



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN BOTÁNICA

**ÍNDICE DE SINANTROPÍA, CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE
ESPECIES DEL GÉNERO *Physalis*, SUBGÉNERO *Rydbergis*,
SECCIÓN *Angulatae***

JOSÉ ANTONIO LÓPEZ SANDOVAL

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

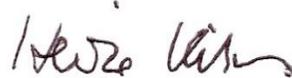
DICIEMBRE 2014

La presente tesis titulada: **Índice de sinantropía, crecimiento y distribución de especies del género *Physalis*, Subgénero *Rydbergis*, Sección *Angulatae***, realizada por el alumno **JOSÉ ANTONIO LÓPEZ SANDOVAL**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**DOCTOR EN CIENCIAS
BOTÁNICA**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA



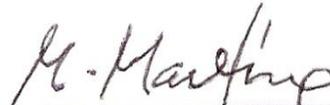
DRA. HEIKE VIBRANS LINDEMANN

ASESOR



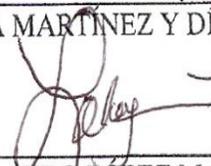
DRA. OFELIA VARGAS PONCE

ASESOR



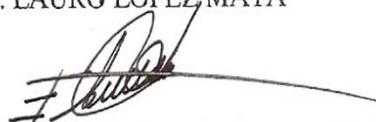
DRA. MAHINDA MARTINEZ Y DÍAZ DE SALAS

ASESOR



DR. LAURO LÓPEZ MATA

ASESOR



DR. EBANDRO USCANGA MORTERA

Montecillo, Texcoco, Estado de México, diciembre de 2014.

**ÍNDICE DE SINANTROPÍA, CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE
ESPECIES DEL GÉNERO *Physalis*, SUBGÉNERO *Rydbergis*, SECCIÓN
*Angulatae***

José Antonio López Sandoval

Colegio de Postgraduados, 2014

A la maleza o especies sinantrópicas se les han atribuido características morfológicas y fisiológicas particulares que les han servido para prosperar en ambientes modificados por el ser humano. El género grande y neotropical *Physalis* (Solanaceae) está subdividido en cuatro subgéneros, uno de ellos, *Rydbergis* está dividido en nueve secciones y la sección *Angulatae* se conforma por 10 especies. Todas son sinantrópicas en diferentes niveles, y abarcan dos especies cultivadas con poblaciones malezoides. Estas características las hace un modelo ideal para hacer estudios morfológicos, fisiológicos y de distribución que evalúen la adaptación de estas especies a ambientes antropógenas. En el primer capítulo contestamos la pregunta sobre el nivel de sinantropía de cada especie en relación con sus parientes, con un índice sencillo desarrollado a partir de propuestas previas en la literatura. El índice tiene como fundamento los datos de etiquetas de herbario de un juego grande de ejemplares verificados de siete herbarios principales. En el segundo capítulo se determina la correlación del nivel de sinantropía de ocho especies de la sección *Angulatae* con varios parámetros morfológicos, fisiológicos y de crecimiento. Los datos se obtuvieron en experimentos a cielo abierto en dos ambientes contrastantes, uno en una región templada y otro en el trópico seco, uno sin y el otro con riego. Se encontraron correlaciones fuertes entre el nivel de sinantropía y algunos parámetros de crecimiento, como biomasa total y número de frutos y semillas para seis especies que crecen en hábitats más o menos similares, pero no todos los parámetros fisiológicos reaccionaron de la manera esperada. En el tercer capítulo se reporta la identificación de variables ambientales que determinan la distribución potencial para las 10 especies de la sección. Se empleó el algoritmo de Maxent con los datos climáticos convencionales, pero además con datos sobre suelos, exposición y vegetación. Encontramos que varios de estos factores no convencionales fueron los que contribuyeron en mayor grado para explicar las distribuciones.

Palabras clave: Malezas, hábitats perturbados, evolución, modelos de distribución, análisis de crecimiento comparativo

**SYNANTHROPY INDEX, GROWTH AND DISTRIBUTION OF SPECIES OF THE
GENUS *Physalis*, SUBGENUS *Rydbergis*, SECTION *Angulatae***

José Antonio López Sandoval

Colegio de Postgraduados, 2014

A number of morphological and physiological characters have been attributed to weeds or synanthropy species that help them prosper in environments strongly modified by human beings. The large and neotropical genus *Physalis* (Solanaceae) is divided in four subgenera. One of them, *Rydbergis*, contains nine sections, among them, the section *Angulatae* with 10 species. All of them are synanthropy to different degrees, and two are cultivated, with weedy populations. These characteristics make them an ideal model for morphological, physiological and distributional studies that evaluate the adaptation of these species to anthropogenic habitats. In the first chapter, we answer the question of how weedy each species is in relation to its relatives, with the help of a simple index developed from previously published work. It is based on the herbarium label data of a large, verified dataset from seven major herbaria. The second chapter determines the relationship between the level of synanthropy in eight species of the studied group, and various morphological, physiological and growth parameters. It is based on field experiments in two contrasting environments, temperate and dry tropics, without and with irrigation. We found strong correlations between weediness and various growth parameters such as total biomass or number of fruit and seeds for six species that grow in somewhat similar habitats; however, not all physiological characters responded in the expected way. The third chapter reports on the identification of environmental variables that determine the potential distribution of all of the species of the section. We used the Maxent algorithm with both standard climatic data, and additional soil, exposition and vegetation data. We found that several of these additional factors contributed most to explain the distributions.

Key words: Weeds, disturbed habitats, evolution, modelling distributions, comparative growth analysis

AGRADECIMIENTOS

A mi Consejo Particular, gracias por su apoyo así como por la sabiduría que me transmitieron en el desarrollo de mi formación profesional, en especial a la Dra. Heike, Dr. Lauro, Dr. Ebandro, Dra Ofelia y Dra. Mahinda, por haber guiado el desarrollo de este trabajo y llegar a la culminación del mismo. Gracias Doctores por pulir esta rara amalgama de Ingeniero Agrónomo Fitotecnista y aprendiz de Biólogo.

Al Dr. Escalante y a la M. en C. Tere porque desde la maestría me han compartido sus conocimientos y amistad.

Un agradecimiento al M en C. Antonio García Esteva por su apoyo para el cultivo de las especies de *Physalis* y las facilidades otorgadas para la toma de datos.

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (convenio No. 85447) para llevar a cabo mis estudios de doctorado.

Al Colegio de Postgraduados, porque en sus aulas recibí el conocimiento intelectual y humano de cada uno de los docentes. Gracias Colegio por formarme en la maestría y doctorado, por ser mi segunda *alma mater*.

Agradezco a mis amigos que de una u otra forma estuvieron conmigo, gracias por apoyarme a culminar con esta gran meta, les dedico todo el trabajo ímprobo y tiempo que entregué a esta tesis: Yona, Yasmani, Julio, Josué, Ricardo y al equipo las Aguilas de San Bernardino. A la familia Vega de Tlaquiltenango (gracias por su hospedaje y calurosa estancia) y a Marco Antonio (sobrino), Edgar (compadre) y Aurelio (compadre).

A mis amigos y compañeros de clases, que espero que su amistad sea duradera: Cid, Mariana, Iris, Connie, Nestor, Patricio, Matt Care y Premio Nobel (Cristóbal).

DEDICATORIA

A San Bernardino de Siena, Santo patrono de San Bernardino, Texcoco gracias por cobijarme con tu manto.

A ti (Silvia) que me sabes tanto, porque a pesar de que has pasado por momentos muy difíciles no has flaqueado, te admiro y te respeto. Te amo. Espero reponer el tiempo que no he estado contigo.

A Gloria, Cristina y Ernesto, mi mamá, hermana y hermano, porque siempre me han apoyado y sé que en momentos difíciles puedo contar con Ustedes. Mil gracias.

A mis sobrinos, sobrinas, cuñados, cuñadas, concuños, concuñas, suegra, suegro, tíos, tías, primos, primas, ahijados, ahijadas, compadres, comadres porque sé que puedo contar con Ustedes. Dejé de compartir muchos momentos familiares y espero recuperarlos.

A Frida (Schnauzer), Maylo (Fox Terrier) Persea y Dalhia (Xoloitzcuintli), por hacerme la vida más agradable.

CONTENIDO

	Página
AGRADECIMIENTOS	iv
DEDICATORIA.....	v
CONTENIDO.....	vi
LISTA DE CUADROS	viii
LISTA DE FIGURAS	x
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPÍTULO 1. HOW TO MEASURE WEEDINESS? A COMPARISON OF DIFFERENT INDICES WITH A GROUP OF MEXICAN <i>Physalis</i> (SOLANACEAE) SPECIES	7
Abstract	7
Resumen	8
Introduction	9
Materials and methods	11
Results and discussion.....	14
Conclusion.....	18
References	19
CAPÍTULO 2. SINANTROPÍA Y SU RELACIÓN CON EL CRECIMIENTO Y LA MORFOLOGÍA DE ESPECIES DE <i>Physalis</i>	21
Resumen	21
Introducción	22
Materiales y métodos	25
Resultados	33
Discusión.....	46
Conclusión.....	49
Literatura citada.....	50
CAPÍTULO 3. MODELADO DE LOS FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES SINANTRÓPICAS DE <i>Physalis</i> .	52
Resumen	52

Abstract	53
Introducción	54
Materiales y métodos	58
Resultados	62
Discusión.....	72
Conclusiones	77
Literatura citada.....	78
CONCLUSIONES GENERALES	81

LISTA DE CUADROS

Página

CAPÍTULO 1

Table 1. Number and percentage of specimens collected in different types of habitat for each of the study species.	12
Table 2. Comparison of three different indices, the Hart index, the proposed index and the Nuorteva index.	15

CAPÍTULO 2

Página

Cuadro 1. Análisis de suelos en los dos ambientes de estudio (Tlaquiltenango y Texcoco).	27
Cuadro 2. Datos de procedencia de las ocho especies sinantrópicas del género <i>Physalis</i> estudiadas.	28
Cuadro 3. Índice de sinantropía de las ocho especies de la sección <i>Angulatae</i>	31
Cuadro 4. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> evaluadas en la etapa vegetativa en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango.	35
Cuadro 5. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> evaluadas en la etapa de botones florales en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango.	36
Cuadro 6. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> evaluadas en la etapa de floración en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango.	37
Cuadro 7. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> evaluadas en la etapa de fructificación en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango.	38
Cuadro 8. Coeficientes de determinación (R^2) obtenidos para las correlaciones entre las variables morfológicas y la etapa vegetativa, de botones, floración y fructificación para ocho y seis especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> en Texcoco y Tlaquiltenango.	44
Cuadro 9. Coeficientes de determinación obtenidos para las correlaciones entre las variables fisiológicas y las etapas vegetativas, botones florales, floración y fructificación para ocho y seis especies.	45

CAPÍTULO 3

Página

Cuadro 1. Especies, acrónimos, y número de registros de las 10 especies de <i>Physalis</i> empleados en el modelado de su distribución potencial.	59
Cuadro 2. Capas de los predictores ambientales empleadas en el modelado de la distribución potencial de las 10 especies de <i>Physalis</i>	61
Cuadro 3. Distribución potencial de las 10 especies de la sección <i>Angulatae</i> y sus coincidencias con los tipos de vegetación propuestos por Villaseñor y Ortiz (2014).	66
Cuadro 4. Porcentaje de la importancia total y relativa de los predictores ambientales particulares producidos en el modelado en Maxent.	68
Cuadro 5. Áreas bajo la curva (AUC) operada por el receptor (ROC), para los datos de entrenamiento y los de prueba de los modelos resultantes.	72

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

	Página
Figure 1. Comparison of the three weediness indices treated in this work.	16
Figure 2. Comparing frequency with weediness: the relationship of absolute number of collections (A), number of collections in disturbed sites (B) and in cultivated fields as agrestal (C) with the proposed index.....	18

CAPÍTULO 2

Figura 1. Distribución de la temperatura máxima, mínima (media decenal) y precipitación (media decenal) registradas durante el ciclo del cultivo en Montecillo, Texcoco (A) (Estación Agrometeorológica de Montecillo, 2013) y Tlaquiltenango, Morelos (B) (Estación Agrometeorológica de Tlaquiltenango, 2012).....	26
Figura 2. Área foliar, biomasa total, tasa de crecimiento absoluto y tasa de asimilación neta de las especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> en dos ambientes: A. Texcoco B. Tlaquiltenango.	41

CAPÍTULO 3

Figura 1. Distribución conocida y potencial de las especies sinantrópicas del género <i>Physalis</i> , subgénero <i>Rydbergis</i> , sección <i>Angulatae</i>	64
Figura 2. Distribución conocida y potencial de las 10 especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> . 65	
Figura 3. Estadística descriptiva de los predictores ambientales determinantes de la distribución potencial de las 10 especies de <i>Physalis</i> sección <i>Angulatae</i>	70

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las malezas son especies no cultivadas que prosperan en ambientes antropógenas, aquellos transformados y dominados por humanos. En una acepción amplia, en esta investigación especie sinantrópica es sinónimo del término maleza, en el sentido de Baker (1974), Espinosa-García y Sarukhán (1997), Villaseñor y Espinosa-García (1998), Espinosa-García *et al.* (2004) y Rzedowski (1978). La modificación de ambientes naturales y agroecosistemas por prácticas de manejo han influido en la evolución y distribución de las especies sinantrópicas (Williamson, 1996). Además estas especies presentan una microevolución de biotipos por procesos de presión selectiva (Pimentel, 2002). El manejo, traslado y selección incluso, promueven el desarrollo de nuevas especies mediante hibridación y autoploidía (Whitney y Gabler, 2008; Schlaepfer, 2010).

Las plantas sinantrópicas tienen atributos fisiológicos y reproductivos particulares para adaptarse a diferentes ambientes. Baker (1974) enumera varias de estas características -están relacionadas principalmente con la estrategia *r* de Grime (1982) rápido crecimiento, competitividad y caracteres reproductivos (autogamia, semillas abundantes, etc).

A las especies de maleza se les ha estudiado desde varios puntos de vista, ecológicos, biológicos, taxonómicos y florísticos. Han sido principalmente objeto de investigación por los daños que causa a la agricultura (Fernández, 1982) y también porque se introducen a otros ecosistemas en otras regiones del mundo (invasoras, exóticas, introducidas o no nativas) y causan daños ecológicos, económicos o estéticos (Chiba, 2010). Recientemente, sobre todo en relación con la

investigación de plantas invasoras, se han hecho esfuerzos para determinar las características que conducen al éxito de una especie en un ambiente nuevo (Kuester *et al.*, 2014). Sin embargo, Burns y Winn (2006) dan evidencia de que las especies invasoras exhiben variación en su respuesta genotipo-ambiente. Se requiere incrementar estudios de este tipo para ampliar el conocimiento y entender el origen y evolución de estas adaptaciones, especialmente comparando grupos de especies emparentadas, para contestar la pregunta ¿Qué es lo que hace a una maleza ser una maleza?

En México, la flora sinantrópica abarca del 10 al 12% de todas las especies de Magnoliophyta (Rzedowski, 1991). Las familias con mayor número de especies sinantrópicas son Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Solanaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae y Brassicaceae (Villaseñor y Espinosa-García, 1998).

De interés particular para este estudio es *Physalis* de la familia Solanaceae, integrado por 90 especies que se distribuyen primordialmente en el continente americano (Vargas *et al.*, 2003). En el país este género está representado por 70 especies, 35 de ellas son endémicas, lo cual lo define como su centro de diversidad. La clasificación infragenérica actual, ordena a *Physalis* en cuatro subgéneros: *Physalis*, *Physalodendron*, *Quincula* y *Rydbergis*. A su vez, el subgénero *Rydbergis* está conformado por nueve secciones. Una de ellas, es la sección *Angulatae*, integrada por 10 especies que son el enfoque de esta investigación: *Physalis acutifolia*, *P. ampla*, *P. angulata*, *P. crassifolia*, *P. glabra*, *P. lagascae*, *P. microcarpa*, *P. philadelphica*, *P. solanaceus*, *P. sulphurea* (Martínez, 1999). *Physalis* sección *Angulatae* es un modelo ideal para estudiar la sinantropía, debido a que sus 10 especies se distribuyen en ambientes modificados en diferente grado de perturbación por el ser humano. La mayoría de éstas son arvenses y ruderales; dos son cultivadas,

pero también cuentan con poblaciones malezoides. *Physalis philadelphica* Lam. es ampliamente sembrada, no obstante se le encuentra como arvense. *Physalis angulata* L. es de reciente cultivo, en parcelas que no exceden ½ ha, en Cuquio, Jalisco (Sánchez *et al.*, 2008). Las especies del subgénero *Rydbergis* se conocen en ambientes muy diversos, en una gama que incluye heterogeneidad geológica, edáfica, diferentes tipos de vegetación y hábitats (Santiaguillo *et al.*, 2010).

El presente escrito se dividió en tres capítulos, en los cuales se reporta sobre el estudio del índice de sinantropía, crecimiento y distribución de especies sinantrópicas del género *Physalis*, subgénero *Rydbergis* sección *Angulatae*.

En el primer capítulo de esta tesis se aborda la forma de cómo medir el grado de sinantropía en las especies de *Physalis*, sección *Angulatae*. Tiene el objetivo de ordenarlas en un gradiente de menor a mayor grado de sinantropía. Para ello se generó un índice que combina el acercamiento de Nuorteva (1963), desarrollado para captura de insectos y que integra diferentes niveles de sinantropía, con el de Hart (1976) que considera la información de las etiquetas de los ejemplares de herbario. Los resultados se comparan con los índices mencionados, de Nuorteva (1963) y el de Hart para maleza (1976). Se muestra que *Physalis philadelphica* y *P. acutifolia* tienen el más alto nivel de sinantropía, y *P. solanaceus*, *P. microcarpa* y *P. crassifolia* tienen el más bajo. No hay diferencias importantes en los resultados de los índices, pero sí se observan ligeras diferencias en la evaluación de *Physalis crassifolia*, una especie relativamente poco malezoide. Se sugiere que el índice de cuatro niveles (que puede ser modificado para acomodar más o menos niveles) refleja mejor la naturaleza de las especies.

En el segundo capítulo se analiza y compara la correlación entre el índice de sinantropía y las características morfológicas y de crecimiento de ocho especies sinantrópicas de *Physalis*. No existen hasta ahora estudios comparativos de un grupo de especies emparentadas con diferentes niveles de sinantropía, y del mismo centro de origen como el que se efectuó en *Physalis* sección *Angulatae*. Las características morfológicas y fisiológicas se estudiaron mediante un análisis del crecimiento vegetal. Éste enfoque se ha utilizado en especies cultivadas con el objetivo de encontrar estrategias que incrementen sus rendimientos (Aguilar-García *et al.*, 2005), y ha sido menos empleado en especies silvestres para conocer su nicho ecológico (Ruprecht *et al.*, 2013). Como resultado, el análisis efectuado confirmó varias hipótesis, entre ellas, que las especies de *Physalis* sección *Angulatae* con un índice sinantrópico más elevado tienen mayores valores en las variables morfológicas y altos índices y tasas de crecimiento.

En el tercer capítulo se estudian los factores ambientales que determinan la distribución de las 10 especies de *Physalis* sección *Angulatae*. Se propone que existe un grupo limitado de factores ambientales que definen el nicho ambiental, responsable en gran medida de la distribución de estas especies. Se identificaron estos factores a través de un modelado avanzado. No obstante la importancia de las especies sinantrópicas o malezas, éstas han sido escasamente estudiadas, comparadas con las plantas cultivadas (Segura *et al.*, 2003; Núñez-Colín *et al.*, 2008; García-Morales, 2011). Se encontraron varios factores que influyen fuertemente en la distribución tanto del grupo entero, como de las especies individuales.

Literatura citada

- Aguilar-García, L., Escalante-Estrada, J. A., Fucikovsky-Zak, L., Tijerina-Chávez, L. y Engleman, M. 2005. Área foliar, tasa de asimilación neta, rendimiento y densidad de población en girasol. *Terra Latinoamericana* **23**: 303-310.
- Baker, H. G., 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecological Systems* **5**: 1-24.
- Burns, J. H. & Winn, A. 2006. A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions* **8**:797-807.
- Chiba, S. 2010. Invasive non-native species' provision of refugia for endangered native species. *Conservation Biology* **24**: 1141-1147.
- Espinosa-García, F. J. y Sarukhán J. 1997. Manual de malezas del Valle de México, claves, descripciones e ilustraciones. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 407 p.
- Espinosa-García, F. J., Villaseñor J. L. y Vibrans H. 2004. Geographical patterns in native and exotic weeds of Mexico. *Weed Technology* **18**: 1563-1569.
- Fernández, O. A. 1982. Manejo integrado de maleza. *Planta Daninha* **2**: 69-79.
- García-Morales, M. E. 2011. Relaciones filogenéticas con enfoque hacia la conservación de las Spondiadeae en América. Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México. 167 pp.
- Grime, J. P. 1982. *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. LIMUSA, México. 291 p.
- Hart, R. 1976. An index for comparing weediness in plants. *Taxon* **25**: 245-247.
- Kuester, A., Conner, J. K., Culley, T. y Baucom, R. S. 2014. How weeds emerge: a taxonomic and trait-based examination using United States data. *New Phytologist* **1**: 1-14.
- Martínez, M. 1999. Infrageneric taxonomy of *Physalis*. En: Nee M.D., Symon E.R., Lester N. y Jessop J. P. Eds. *Solanaceae IV: advances in biology and utilization*, pp. 275-283, The Royal Botanical Garden, Kew.
- Núñez-Colín, C. A., Nieto-Ángel, R., Barrientos-Priego, A. F., Segura, S., Sahagún-Castellanos, J. y González-Andrés, F. 2008. Distribución y caracterización eco-climática del género *Crataegus* L. (Rosaceae, Subfam. Maloideae) en México. *Revista Chapingo Serie Horticultura* **14**: 177-184.

