

VARIACIÓN EN LA GERMINACIÓN ENTRE POBLACIONES Y PLANTAS DE CHILE SILVESTRE

VARIATION IN GERMINATION AMONG POPULATIONS AND PLANTS OF WILD CHILI PEPPER

Sergio Hernández-Verdugo^{1*}, Ricardo G. López-España¹, Flor Porras², Saúl Parra-Terraza¹, Manuel Villarreal-Romero¹, Tomás Osuna-Enciso³

¹Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa. Carretera Culiacán-El Dorado, km. 17.5. Apartado Postal 726. Culiacán, Sinaloa, México. (sergioh2002mx@yahoo.com.mx).

²Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. ³Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo A. C. Unidad Culiacán. Culiacán, Sinaloa, México.

RESUMEN

Las poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) son un recurso genético valioso para la agricultura y la alimentación. El conocimiento de la capacidad germinativa es de gran importancia para su manejo y conservación. Por tanto, se evaluó en laboratorio la distribución de la variación entre poblaciones y plantas en el porcentaje y tiempo medio de germinación (T_{50}) de cuatro poblaciones de *C. annuum* silvestre del noroeste de México, en temperatura constante (25 °C) y fluctuante (25/35 °C). También se examinó la variación del peso de semilla y su relación con la capacidad de germinación. Las poblaciones y las plantas dentro de las poblaciones se diferenciaron significativamente en el porcentaje de germinación y T_{50} en ambas condiciones de germinación. En el porcentaje de germinación, 15.72 % de la variación total se atribuyó a las diferencias entre las poblaciones, 55.61 % entre individuos y 15.72 % dentro de individuos. En el T_{50} , 23.70 % de la variación total se atribuyó a las diferencias entre poblaciones, 45.04 % entre individuos y 31.26 % dentro de individuos. Las diferencias en la capacidad de germinación entre las poblaciones no se correlacionaron significativamente con los principales factores climáticos de los sitios de recolección; por tanto, se deben considerar reacciones independientes a las condiciones ecológicas de sus sitios de origen. El peso de las semillas varió significativamente entre y dentro de las poblaciones; además se correlacionó positiva y significativamente con el porcentaje de germinación en la población Alcoyonqui y con T_{50} en la población Yecorato Mezquite, pero negativamente con T_{50} de la población Yecorato Camino. Lo anterior indica

ABSTRACT

Populations of wild chili pepper (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) are a valuable genetic resource for agriculture and nutrition. Knowledge about the germination capacity is of great importance for its management and conservation. Therefore, we evaluated, in the laboratory, the distribution of variation among populations and plants in the germination percentage and mean germination time (T_{50}) of four populations of wild *C. annuum* from northwest México, at constant (25 °C) and fluctuating temperatures (25/35 °C). Also the variation of seed weight and its relationship with the germination capacity was examined. Populations and plants within populations differed significantly in the germination percentage and T_{50} in both conditions of germination. In the germination percentage, 15.72 % of the total variation was attributed to differences among populations, 55.61 % among individuals and 15.72 % within individuals. In T_{50} , 23.70 % of the total variation was found among populations, 45.04 % among individuals and 31.26 % within individuals. The differences in the germination capacity among the populations were not significantly correlated with the main climate factors of the collection sites; therefore, they should be considered independent reactions to the environmental conditions of their sites of origin. The weight of seeds varied significantly among and within populations; and positively and significantly correlated with the percentage of germination in the population Alcoyonqui and with T_{50} in the population Yecorato Mezquite, but negatively with T_{50} in the population Yecorato Camino. This indicates that the environment of growth of mother plants influences the capacity of germination and weight of wild *C. annuum* seeds.

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: Noviembre, 2009. Aprobado: Julio, 2010.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 44: 667-677. 2010.

Key words: wild *Capsicum annuum*, germination percentage, mean germination time (T_{50}), seed weight-germination capacity ratio.

que el ambiente de crecimiento de las plantas madres influye en la capacidad de germinación y peso de las semillas de *C. annuum* silvestre.

Palabras clave: *Capsicum annuum* silvestre, porcentaje de germinación, tiempo medio de germinación (T_{50}), relación peso de semilla-capacidad de germinación.

