance = 3.7986 (change = +0.309) at cycle 5
[o]      d.f. = 37      (change = +3   )
[o]
[i] ? $fit +t2.trat$
[o] scaled deviance = 3.6299 (change = -0.169) at cycle 5
[o]      d.f. = 34      (change = -3   )
[o]
[i] ? $fit -t2.trat$
[o] scaled deviance = 3.7986 (change = +0.169) at cycle 5
[o]      d.f. = 37      (change = +3   )
[o]
[i] ? $d me$
[o] Current model:
[o]
[o]   number of units is 40
[o]
[o]   y-variate GER
[o]   weight      *
[o]   offset      *
[o]
[o]   probability distribution is POISSON
[o]   link function is LOGARITHM
[o]   scale parameter is 310.6
[o]
[o]   terms = 1 + TIE + T2
[o]
[o]           estimate      s.e.      parameter
[o]   1         3.606        0.9504      1
[o]   2         1.292        0.4744     TIE
[o]   3        -0.1608       0.05563    T2
[o]   scale parameter taken as 310.6
[o]
[i] ? $d ss$
[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o]   1         0.000
[o]   2         1.399        0.000
[o]   3         0.9066       0.5281      0.000
[o]           1         2         3
[o]   scale parameter taken as 310.6
[o]
[i] ? $stop$

```