- Nuorteva, P. 1963. Synanthropy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) in Finland. *Annales Entomologici Fennici* **29**: 1-49.
- Pimentel, D. 2002. Encyclopedia of Pest Management. Marcel Dekker, Inc. New York. 561 p.
- Ruprech, E., Fenesi, A. y Nijs, I., 2013. Are plasticity in functional traits and constancy in performance traits linked with invasiveness? An experimental test comparing invasive and naturalized plant species. *Biological Invasions*. **16**: 1359-1372.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*. **15**: 47-64.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, DF. 432 p.
- Sánchez, J., Vargas, O. y Zamora, P. 2008. Cultivo tradicional de *Physalis angulata* L. (Solanaceae) una especie de tomatillo silvestre de México. Avances en la Investigación Científica. XIX Semana Nacional de Investigación Científica. Centro Universitario de Ciencias Biológico y Agropecuarias, Guadalajara, Jalisco, México.
- Santiaguillo, J. F., Cedillo, E. y Cuevas, J. A. 2010. *Distribución geográfica de Physalis spp. en México*. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México. Prometeo Editore, Guadalajara, Jalisco, México.
- Segura, S., Coppens, G, López, L., Grum, M. y Guarino, L. 2003. Mapping the potential distribution of five species of *Passiflora* in Andean countries. *Genetic Resources and Crop Evolution* **50**: 555-566.
- Vargas, O., Martínez, M. y Dávila, A. P. 2003. *La familia Solanaceae en Jalisco. El género Physalis*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco.
- Villaseñor, J. L. y Espinoza G., F. J. 1998. *Catálogo de malezas*. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 448 p.
- Whitney, K. y Gabler, C. A. 2008. Rapid evolution in introduced species, 'invasive traits' and recipient communities: challenges for predicting invasive potential. *Diversity and Distributions* **14**: 569–580.
- Williamson, M. 1996. Biological Invasions. Springer Science & Business Media. London, Great Britain. 244 p.

CAPÍTULO 1. HOW TO MEASURE WEEDINESS? A COMPARISON OF DIFFERENT INDICES WITH A GROUP OF MEXICAN *Physalis* (SOLANACEAE) SPECIES

José Antonio López Sandoval¹, Heike Vibrans¹, Lauro López Mata¹, Ebandro Uscanga Mortera¹,
Ofelia Vargas Ponce² y Mahinda Martínez y Díaz De Salas³

¹Postgrado en Botánica, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Km 15.5, Carretera Guadalajara-Nogales, Predio las Agujas, 44171, Zapopan, Jalisco, México. ³Facultad de Ciencias Naturales, Centro Universitario, Universidad de Querétaro, Cerro de las Campanas s/n, 76010, Santiago de Querétaro, Querétaro, México.

Abstract

Synanthropy or weedy plants have been studied from taxonomic, floristic, ecological and biological points of view. In order to improve understanding of these species, we need a metric to measure their association with the habitats strongly modified by humans, that is, answer the question of “How weedy is the weed?”. In this work we propose an index that combines characteristics of two previously published indices: it uses the simple calculus of Hart (1976), but combines it with the integration of various levels of synanthropy by Nuorteva (1963), in this case, four levels. We calculated the three indices for the 10 species of *Physalis* (Solanaceae), subgenus *Rydbergis*, section *Angulatae*, all of which are weedy to some degree, two are cultivated with weedy populations and all are native to Mexico. The data were provided by a well-curated dataset of herbarium specimens. *Physalis philadelphica* (one of the cultivated species) and *Physalis acutifolia* had the highest levels of synanthropy, and *Physalis solanaceus*, *Physalis microcarpa* and *Physalis crassifolia* had the lowest levels. Also, the slight differences in the results of the three indices mentioned were compared and discussed. In order to show an application of the index, we calculated the correlation of the index with various measures of frequency or commonness of the species. The data showed that weediness is not necessarily associated with being widespread or common, at least in its area of origin.

Keywords: synanthropy species, anthropogenic environments, weeds, ruderal, areas of disturbance, herbaceous annuals, tomatillos

Resumen

Las especies sinantrópicas o malezas han sido abordadas en aspectos taxonómicos, florísticos, ecológicos y biológicos. Para entender mejor la naturaleza de estas especies, se requiere una medida de su grado de asociación con ambientes modificados fuertemente por el ser humano y responder a la pregunta: ¿Qué tan maleza es una maleza? En esta investigación se propone un índice que combina características de dos índices publicados previamente: se utiliza el cálculo sencillo y el uso de ejemplares de herbario por Hart (1976) con la integración de varios niveles de sinantropía sugeridos por Nuorteva (1963), en este caso, cuatro niveles. Se calcularon los tres índices para las 10 especies, todas malezoides, de *Physalis* (Solanaceae), subgénero *Rydbergis*, sección *Angulatae*; dos especies son cultivadas con poblaciones silvestres, y todas son nativas de México. Los datos se obtuvieron de un juego de datos bien curados de especímenes de herbario. Según este índice, *Physalis philadelphica* y *P. acutifolia* tienen el nivel más alto de sinantropía, y *P. solanaceus*, *P. microcarpa* y *P. crassifolia* tienen el más bajo. Además, se comparan y discuten las diferencias someras entre los índices. Para mostrar una aplicación del índice, se calculó la correlación del mismo con varias medidas de la frecuencia en que ocurren las especies. Se muestra que plantas sinantrópicas no necesariamente son tan comunes o ampliamente distribuidas en los ambientes modificados por el ser humano, por lo menos en su área de origen.

Palabras clave: especies sinantrópicas, ambientes antropógenas, arvenses, ruderales, áreas de disturbio, herbáceas anuales, tomatillos.

Introduction

Weeds are plant species that prosper on their own in human-made habitats. They are highly relevant to many human activities, both negatively and positively (Baker, 1974; Rzedowski, 1994). They may grow in cultivated fields, where the soil is disturbed regularly (agrestals) or in other types of habitats such as gardens, field margins, roadsides, oldfields, plantations walls, railroad beds, dumps and, quarries (ruderals) (Rzedowski, 1994; Vibrans, 1988; Espinosa-García y Sarukhán, 1997; Villaseñor y Espinosa-García, 1998). Weeds usually originated in naturally disturbed habitats such as river banks (Vibrans, 2002), but with the advent of sedentarism and agriculture about 10,000 years ago, started evolving to adapt to the new anthropogenic habitats (Baker, 1974; Prentis *et al.*, 2008). Today they are the most successful ecological group of plants on earth, in terms of surface covered (Rzedowski, 1994). However, their history and evolution have long been neglected by biologists who are more interested in natural vegetation, and by agronomists, who have more practical concerns. Recently, invasion biology has given a new impulse to the question of which plants adapt to human disturbance, move where and why.

In order to answer these questions we need to know which natural history and biological characteristics contribute to making a plant weedy or synanthropy (=near humans). Baker (1974) proposed a number of traits that, according to his observations, contribute to a plants weediness, such as a prolific seed production, ease of vegetative propagation, high plasticity, and others. Recently, some efforts have been made to identify characters associated with weediness either by large-scale data analysis (*e.g.* Kuester *et al.*, 2014), or by comparing weedy to closely related, non-weedy species.

However, weediness or synanthropy is not a black-or-white character. In order to study weediness appropriately, we need a metric, both to decide if a plant is a weed or not, and to compare levels of weediness between species. Whereas, there have been several attempts to quantify the level of conservation/disturbance in whole ecosystems (*e.g.* Ricardo *et al.*, 1995; Martínez *et al.*, 2006), we found only one proposal for plants in the literature, the very simple index used by Hart (1976) for a number of North American species. Entomologists have been using Nuorteva (1963) index for determining the synanthropy level of insects, mainly diptera (Figuroa-Roa y X. Linhares, 2002; Montoya *et al.*, 2009; Patitucci *et al.*, 2010). Both indices are based on the numeric relationship of habitats documented in collection specimens and are explained in the methods section.

In this paper, we suggest an improvement of these two indices, using four categories or levels. We utilize a well-curated dataset to explore and compare the alternatives. The data consist of herbarium records of the species of the genus *Physalis* (Solanaceae), section *Angulatae* (Martínez, 1999). This group contains 10 species, all somewhat weedy, but clearly at different levels; two species are cultivated for their fruit -*Physalis philadelphica* Lam., the tomatillo, intensively, and another in a more incipient manner (*Physalis angulata* L.); both also have wildgrowing populations (Sánchez *et al.*, 2008; Zamora-Tavares *et al.*, 2014). The group is particularly interesting, as most of the species have cohabitated (*e.g.* *P. philadelphica*, *P. angulata*, *P. lagascae* and *P. ampla*), and presumably coevolved, with agriculture in its Mesoamerican center of origin. Meanwhile others like *P. microcarpa* grows more isolated, sporadic or infrequently or have a more local distribution in certain areas of the country (*P. crassifolia* and *P. glabra*). As an example for the usefulness of the indices, we address the question weediness is correlated with the number of collections in herbaria.

Materials and methods

Data source

The source of the data for this study were herbarium specimens of the 10 species of the *Angulatae* section of *Physalis*, all of which are native to Mexico and have at least some collections from disturbed sites. The database of 1024 specimens were obtained from the following herbaria: Herbario de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), Herbario del Instituto Politécnico Nacional (ENCB), Herbario-Hortorio del Colegio de Postgraduados (CHAPA), Herbario del Instituto de Ecología, A. C. (XAL), Herbario de la Universidad de Querétaro, Centro Universitario (QMEX), Herbario Luz María Villarreal de Puga del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG) and Herbario Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A. C. (IEB). The identification of each specimen was revised in collaboration with the specialists of the family and genus, Ofelia Vargas Ponce (Guadalajara) and Mahinda Martínez y Díaz De Salas (Querétaro). We included only specimens that had information on the habitat type of the collection. The number of specimens for each species is included in Table 1.

Table 1. Number and percentage of specimens collected in different types of habitat for each of the study species. Species are sorted from highest to lowest number of specimens in herbaria reviewed.

	Agrestal		Ruderal		Secondary Vegetation		Natural Vegetation		Total number of revised specimens	
		%		%		%		%		%
<i>Physalis philadelphica</i> Lam.	85	28.6	57	19.2	43	14.5	112	37.7	297	100
<i>Physalis lagascae</i> Roem. & Schult.	31	16.3	31	16.3	29	15.3	99	52.1	190	100
<i>Physalis solanaceus</i> (Schltdl.) Axelius	15	9.1	22	13.3	37	22.4	91	55.2	165	100
<i>Physalis angulata</i> L.	16	14.5	20	18.2	18	16.4	56	50.9	110	100
<i>Physalis sulphurea</i> (Fernald) Waterf.	15	20.0	8	10.7	7	9.3	45	60.0	75	100
<i>Physalis crassifolia</i> Benth.	0	0	15	25.4	15	25.4	29	49.2	59	100
<i>Physalis acutifolia</i> (Miers) Sandwith	13	25.0	12	23.1	12	23.1	15	28.8	52	100
<i>Physalis microcarpa</i> Urb. & Ekman	2	8.3	6	25.0	2	8.3	14	58.3	24	100
<i>Physalis ampla</i> Waterf.	10	27.7	5	13.9	6	16.7	15	41.7	36	100
<i>Physalis glabra</i> Benth.	3	18.8	4	25.0	1	6.2	8	50	16	100
Total	190		180		170		484		1024	

Synanthropy indices

We calculated three indices: the simple quotient of disturbed sites/natural vegetation (the Hart index), a proposed index that integrates various levels of synanthropy, and the Nuorteva index. We also explored the relationship between the number of collections, both total and only disturbed sites, with the weediness indicators.

The Hart index. This index consists of a simple percentage of herbarium specimens found in disturbed sites vs those from natural vegetation.

The proposed index. Here, we use an index that uses four classes of habitat types, and differs from the Nuorteva index by using proportions (instead of percentages) and giving each level equal weight. The habitat indicated in the label of each specimen was assigned to the following classes ordered from less to more disturbances (and given the corresponding number of points):

1 - Natural vegetation

2 - Secondary vegetation (*e.g.* oldfields, pastures)

3 - Ruderal vegetation (*e.g.* field margins, urban vegetation, roadsides)

4 - Agrestal vegetation

Calculating the index consisted of adding the points of each specimen, and dividing it by the number of specimens. A species that would always grow in natural vegetation would have an index value of 1, and one that always grew as an agrestal would have 4.

The Nuorteva index. Nuorteva (1963) used three categories of habitat: urban, rural and wild. For our plants, we used the same formula, but defined the categories somewhat differently:

$$2a+b-2c/2$$

Where:

a is the percentage of agrestals

b is the percentage of ruderals + secondary habitats

c is the percentage of specimens from natural vegetation

The synanthropy index may have values between +100 (very weedy) and -100 (only natural vegetation). In order to make the indices comparable for Figure 1, we standardized the data by subtracting the minimum value found from the maximum one, divided by the maximum one and multiplied by 100 to obtain a percent value.

Collection frequency. Also, we calculated the relationship of number of specimens (only agrestals, only disturbed places and total) with weediness as indicated by the indices.

Results and discussion

Comparison of the three indices

Table 2 shows the values and relative sequences of the studies species for the three indices evaluated in this work. *Physalis philadelphica* and *P. acutifolia* have the highest synanthropy values with all indices, and *Physalis solanaceus*, *P. microcarpa* and *P. crassifolia* have the lowest one. The results for the Nuorteva index (Table 2) were mostly similar: *Physalis philadelphica* and *P. acutifolia* again had the highest synanthropy values, and *Physalis microcarpa* and *P. solanaceus* the lowest one. With both indices, the middle group was very similar, consisting of *Physalis ampla*, *P. angulata*, *P. glabra*, and *P. lagascae*. The Hart index was the most dissimilar.

Table 2. Comparison of three different indices, the Hart index, the proposed index and the Nuorteva index. In each case the species are ordered from highest to lowest synanthropy. Underlined species indicate a difference in the order with the other two indices. Please refer to the text for explanations.

Specie	<i>The Hart index</i>	Specie	<i>The proposed index</i>	Specie	<i>The Nuorteva index</i>
<i>Physalis acutifolia</i>	71	<i>Physalis acutifolia</i>	2.4	<i>Physalis acutifolia</i>	19.25
<i>Physalis philadelphica</i>	62.27	<i>Physalis philadelphica</i>	2.4	<i>Physalis philadelphica</i>	7.72
<i>Physalis ampla</i>	58.36	<i>Physalis ampla</i>	2.3	<i>Physalis ampla</i>	1.38
<u><i>Physalis crassifolia</i></u>	50.8	<i>Physalis glabra</i>	2.1	<i>Physalis glabra</i>	-15.62
<u><i>Physalis glabra</i></u>	50	<i>Physalis angulata</i>	2	<i>Physalis angulata</i>	-19.13
<u><i>Physalis angulata</i></u>	49.06	<i>Physalis lagascae</i>	2	<i>Physalis lagascae</i>	-20.005
<i>Physalis lagascae</i>	47.86	<i>Physalis sulphurea</i>	1.9	<i>Physalis crassifolia</i>	-23.73
<i>Physalis solanaceus</i>	44.81	<i>Physalis microcarpa</i>	1.8	<i>Physalis sulphurea</i>	-30
<i>Physalis microcarpa</i>	41.6	<u><i>Physalis crassifolia</i></u>	1.8	<i>Physalis microcarpa</i>	-33.335
<u><i>Physalis sulphurea</i></u>	40	<i>Physalis solanaceus</i>	1.8	<i>Physalis solanaceus</i>	-37.185

Figure 1 shows the relationship between the three indices. They generally track each other, which is not surprising as they are based on the same data. However, the different weighting of categories (Hart index: only weedy vs non-weedy plants, Nuorteva: agrestals-ruderals+secondary vegetation-non-weedy with more weight on the extremes, the proposed index with four categories) do have some slight consequences. This is most obvious in *Physalis crassifolia*. This species of the northwestern deserts is quite common as a ruderal, but it was never collected as an agrestal (see Table 1). The proposed index correctly classifies it as less weedy than other species that are commonly found in cultivated fields, for example, *P. lagascae*. It also classifies the other least weedy species appropriately.

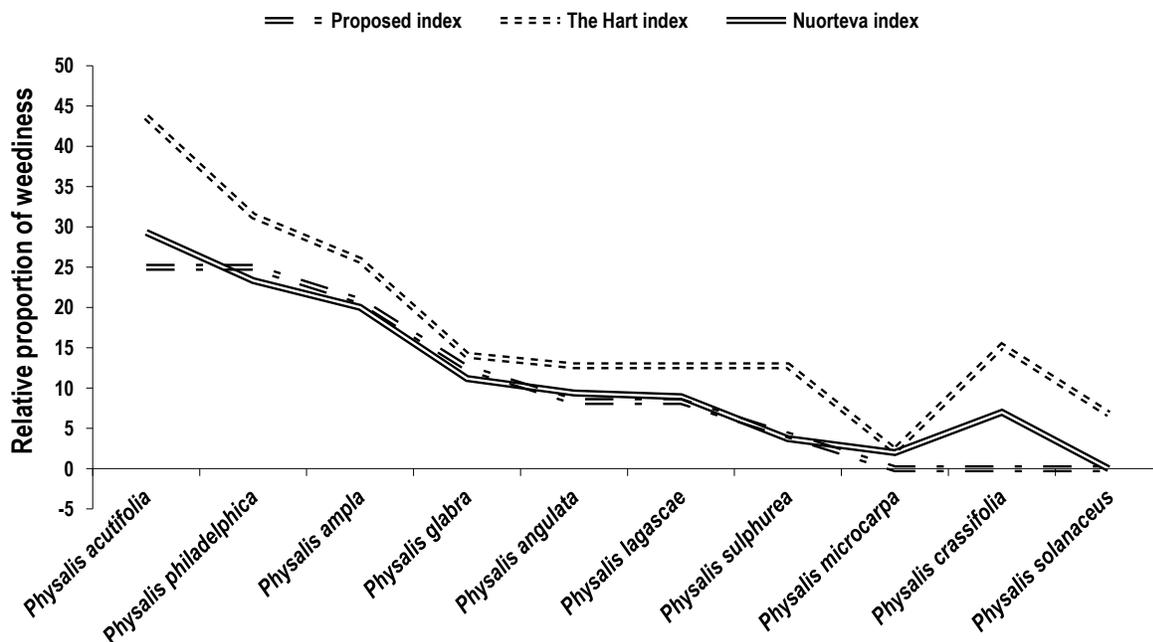


Figure 1. Comparison of the three weediness indices treated in this work. The data were standardized.

It should be noted that these indices have limits, particularly for comparisons between regions and systematic groups. The reason for this lies in the deficiencies of herbarium specimens as a data source. Well-known collection biases, access differentials and different traditions exist in

different parts of the world and the scientific community (Rich & Woodruff, 1992; Kadmon *et al.*, 2004; Guralnick & Van Cleve, 2005). We suggest that they should only be used to compare relative weediness between species which can be assumed to be subject to similar biases. Of course, if more reliable data are available, for example from comprehensive surveys, the indices would be much more quantitative and comparable.

Example of application: relationship of frequency and weediness

Weeds are generally perceived to be common plants. Though there are some problems with collection bias, in general common plants are better represented in the herbaria than rare plants, so the number of specimens can be considered a (rough) proxy for the frequency of species. As an example for the usefulness of weediness indices, in this section we explore the relationship between absolute and relative frequency, and weediness.

Figure 2 A, B and C show the relationship of the proposed index with the absolute number of specimens in general, the number of specimens collected in disturbed areas and the number of specimens collected in cultivated fields (agrestals). The lack of relationship is remarkable and shows that weediness is not necessarily associated with frequency. However, it is possible that further exploration will differentiate this result if we compare only species that have similar ecological niches.

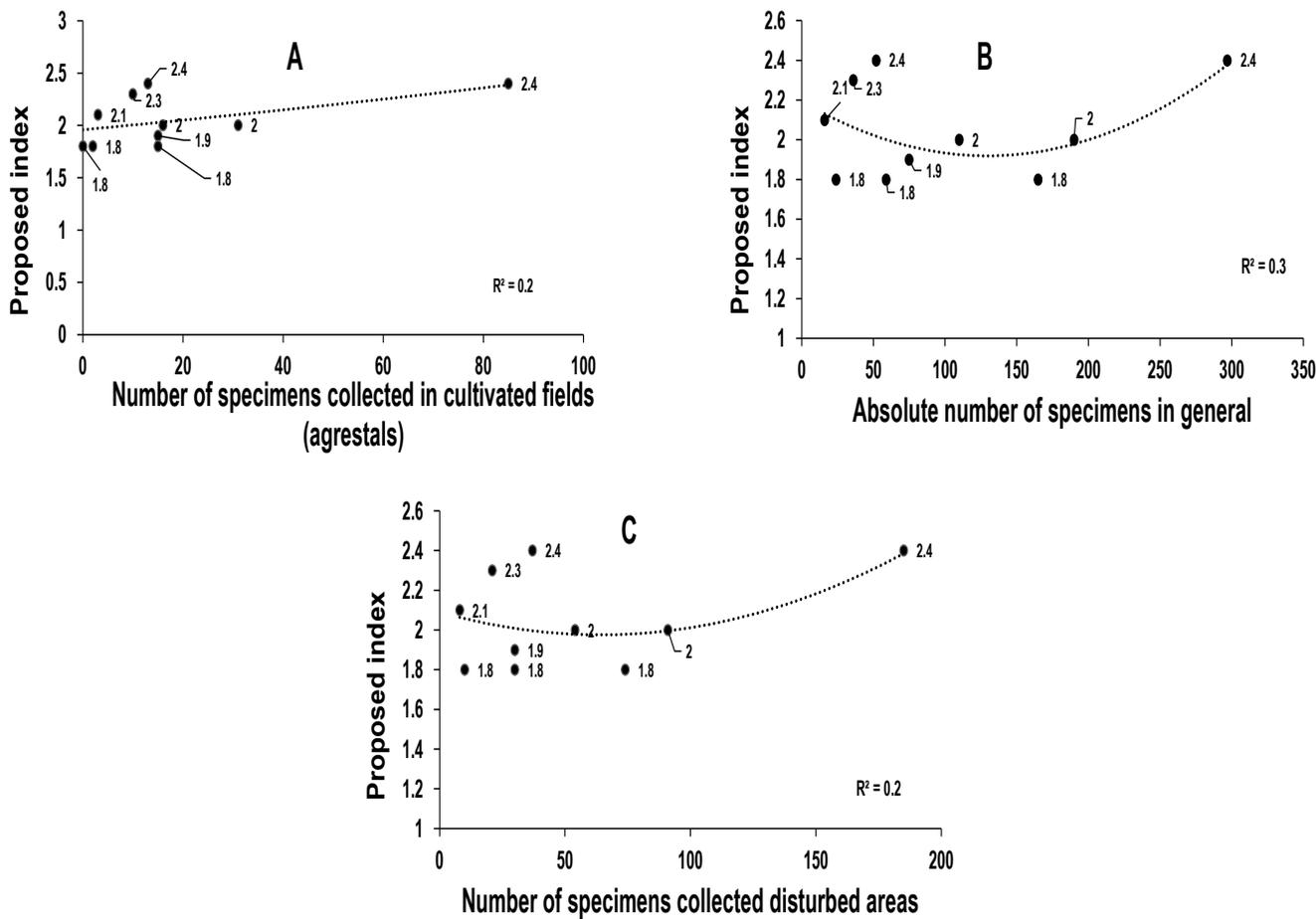


Figure 2. Comparing frequency with weediness: the relationship of absolute number of collections (A), number of collections in disturbed sites (B) and in cultivated fields as agrestal (C) with the proposed index.