INTRODUCCIÓN

La variación y la velocidad de la germinación total ocurre en la mayoría de las especies que se reproducen por semillas, lo que reduce el riesgo del fracaso en el establecimiento mediante la distribución de la germinación en el tiempo (Evans y Cabin, 1995). Esa variación existe entre poblaciones (Meyer *et al.*, 1997; Hernández-Verdugo *et al.*, 2001a) y entre semillas de la misma planta (Evans y Cabin, 1995; Schütz y Rave, 2003). Los mecanismos que regulan el inicio de la germinación están bajo presiones selectivas; así, la variación de la capacidad germinativa entre y dentro de las especies se interpreta como una adaptación a las condiciones específicas del hábitat local y regional (Meyer *et al.*, 1997).

El peso o masa de la semilla varía ampliamente entre poblaciones, entre o dentro de una planta individual (Obeso, 1993; Kosiński, 2008), y puede afectar el porcentaje y la velocidad de germinación, pero los resultados han sido diversos según la especie estudiada. Willenborg *et al.* (2005) reportan una relación positiva del peso de la semilla con el porcentaje y velocidad de germinación, mientras que Sánchez-Salas *et al.* (2006) y Delgado *et al.* (2008) señalan una relación negativa entre las mismas variables.

Capsicum annuum es la especie de chile con mayor importancia económica. Sus parientes silvestres (*C. annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser y Pickersgill) se distribuyen desde el sur de EE.UU. hasta las regiones de baja altitud del Perú. Se localizan fundamentalmente en la selva baja caducifolia, a orillas de los caminos, huertos, potreros y bajo la vegetación remanente en orillas de los campos de cultivo (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999). Sus plantas son perennes, herbáceas o trepadoras que pueden alcanzar 4 m de altura y se reproducen sólo por semilla; tienen frutos pequeños, rojos y pungentes que son consumidos y dispersados por las aves.

En estudios con isoenzimas, marcadores moleculares RAPDs y caracteres cuantitativos (Hernández-

INTRODUCTION

The variation and speed of total germination occur in most species that reproduce by seed. This reduces the risk of failure in establishing through the distribution of germination in time (Evans and Cabin, 1995). This variation exists among populations (Meyer *et al.*, 1997; Hernández-Verdugo *et al.*, 2001a) and seeds of the same plant (Evans and Cabin, 1995; Schütz and Rave, 2003). The mechanisms regulating the beginning of germination are under selective pressures, so the variation of the germination capacity both among and within species is interpreted as an adaptation to the specific conditions of the local and regional habitat (Meyer *et al.*, 1997).

The seed weight or mass varies widely among populations, among plants or within an individual plant (Obeso, 1993; Kosinski, 2008), and may affect the percentage and rate of germination, but results have been diverse, depending on the species studied. Willenborg *et al.* (2005) report a good relationship of the seed weight with the percentage and rate of germination, while Sánchez-Salas *et al.* (2006) and Delgado *et al.* (2008) indicate a negative relationship between these variables.

The chili species *Capsicum annuum* has the largest economic importance. Its wild relatives (*C. annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser and Pickersgill) are distributed from southern United States to low altitude regions of Peru. They are located mainly in tropical deciduous forest, on roadsides, orchards, pastures and under the remnant vegetation on the banks of cultivation lands (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999). Its plants are perennial, herbaceous or creeper that can reach 4 m height and reproduce only by seed; they have small fruits, red and pungent which are consumed and dispersed by birds.

In studies with isozymes, RAPDs molecular markers and quantitative traits (Hernández-Verdugo *et al.*, 2001b, 2008, Oyama *et al.*, 2006), populations of wild chili from northwest Mexico were found to have high levels of genetic variation among and within populations. This suggests that there is a variation of physiological traits, such as germination of seeds, among and within populations.

Although the wild relatives of *C. annuum* are a valuable genetic resource having genes potentially useful for solving agricultural problems, such as

Verdugo *et al.*, 2001b, 2008; Oyama *et al.*, 2006) se encontró que las poblaciones de chile silvestre del noroeste de México mantienen elevados niveles de variación genética entre y dentro de sus poblaciones. Esto permite suponer la existencia de variación en caracteres fisiológicos, como la germinación de sus semillas, entre y dentro de sus poblaciones.