Conclusion

We consider proposed index with four categories, to be a practical, and simple, but sufficiently sensitive index for classifying plant species according to their degree of weediness, based on herbarium specimens. As an example, we compare frequency data with weediness, and show that weedy plants are not necessarily common. This classification can be useful for many types of studies.

References

- Baker, H. G., 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecological Systems* **5**: 1-24.
- Espinosa-García., F. J. y Sarukhán, J. 1997. Manual de malezas del Valle de México, claves, descripciones e ilustraciones. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 407 p
- Figueroa-Roa, L. y Linhares, A. X. 2002. Sinantropía de los Calliphoridae (Diptera) de Valdivia, Chile. *Neotropical Entomology* **31**: 233-239.
- Guralnick, R. and Van Cleve, J. 2005. Strengths and weaknesses of museum and national survey data sets for predicting regional species richness: comparative and combined approaches. *Diversity and Distributions* **11**: 349–359.
- Hart, R. 1976. An index for comparing weediness in plants. *Taxon* **25**: 245-247.
- Kadmon, R., Farber, O. and Danin, A. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications* **14**: 401–413.
- Kuester, A., Conner, J. K., Culley, T. y Baucom, R. S. 2014. How weeds emerge: a taxonomic and trait-based examination using United States data. *New Phytologist* **202**: 1055-1068.
- Martínez, M. 1999. Infrageneric taxonomy of *Physalis*. En: Nee, M.D., Symon, E.R., Lester, N. y Jessop, J. P. Eds. *Solanaceae IV: advances in biology and utilization*, pp. 275-283, The Royal Botanical Garden, Kew.
- Martínez Q., E., Godynes, C. D. y Alvarez, V. R. 2006. Caracterización florística y morfológica, mediante Angiospermas de dos formaciones vegetales en la llanura ofiolítica de Maraguán en Camagüey (Cuba). *Ibugana* **14**: 3-22.
- Montaya, A. L., Sánchez, J. D. y Wolff, M. 2009. Sinantropía de Calliphoridae (Diptera) del municipio de la Pintada, Antioquia-Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* **35**: 73-82.
- Moreno, F. A. C y De la Cerda, L. M. E. 2010. La familia Cruciferae en el Estado de Aguascalientes. *Investigación y Ciencia* **49**: 12-19.
- Nuorteva, P. 1963. Synanthropy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) in Finland. *Annales Entomologici Fennici* **29**: 1-49.
- Patitucci, L. D., Mulieri, P. R. Mariluis, J. C. and Schnack, J. A. 2010. The population ecology of *Muscina stabulans* (Fallén) (Diptera: Muscidae), along an urban-rural gradient of Buenos Aires, Argentina. *Neotropical Entomology* **39**: 441-446.
- Prentis, P. J., Wilson, J. R.U., Dormontt, E. E., Richardson, D. M and Lowe, A. J. Adaptive evolution in invasive species. 2008. *Trends in Plant Science* **13**: 288-294

- Ricardo, N. N. E., Pouyu, R. E. y Herrera, O. P. P. 1995. The synanthropic flora of Cuba. *Fontqueria* **42**: 368-426.
- Rich, T. and Woodruff, E. 1992. Recording bias in botanical surveys. *Watsonia* **19**: 73–95.
- Rzedowski, J. 1994. *Vegetación de México*. Ed Limusa. México, D. F. 432 p.
- Sánchez, J., Vargas, O. y Zamora, P. 2008. Cultivo tradicional de *Physalis angulata* L. (Solanaceae) una especie de tomatillo silvestre de México. Avances en la Investigación Científica. XIX Semana Nacional de Investigación Científica. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Guadalajara, Jalisco, México.
- Vibrans, H. 1988. Urban weeds of Mexico City. Floristic composition and important families. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* **69**: 37-69.
- Vibrans, H. 2002. Origins of weeds: benefits of clean seeds. En D. Pimentel: *Encyclopedia of Pest Management*, p. 558-561. Marcel Dekker, N.Y.
- Villaseñor, J. L. y Espinosa-García., F. J. 1998. *Catálogo de malezas*. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 448 p.
- Zamora-Tavares, P., Vargas-Ponce O., Sánchez-Martínez, J. y Cabrera-Toledo D. 2014. Diversity and genetic structure of the husk tomato (*Physalis philadelphica* Lam.) in Western Mexico. *Genetic and Resource Crop Evolution*. Doi: 10.1007/s10722-014-0163-9

CAPÍTULO 2. SINANTROPÍA Y SU RELACIÓN CON EL CRECIMIENTO Y LA MORFOLOGÍA DE ESPECIES DE *Physalis*

SYNANTHROPY INDEX AND ITS RELATIONSHIP WITH GROWTH AND MORPHOLOGY OF *Physalis*

José Antonio López Sandoval¹, Heike Vibrans¹, Ebandro Uscanga Mortera¹, Ofelia Vargas Ponce² y Mahinda Martínez y Díaz De Salas³

¹Postgrado en Botánica, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Km 15.5, Carretera Guadalajara-Nogales, Predio las Agujas, 44171, Zapopan, Jalisco, México. ³Facultad de Ciencias Naturales, Centro Universitario, Universidad de Querétaro, Cerro de las Campanas s/n, 76010, Santiago de Querétaro, Querétaro, México.

Resumen

Las malezas tienen características fisiológicas y reproductivas idóneas para adaptarse a ambientes antropógenas (especies sinantrópicas). *Physalis* (Solanaceae) sección *Angulatae* es un modelo ideal para estudiar la sinantropía, debido a que las 10 especies que incluye se distribuyen en ambientes modificados por el hombre. En este estudio se determinó la correlación entre un índice de sinantropía y su relación con características morfológicas y de crecimiento de ocho especies de esta sección. El cultivo se efectuó a cielo abierto de temporal en Texcoco, Estado de México y de riego en Tlaquiltenango, Morelos. Se hicieron muestreos destructivos en cada etapa fenológica y se registraron 17 variables morfológicas y 7 fisiológicas. *Physalis philadelphica* y *P. angulata* presentaron los valores mayores para las variables morfológicas y para la biomasa total, área foliar, así como en las tasas de crecimiento absoluto y de asimilación neta en los dos ambientes. La tasa de asimilación neta es la única variable fisiológica en donde otras especies presentan valores más altos. Las variables que presentaron correlación con el índice de sinantropía de *P.*

philadelphica, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. sulphurea*, *P. solanaceus* y *P. microcarpa* fueron: diámetro y longitud de raíz, de tallo, de la rama más larga, de fruto y de semilla; altura a la primera bifurcación; número de hojas, botones, frutos y semillas; área foliar, índice de área foliar, biomasa total, tasa de crecimiento absoluto, del cultivo, de crecimiento relativo y de asimilación neta. Se confirma que las especies con un índice sinantrópico mayor tienen un crecimiento más vigoroso y producen más frutos y semillas en los dos ambientes en estudio.

Palabras clave: Maleza, crecimiento, colonización, adaptación, tomatillos.

Introducción

Las malezas son especies adaptadas a condiciones antropógenas y comúnmente se les denomina como especies sinantrópicas (Baker, 1974; Villaseñor y Espinosa-García, 1998). Las plantas sinantrópicas tienen atributos fisiológicos y reproductivos que les permite adaptarse a diferentes ambientes. Según Baker (1974) estos atributos son: germinación y emergencia en un amplio intervalo de condiciones ambientales; crecimiento rápido (Grime, 1982); muy competitivas por nutrimentos y agua; autogamia y regeneración vegetativa; producción de semillas abundante y continua en condiciones favorables; semillas polimórficas, con frecuencia resistentes a la digestión animal; semillas longevas con latencia y alto potencial de dispersión.

Estudios enfocados en probar estos supuestos con datos empíricos han tenido resultados contradictorios (Sutherland, 2004; Burns y Winn, 2006). En este trabajo se pretende probar dichas hipótesis con datos morfológicos y fisiológicos de especies emparentadas y del mismo centro de origen, que tienen diferentes niveles de sinantropía.

Las especies sinantrópicas han sido objeto de estudios diversos. Por ejemplo, un análisis de una base de datos muy amplia de plantas en EUA, que incluyó la biología, ecología y rasgos de la historia natural de malezas y especies silvestres no-malezas, mostró que: las malezas tienen una mayor proporción de especies anuales o bianuales, adaptadas a ambientes húmedos, tienen algún componente tóxico, presentan espinas, no tolerantes o medianamente tolerantes a la sombra, autocompatibles o polinizadas por insectos (Sutherland, 2004). En otro estudio, la determinación de las características morfológicas, fisiológicas y evolutivas responsables de la conquista de ambientes antropógenas evidenció que las malezas presentan una tasa de crecimiento más elevada, frutos en mayor cantidad, semillas con germinación más rápida, plántulas con alto vigor, fase vegetativa corta, tolerancia a la salinidad y menos tolerantes a la sombra (Kuester *et al.*, 2014). En otro ejemplo, se encontró en una comparación de la exótica *Bidens frondosa* L. y su congénere silvestre *Bidens tripartita* L. que la diferencia más importante entre ambas especies estaba relacionada con la duración de la fase vegetativa más larga, que se traduce en mayor crecimiento y mayor producción de semilla en *B. frondosa* L. (Danuso, 2012).

Para medir el grado de sinantropía de las plantas, se ha propuesto un índice, es decir, una medida que refleja qué tan capaz es una especie para conquistar ambientes antropógena. Este índice se determina generalmente a través de la frecuencia relativa con la que se encuentran los individuos de una especie en un determinado hábitat (Hart, 1976). En esta investigación se utiliza un índice sinantrópico propuesto recientemente por López-Sandoval *et al.* (2014; capítulo 1 de esta tesis) para correlacionarlo con variables morfológicas y fisiológicas de especies sinantrópicas de *Physalis* sección *Angulatae*.

El grupo taxonómico de estudio, *Physalis*, sección *Angulatae* es un grupo apto para estudiar la sinantropía, debido a que sus 10 especies se distribuyen en ambientes modificados por el ser humano. En esta investigación se trabajó con ocho especies: *Physalis acutifolia* (Miers) Sandwith, *P. angulata* L., *P. ampla* Waterf., *P. lagascae* Roem. & Schult., *P. microcarpa* Urb. & Ekman, *P. philadelphica* Lam., *P. solanaceus* (Schltdl.) Axelius y *P. sulphurea* (Fernald) Waterf. No se incluyó a *Physalis crassifolia* Benth. y *Physalis glabra* Benth. porque no se dispuso de suficiente semilla para su cultivo.

Los objetivos del estudio fueron: a) comparar el crecimiento y la morfología entre ocho especies sinantrópicas de la sección *Angulatae* considerando cada etapa fenológica bajo cultivo en un mismo ambiente; b) determinar la relación entre la sinantropía (medida por índices) y las características morfológicas y de crecimiento de ocho especies sinantrópicas de la sección *Angulatae*, bajo cultivo en dos ambientes distintos. No existen hasta ahora estudios comparativos de un grupo de especies emparentadas con diferentes niveles de sinantropía, y en su región de origen.

Las hipótesis de este trabajo basadas en las propuestas de Baker (1974) y Grime (1982) son: las especies de la sección *Angulatae* con un índice sinantrópico más elevado tienen: a) mayor número de hojas, ramas, botones, flores, frutos y semillas; b) mayor longitud y mayor diámetro en la raíz, el tallo, la rama más larga, el fruto y la semilla; c) mayor biomasa, área foliar, índice de área foliar, tasa de crecimiento absoluto, tasa de crecimiento relativo y tasa de asimilación neta.

Materiales y métodos

Sitio de los experimentos

El experimento se estableció a cielo abierto en dos ambientes. Uno se efectuó en el Colegio de Postgraduados en Montecillo, Texcoco, Estado de México (19° 29' N y 98° 53' W y 2250 m), con un clima del tipo BS1kw (w) (i') g según la clasificación de Köpen modificada por García (García, 2005). El otro se llevó a cabo en Tlaquiltenango, Morelos (18° 38' N y 99° 09' W y 919 m), con un clima del tipo Awo (w) (i') gw''. La temperatura máxima y mínima de estos ambientes se muestran en la Figura 1. Sólo se muestra la precipitación para Texcoco debido a que el cultivo se llevó a cabo en época de temporal.

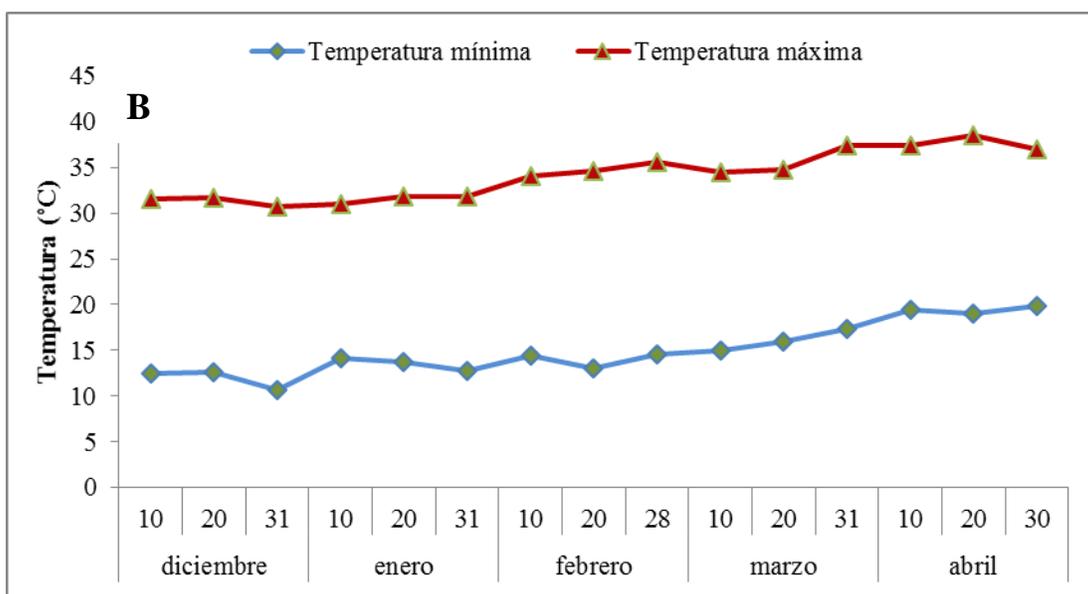
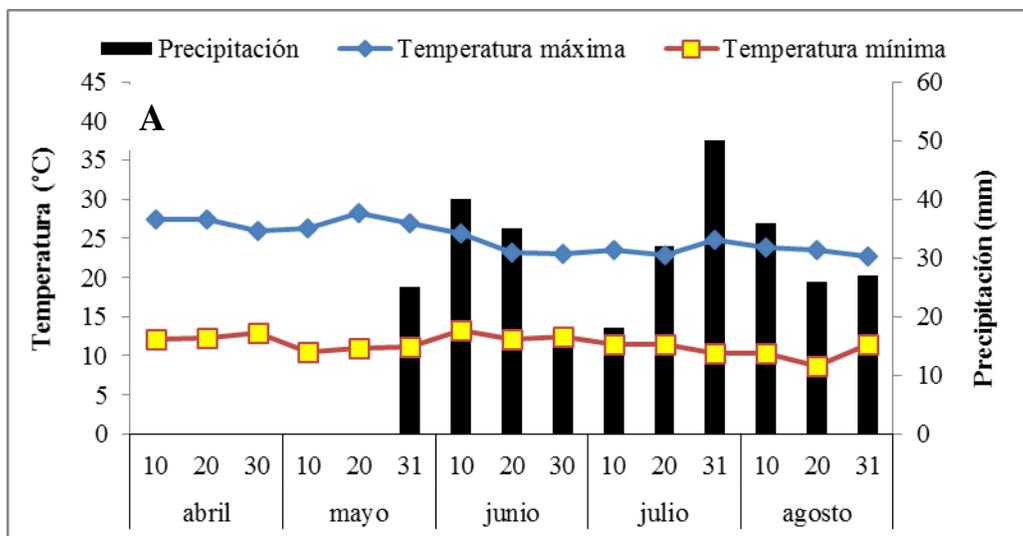


Figura 1. Distribución de la temperatura máxima, mínima (media decenal) y precipitación (media decenal) registradas durante el ciclo del cultivo en Montecillo, Texcoco (A) (Estación Agrometeorológica de Montecillo, 2013) y Tlaquiltenango, Morelos (B) (Estación Agrometeorológica de Tlaquiltenango, 2012).

Previo al establecimiento del experimento, se hizo un análisis físico-químico de los suelos de los dos sitios de cultivo en el Laboratorio del Departamento de Suelos de la Universidad Autónoma Chapingo. Ambos presentaron pH alcalino y textura parecida, pero hubo mayor cantidad de macronutrientes y de materia orgánica en Texcoco. No hubo diferencias significativas en micronutrientes (Cuadro 1).

Cuadro 1. Análisis de suelos en los dos ambientes de estudio (Tlaquiltenango y Texcoco).

Parámetros	Tlaquiltenango	Texcoco
pH	8.30	8.29
Conductividad eléctrica (dS m ⁻¹)	0.69	1.43
Materia orgánica (%)	1.61	2.69
Nitrógeno total (mg k ⁻¹)	7.40	19.70
Fósforo (mgKg ⁻¹)	2.54	23.99
Potasio (mgKg ⁻¹)	208	1110
Ca (mgKg ⁻¹)	10711	8673
Mg (mgKg ⁻¹)	1227	1252
Fe (mgKg ⁻¹)	1.58	3.68
Cu (mgKg ⁻¹)	0.68	0.99
Zn (mgKg ⁻¹)	0.64	1.02
Mn (mgKg ⁻¹)	1.13	12.51
B (mgKg ⁻¹)	2.6	2.4

Material vegetal

Se obtuvo semilla de ocho especies de *Physalis*, sección *Angulatae* a partir de su colecta en poblaciones naturales o del Banco de Germoplasma del Centro de Investigación en Tomate de Cáscara (CITOCA), del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, de la Universidad de Guadalajara. Cada especie estuvo representada por una población. El Cuadro 2 muestra detalles del origen de las semillas usadas en los experimentos.

Cuadro 2. Datos de procedencia de las ocho especies sinantrópicas del género *Physalis* estudiadas.

Especie	Voucher o ejemplar de respaldo de herbario o semilla	Estado	Municipio	Hábitat	Altitud (m.snm)	Longitud	Latitud
<i>P. acutifolia</i>	OVP s/n	Baja California	Mexicali	Lugar abierto y soleado	8	115° 26' 28.32"	32 ° 38' 24"
<i>P. ampla</i>	JALS 1033	Jalisco	Tlaquepaque	Lugar abierto y soleado	1795	103° 21' 49"	20° 35' 48"
<i>P. angulata</i>	JALS 1035	Jalisco	Cuquio	Lugar abierto y soleado	2086	103° 02' 38.6"	21° 04' 47.3"
<i>P. lagascae</i>	JALS 1043	Jalisco	Teocaltiche	Ladera expuesta sobre acotamiento de carretera	1900	102° 47' 15.8"	21° 22' 0.4.7"
<i>P. philadelphica</i>	JALS 1044	Jalisco	Cuquio	Lugar abierto y soleado	2086	103° 02' 38.6"	21° 04' 47.3"
<i>P. microcarpa</i>	JALS 1045	Jalisco	Tlaquepaque	Lugar abierto y soleado	1795	103° 21' 49"	20° 35' 48"
<i>P. solanaceus</i>	JS310	Jalisco	Techaluta	Lugar abierto y soleado	1340	103° 52' 48.48"	20° 04' 37.2"
<i>P. sulphurea</i>	JS19	Jalisco	Tizapan	Lugar abierto soleado inundado estacional	1490	103° 02' 24.3"	20° 10' 20.2"

Diseño experimental

Cada una de las especies se consideró como un tratamiento, los cuales fueron distribuidos en un diseño experimental en bloques completamente al azar, con cuatro repeticiones. Los tratamientos se repartieron mediante generador de aleatoriedad de diseño (programa estadístico R, Everitt, 2005). La unidad experimental estuvo formada de 4 surcos con una longitud de 4 metros y una distancia de 0.80 m entre surco (densidad de 8 plantas m⁻²). La parcela útil consistió de los dos surcos centrales.

Establecimiento del cultivo

Se inició el cultivo con la siembra en almácigos; se transplantó después de 35 días, cuando la plántula tenía la segunda hoja verdadera, el 20 de abril de 2013 en Texcoco y el 12 septiembre de 2012 en Tlaquiltenango. La fertilización se hizo a los 25 días después del trasplante con 100 kg N ha⁻¹, 100 kg P ha⁻¹ y 100 kg K ha⁻¹. En Texcoco después de dos semanas, el cultivo se dejó sin riego adicional y se mantuvo con la lluvia de temporal. En Tlaquiltenango se regó una vez a la semana debido a que durante el cultivo no se presentaron lluvias. Se aplicó cipertoato (dimetoato y cipermetrina 300) para el control de mosquita blanca y la maleza se eliminó manualmente.

Variables morfológicas y fisiológicas

Se hicieron cuatro muestreos que correspondieron a las cuatro etapas fenológicas del tomate de cáscara (Mulato, 1984). Los días a los que se observaron las etapas fenológicas fueron: 27, 58, 78, 103 y a los 20, 38, 55 y 88 días después del trasplante en Texcoco y Tlaquiltenango respectivamente; el crecimiento y las etapas estuvieron relativamente homogéneo entre los individuos y especies.

En ocho plantas por especie, que se seleccionaron al azar, se tomaron 17 mediciones morfológicas con vernier y una regla, a mencionar: diámetro y longitud de la raíz, del tallo, de la rama más larga, altura a la primera bifurcación; además se contabilizó el número de hojas, ramas, botones, flores, frutos y semillas. En la etapa de fructificación se tomó el diámetro y la longitud del fruto en una submuestra de 20, diámetro y longitud de la semilla con una submuestra de 20. Además, se hicieron muestreos del vástago y de la raíz. Para el volumen de muestreo de la raíz se consideró la zona de goteo de la planta (diámetro aproximado de 10 a 40 cm dependiendo de la especie) a una profundidad de 30 cm. Una vez extraída la raíz se lavó para eliminar la tierra adherida a ella. El vástago de cada planta individual se disectó en cada uno de sus órganos (raíz, tallo, hoja, botones, flor, fruto y semillas), los cuales se secaron en una estufa a 72 °C por 72 h y luego se pesaron en una balanza analítica (pesos secos de los órganos). Previo al secado, se midió el área de las láminas foliares (AF) con un integrador electrónico (LICOR 3100) en dm^2 , sin incluir el pecíolo. Con los datos registrados se generaron los siguientes índices y tasas medias de crecimiento (Hunt, 1981; Escalante-Estrada y Kohashi, 1993): 1) Índice de área foliar (IAF) = (Área foliar por planta) (Densidad de población) / Área sembrada. 2) La tasa media de crecimiento absoluto (TCA) = $(\text{Pesos seco}_2 - \text{Peso seco}_1) \backslash \text{Tiempo}_2 - \text{Tiempo}_1$. Se expresa en g día^{-1} . 3) Tasa media de asimilación neta (TAN) = $(\text{Peso Seco}_2 - \text{Peso Seco}_1 \backslash \text{Índice de área foliar}_2 - \text{Índice de área foliar}_1) (\text{Logaritmo natural del área foliar}_2 - \text{Logaritmo natural del área foliar}_1 \backslash \text{Tiempo}_2 - \text{Tiempo}_1)$. Se expresa en $\text{g dm}^{-2} \text{ día}^{-1}$. 4). Tasa de crecimiento relativo (TCR) = $(\text{Logaritmo natural del Peso Seco}_2 - \text{Logaritmo natural de Peso Seco}_1 / \text{Tiempo}_2 - \text{Tiempo}_1)$. Se expresa en $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$.

Índice sinantrópico de especies de *Physalis*

Se utilizó el índice sinantrópico para las especies de *Physalis* propuesto por López-Sandoval *et al.*, 2014 (capítulo 1 de esta tesis). Con ello se obtuvo el nivel de sinantropía para cada especie que se presenta de mayor a menor valor en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Índice de sinantropía de las ocho especies de la sección *Angulatae*.

Especie	Índice de Sinantropía
<i>Physalis philadelphica</i>	2.4
<i>Physalis acutifolia</i>	2.4
<i>Physalis ampla</i>	2.3
<i>Physalis angulata</i>	2.0
<i>Physalis lagascae</i>	2.0
<i>Physalis sulphurea</i>	1.9
<i>Physalis solanaceus</i>	1.8
<i>Physalis microcarpa</i>	1.8

Análisis estadístico de datos

Correlación entre las variables morfológicas y fisiológicas y el índice de sinantropía

La correlación entre las variables morfológicas y el índice de sinantropía se determinó con los coeficientes de determinación en el programa Microsoft Excel (2010). Se empleó el gráfico de dispersión para comparar valores y determinar la correlación entre dos variables. La correlación se hizo para dos juegos de datos, uno con ocho especies y otro sólo con seis especies que estaban taxonómicamente claramente definidas y provenían de ambientes hasta cierto grado parecidos para minimizar la influencia del ambiente en la manifestación de las características morfológicas y fisiológicas. En la correlación de seis especies, se omitió a *P. acutifolia* porque se desarrolla en matorral xerófilo, principalmente a lo largo de la Planicie Costera del Pacífico y a bajas altitudes (desde 0 hasta 2000 m.snm), un ambiente muy distinto a las de otras especies (Vargas, 2003). Tampoco se incorporó a *P. ampla* por problemas taxonómicos que se detectaron en el transcurso de un trabajo paralelo.

Análisis estadístico de variables morfológicas

Para evaluar la significancia de las diferencias morfológicas entre especies en cada etapa fenológica, se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) a los datos registrados para las 12 variables morfológicas (número de hojas, ramas, botones, flores, frutos y semillas; longitud y diámetro en la raíz, el tallo, de la rama más larga, del fruto y de la semilla). Se hicieron pruebas *a posteriori* (Tukey $\alpha = 0.05$) y se estimó la diferencia mínima significativa y el coeficiente de variación. No se hizo ningún pretratamiento de los datos de las variables, porque uno de los principios es que los datos deben estar normalmente distribuidos, en nuestro caso este principio si

se cumplió ya que los coeficientes de variación así lo indican. El análisis de los datos se hizo con el paquete estadístico R (Everitt, 2005).

Resultados

Ciclo biológico

El ciclo biológico de las especies sinantrópicas de *Physalis* bajo cultivo fue de 123 días en Tlaquiltenango y de 138 días en Texcoco. Se trasplantó a los 35 días después de la siembra. En Texcoco, la etapa de botones duró 31 días, la de floración 20 días y la de fructificación 25 días. En Tlaquiltenango la etapa de botones empleó 18 días, la de floración 17 días y la de fructificación 33 días. Dentro de cada ambiente, la manifestación de las etapas fenológicas fue sincrónica en todas las especies probadas.

Variables morfológicas y fisiológicas

Dentro de los ambientes hubo diferencias estadísticamente significativas en las características morfológicas y fisiológicas entre algunas especies, y entre otras no. Cuatro especies fueron muy parecidas en su crecimiento, *Physalis ampla*, *P. lagascae*, *P. sulphurea* y *P. acutifolia*. Los valores mayores en crecimiento lo presentaron *P. philadelphica* y *P. angulata* y los más bajos *P. microcarpa* (Cuadro 4, 5, 6 y 7).

En Texcoco, para la etapa vegetativa *P. philadelphica* y *P. angulata* tuvieron los valores más altos para las nueve variables que se midieron (diámetro y longitud de la raíz; diámetro y longitud del tallo; diámetro y longitud de la rama más larga; altura a la primera bifurcación; número de ramas y número de hojas). En Tlaquiltenango estas mismas especies alcanzaron los valores

mayores sólo en cinco de las nueve variables (diámetro y longitud de raíz, altura a la primera bifurcación y número de hojas). *Physalis microcarpa* tuvo los valores más bajos para todas las variables morfológicas de la etapa vegetativa en los dos ambientes (Cuadro 4).

Cuadro 4. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de *Physalis* evaluadas en la etapa vegetativa en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango. Se presentan su prueba de medias y el coeficiente de variación (C.V.). Dentro de las columnas valores con letra similar son estadísticamente iguales. ** = significativo al 0.01. Las especies están ordenadas de un índice mayor de sinantropía a uno menor.

Especie	Diámetro de la raíz (cm)	Longitud de la raíz (cm)	Longitud del tallo (cm)	Diámetro del tallo (cm)	Altura a la primera bifurcación (cm)	Longitud de la rama más larga (cm)	Diámetro de la rama más larga (cm)	Número de ramas	Número de hojas
Etapa vegetativa del cultivo de especies de <i>Physalis</i> en Texcoco									
<i>P. philadelphica</i>	0.38 d	20.97 e	27.5 d	0.41 e	26 d	9.5 d	0.23 d	9.5 c	26.5 e
<i>P. acutifolia</i>	0.17 ab	9.1 b	11.75 ab	0.22 b	12 b	1.73 ab	0.1 a	3.75 ab	12.25 ab
<i>P. ampla</i>	0.17 ab	7.71 ab	13 bc	0.23 bc	12.5 b	1.35 a	0.1 ab	4.75 b	11.75 ab
<i>P. angulata</i>	0.28 c	17.5 d	22.75 d	0.32 d	17.5 c	6.75 c	0.17 c	8.5 c	22.25 de
<i>P. lagascae</i>	0.17 ab	7.53 ab	11.5 ab	0.21 b	12 b	1.68 ab	0.1 a	4 ab	13.25 bc
<i>P. sulphurea</i>	0.17 ab	8.53 b	11.5 ab	0.23 bc	11.75 b	1.43 a	0.1 ab	3.75 ab	11.75 ab
<i>P. solanaceus</i>	0.2 b	12.85 c	16.75 c	0.27 c	16.75 c	3.5 b	0.13 b	5.5 b	18 cd
<i>P. microcarpa</i>	0.14 a	4.89 a	7.25 a	0.13 a	7.25 a	1.18 a	0.09 a	1.75 a	7 a
ANOVA (p < 0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.06	3.37	4.8	0.04	4.01	2.01	0.02	2.54	5.36
C.V.	12.7	14.82	13.5	7.63	11.88	27.38	8.75	21.09	14.91
Etapa vegetativa del cultivo de especies de <i>Physalis</i> en Tlaquiltenango									
<i>P. philadelphica</i>	0.33 d	9 d	37.6 d	0.42 e	17.32 e	33 e	0.3 d	17.2 c	11 a
<i>P. acutifolia</i>	0.2 b	1.75 a	20.8 b	0.26 b	6.72 bc	18.4 bc	0.17 b	11.8 b	11 a
<i>P. ampla</i>	0.19 ab	2.25 ab	19.8 b	0.26 b	6.93 bc	15.6 b	0.15 ab	31 e	25.6 cd
<i>P. angulata</i>	0.27 c	6 c	33 cd	0.38 d	13.24 d	28 d	0.27 cd	22.4 d	11.8 a
<i>P. lagascae</i>	0.19 ab	1.75 a	19.8 b	0.27 b	6.1 ab	16.6 b	0.16 b	32.8 e	22b c
<i>P. sulphurea</i>	0.19 ab	2 ab	19.8 b	0.25 b	6.66 bc	16.6 b	0.16 ab	11.4 b	19.6 b
<i>P. solanaceus</i>	0.23 bc	4b c	28 c	0.33 c	9.96 cd	23 c	0.22 c	32.4 e	29.6 d
<i>P. microcarpa</i>	0.15 a	1 a	13.4 a	0.2 a	3.01 a	10.2 a	0.11 a	4.6 a	8.2 a
ANOVA (p < 0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.04	2.11	6.14	0.04	3.41	4.71	0.05	4.62	5.13
C.V.	10.1	27.72	12.4	6.77	19.08	11.41	12.77	11.04	14.4

Cuadro 5. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de *Physalis* evaluadas en la etapa de botones florales en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango. Se presentan su prueba de medias y el coeficiente de variación (C.V.). Dentro de las columnas valores con letra similar son estadísticamente iguales. ** = significativo al 0.01. Las especies están ordenadas de un índice mayor de sinantropía a uno menor.

	Diámetro de la raíz (cm)	Longitud de la raíz (cm)	Longitud del tallo (cm)	Diámetro del tallo (cm)	Altura a la primera bifurcación (cm)	Longitud de la rama más larga (cm)	Diámetro de la rama más larga (cm)	Número de ramas	Número de hojas	Número de botones totales
Etapa de botones florales del cultivo de especies de <i>Physalis</i> en Texcoco										
<i>P. philadelphica</i>	0.57 e	14.5 c	47.5 e	0.68 e	28.75 de	13.25 d	0.47 e	16.5 d	53.25 d	38.75 b
<i>P. acutifolia</i>	0.43 c	8 b	32.75 b	0.52 c	17.25 b	5.25 bc	0.32 b	9.5 b	36.75 a	20 a
<i>P. ampla</i>	0.44 c	6.75 ab	33.25 b	0.53 c	15.5 b	5.75 bc	0.34 bc	9 b	37 a	19.75 a
<i>P. angulata</i>	0.52 d	11.5 c	42.75 d	0.6 d	24.5 c	11.25 d	0.42 d	13.5 c	48 c	23.25 a
<i>P. lagascae</i>	0.41 c	6.5 ab	34.25 bc	0.52 c	17.25 b	4.75 ab	0.32 ab	9.5 b	36.75 a	20.25 a
<i>P. sulphurea</i>	0.33 b	7.5 ab	33.5 b	0.4 b	16.5 b	5.5 bc	0.33 b	10 b	37.5 a	23.25 a
<i>P. solanaceus</i>	0.48 d	7.75 ab	38.5 cd	0.57 cd	21.5 c	7.5 c	0.38 cd	10.75 b	42.75 b	14.5 a
<i>P. microcarpa</i>	0.27 a	4.75 a	26.75 a	0.3 a	10.75 a	2.5 a	0.28 a	6 a	33 a	22.5 a
ANOVA (p<0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.04	3.03	4.55	0.06	3.41	2.73	0.04	2.56	5.1	9.86
C.V.	4.34	15.41	5.38	5.72	7.67	16.76	5.15	10.33	5.36	18.49
Etapa de botones florales del cultivo de especies de <i>Physalis</i> en Tlaquiltenango										
<i>P. philadelphica</i>	0.52 f	36.97 e	54 d	0.61 d	21.28 e	39.8 d	0.52 e	23 b	17 a	28 ab
<i>P. acutifolia</i>	0.32 c	14.06 ab	29 b	0.42 b	14.19 bc	27.5 b	0.37 bc	15 a	15.6 a	20.2 a
<i>P. ampla</i>	0.26 ab	15.45 ab	28.4 b	0.39 ab	13.49 bc	28.8b c	0.33 b	34.6 d	30.8 cd	34 bc
<i>P. angulata</i>	0.44 e	24.15 d	43.8 c	0.56 d	19.13 de	37 d	0.45 d	28.6 c	16.8 a	29.8 abc
<i>P. lagascae</i>	0.29 bc	17.39 bc	25.6 ab	0.41 b	12.82 ab	25 ab	0.35 bc	37.4 d	27 bc	30.8 abc
<i>P. sulphurea</i>	0.29 bc	17.39 bc	28.4 b	0.4 b	13.94 bc	27.6 b	0.34 b	16.4 a	24.6 b	22 a
<i>P. solanaceus</i>	0.39 d	20.89 cd	37.6 c	0.49 c	16.16 cd	31.8 c	0.39 c	36.2 d	33.6 d	28.8 abc
<i>P. microcarpa</i>	0.23 a	11.26 a	20.2 a	0.34 a	10.05 a	21.8 a	0.26 a	12.4 a	13 a	39 c
ANOVA (p<0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.05	5	6.42	0.06	3.3	4.07	0.05	4.41	4.87	10.81
C.V.	7.14	12.42	9.39	6.74	10.74	6.64	6.91	8.47	10.67	18.15

Cuadro 6. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de *Physalis* evaluadas en la etapa de floración en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango. Se presentan su prueba de medias y el coeficiente de variación (C.V.). Dentro de las columnas valores con letra similar son estadísticamente iguales. **= significativo al 0.01. Las especies están ordenadas de un índice mayor de sinantropía a uno menor.

	Diámetro de la raíz (cm)	Longitud de la raíz (cm)	Longitud del tallo (cm)	Diámetro del tallo (cm)	Altura a la primera bifurcación (cm)	Longitud de la rama más larga (cm)	Diámetro de la rama más larga (cm)	Número de ramas	Número de hojas	Número de flores
Etapa de floración del cultivo de especies de <i>Physalis</i> en Texcoco										
<i>P. philadelphica</i>	1.08 f	27.75 e	72.25 e	0.87 d	32 d	42.75 e	1.07 d	32.25 d	122.5 e	47.25 d
<i>P. acutifolia</i>	0.52 bc	13.25 b	42.75 bc	0.72 b	22.25 b	22.75 b	0.52 b	13 a	73.5 b	21.5 a
<i>P. ampla</i>	0.54 bc	11.5 ab	42 b	0.71 b	23.5 bc	22 b	0.53 b	12.5 a	74.25 b	27.5 b
<i>P. angulata</i>	0.73 e	22.75 d	52.25 d	0.82 d	31.75 d	33 d	0.63 c	22.25 c	89 cd	38 c
<i>P. lagascae</i>	0.52 b	12.75 b	41.75 b	0.7 b	21.75 ab	21.75 b	0.52 b	13 a	73.5 b	28 b
<i>P. sulphurea</i>	0.56 c	11.75 b	43 bc	0.72 b	21.75 ab	22 b	0.53 b	15 ab	90.75 d	72.75 e
<i>P. solanaceus</i>	0.63 d	18.25 c	46.75 c	0.77 c	26.75 c	28.25 c	0.57 b	17.75 bc	82.75 c	32.5 b
<i>P. microcarpa</i>	0.46 a	7.25 a	32.5 a	0.63 a	17.75 a	13.25 a	0.4 a	12.25 a	64.75 a	21.5 a
ANOVA (p< 0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.04	4.28	4.6	0.04	4.36	4.1	0.05	4.68	6.3	5.18
C.V.	2.92	11.68	4.21	2.77	7.56	6.82	4.2	11.59	3.21	6.12
Etapa de floración del cultivo de especies de <i>Physalis</i> en Tlaquiltenango										
<i>P. philadelphica</i>	0.61 e	53.34 e	67.2 d	0.72 c	28.25 d	47.8 d	0.57 d	32.2 b	27.6 ab	12.8 a
<i>P. acutifolia</i>	0.47 bc	37.89 b	52.4 b	0.57 b	18.08 b	31.0 b	0.34 b	25.4 a	27 a	15.4 ab
<i>P. ampla</i>	0.47 b	37.93 b	51 ab	0.56 b	18.18 b	32.0 b	0.31 ab	41.4 c	38 c	24 abc
<i>P. angulata</i>	0.57 de	48.3 d	63 d	0.67 c	23.45 c	42.0 c	0.52 d	33.2 b	27.4 a	19.8 abc
<i>P. lagascae</i>	0.47 b	37.6 b	51.8 b	0.58 b	18.51 b	32.0 b	0.31 b	41.8 cd	39.4 cd	25.8 bc
<i>P. sulphurea</i>	0.47 bc	37.89 b	51.8 b	0.58 b	17.73 b	32 b	0.31 ab	26 a	32.4 b	12.6 a
<i>P. solanaceus</i>	0.52 cd	42.64 c	57.8 c	0.6 b	19.36 bc	37.8 c	0.44 c	46 d	43 d	19 abc
<i>P. microcarpa</i>	0.41 a	32.76 a	46.2 a	0.47 a	13.04 a	25 a	0.25 a	23 a	23.2 a	29 c
ANOVA (p< 0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.04	4.17	5.18	0.06	4.19	5.34	0.05	4.35	4.96	12.25
C.V.	4.82	4.97	4.59	5.36	10.46	7.46	7.39	6.33	7.51	30.18

Cuadro 7. Variables morfológicas de las especies sinantrópicas de *Physalis* evaluadas en la etapa de fructificación en los dos ambientes Texcoco y Tlaquiltenango. Se presentan su prueba de medias y el coeficiente de variación (C.V.). Dentro de las columnas valores con letra similar son estadísticamente iguales. **= significativo al 0.01. Las especies están ordenadas de un índice mayor de sinantropía a uno menor.

	Diámetro de la raíz (cm)	Longitud de la raíz (cm)	Longitud del tallo (cm)	Diámetro del tallo (cm)	Altura a la primera bifurcación (cm)	Longitud de la rama más larga (cm)	Diámetro de la rama más larga (cm)	Número de ramas	Número de hojas	Número de frutos	Número de semillas	Diámetro del fruto (cm)	Longitud del fruto (cm)	Diámetro de la semilla (cm)	Longitud de la semilla (cm)
Etapa de fructificación del cultivo de especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> en Texcoco															
<i>P. philadelphica</i>	1.5 e	42 d	91.75 d	0.18 e	47.5 e	67.5 e	1.18 e	186 d	168.2 d	145.7 e	180 e	4.03 d	2.72 d	0.28 d	0.3 d
<i>P. acutifolia</i>	0.76 b	23 b	63 b	0.09 b	31.5 b	31 b	0.57 b	34.5 b	55 a	37.5 b	80.5 c	2.23 ab	1.4 bc	0.13 a	0.16 b
<i>P. ampla</i>	0.75 b	22 b	66.5 b	0.09 b	33.25 bc	29.5 ab	0.57 b	36.5 b	54.5 a	34.5 b	79.25 c	2.25 ab	1.3 ab	0.12 a	0.17 b
<i>P. angulata</i>	0.9 d	33.5 c	82.75 c	0.12 d	42 d	48 d	0.73 d	57.5 c	88.75 c	56 d	108 d	3 c	2.3 d	0.23 c	0.26 c
<i>P. lagascae</i>	0.75 b	22.25 b	63.75 b	0.09 b	32.5 b	31 b	0.56 b	36.75 b	54.75 a	34 b	79.75 c	2.23 ab	1.37 abc	0.13 a	0.16 b
<i>P. sulphurea</i>	0.76 b	22.75 b	64.25 b	0.09 b	32.75 bc	31.75 b	0.57 b	34.5 b	55.75 a	35.5 b	79.5 c	2.35 ab	1.32 ab	0.14 ab	0.17 b
<i>P. solanaceus</i>	0.82 c	26.75 b	77.25 c	0.11 c	37.25 c	37.25 c	0.67 c	50.25 c	69.25 b	46 c	20 a	2.77 bc	1.82 c	0.17 b	0.22 c
<i>P. microcarpa</i>	0.68 a	14 a	55.25 a	0.08 a	26.25 a	25.25 a	0.52 a	23 a	45 a	23.75 a	35 b	1.77 a	0.95 a	0.1 a	0.12 a
ANOVA (p<0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.05	4.9	5.7	0.005	4.6	4.64	0.04	8.07	11.19	7.53	14.5	0.64	4.67	0.04	0.43
C.V.	2.6	8.2	3.47	2	5.59	5.26	2.78	6.01	6.47	6.23	4.43	10.67	12.04	11.78	9.24
Etapa de fructificación del cultivo de especies sinantrópicas de <i>Physalis</i> en Tlaquiltenango															
<i>P. philadelphica</i>	0.65 e	57.68 d	0.78 e	0.72 c	38.67 e	52.8 e	0.63 d	42.6 c	37.2 a	82.4 f	123.4 e	2.13 e	2.26 c	0.27 d	0.32 e
<i>P. acutifolia</i>	0.37 b	42.73 b	0.63 b	0.57 b	22.96 b	37.8 bc	0.47 b	35.4 ab	35.4 a	53 b	107.4 d	1.65 b	1.82 ab	0.13 ab	0.18 b
<i>P. ampla</i>	0.37 b	42.81 b	0.63 b	0.56 b	23.54 b	36.8 ab	0.46 ab	52.6 d	47.8 bc	57.6 c	87 c	1.65 b	1.83 ab	0.13 ab	0.17 b
<i>P. angulata</i>	0.57 d	53.51 d	0.73 d	0.67 c	32.98 d	46.8 d	0.57 c	42.6 c	37.4 a	73 e	94.4 c	1.94 d	1.93 b	0.22 c	0.27 d
<i>P. lagascae</i>	0.38 b	43.44 b	0.62 b	0.58 b	23.68 bc	37.2 b	0.47 b	43.4 c	45.8 b	57.2 bc	88 c	1.64 b	1.82 ab	0.12 ab	0.17 b
<i>P. sulphurea</i>	0.37 b	42.78 b	0.62 b	0.58 b	23.68 bc	37.4 b	0.47 b	37.2 b	46.4 bc	57.6 c	88 c	1.64 b	1.82 ab	0.14 ab	0.17 b
<i>P. solanaceus</i>	0.47 c	48.64 c	0.68 c	0.60 b	28.03 c	42.2 c	0.52 c	56.4 d	53 c	62.6 d	13 a	1.83 c	1.87 ab	0.16 b	0.22 c
<i>P. microcarpa</i>	0.32 a	37.24 a	0.57 a	0.47 a	17.97 a	32.6 a	0.42 a	32.6 a	33.4 a	48.4 a	28 b	1.56 a	1.76 a	0.11 a	0.12 a
ANOVA (p<0.05)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	*	**	**	**	**
TUKEY (DMS)	0.04	4.67	0.04	0.06	4.41	4.48	0.04	4.36	6.92	4.38	32.04	0.059	0.15	0.03	0.04
C.V.	4.93	4.95	3.07	5.36	8.16	5.41	4.73	4.97	8.03	3.48	16.39	1.64	4.12	11.6	9.93

En Texcoco, para la etapa de botones florales también *P. philadelphica* y *P. angulata* tuvieron los valores más elevados para las nueve variables, excepto para el número de botones. En Tlaquiltenango estas mismas especies tuvieron los valores más altos en siete de las 10 variables morfológicas mientras que *P. microcarpa* tuvo los valores más bajos en los dos ambientes. Para Texcoco *P. philadelphica* fue mayor en número de botones aunque no hubo diferencias estadísticas en esta variable para las demás especies y para Tlaquiltenango no hubo diferencias significativas entre las especies (Cuadro 5).

Para Texcoco y Tlaquiltenango en la etapa de floración hubo tendencias parecidas en el comportamiento de las especies a la de las etapas anteriores, *P. philadelphica* y *P. angulata* exhibieron los valores más altos en la mayoría de las 10 variables morfológicas y *P. microcarpa* los menores. Para Tlaquiltenango en cuanto al número de flores no hubo diferencias estadísticamente significativas entre las especies (Cuadro 6).

Para los dos ambientes en la etapa de fructificación, en 13 de las 15 variables morfológicas *P. philadelphica* y *P. angulata* mostraron valores altos y *P. microcarpa* bajos. Para número de frutos en ambos ambientes, no hubo diferencias significativas en las especies *P. lagasacae*, *P. ampla* y *P. sulphurea* (Cuadro 7).

La biomasa total, el área foliar, el índice de área foliar y la tasa de crecimiento absoluto mostraron cambios significativos desde los 20 días después del trasplante hasta alcanzar su máximo a los 88 días en Tlaquiltenango y a los 110 días en Texcoco. Para estas variables *P. philadelphica* presentó los valores mayores y *P. microcarpa* los más bajos en los dos ambientes. Para las ocho especies de *Physalis* estudiadas la tendencia en la tasa de crecimiento relativo y la

tasa de asimilación neta mostró un periodo inicial de mayor crecimiento, y una disminución de estas tasas a lo largo del ciclo biológico (Figura 2).

En la tasa de crecimiento relativo para los dos ambientes, *P. philadelphica* presentó los valores mayores y *P. microcarpa* los más bajos a los 27 días después del trasplante. La tasa de asimilación neta en Texcoco, a los 27 días después del trasplante, alcanzó los valores superiores en *P. sulphurea*, y en *P. angulata* los más bajos, mientras que en Tlaquiltenango, *P. microcarpa* tuvo los valores mayores y *P. philadelphica* los más bajos (Figura 2).

La dinámica de las tasas de crecimiento de las ocho especies de *Physalis* estudiadas, se ajustó a modelos de regresión polinomial de tipo cuadrática. En los dos ambientes, la biomasa total, área foliar, índice de área foliar, tasa de crecimiento del cultivo, tasa de crecimiento absoluto, tasa de crecimiento relativo y la velocidad de crecimiento fueron mayores para *P. philadelphica* y *P. angulata* y menores para *P. microcarpa*. Para la tasa de asimilación neta, en Texcoco, *P. sulphurea* presentó la velocidad de crecimiento mayor y *P. microcarpa* en Tlaquiltenango. Para todas las tasas e índices, los coeficientes de determinación entre el índice de sinantropía y las variables fisiológicas (r^2) se encontraron entre 0.81 y 0.99.

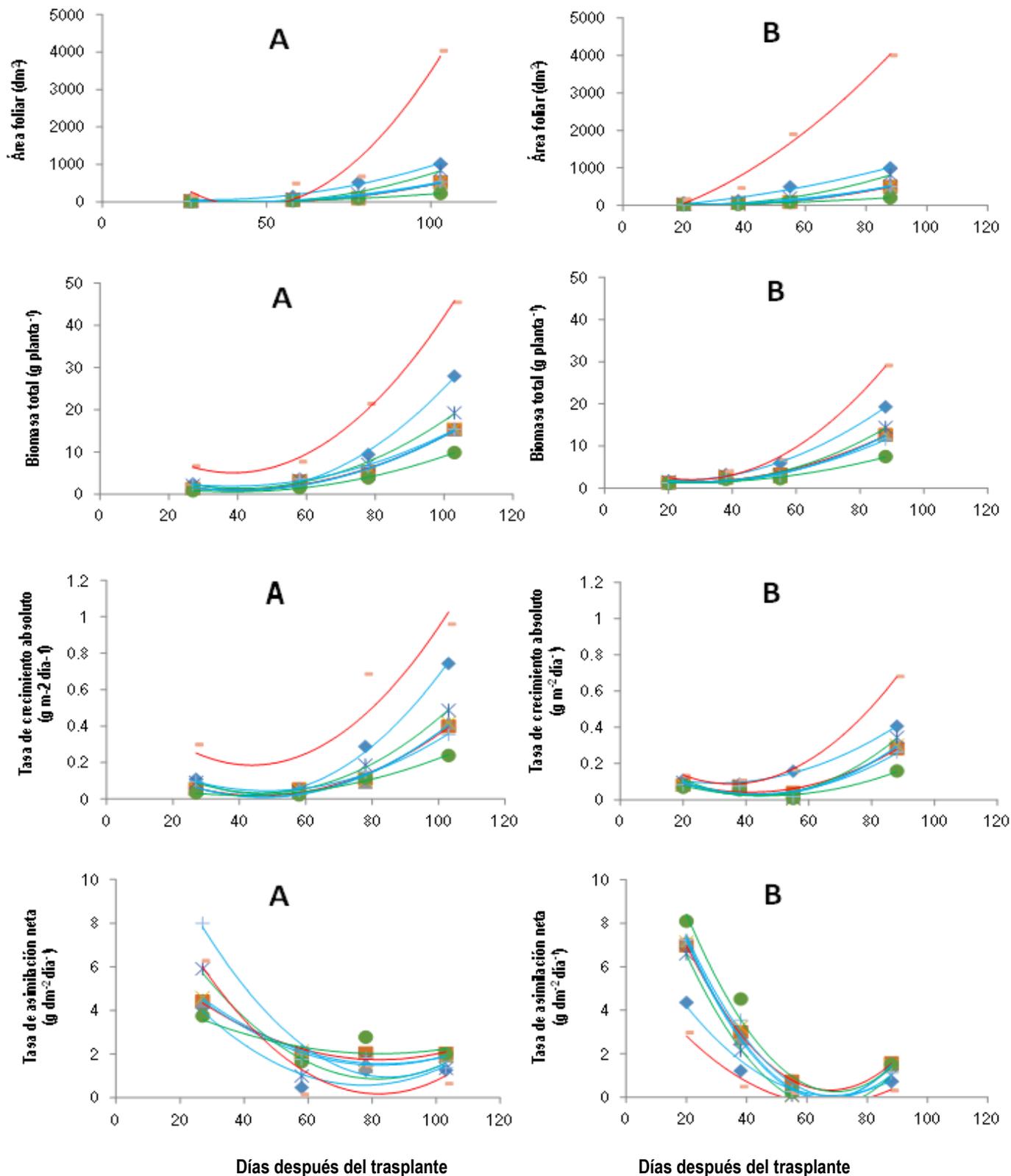


Figura 2. Área foliar, biomasa total, tasa de crecimiento absoluto y tasa de asimilación neta de las especies sinantrópicas de *Physalis* en dos ambientes: A. Texcoco B. Tlaquiltenango. El color rojo en las curvas de crecimiento indica un grado de sinantropía alto, el azul intermedio y el verde bajo. ♦ *P. angulata* ▲ *P. ampla* + *P. sulphurea* ■ *P. acutifolia* ● *P. microcarpa* X *P. lagasca* ✕ *P. solanaceus* — *P. philadelphica*.

En resumen, en el ambiente de Tlaquiltenango en la época de otoño-invierno, que tuvo mayor temperatura, irradiación y humedad relativa, así como menores cantidades de macronutrientes en el suelo, las plantas mostraron menor acumulación de materia seca, valores menores en las variables morfológicas y ciclo vegetativo más corto. Por el contrario, el cultivo de las especies en el ambiente Texcoco en la época de primavera-verano propició en las especies sinantrópicas un ciclo biológico más largo, tuvieron mayor acumulación de biomasa, plantas más grandes con más flores y frutos. No obstante, las proporciones relativas entre las especies eran similares en los dos ambientes y no hubo diferencias significativas entre los dos ambientes en el número de semillas y frutos.

Correlación entre las variables morfológicas y fisiológicas con el índice de sinantropía

Para el caso de las seis especies con una distribución ecológica similar, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. microcarpa*, *P. solanaceus* y *P. sulphurea* se encontró correlación (coeficientes de determinación entre $R^2 = 0.64$ y 0.87) entre el índice de sinantropía y las medidas de todas las etapas fenológicas y estructuras (número de hojas, ramas, botones, flores, frutos y semillas; longitud y diámetro en la raíz, el tallo, de la rama más larga, del fruto y de la semilla), en los dos ambientes. Hubo correlaciones menores para el ambiente de Tlaquiltenango en la etapa vegetativa en las variables número de rama y número de hojas; en la etapa de botones para número de ramas y número de botones totales; para la etapa de floración para las variables número de ramas y número de flores; para la etapa de fructificación en las variables número de ramas y número de hojas. En el ambiente de Texcoco, las correlaciones menores solamente se encontraron en la etapa de floración para las variables altura a la primera bifurcación y número de flores (Cuadro 8).

Al calcular las mismas relaciones para las ocho especies, incluyendo una con pocos datos (*P. ampla*) y otra de otro tipo de hábitat (*P. acutifolia*), no se encontró prácticamente ninguna correlación con el índice de sinantropía; sus coeficientes de determinación fluctuaron entre 0.05 a 0.32. La única excepción fue la variable número de semillas en la etapa de fructificación, en el ambiente de Tlaquiltenango; su coeficiente de determinación alcanzó 0.52 (Cuadro 8).

Al igual que en las variables morfológicas, las variables fisiológicas y el índice de sinantropía presentaron correlaciones elevadas en el grupo de seis especies. Cuando se calcula con el grupo de ocho especies, el porcentaje de correlación disminuye considerablemente (Cuadro 9).

Cuadro 8. Coeficientes de determinación (R^2) obtenidos para las correlaciones entre las variables morfológicas y la etapa vegetativa, de botones, floración y fructificación para ocho y seis especies sinantrópicas de *Physalis* en Texcoco y Tlaquiltenango. La correlación se hizo entre las variables fisiológicas y el índice de sinantropía de *Physalis*.

	Texcoco		Tlaquiltenango	
	R2 8 especies*	R2 6 especies**	R2 8 especies*	R2 6 especies**
Etapa vegetativa				
Diámetro de la raíz	0.11	0.7	0.18	0.82
Longitud de la raíz	0.12	0.77	0.23	0.86
Longitud del tallo	0.14	0.78	0.1	0.69
Diámetro del tallo	0.2	0.81	0.09	0.69
Altura a la primera bifurcación	0.19	0.8	0.15	0.8
Longitud de la rama más larga	0.31	0.88	0.13	0.73
Diámetro de la rama más larga	0.28	0.87	0.09	0.67
Número de ramas	0.15	0.68	0.32	0.47
Número de hojas	0.11	0.73	0.12	0.23
Etapa de botones				
Diámetro de la raíz	0.28	0.64	0.14	0.77
Longitud de la raíz	0.24	0.85	0.25	0.87
Longitud del tallo	0.12	0.76	0.15	0.8
Diámetro del tallo	0.3	0.71	0.11	0.72
Altura a la primera bifurcación	0.13	0.74	0.15	0.73
Longitud de la rama más larga	0.14	0.75	0.15	0.7
Diámetro de la rama más larga	0.14	0.78	0.21	0.81
Número de ramas	0.19	0.84	0.22	0.51
Número de hojas	0.15	0.8	0.21	0.82
Número de botones totales	0.24	0.86	0.12	0.23
Etapa de floración				
Diámetro de la raíz	0.25	0.86	0.12	0.73
Longitud de la raíz	0.12	0.76	0.14	0.78
Longitud del tallo	0.25	0.87	0.11	0.72
Diámetro del tallo	0.14	0.72	0.17	0.80
Altura a la primera bifurcación	0.12	0.49	0.24	0.87
Longitud de la rama más larga	0.18	0.81	0.12	0.76
Diámetro de la rama más larga	0.25	0.87	0.08	0.69
Número de ramas	0.38	0.87	0.32	0.63
Número de hojas	0.22	0.84	0.29	0.29
Número de flores	0.05	0.53	0.16	0.28
Etapa de fructificación				
Diámetro de la raíz	0.26	0.87	0.17	0.80
Longitud de la raíz	0.20	0.83	0.11	0.73
Longitud del tallo	0.11	0.73	0.15	0.76
Diámetro del tallo	0.25	0.85	0.17	0.81
Altura a la primera bifurcación	0.14	0.78	0.15	0.80
Longitud de la rama más larga	0.24	0.87	0.16	0.81
Diámetro de la rama más larga	0.27	0.85	0.15	0.80
Número de ramas	0.24	0.86	0.19	0.52
Número de hojas	0.26	0.87	0.25	0.34
Número de frutos	0.26	0.87	0.17	0.82
Número de semillas	0.27	0.87	0.52	0.86
Diámetro del fruto	0.19	0.83	0.19	0.83
Longitud del fruto	0.13	0.78	0.25	0.87
Diámetro de la semilla	0.21	0.83	0.22	0.87
Longitud de la semilla	0.11	0.75	0.15	0.78

*=*P. philadelphica*, *P. acutifolia*, *P. ampla*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. sulphurea*, *P. solanaceus*, *P. microcarpa*.

**= *P. philadelphica*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. sulphurea*, *P. solanaceus*, *P. microcarpa*. No se incluyó *P. acutifolia* y *P. ampla*.

Cuadro 9. Coeficientes de determinación obtenidos para las correlaciones entre las variables fisiológicas y las etapas vegetativas, botones florales, floración y fructificación para ocho y seis especies. La correlación se hizo entre las variables fisiológicas y el índice de sinantropía de *Physalis*.

Tasas de crecimiento y etapa vegetativa	Texcoco		Tlaquiltenango	
	R2 8 especies*	R2 6 especies**	R2 8 especies*	R2 6 especies**
Área foliar				
Etapa vegetativa	0.26	0.88	0.26	0.88
Etapa de botones florales	0.26	0.88	0.26	0.88
Etapa de floración	0.45	0.88	0.31	0.88
Etapa de fructificación	0.26	0.86	0.26	0.87
Índice de área foliar				
Etapa vegetativa	0.26	0.88	0.27	0.88
Etapa de botones	0.26	0.88	0.26	0.88
Etapa de floración	0.45	0.88	0.31	0.88
Etapa de fructificación	0.26	0.86	0.26	0.87
Biomasa total				
Etapa vegetativa	0.29	0.85	0.18	0.83
Etapa de botones	0.29	0.88	0.19	0.86
Etapa de floración	0.28	0.87	0.18	0.77
Etapa de fructificación	0.23	0.88	0.26	0.88
Tasa de crecimiento absoluto				
Etapa vegetativa	0.29	0.85	0.18	0.83
Etapa de botones	0.2	0.05	0.22	0.9
Etapa de floración	0.39	0.86	0.53	0.58
Etapa de fructificación	0.2	0.84	0.27	0.88
Tasa de crecimiento del cultivo				
Etapa vegetativa	0.29	0.85	0.18	0.83
Etapa de botones	0.2	0.05	0.21	0.9
Etapa de floración	0.39	0.86	0.53	0.56
Etapa de fructificación	0.2	0.84	0.27	0.88
Tasa de crecimiento relativo				
Etapa vegetativa	0.14	0.79	0.14	0.79
Etapa de botones	0.17	0.78	0.17	0.78
Etapa de floración	0.66	0.56	0.66	0.56
Etapa de fructificación	0.29	0.16	0.29	0.16
Tasa de asimilación neta				
Etapa vegetativa	0.11	0.05	0.19	0.84
Etapa de botones	0.65	0.95	0.22	0.7
Etapa de floración	0.15	0.32	0.19	0.01
Etapa de fructificación	0.45	0.83	0.55	0.88

*=*P. philadelphica*, *P. acutifolia*, *P. ampla*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. sulphurea*, *P. solanaceus* y *P. microcarpa*.

**= *P. philadelphica*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. sulphurea*, *P. solanaceus*, *P. microcarpa*. No se incluyó *P. acutifolia* y *P. ampla*.

Discusión

Ciclo biológico

El cultivo de especies sinantrópicas de *Physalis* en dos ambientes mostró resultados diferentes en la duración de las etapas fenológicas. En Tlaquiltenango, se tuvo una temperatura y radiación promedio más alta, pero un fotoperiodo más corto. Las plantas en este medio mostraron un ciclo más corto y produjeron menos biomasa. Este resultado se puede deber a la combinación o a cualquiera de estas tres causas: la mayor temperatura (incrementa los procesos de crecimiento), el fotoperiodo más corto de otoño (que induce a floración y por lo tanto a ciclos más cortos) y la menor cantidad de macronutrientes en el suelo (Serrano, 1998; Rodríguez, 2010).

No disponemos de los datos para evaluar la contribución relativa de cada uno de los factores ambientales, debido a que no fue el objetivo de este trabajo. La duración del ciclo biológico de las especies sinantrópicas de *Physalis* en los dos ambientes (138 días en el ambiente de Texcoco y 123 días en Tlaquiltenango) fue más largo comparado con lo encontrado en un estudio para la especie cultivada *P. philadelphica* cv. Rendidora que tuvo un ciclo biológico más corto (99 días) en Texcoco, México (Mera, 1987). Lo anterior está de acuerdo con lo que expresa Schwanitz (1967), que una planta cultivada difiere de sus parientes silvestres en algunos caracteres hereditarios, que se manifiestan entre otras cosas en cambios en la duración del ciclo biológico.

El fotoperiodo es un factor que influye en la inducción floral en muchas especies. En las especies en estudio no se ha corroborado la existencia de sensibilidad al fotoperiodo. Sí se ha reportado la influencia del fotoperiodo corto en *P. peruviana* L. ya que fomenta la inducción floral (Heinze y Midash, 1991), pero para *P. philadelphica* no se indica nada sobre el fotoperiodo en estudios

sobre su cultivo; tampoco para *P. chenopodifolia* (Mera, 1987). Será necesario hacer más estudios específicos para determinar si existe la influencia de fotoperiodo en las especies sinantrópicas de este estudio.

Variables morfológicas y fisiológicas

Physalis philadelphica y *P. angulata*, o sea, las especies con formas cultivadas, son las que presentaron los valores mayores para las variables morfológicas y para la biomasa total, el área foliar, el índice de área foliar, la tasa de crecimiento absoluto, tasa de crecimiento relativo y la tasa de crecimiento del cultivo en los dos ambientes. Los frutos de estas especies mostraron los caracteres esperados de preadaptación que son los frutos relativamente grandes, quizás el factor más importante de evolución de la especie silvestre a la cultivada (Schwanitz, 1967).

La tasa de asimilación neta se mide por la cantidad de biomasa acumulada en función del área foliar y el tiempo y nos indica la velocidad de fotosíntesis neta, es decir es una medida de la eficacia del follaje (Escalante-Estrada y Kohashi-Shibata, 1993; Pearcy *et al.*, 1994). Fue la única variable fisiológica en donde otras especies, en este caso menos sinantrópicas, fueron las que presentaron los valores más altos: *P. sulphurea* en el ambiente de Texcoco y *P. microcarpa* en Tlaquiltenango. Estos resultados tienen que ver con la eficiencia en sus procesos fisiológicos. Estos valores nos indican que su maquinaria fotosintética es más eficiente y esta eficacia se manifestó en la mayor producción de flores para las dos especies. *P. microcarpa*, a pesar de ser conocida de pocas y pequeñas poblaciones, fue exitosa como especie con menor área foliar que las demás especies pero con gran productividad de frutos.

Una mayor biomasa no siempre significa una mayor tasa de asimilación neta (Morales-Rosales *et al.*, 2008). Por ejemplo, en un estudio sobre densidad de población en girasol la tasa de asimilación neta fue más alta a menor densidad de población, debido a que en esta tasa influyen otros factores y no sólo peso seco de las plantas. La disminución de la tasa de asimilación neta en especies con mayor biomasa puede atribuirse al autosombreado generado por el mayor tamaño del dosel vegetal al incrementar la densidad de población y al aumento de la senescencia de las hojas (Aguilar-García *et al.*, 2005). El incremento de la producción de biomasa se debe al aumento del área foliar y no necesariamente a la producción de fotosintatos por unidad de área foliar. *P. microcarpa* y *P. acutifolia* son consideradas especies de porte pequeño. Al crecer en el mismo tamaño de unidad experimental (1 m²) que las otras especies de mayor porte, recibieron mayor radiación y tuvieron mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo por ocupar un área más pequeña; estos factores pudieron influir en tener una mayor eficiencia fotosintética.

Correlación entre las variables morfológicas y fisiológicas con el índice de sinantropía

Por lo general en *Physalis* se confirman algunos de los postulados de Baker (1974). Las especies más sinantrópicas tienen un crecimiento más vigoroso, y especialmente producen más frutos y semillas bajo condiciones favorables. Estas tendencias se observaron en los dos diferentes ambientes.

La mayoría de las variables morfológicas mostraron las correlaciones esperadas y altas con el índice de sinantropía en los cálculos con *Physalis angulata*, *P. lagascae*, *P. microcarpa*, *P. philadelphica*, *P. solanaceus* y *P. sulphurea* que se encuentran en hábitats similares. No fue así al incluir todas las especies (*Physalis acutifolia*, *P. ampla*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. microcarpa*,

P. philadelphica, *P. solanaceus* y *P. sulphurea*). Las seis especies sinantrópicas que presentan correlación mayor (0.64 a 0.87) entre las variables morfológicas y fisiológicas con el índice de sinantropía se caracterizan por compartir hábitats similares (se encuentran generalmente en las regiones de bosque tropical estacionalmente seco y bosque tropical húmedo a altitudes medianas), lo cual es de esperarse si se considera la teoría ecológica (Espinosa-García *et al.*, 2004). La adaptación morfológica y fisiológica a diferencias climáticas generalmente tendrá una influencia fuerte que puede modificar e incluso eclipsar la adaptación a la perturbación.

En este estudio se encontró una correlación alta entre el número de frutos y semillas y el índice de sinantropía en los dos ambientes (0.82 a 0.87). Lo anterior indica que la producción elevada de frutos y semillas es una característica inherente a las sinantrópicas. Kuester *et al.* (2014) encontraron una mayor producción de frutos y de semillas en plantas sinantrópicas. Con esta investigación se confirma uno de los postulados de Baker (1974) que indica que una planta sinantrópica se caracteriza por la producción alta de semillas.

Conclusión

Se confirmó la hipótesis de que existe correlación positiva entre sinantropía y el tamaño y número de órganos vegetativos y reproductivos, así como en su crecimiento. Esta relación se mantiene en diferentes ambientes. Sólo la tasa de asimilación neta de las especies mostró un comportamiento distinto.

Literatura citada

- Aguilar-García, L., Escalante-Estrada, J. A., Fucikovsky-Zak, L., Tijerina-Chávez, L. y Engleman, M. 2005. Área foliar, tasa de asimilación neta, rendimiento y densidad de población en girasol. *Terra Latinoamericana* **23**: 303-310.
- Baker, H. G. 1974. The Evolution of Weeds. *Annual Review of Ecological Systems* **5**: 1-24.
- Burns, J. H. & Winn, A. 2006. A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions* **8**: 797-807.
- Danuso, F., Zanin, G. y Sartorato, I. 2012. A modelling approach for evaluating phenology and adaptation of two congeneric weeds (*Bidens frondosa* and *Bidens tripartita*). *Ecological Modelling* **243**: 33– 41.
- Escalante-Estrada, J. A. y Kohashi-Shibata, J. 1993. El rendimiento y crecimiento del frijol. Manual para la toma de datos. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco. México. 84 p.
- Everitt, B. 2005. An R and S-PLUS® companion to multivariate analysis. Springer, New York, N.Y.
- Espinosa-García, F. J., Villaseñor, J. L. y Vibrans H. 2004. Geographical patterns in native and exotic weeds of Mexico. *Weed Technology* **18**: 1563-1569.
- García, E. 2005. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. 4ª ed. Talleres Offset Laroios. México, D.F. 220 p.
- Grime, J. P. 1982. *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. LIMUSA, México, D. F. 291 p.
- Guralnick, R. and Van Cleve, J. 2005. Strengths and weaknesses of museum and national survey data sets for predicting regional species richness: comparative and combined approaches. *Diversity and Distributions* **11**: 349–359.
- Hart, R. 1976. An index for comparing weediness in plants. *Taxon* **25**: 245-247.
- Heinze, W. y Midash, M. 1991. Photoperiodische Reaktion von *Physalis peruviana* L. *Gartenbauwiss* **56**: 262-264.
- Hunt, R. 1981. *Plant growth analysis*. The Institute of Biology's Studies in Biology No. 96. Edward Arnold Publishers LTD. London.
- Kadmon, R., Farber, O. and Danin, A. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications* **14**: 401–413.

- Kuester, A., Conner, J. K., Culley, T. y Baucom, R. S. 2014. How weeds emerge: a taxonomic and trait-based examination using United States data. *New Phytologist* **202**: 1055-1068.
- López-Sandoval, J. A., Vibrans, H., Uscanga, E., Vargas, P. O, López-Mata, L. y Martínez, M. 2014. Propuesta de índice sinantrópico. Artículo en elaboración.
- Mera O., L. M. 1987. Estudio comparativo del proceso de cultivo la arvense *Physalis chenopodifolia* Lamarck y *Physalis philadelphica* var. *philadelphica* cultivar Rendidora. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 112 p.
- Microsof Excel 2007. Consultado en diciembre del 2013.
- Morales-Rosales, E. J, Escalante-Estrada, J. A., y López-Sandoval, J. A. 2008. Crecimiento, índice de cosecha y rendimiento de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en unicultivo y asociado con girasol (*Helianthus annuus* L.). *Universidad y Ciencia* **24**: 1-10.
- Mulato B., J. 1984. Desarrollo y fenología del tomate (*Physalis ixocarpa* Brot.) en la región de Zacatepec, Morelos. Tesis de licenciatura. Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, México. 107 p.
- Pearcy, R. W., Ehleringer, J., Mooney, H. A. y Rundel, P. W. 1994. *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall. London, Great Britain. 457 p.
- Rich, T. and Woodruff, E. 1992. Recording bias in botanical surveys. *Watsonia* **19**: 73–95.
- Rodríguez, B. A. 2010. Desarrollo de fruto y calidad de semilla de cinco variedades de *Physalis ixocarpa* Brot. en el Valle Del Fuerte, Sinaloa. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México. 86 p.
- Serrano, A. D. 1998. Determinación del intervalo óptimo de cosecha y descripción fenológica de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) tipo salamanca. Tesis de licenciatura, Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México. 54 pp.
- Schwanitz, F. 1967. *The origin of cultivated plants*. Harvard University, Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 175 p.
- Sutherland, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* **141**: 24-39.
- Vargas, P. O., Martínez y D. P. y Dávila, A. P. 2003. *La familia Solanaceae en Jalisco. El género Physalis*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 121 p.
- Villaseñor, R. J. L. y Espinosa-García, F. J. 1998. *Catálogo de malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México/ Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario/ Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 449 pp.

CAPÍTULO 3. MODELADO DE LOS FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES SINANTRÓPICAS DE *Physalis*

MODELING THE ENVIRONMENTAL FACTORS THAT DETERMINE THE DISTRIBUTION OF SYNANTHROPY SPECIES OF *Physalis*

José Antonio López-Sandoval¹, Lauro López-Mata^{1*}, Gustavo Cruz-Cárdenas², Heike Vibrans¹, Ofelia Vargas³ y Mahinda Martínez⁴

¹Postgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Instituto Politécnico Nacional-Michoacán, Justo Sierra 28, 59510, Jiquilpan, Michoacán, México. ³ Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, km 15.5, Carretera Guadalajara-Nogales, Predio las Agujas, 44171, Zapopan, Jalisco, México. ⁴ Facultad de Ciencias Naturales, Centro Universitario, Universidad de Querétaro, Cerro de las Campanas s/n, 76010, Santiago de Querétaro, Querétaro, México.

Resumen

El modelado de la distribución de especies sinantrópicas (malezas) y los factores ambientales que determinan dicha distribución han sido poco estudiados. *Physalis* tiene 90 especies distribuidas en las Américas, y algunas especies en el Viejo Mundo. México alberga cerca de 70 especies y aproximadamente 35 son endémicas. La sección *Angulatae* incluye 10 especies, todas sinantrópicas en mayor o menor grado. Las especies se concentran en la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y en la Faja Volcánica Transmexicana. El objetivo de este trabajo fue modelar e identificar las variables ambientales que determinan la distribución potencial de las 10 especies de *Physalis* sección *Angulatae*. Se emplearon 524 registros revisados por especialistas en la taxonomía del grupo y 20 variables ambientales; de éstas 12 fueron climáticas, tres edáficas,

dos de cobertura de la vegetación y tres de atributos topográficos. Los modelos se calcularon con el algoritmo Maxent. Los resultados del modelado mostraron que el hábitat más adecuado para la persistencia de ocho especies se definió por el índice normalizado diferencial de vegetación en los meses secos del año, la materia orgánica del suelo, la altitud y el aspecto, las cuales en conjunto explicaron entre el 73 y el 91% de la variación en su distribución. Otros grupos de factores determinaron la distribución de dos especies. El índice normalizado diferencial de la vegetación y las propiedades de los suelos, son predictores determinantes en la distribución potencial de las especies de *Physalis*, superiores a datos meramente climáticos.

Palabras clave: máxima entropía, predictores ambientales, sección *Angulatae*, tomatillos.

Abstract

The modeling of the distribution of synanthropy (weedy) species and the environmental factors that determine their distribution is not well studied. *Physalis* has 90 species distributed in the Americas, and several in the Old World. Mexico harbors about 70 species and approximately 35 are endemic. The section *Angulatae* includes 10 species, all synanthropy to some degree. The species tended to concentrate in the Sierra Madre Occidental, the Sierra Madre del Sur, and the Transmexican Volcanic Belt. The aim of this work was to model and identify the environmental variables that determine the potential distribution of the ten species of *Physalis* sect. *Angulatae*. A total of 524 records that had been verified by the taxonomic experts of the group and 20 environmental variables were used; 12 were climatic, and the other eight were novel and of different types: three soil properties, two normalized differential vegetation indexes and three topographic attributes. The models were obtained with the Maxent algorithm. The results of the

modelling showed that the most suitable habitat for the persistence of eight species was delimited by the normalized differential vegetation index during the dry months of the year, the soil organic matter, the elevation and the aspect, which together explained between the 73 and 91% of the variation in its distribution. Other groups of factors determined the distribution of two species. We show that the novel environmental factors such as the normalized differential vegetation index and the soil properties were decisive predictors in the potential distribution of the species of *Physalis*, and superior to relying only on climatic data.

Key words: maximum entropy, environmental predictors, *Angulatae* section, tomatillos.

Introducción

El modelado del nicho ecológico de especies mediante algoritmos computacionales usa datos de la presencia comprobada de las especies conjuntamente con variables ambientales para producir modelos correlativos de las condiciones más adecuadas del hábitat que determinan la distribución de las especies (Peterson *et al.*, 2011). Las aplicaciones de estos modelos son relevantes en investigaciones sobre biología de la conservación, biogeografía, epidemiología, en el impacto potencial del cambio climático, en las proyecciones de ocurrencia geográfica de las especies invasoras y en la identificación de zonas y regiones geográficas que requieren ser exploradas (Guisan y Zimmermann, 2000; Hansen *et al.*, 2001; Anderson *et al.*, 2003; Elith y Leathwick, 2009; Peterson *et al.*, 2011; Saupe *et al.*, 2012). El modelado del nicho ecológico proporciona una aproximación de los factores ambientales más importantes que influyen la distribución de las especies. Un aspecto importante que influye los patrones de distribución de ciertas especies es aquel ocasionado por las actividades humanas, las cuales suelen ocasionar que las especies

estén ausentes en algunos sitios o que puedan ser desplazadas hacia ambientes menos viables para su supervivencia y persistencia.

El impacto de los disturbios antropógenos puede ser considerable debido a que los humanos han modificado casi todas las regiones terrestres del planeta, y en consecuencia no hay garantía de que el hábitat idóneo para una especie esté accesible para ella dentro de un paisaje fuertemente alterado. Éstas y otras perturbaciones pueden tomarse en cuenta en la modelación, mediante el empleo de mapas de uso de suelo o la integración de medidas de cobertura vegetal provenientes de imágenes satelitales. Las especies que tienden a distribuirse o localizarse en zonas y regiones recurrentemente perturbadas por las actividades humanas implica que éstas responden positivamente tanto a factores ambientales como a esta clase de disturbios. Así, el modelado del nicho ecológico de estas especies puede indicar la idoneidad de su distribución potencial asociadas a sitios perturbados por actividades antropógenas. Este es el caso de las plantas conocidas como malezas (arvenses y ruderales) o sinantrópicas, cuya distribución basada en la modelación de su nicho ecológico, ha sido escasamente estudiada, a pesar de su importancia para el hombre (Segura *et al.*, 2003; Lentz *et al.*, 2008; Núñez-Colín *et al.*, 2008; García-Morales, 2011). Las plantas sinantrópicas son especies no cultivadas que prosperan en ambientes antropógenos, esto es, aquellos transformados y dominados por humanos y que están adaptadas a éstos. En una acepción amplia, especie sinantrópica es sinónimo con el término maleza (*sensu* Baker, 1974; Espinosa-García y Sarukhán, 1997; Villaseñor y Espinosa-García, 1998 y Espinosa-García *et al.*, 2004).

El género *Physalis* (Solanaceae) está agrupado en cuatro subgéneros: *Physalis*, *Physalodendron*, *Quincula* y *Rydbergis*. El subgénero *Rydbergis* tiene su centro de diversidad en México, con

aproximadamente 60 especies; de éstas alrededor de 35 son endémicas. Además, *Rydbergis* está agrupado en nueve secciones y en esta investigación se estudia la sección *Angulatae* con 10 especies: *Physalis acutifolia*, *P. ampla*, *P. angulata*, *P. crassifolia*, *P. glabra*, *P. lagascae*, *P. microcarpa*, *P. philadelphica*, *P. solanaceus* y *P. sulphurea* (Martínez, 1999). Estas especies tienen importancia económica, biológica y cultural; además son sinantrópicas, tanto arvenses como ruderales y dos de ellas son sembradas. *Physalis philadelphica* es una especie ampliamente cultivada, mientras que *Physalis angulata* se cultiva sólo en algunas localidades de Jalisco (Sánchez *et al.*, 2008).

Las especies de la sección *Angulatae* se distribuyen en diversos ambientes y se asocian a la heterogeneidad geológica, edáfica, de tipos de vegetación y hábitats (Santiaguillo *et al.*, 2010). Por lo tanto, es evidente que el entendimiento de las determinantes ambientales de la distribución espacial de especies de *Physalis* sección *Angulatae* y su modelación debe incluir predictores ambientales relacionados con las propiedades de los suelos, el relieve del terreno, su altitud y cobertura de vegetación predominantes a través de su ámbito de distribución geográfica conocida. En la medida que se precisen las zonas de distribución actual y potencial se tendrán elementos para decidir en torno a una mejor planificación de colectas de materiales y proponer nuevas zonas para su cultivo.

Los perfiles ambientales y la amplitud ecológica de las especies de la sección *Angulatae* proporcionarán información sobre los intervalos de tolerancia ecológica de sus especies, lo cual permitirá evaluar su afinidad respecto a los factores ambientales y harán posible conocer su probabilidad de ocurrencia en el espacio geográfico. Debido a que el clima y las condiciones físicas de México han dado lugar a la confluencia de múltiples condiciones ambientales que

generan una gran variedad de hábitats, es altamente recomendable incluir capas ambientales pertinentes, adicionales a las climáticas, para obtener un modelado más robusto.

Consecuentemente en esta investigación se incorporan novedades en las variables ambientales empleadas como insumos para el modelado. Se incluyen, además de las variables estándar del clima provenientes de datos públicos, variables de su estacionalidad (ver Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014a), así como variables de las propiedades de los suelos a partir de datos colectados e interpolados recientemente para todo el país (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014b) e índices normalizados diferenciales de vegetación a partir de datos satelitales (Meneses-Tovar, 2011). La integración de estas variables ambientales no ha sido incluida como insumos en investigaciones que aborden la modelación del nicho ecológico de especies para México.

El objetivo de este trabajo fue modelar y predecir cuáles variables ambientales son las más importantes en la determinación de la distribución potencial de las especies de estudio. Se propone que existe un grupo limitado de factores ambientales que definen el nicho ambiental, responsable en gran medida de la distribución de las diez especies de *Physalis*. Por otra parte, cada especie particular debe tener su propio nicho ambiental que lo diferencia de las otras coespecíficas. En consecuencia se plantea responder las siguientes interrogantes: ¿Qué variables ambientales definen la distribución potencial de las especies estudiadas, tanto del subgénero *Rydbergis* sección *Angulatae* como para cada especie individual? ¿Es verdad que no sólo los factores climáticos tienen una importancia sobresaliente en la distribución potencial de las especies? Adicionalmente, el conocimiento de la distribución geográfica y ecológica de las especies del subgénero *Rydbergis* sección *Angulatae* en México proporcionará información útil para el trabajo de campo y la conservación *in situ* y *ex situ* de los recursos genéticos del taxón

(Santiaguillo *et al.*, 2010). Los modelos de la distribución potencial de las diez especies de la sección *Angulatae* intentan identificar zonas potenciales para su cultivo.

Materiales y métodos

Base de datos

El Cuadro 1 muestra el número de registros por especie empleados en este estudio. Se elaboró una base de datos para las 10 especies del género *Physalis* sección *Angulatae*. Los 524 registros se obtuvieron de la consulta de los ejemplares de siete herbarios: Herbario de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU); Herbario del Instituto Politécnico Nacional (ENCB); Herbario-Hortorio del Colegio de Postgraduados (CHAPA); Herbario del Instituto de Ecología, A. C. (XAL); Herbario de la Universidad de Querétaro, Centro Universitario (QMEX); Herbario Luz María Villareal de Puga del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG) y Herbario Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología A. C. (IEB). Además, la base de datos se incrementó porque los especialistas del género *Physalis* proporcionaron los registros de sus colectas y el primer autor hizo colectas de campo adicionales. Todos los registros fueron cotejados por su correcta identificación por la especialista del grupo, y sus coordenadas geográficas.

Cuadro 1. Especies, acrónimos, y número de registros de las 10 especies de *Physalis* empleados en el modelado de su distribución potencial. Las especies están ordenadas del mayor a menor número de registros.

Espece	Acrónimo	Número de registros
<i>Physalis philadelphica</i> Lam.	PPHIL	101
<i>Physalis crassifolia</i> Benth.	PCRAS	73
<i>Physalis solanaceus</i> (Schltdl.) Axelius	PSOLA	68
<i>Physalis angulata</i> L.	PANGU	63
<i>Physalis lagascae</i> Roem. & Schult.	PLAGA	56
<i>Physalis acutifolia</i> (Miers) Sandwith	PACUT	53
<i>Physalis ampla</i> Waterf.	PAMPL	42
<i>Physalis sulphurea</i> (Fernald) Waterf.	PSULP	34
<i>Physalis glabra</i> Benth.	PGLAB	20
<i>Physalis microcarpa</i> Urb. & Ekman	PMICR	14
Total		524

Pruebas de aleatoriedad y análisis del patrón

Los registros por especie se sometieron a un análisis de aleatoriedad con el propósito de disminuir o eliminar la autocorrelación inherente en los registros espaciales de las especies. Cuando se presentó autocorrelación espacial en los registros, ésta se resolvió mediante la aplicación de pruebas de aleatoriedad seguidos de un análisis del patrón por especie conforme el método propuesto por Cruz-Cárdenas *et al.* (2014a).

Modelado de distribución

Se modeló la distribución potencial de las especies con base en los registros conocidos y su asociación con variables ambientales climáticas, edáficas, topográficas y de cobertura vegetal para todo México. El modelado de la distribución potencial empleó sólo cuatro de las capas climáticas de WorldClim (BIO1, BIO3, BIO12 y BIO15; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014a). Adicionalmente, se integraron datos sobre la cobertura vegetal y topografía a partir de datos de sensores remotos, además de datos detallados de las propiedades de los suelos de México (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014b). El cuadro 2 muestra las 20 capas ambientales utilizadas en la modelación e incluyen 12 variables climáticas, tres variables de suelo, tres de atributos topográficos y dos de cobertura vegetal estacional. Las variables seleccionadas generadas para México se basaron en el trabajo de Cruz-Cárdenas *et al.* (2014a), el cual mostró que el uso de componentes principales como predictores ambientales genera modelos predictivos parsimoniosos, además de que las 20 variables predictivas empleadas en la modelación están libres de multicolinealidad (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014a). Siguiendo las recomendaciones de Cruz-Cárdenas *et al.* (2014a) de cada componente generado, se consideró sólo tomar los valores más altos de los factores de carga de las variables para el análisis de los resultados.

Cuadro 2. Capas de los predictores ambientales empleadas en el modelado de la distribución potencial de las 10 especies de *Physalis*. La evapotranspiración real anual (ETRA) se calculó con base en el modelo de Turc (1954): $ETRA = P / [0.9 + (P/L)^2]^{1/2}$, donde P = Precipitación total anual (mm), $L = 300 + 25T + 0.05T^3$ y T = Temperatura media anual (° C).

Acrónimo	Predictor ambiental
	a) Variables climáticas
BIO 1	Temperatura media anual
BIO 3	Isotermalidad (BIO1/BIO7) x100
BIO 4	Estacionalidad de la temperatura (desv. estand. x 100)
BIO 12	Precipitación anual
BIO 15	Estacionalidad de la precipitación
ETRA	Evapotranspiración real anual
ETRAH	Evapotranspiración real de la temporada lluviosa del año (mayo a octubre)
ETRAS	Evapotranspiración real de la temporada seca del año (noviembre a abril)
PPH	Precipitación pluvial de la temporada lluviosa del año
PPS	Precipitación pluvial de la temporada seca del año
TH	Temperatura promedio de la temporada lluviosa del año
TS	Temperatura promedio de la temporada seca del año
	b) Propiedades de suelos
CE	Conductividad eléctrica
MO	Materia orgánica
PH	Potencial de hidrogeniones
	c) Atributos topográficos
AS	Aspecto
AL	Altitud
PE	Pendiente
	d) Índices de cobertura de la vegetación
NDVIH	Índice normalizado diferencial de vegetación de los meses húmedos del año 2009
NDVIS	Índice normalizado diferencial de vegetación de los meses secos del año 2009

La configuración de Maxent fue por defecto (Phillips y Dudik, 2008), excepto por la desactivación de los módulos “Extrapolate” y “Do clamping”. El formato de salida del modelo fue logístico. Para el modelado de la distribución potencial de las especies se empleó el 75% de los registros de las especies aleatoriamente distribuidas para entrenar el modelo y el 25% restantes para validarlo. El modelo se transformó a una capa booleana (presencia-ausencia). En Quantum GIS 1.7.4 (Quantum GIS Development Team, 2012) se clasificó la probabilidad de encontrar a la especie en 14 entradas. Se tomó como intervalo de probabilidad elevado para la presencia de especies del 70 al 99%. De la salida de Maxent se tomó como umbral de corte el valor logístico con 10% de error de omisión (Pearson *et al.*, 2007). El número de aciertos se obtuvo cuantificando cuantos registros de validación tienen valores logísticos por arriba del umbral de corte. Se validó el modelo con una prueba binomial en R para evaluar si este modelo es mejor que uno aleatorio ($P > 0.5$). Además, se empleó el valor del área bajo la curva (AUC) proporcionado por la curva operada por el receptor (ROC) para evaluar la robustez de los modelos. Se acepta en términos generales que los valores del AUC entre 0.7 y 0.9 para los datos de entrenamiento y de prueba del modelo, como modelos buenos y aquellos con valores mayores a 0.9 como modelos muy buenos (Peterson *et al.*, 2011).

Resultados

Distribución conocida de las especies de la sección *Angulatae*

Las especies de la sección *Angulatae* están ampliamente distribuidas en el país, pero se concentran principalmente en la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana (Figura 1). La distribución conocida por especie se presenta en la

Figura 2. *Physalis ampla*, *P. lagascae* y *P. sulphurea* concentran sus registros en el occidente y centro del país. *Physalis ampla* y *P. sulphurea* se distribuyen principalmente en la Sierra Madre Occidental y en la Faja Volcánica Transmexicana; *P. lagascae* sólo se tienen registros de la parte sur del Altiplano Mexicano (Figura 2). *P. crassifolia*, *P. glabra* y *P. acutifolia* agrupan su distribución en la parte occidente del país, principalmente en la Península de Baja California, *P. crassifolia* es una especie básicamente del noroeste de México, de *P. glabra* se encontraron registros en la región sur de la península de Baja California y *P. acutifolia* se observa principalmente a lo largo de la Planicie Costera del Pacífico, a bajas altitudes, con algunos registros esporádicos en el sur de México (Figura 2). Las dos especies cultivadas *Physalis philadelphica* y *P. angulata* presentan una distribución conocida amplia en la mayor parte del país, excepto en la Península de Baja California. *P. angulata* se localiza principalmente en Jalisco, Tabasco y Chiapas. La mayoría de los registros de *P. philadelphica* se encuentran en la Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana y las Sierras de Oaxaca y Chiapas (Figura 2). *Physalis microcarpa* presenta una distribución disyunta, en la parte norte y sur del país y *Physalis solanaceus*, se localiza en la parte oriental del país, sobre la Sierra Madre Oriental, incursionando al occidente por la Faja Volcánica Transmexicana y las serranías de Oaxaca (Figura 2).

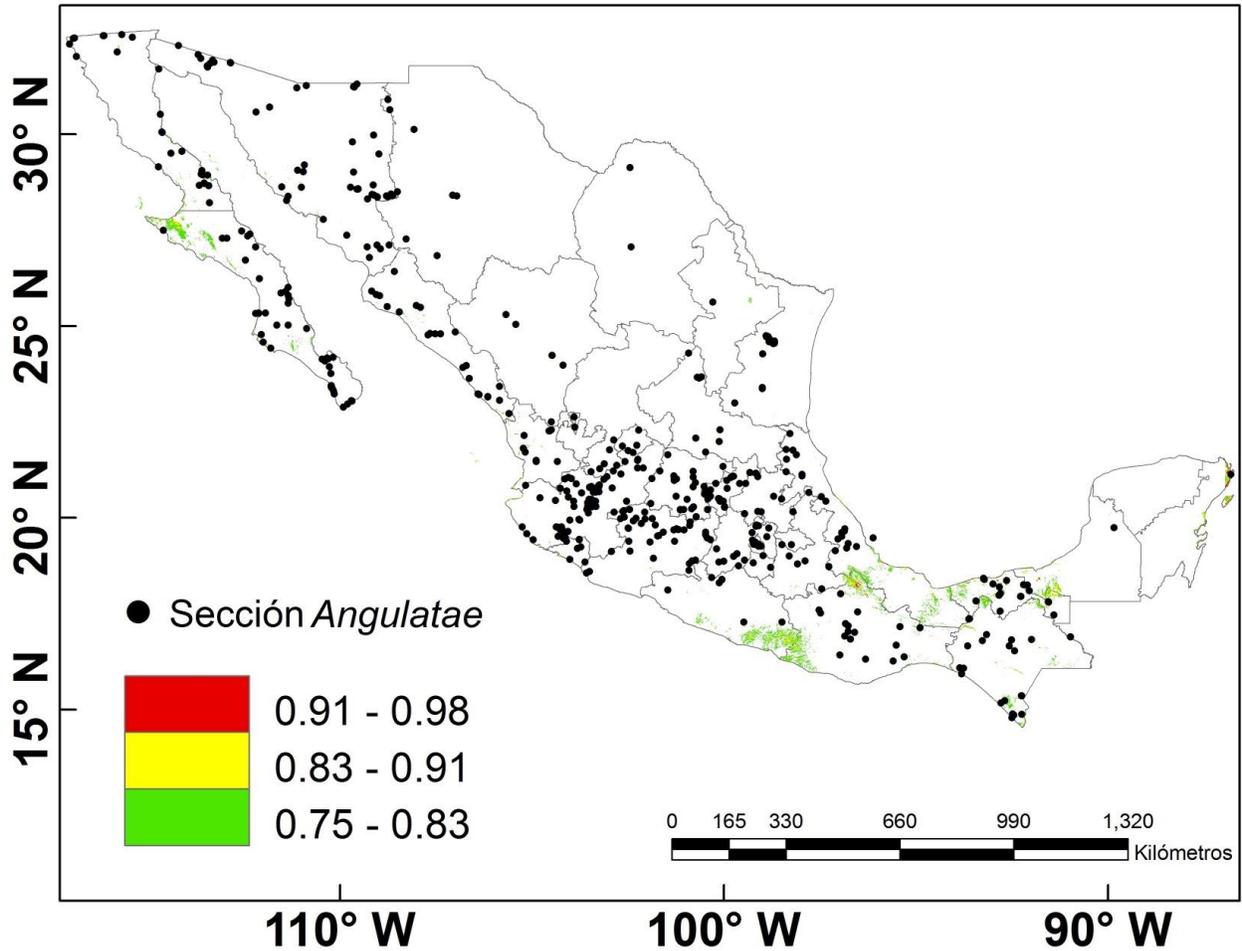


Figura 1. Distribución conocida y potencial de las especies sinantrópicas del género *Physalis*, subgénero *Rydbergis*, sección *Angulatae*. La distribución real corresponde a todos los registros de las diez especies de la sección *Angulatae*. La distribución potencial está indicada por los colores verde, amarillo y rojo con diferentes rangos de probabilidad e indican las áreas potenciales donde se pudieran encontrar a todas las especies de la sección *Angulatae*.

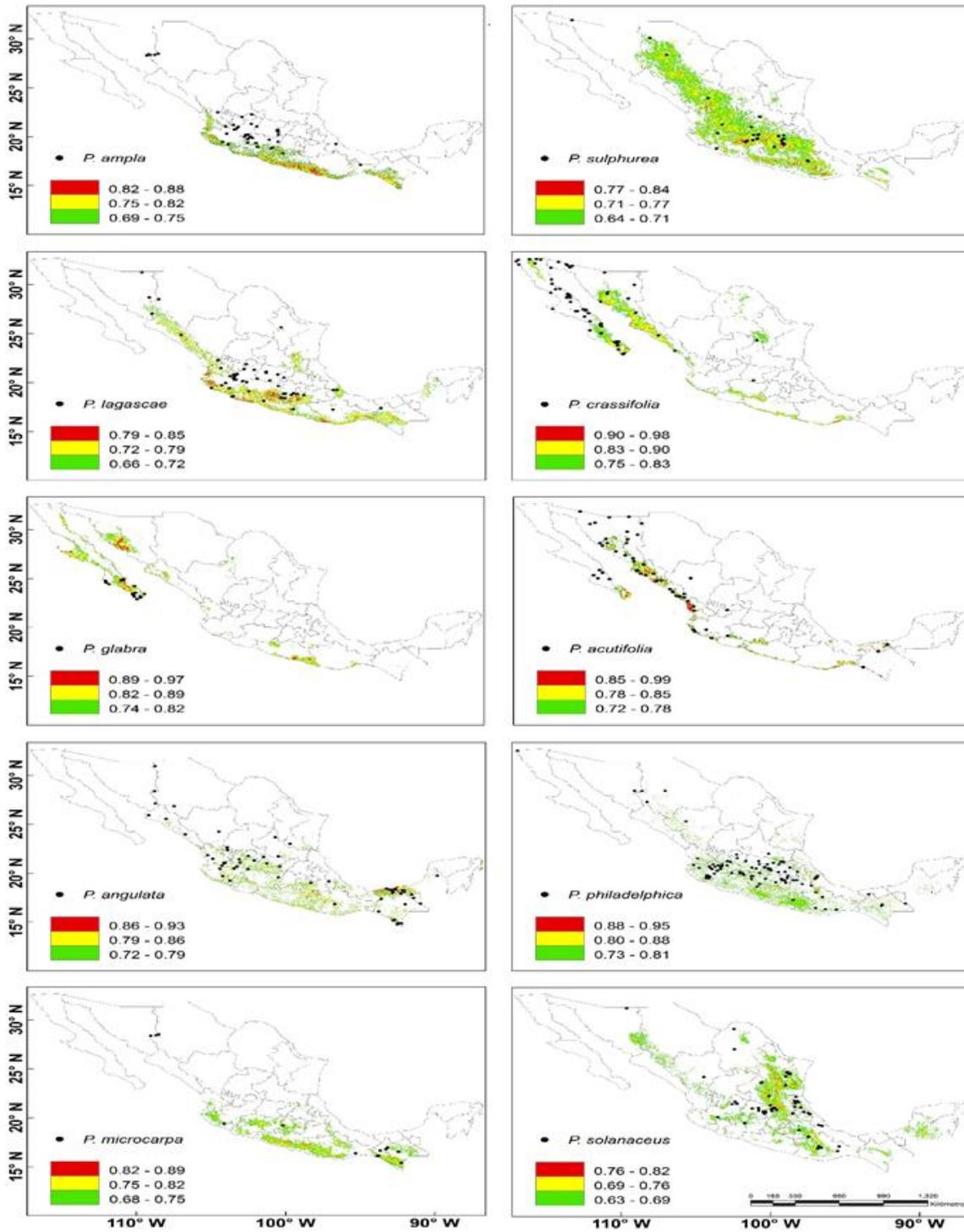


Figura 2. Distribución conocida y potencial de las 10 especies sinantrópicas de *Physalis*. El símbolo • indica la distribución conocida de cada especie. La distribución potencial de cada especie está indicada por los colores rojo, amarillo y verde con diferentes rangos de probabilidad.

Distribución potencial de las especies de la sección *Angulatae*

La sección *Angulatae* está localizada potencialmente en bosque tropical húmedo, bosque tropical estacionalmente seco, bosque templado y matorral xerófilo. La distribución potencial de dos grupos de especies y de una especie tiene coincidencias con los tipos de vegetación de México propuestos por Villaseñor y Ortiz (2014). Un grupo está formado por seis especies: *P. ampla*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. microcarpa*, *P. philadelphica* y *P. solanaceus*, las tres especies del segundo grupo son: *P. acutifolia*, *P. crassifolia* y *P. glabra*, sólo *P. sulphurea* es la única especie que tiene diferentes coincidencias a las especies de los otros dos grupos (Cuadro 3).

Cuadro 3. Distribución potencial de las 10 especies de la sección *Angulatae* y sus coincidencias con los tipos de vegetación propuestos por Villaseñor y Ortiz (2014).

	Especies	Distribución potencial
Primer grupo	<i>Physalis philadelphica</i> , <i>P.</i>	Bosque templado, bosque
	<i>angulata</i> , <i>P. lagascae</i> , <i>P.</i>	tropical estacionalmente seco y
	<i>microcarpa</i> , <i>P. ampla</i> y <i>P.</i>	bosque tropical húmedo
	<i>solanaceus</i>	
Segundo grupo	<i>Physalis acutifolia</i> , <i>P.</i>	Matorral xerófilo y bosque
	<i>crassifolia</i> y <i>P. glabra</i>	tropical estacionalmente seco
Especie no agrupada	<i>Physalis sulphurea</i>	Bosque tropical estacionalmente seco, bosque templado, bosque tropical húmedo y matorral xerófilo

Predictores ambientales y su contribución

El análisis de los predictores ambientales arrojó siete grupos de variables o componentes principales (PC) (Cuadro 4), que delimitan la distribución de la sección *Angulatae* y de las especies en particular y la proporción de la varianza que explica cada uno de ellos. El grupo PC1 explicó una elevada proporción de la varianza (79%) registrada en los datos de toda la sección *Angulatae* y proporciones de más de 73% para siete de las 10 especies, y sólo el 48% para una de las tres restantes. Para dos especies resultaron más importantes otros dos grupos de predictores, el PC2 para *Physalis crassifolia* y el PC4 para *P. glabra*. Los factores de carga más importantes de las variables en el PC1 fueron: el NDVI de los meses secos del año, la materia orgánica del suelo, el modelo digital de elevación (altitud) y el aspecto del terreno. En cambio, los factores más altos del PC2 que explican la distribución potencial de *P. crassifolia* fueron: la precipitación total anual; en cambio, aquellos del PC4 que explican la distribución de *P. glabra* fueron: la isothermalidad y la precipitación pluvial durante los meses secos del año.

Cuadro 4. Porcentaje de la importancia total y relativa de los predictores ambientales particulares producidos en el modelado en Maxent. Las especies están ordenadas del valor mayor de porcentaje en el PC1. Los valores de la sección *Angulatae* se colocan en la primera fila.

Especie	Predictores ambientales (porcentaje explicado)			Total
Sección <i>Angulatae</i>	PC1 (79.0)	PC7 (7.8)	PC4 (5.7)	92.5
<i>Physalis ampla</i>	PC1 (90.7)			90.7
<i>Physalis solanaceus</i>	PC1 (86.1)			86.1
<i>Physalis philadelphica</i>	PC1 (84.5)			84.5
<i>Physalis microcarpa</i>	PC1 (82.4)			82.4
<i>Physalis lagascae</i>	PC1 (81.6)			81.6
<i>Physalis angulata</i>	PC1 (75.2)	PC2 (8.6)		83.8
<i>Physalis sulphurea</i>	PC1 (73.4)	PC3 (22.6)		96.0
<i>Physalis acutifolia</i>	PC1 (47.8)	PC4 (33.0)		80.8
<i>Physalis glabra</i>	PC4 (43.9)	PC2 (30.0)	PC7 (23.1)	97.0
<i>Physalis crassifolia</i>	PC2 (37.6)	PC1 (34.2)	PC4 (23.8)	95.6

Perfiles bioclimáticos de las especies de *Physalis* sección *Angulatae*

Los valores del índice normalizado diferencial de vegetación fluctuaron entre 0.35 y 0.5 lo que sugiere que todas las especies prefieren ambientes que aún en invierno conservan algo de humedad (Figura 3). En cuanto a la materia orgánica siete especies prefieren suelos que varían de medianamente ricos a ricos (2.41 a 4.2%). Sólo *P. acutifolia* puede desarrollarse en suelos medianamente pobres (1.21 a 1.8) según la escala de materia orgánica de Velasco (1983) (Figura 3). Siete especies se distribuyen a altitudes intermedias y únicamente *P. acutifolia* se encuentra

en bajas altitudes (Figura 3). Con respecto a los cambios topográficos y orientación de la ladera (aspecto), los promedios de siete especies muestran una preferencia para una exposición sur-suroeste. Sólo *P. microcarpa* presenta preferencias para exposiciones sureste (Figura 3).

|

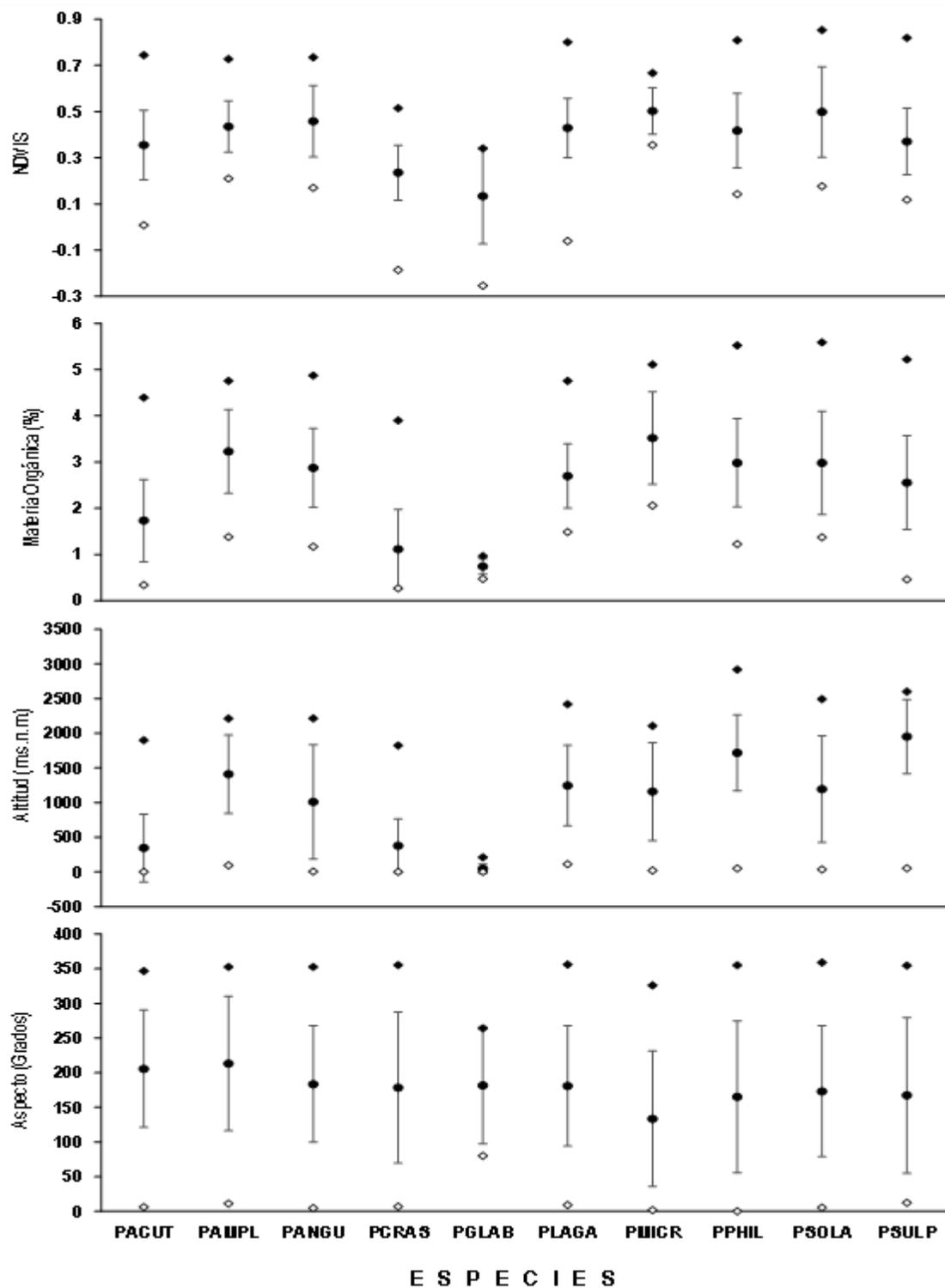


Figura 3. Estadística descriptiva de los predictores ambientales determinantes de la distribución potencial de las 10 especies de *Physalis* sección *Angulatae*. ● = media, ◇ = mínimo, ◆ = máximo y desviación estándar representada por las barras.

La prueba binomial aplicada a las diez especies de *Physalis* para validación del modelo, obtuvo valores por arriba del umbral de corte ($P > 0.05$). La precisión del modelo generada para *Physalis ampla*, *P. microcarpa*, *P. solanaceus* y *P. sulphurea* fueron estadísticamente similares porque incluyen el 100% de sucesos con registros de validación. Para *P. philadelphica* (98%), *P. acutifolia* (97%), *P. crassifolia* (95%), *P. angulata* (93%) y *P. lagascae* (90%) no fueron estadísticamente diferentes; la precisión de éstas cinco especies fue más alta que *P. glabra* (86%) y del conjunto de la sección *Angulatae* (76%).

El Cuadro 5 muestra el área bajo la curva (AUC) operada por el receptor (ROC), tanto para los resultados del entrenamiento como para los de prueba para la sección *Angulatae* y para cada una de las especies estudiadas. Es notorio que en todos los casos, excepto dos, el área bajo la curva ROC resulta mayor de 0.9, lo que indica que los modelos resultantes son modelos muy buenos y que los dos restantes son modelos buenos (Peterson *et al.*, 2011).

Cuadro 5. Áreas bajo la curva (AUC) operada por el receptor (ROC), para los datos de entrenamiento y los de prueba de los modelos resultantes. Las especies están ordenadas por orden alfabético. Los valores de la sección *Angulatae* se colocan en la primera fila.

Especie	Entrenamiento	Prueba
<i>Physalis philadelphica</i>	0.892	0.927
<i>Physalis crassifolia</i>	0.925	0.892
<i>Physalis solanaceus</i>	0.929	0.940
<i>Physalis angulata</i>	0.950	0.936
<i>Physalis lagascae</i>	0.920	0.942
<i>Physalis acutifolia</i>	0.947	0.958
<i>Physalis ampla</i>	0.940	0.907
<i>Physalis sulphurea</i>	0.938	0.951
<i>Physalis glabra</i>	0.893	0.904
<i>Physalis microcarpa</i>	0.958	0.949
Subgénero <i>Rydbergis</i> sección <i>Angulatae</i>	0.929	0.842

Discusión

Distribución conocida de las especies de *Physalis* sección *Angulatae*

El presente trabajo permitió delimitar el hábitat de las especies de la sección *Angulatae* a altitudes desde el nivel del mar hasta los 2,500 m, pero principalmente a altitudes intermedias (2,000 a 2,500 m). Solo *P. philadelphica* se distribuye a altitudes mayores (2,700 m). La sección *Angulatae* prospera principalmente en climas cálidos subhúmedos propios del bosque tropical estacionalmente seco, pero también en el bosque templado con climas templados subhúmedos y

lluvias en verano y algunas especies en climas secos. Las especies de esta sección tienden a concentrarse en la Sierra Madre Occidental y del Sur, así como la Faja Volcánica Transmexicana. El modelado sugirió que la región que requiere incrementar las colectas es la Sierra Madre Occidental, especialmente las partes altas de Sonora, Chihuahua, Sinaloa y Durango.

Distribución potencial de las especies de *Physalis* sección *Angulatae*

Las tres especies de *Physalis* con distribución potencial amplia (*P. lagascae*, *P. solanaceus* y *P. sulphurea*) se desarrollan en los ambientes del bosque tropical estacionalmente seco y del matorral xerófilo. Santiaguillo *et al.* (2010) registró preferencia de estas tres especies por suelos tipo Feozem; este reporte se apoya con nuestros resultados acerca de la importancia de la materia orgánica, abundante en suelos tipo Feozem, para la distribución en la sección y para estas especies.

Con base en los resultados ocho especies de *Physalis* de la sección *Angulatae* se agrupaban por el tipo de bioma en que habitan. *P. ampla*, *P. acutifolia*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. microcarpa*, *P. philadelphica*, *P. solanaceus* y *P. sulphurea* se distribuyen tanto en el bosque templado como en el bosque tropical estacionalmente seco. Su nicho ambiental es amplio y podría explicarse por el carácter sinantrópico de estas especies, es decir por el elevado potencial de dispersión y movilidad antro-po-dependiente. *P. philadelphica*, la especie de mayor sinantropía, se desarrolla en la más amplia gama de tipos de vegetación; su distribución es similar a la de *Solanum stoloniferum*, una especie también semidomesticada (Luna-Cavazos *et al.*, 2012). Otras dos especies, *P. crassifolia* y *P. glabra*, prosperan en los climas secos del matorral xerófilo y del bosque tropical estacionalmente seco. Su nicho ecológico es más restringido, sus áreas de

distribución más pequeñas y también son las menos sinantrópicas.

Physalis philadelphica y *P. angulata* son las dos especies cultivadas de la sección *Angulatae* y tienen algunas características bioclimáticas especiales. *P. philadelphica* es una de las especies que se distribuye a mayor altitud, y tolera las más bajas temperaturas promedio de la temporada lluviosa del año. Estas capacidades le permiten desarrollarse en gran parte del territorio mexicano. De *P. philadelphica* existen registros de la forma silvestre en gran parte del país (Vargas *et al.*, 2003; Santiaguillo *et al.*, 2010) excepto en la región del Altiplano. *P. angulata* se distribuye en los intervalos más amplios de altitud y bajo las condiciones más elevadas de evapotranspiración real anual. En Jalisco coinciden las áreas de cultivo de las dos especies (Santiaguillo *et al.*, 2010). Otras áreas que parecen propicias para el cultivo de *P. angulata* se localizan en Michoacán, Guerrero y Tabasco, en lugares donde la temperatura media fluctúa entre 20 y 22 °C, intervalo de temperatura que requiere el cultivo de *P. philadelphica*, la especie domesticada (Serrano, 1998).

¿Existe un patrón de factores ambientales que determina la distribución potencial de la sección Angulatae? Los resultados de este estudio, soportan la hipótesis de que existe un patrón de factores que delimitan la distribución de ocho de las 10 especies de la sección *Angulatae*, es decir, ocho especies explicaron su distribución por las mismas variables. Tales variables incluyeron un espectro de factores ambientales pertinentes y no sólo las variables climáticas que son el estándar en el modelado de la distribución de especies. Se muestra que las capas ambientales no convencionales incluidas en este trabajo, resultaron importantes y determinaron parcialmente estos patrones.

Para Martinuzzi *et al.* (2008), los valores del NDVIS durante la temporada seca del año varían de bajos a intermedios (0.35-0.5) y sugieren la presencia de matorral y bosque abierto. Para las ocho especies de la sección *Angulatae* el NDVIS indica, si bien, éstas crecen en la temporada húmeda, prosperan principalmente en ambientes con cobertura vegetal que varía de baja a intermedia, aún en la estación seca del año. Esto coincide con las observaciones de campo y con los registros en las etiquetas de herbario y el hecho de que a menudo crecen en hábitats sinantrópicos. Otras dos especies (*P. glabra* y *P. crassifolia*) para este mismo factor tienen comportamiento diferente.

Está bien documentado que la materia orgánica del suelo mejora sus propiedades físicas, químicas y biológicas y que su cantidad depende de factores como la incorporación de restos orgánicos, la textura del suelo, la aireación, la humedad y los factores climáticos (Julca-Otiniano *et al.*, 2006). De todas las especies estudiadas, únicamente *P. acutifolia*, crece en suelos pobres en materia orgánica. El único reporte conocido de respuesta similar es para *P. chenopodifolia* una especie de la sección *Coztomatae* del género *Rydbergis* la cual también se desarrolla en suelos pobres en materia orgánica (Mera, 1987).

La importancia de la altitud, radica en que ésta determina en gran medida los parámetros de casi todos los elementos climáticos como la temperatura, precipitaciones y radiación solar. Todas las especies de la sección *Angulatae* se distribuyen en altitudes intermedias, con excepción de *P. acutifolia* que se localiza en bajas altitudes (Santiaguillo *et al.*, 2010) y de *P. angulata* y *P. lagascae* que también se reportan desde el nivel del mar (Vargas *et al.*, 2003). Por otra parte, el aspecto influye en la incidencia de luz y en las características del suelo y este en la distribución geográfica de las especies, por lo que su inclusión y análisis en el patrón de distribución de las especies resultó pertinente. El aspecto, por si mismo, es una variable ambiental relevante en

cualquier sistema montañoso y en éste contexto, las especies de *Physalis* estudiadas presentaron preferencias por laderas con orientación sur.

Estudios recientes han mostrado la importancia de incluir variables no climáticas para mejorar el valor predictivo de los modelos. Por ejemplo, Dubuis *et al.* (2013) modelaron la distribución de 115 especies en Suiza, con sólo datos climáticos, y con una amplia gama de otros factores. Su trabajo mostró que los factores mejoraron considerablemente las predicciones del modelado, destacándose el valor de pH y el nitrógeno del suelo. Coudun *et al.* (2006) modelaron la distribución de *Acer campestre* y encontraron que el valor de pH tenía una influencia más importante que la de los factores climáticos. Llama la atención que en nuestro trabajo el valor de pH resultó ser un factor ambiental poco relevante para la distribución de las especies de *Physalis*, a pesar de que en un estudio de especies arvenses de la región de Puebla y Tlaxcala fue determinante para la formación de comunidades (Vibrans, 1998). Debe aclararse que las especies de la sección *Angulatae* generalmente ocurren sobre suelos que varían de neutros a alcalinos; mientras que en los trabajos de Dubuis *et al.* (2013) y de Coudun *et al.* (2006) el pH contribuyó a explicar la distribución de especies acidófilas. Por otra parte, la heterogeneidad ambiental climática en nuestra región de estudio es considerablemente mayor que en la de aquellos estudios.

La precipitación total anual es el factor climático más importante que explica la distribución de *P. crassifolia*. Para *P. glabra* los factores más importantes en su distribución por orden de importancia son la isothermalidad y la precipitación pluvial durante los meses secos del año. La distribución de la lluvia a lo largo del año en México es de suma importancia para la vida vegetal y su distribución geográfica en la República Mexicana está íntimamente ligada, entre otros factores, con la orografía y con la circulación del aire atmosférico; aproximadamente 70% de la

precipitación pluvial se registra durante los meses de mayo a octubre (García, 2003). En México, la isothermalidad, tiene una gran variación térmica y está influenciada principalmente por la altitud.

Conclusiones

Este trabajo muestra que la gama de factores ambientales empleados influyen determinadamente en la distribución de las diez especies de *Physalis* estudiadas. Se coincide con otros trabajos recientes que sugieren que una ampliación pertinente de los predictores ambientales mejora el valor predictivo de su modelado y enriquece la información sobre la ecología de las especies (Williams *et al.*, 2012).

Los datos analizados indican que las especies de *Physalis*, sección *Angulatae* están distribuidas en todo México, pero concentradas mayoritariamente en la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana. Habitan principalmente las regiones subhúmedas - tropicales y templadas - hasta áridas, pero con cierta humedad durante los meses secos del año y son escasas en la vegetación muy húmeda. El análisis identificó al grupo de variables que definen el nicho ambiental de ocho especies de *Physalis*; mientras que otros predictores definen al nicho ambiental de las otras dos especies.

Finalmente y a partir de los resultados mostrados en este trabajo, proponemos que en la modelación de especies de plantas se deben incluir integralmente variables de clima, de relieve del terreno, características del suelo (no solo tipos) y de cobertura vegetal. Otros predictores ecológicos y biológicos, como son la radiación solar, las interacciones biológicas y la influencia

humana directa, pueden ser también de gran interés en el modelado de la distribución de especies de plantas.

Literatura citada

- Anderson, R. P., Lew, D. y Peterson, A. T. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* **162**: 211-232.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 1-24.
- Coudun, C., Gégout, J.-C., Piedallu, C. y Rameau, J.-C. 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. 2006. *Journal of Biogeography* **33**: 1750-1763.
- Cuevas-Arias, C. T., Vargas, O. y Rodríguez, A. 2008. Solanaceae diversity in the state of Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**: 67-79.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Villaseñor, J. L. y Ortiz, E. 2014a. Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 189-199.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Ortiz-Solorio, C. A., Villaseñor, J. L., Ortiz, E., Silva, J. T. y Estrada-Godoy, F. 2014b. Interpolation of Mexican soil properties at a scale of 1:1,000,000. *Geoderma* **213**: 29-35.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier L., Pottier J., Vittoz, P. y Guisan, A. 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *Journal of Vegetation Science* **24**: 593-606.
- Elith, J. y Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **40**: 677-697.
- Espinosa-García, F. J., Villaseñor, J. L. y Vibrans, H. 2004. Geographical patterns in native and exotic weeds of Mexico. *Weed Technology* **18**: 1552-1558.
- Espinosa-García, F. J. y Sarukhán J. 1997. *Manual de malezas del Valle de México, Claves, descripciones e ilustraciones*. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- García, E. 2003. Distribución de la precipitación en la República Mexicana. *Publicaciones del Instituto de Geografía* **1**: 171-191.

- García-Morales, M. E. 2011. Relaciones filogenéticas con enfoque hacia la conservación de las Spondiadeae en América. Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México. 167 pp.
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147-186.
- Hansen, A. J., Neilson, R. P., Dale, H. V., Flather, C. H., Iverson, L. R., Currie, D. J., Shafer, S., Cook, R. y Bartlein, P. J. 2001. Global change in forest: Responses of species, communities, and biomes. *BioScience* **51**: 765-779.
- Julca-Otiniano, A., Meneses-Florián, L., Blas-Sevillano, R. y Bello-Amez, S. 2006. La materia orgánica, importancia y experiencias de uso en la agricultura. *IDESIA* **24**: 49-61.
- Lentz, D. L., Bye, R. y Sánchez-Cordero, V. 2008. Ecological niche modeling and distribution of wild sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Mexico. *International Journal of Plant Sciences* **169**: 541-549.
- Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A. y García-Moya, E. 2012. Distribución geográfica de *Solanum* tuberosos silvestres de México y su relación con factores del medio. *Interciencia* **37**: 355-362.
- Martínez, M. 1999. Infrageneric taxonomy of *Physalis*. En: Nee, M.D., Symon, E.R., Lester, N. y Jessop, J. P. Eds. *Solanaceae IV: advances in biology and utilization*, pp. 275-283, The Royal Botanical Garden, Kew.
- Martinuzzi, S., Gould, W. A., Ramos, O. M., Martínez, A., Calle, P., Pérez-Buitrago, N. y Fumero, J. J. 2008. Mapping tropical dry forest habitats integrating Landsat NDVI, Ikonos imagery, and topographic information in the Caribbean Island of Mona. *Revista de Biología Tropical* **56**: 625-639.
- Meneses-Tovar, C. L. 2011. NDVI as indicator of degradation. *Unasylva* **62**: 39-46.
- Mera, L. M. 1987. Estudio comparativo del proceso de cultivo de la arvense *Physalis chenopodifolia* Lamark y *Physalis philadelphica* var. *philadelphica* cultivar Rendidora. Tesis de maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México. 112 pp.
- Núñez-Colín, C. A., Nieto-Ángel, R., Barrientos-Priego, A.F., Segura, S., Sahagún-Castellanos, J. y González-Andrés, F. 2008. Distribución y caracterización eco-climática del género *Crataegus* L. (Rosaceae, Subfam. Maloideae) en México. *Revista Chapingo Serie Horticultura* **14**:177-184.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. y Peterson, A.T. 2007. Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* **34**:102-117.

- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araújo M. B. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Phillips, S. J. y Dudik, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**:161-175.
- Quantum GIS Development Team. 2012. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- Santiaguillo, J. F., Cedillo, E. y Cuevas, J. A. 2010. *Distribución geográfica de Physalis spp. en México*. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México. Prometeo Editores S.A de C.V, Guadalajara, Jalisco, México.
- Sánchez, J., Vargas, O. y Zamora, P. 2008. Cultivo tradicional de *Physalis angulata* L. (Solanaceae) una especie de tomatillo silvestre de México. Avances en la investigación científica. XIX Semana Nacional de investigación científica. Centro Universitario de Ciencias Biológico y Agropecuarias, Guadalajara, Jalisco, México.
- Saupe, E., Barve V., Myers, C.E., Soberón J., Barve, N., Hensz, C. M., Peterson, A. T., Owens, H., L. y Lira-Noriega, A. 2012. Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling* **237– 238**: 11-22.
- Segura, S., Coppens, G, López, L., Grum, M. y Guarino, L. 2003. Mapping the potential distribution of five species of *Passiflora* in Andean countries. *Genetic Resources and Crop Evolution* **50**: 555-566.
- Serrano, A. D. 1998. Determinación del intervalo óptimo de cosecha y descripción fenológica de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) tipo salamanca. Tesis de licenciatura, Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México. 54 pp.
- Turc, L., 1954. Le bilan d'eau des sols: relation entre les précipitations, l'évaporation et l'écoulement. *Annales Agronomiques* **5**: 491-595.
- Vargas, O., Martínez, M. y Dávila, A. P. 2003. *La familia Solanaceae en Jalisco. El género Physalis*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco.
- Velasco, H. A. 1983. *Problemario. Uso y Manejo del Suelo. Teoría y Laboratorio*. Limusa, México, D.F.
- Vibrans, H. 1998. Urban weeds of Mexico City. Floristic composition and important families. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* **69**: 37-69.
- Villaseñor, J. L. y Espinosa-García, F. J. 1998. *Catálogo de malezas de México*. Universidad

Nacional Autónoma de México/ Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario/ Fondo de Cultura Económica, México, D. F.

Villaseñor, J. L. y Ortiz, E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 134-142.

Williams, K. J., Belbin, L., Austin, M. P., Stein, J. L. y Ferrier, S. 2012. Which environmental variables should I use in my biodiversity model? *International Journal of Geographical Information Science* **26**: 2009-2047.

CONCLUSIONES GENERALES

Recientemente, se han hecho algunos esfuerzos para identificar los caracteres asociados a la forma de vida de maleza o planta sinantrópica, ya sea mediante el análisis de datos a gran escala (por ejemplo, Kuester *et al.*, 2013), o mediante la comparación de especies de maleza con parientes cercanos que no lo son. Para estas comparaciones es necesaria una medida tanto para decidir si una planta es una maleza o no, y para comparar los niveles de sinantropía entre las especies.

En esta investigación se propuso un índice de sinantropía, desarrollado a partir de dos propuestas en la literatura. Los resultados de este índice se compararon con el índice de Hart para malezas (Hart, 1976) y el índice de Nuorteva para insectos (1963). La secuencia de especies que se obtuvieron con el índice original de Hart y el índice de Nuorteva eran muy parecidos. El índice propuesto ubica sólo a *P. crassifolia* con un nivel más bajo y los otros valores colocan a la mayoría de las especies en niveles similares. *Physalis philadelphica* resultó ser la especie más sinantrópica. *P. crassifolia* es la única especie que presenta cambios relativos en los valores de los tres índices. Como resultado de esta investigación se sugiere utilizar el índice propuesto como

la alternativa más apropiada para medir el grado malezoidal de las especies sinantrópicas dado que es más sensible a diferentes niveles de perturbación.

El cultivo de especies sinantrópicas de *Physalis* en dos sitios con diferente ambiente mostró que el ambiente afecta el ciclo de vida. En Tlaquiltenango se tuvo una temperatura y radiación promedio más alta; las plantas en este medio mostraron un ciclo más corto y produjeron menos biomasa. Este resultado se puede deber a la combinación o a cualquiera de estas tres causas: la mayor temperatura, el fotoperiodo más corto de otoño y la menor cantidad de macronutrientes en el suelo (Serrano, 1998; Rodríguez, 2010).

Cuando se correlacionó el índice de sinantropía con el las variables morfológicos y fisiológicas de las ocho especies de *Physalis* se encontró que *P. philadelphica* y *P. angulata* presentaron los valores mayores para las variables morfológicas y para la biomasa total, área foliar, y en las tasas de crecimiento absoluto del cultivo y relativo en los dos ambientes. La tasa de asimilación neta es la única variable fisiológica en donde otras especies presentan valores más altos. Cuando se correlaciono el índice de sinantropía con seis especies de ambientes más o menos comparables (*P. philadelphica*, *P. angulata*, *P. lagascae*, *P. sulphurea* *P. solanacea* y *P. microcarpa*), las variables que presentaron correlaciones altas fueron: diámetro y longitud de raíz, tallo, de la rama más larga, fruto y semilla; altura a la primera bifurcación; número de hojas, botones, frutos y semillas; área foliar, índice de área foliar, biomasa total, tasa de crecimiento absoluto, tasa de crecimiento del cultivo, tasa de crecimiento relativo y tasa de asimilación neta. Debido a lo anterior, se confirma algunos de los postulados de Baker (1974): las especies más sinantrópicas tienen un crecimiento más vigoroso y producen más frutos y semillas bajo condiciones favorables en los dos ambientes en estudio.

El subgénero *Rydbergis* sección *Angulatae* presenta registros en casi todo el país, pero con relativamente pocos en la Península de Yucatán y la región Nororiente de México. Las especies de *Physalis* tienden a concentrarse en la Sierra Madre Occidental y del Sur, así como la Faja Volcánica Transmexicana. El modelado sugirió que la región que requiere incrementar las colectas es la Sierra Madre Occidental, especialmente las partes altas de Sonora, Chihuahua, Sinaloa y Durango. El estado de Jalisco es un centro de diversidad de *Physalis*, con ocho especies, de las diez que pertenecen a la sección *Angulatae*. Cuevas-Arias *et al.* (2008) encontraron que de las 70 especies de *Physalis* que existen en México, 35 se distribuyen en Jalisco. El modelado indicó la existencia de otro posible centro de diversidad en el estado de Michoacán.

Los resultados del modelado de las especies de *Physalis*, soportan la hipótesis de que existe un patrón de factores que delimita la distribución de ocho de las 10 especies de la sección *Angulatae* del subgénero *Rydbergis*. Tales variables incluyeron no sólo las variables climáticas sino también variables de propiedades del suelo, de atributos topográficos y de índices de cobertura de vegetación. En el caso de las especies de *Physalis*, los factores más importantes fueron el índice de cobertura de vegetación en la temporada seca del año, la materia orgánica, la altitud y el aspecto del terreno.

Literatura citada

Baker, H. G., 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecological Systems* **5**: 1-24.

Cuevas-Arias, C. T., Vargas O. y Rodríguez A. 2008. Solanaceae diversity in the state of Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**:67-79.

- Kuester, A., Conner, J. K., Culley, T. y Baucom, R. S. 2014. How weeds emerge: a taxonomic and trait-based examination using United States data. *New Phytologist* **1**: 1-14.
- Serrano, A. D. 1998. Determinación del intervalo óptimo de cosecha y descripción fenológica de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) tipo salamanca. Tesis de licenciatura, Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México. 54 pp.
- Rodríguez, B. A. 2010. Desarrollo de fruto y calidad de semilla de cinco variedades de *Physalis ixocarpa* Brot. en el Valle Del Fuerte, Sinaloa. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México. 86 p.