Aunque los parientes silvestres de *C. annuum* son un recurso genético valioso con genes potencialmente útiles para solucionar problemas agrícolas, como la resistencia a enfermedades (Hernández-Verdugo *et al.*, 1998), se desconoce el comportamiento germinativo entre y dentro de poblaciones silvestres. El objetivo de este estudio fue examinar en laboratorio la respuesta de la germinación y su relación con el peso de semillas de cuatro poblaciones silvestres de *C. annuum* del noroeste de México, para conocer la distribución de la variación entre poblaciones, entre plantas y dentro de las plantas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Se recolectaron frutos maduros de cuatro poblaciones de chile silvestre distribuidas en un gradiente latitudinal en el estado de Sinaloa en octubre del 2005. Los datos geográficos y principales factores climáticos de los sitios de recolección se muestran en el Cuadro 1. Las poblaciones Yecorato Mezquite y Yecorato Camino estuvieron separadas 500 m. La población Texcalama se localizó a 120 km de las poblaciones anteriores, y la población Alcoyonqui a 130 km de esta última. Se recolectaron frutos de 10 plantas de la población Alcoyonqui, Texcalama y Yecorato Mezquite, y de siete plantas de la población Yecorato Camino. Los frutos fueron secados 8 d a temperatura ambiente (24 - 26 °C).

disease resistance (Hernández-Verdugo *et al.*, 1998), the germination behavior among and within wild populations is unknown. The objective of this study was to examine in the laboratory the response of germination and its relationship with the seed weight of four wild populations of *C. annuum* in northwestern México, to determine the variation distribution among populations, among and within plants.

MATERIALS AND METHODS

Plant material

Mature fruits were collected from four populations of wild chili distributed in a latitudinal gradient in the state of Sinaloa, in October 2005. The geographic data and major climatic factors of the collection sites are shown in Table 1. The populations Yecorato Mezquite and Yecorato Camino were separated by 500 m. The Texcalama population was located 120 km away from the previous populations, and the Alcoyonqui population 130 km from the latter. Fruits from 10 plants were collected in the populations Alcoyonqui, Texcalama and Yecorato Mezquite, and from seven plants of the population Yecorato Camino. The fruits were dried for 8 d at room temperature (24-26 °C).

Germination experiments

A week after collection, from each plant four replicates with 25 seeds were deposited each in petri dishes (6 cm diameter) with 1 % agar dissolved in distilled water. The dishes were kept at two conditions of temperature, fluctuating (25/35 °C) and constant (25 °C), with a photoperiod 12/12 h light/dark in environmental chambers Lab Line (Biotronette Lab-Line Instruments Inc., Melrose Park, IL, USA). Germinated

Cuadro 1. Datos geográficos y climáticos de los sitios de recolección de las poblaciones de *Capsicum annuum* estudiadas.
Table 1. Geographic and climatic data of the collection sites of the *Capsicum annuum* populations studied.

Población	Latitud (norte)	Longitud (oeste)	Altitud (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	TMJ (°C)
YME	26° 26.4'	108° 12.4'	390	854.6	24.1	30.3
YCA	26° 26.3'	108° 12.2'	375	854.6	24.1	30.3
TEX	25° 43.3'	107° 59.2'	296	750.6	25.2	29.3
AIC	24° 44.7'	107° 12.4'	130	894.2	24.8	29.4

Yecorato Mezquite: YME, Yecorato Camino: YCA, Texcalama: TEX y Alcoyonqui: ALC.

PMA: precipitación media anual; TMA: temperatura media anual; TMJ: temperatura media en julio ❖ PMA: mean annual precipitation, TMA: mean annual temperature; TMJ: mean temperature in July.

Experimentos de germinación

Una semana después de la recolección, de cada planta se depositaron cuatro repeticiones con 25 semillas cada una en cajas petri (6 cm diámetro) con agar al 1 % disuelto en agua destilada. Las cajas se mantuvieron en dos condiciones de temperatura, fluctuante (25/35 °C) y constante 25 °C), con un fotoperíodo de 12/12 h luz/oscuridad en cámaras ambientales Lab Line (Biotronette Lab-Line Instruments Inc., Melrose Park, IL, USA). Se contó diariamente el número de semillas germinadas (con radícula 1 mm de longitud) por 68 d desde la fecha del inicio de la siembra y hasta una semana después de registrar germinación. Se cuantificó la germinación total (en porcentaje) y el tiempo medio de germinación (T_{50}).

Peso de semilla

De cada planta se tomaron al azar 10 de frutos y de cada fruto se pesaron individualmente 10 semillas en una balanza analítica marca Sartorius, con precisión de 0.1 mg.

Análisis estadístico

Se calcularon los niveles de variación en los porcentajes de germinación y T_{50} entre poblaciones, entre y dentro de plantas madres individuales, mediante un modelo de análisis de varianza anidado, con las poblaciones y los individuos dentro de población como factores al azar. Así, la varianza total se repartió en tres componentes de varianza (Schütz y Rave 2003):

$$\sigma_2 \text{ total} = \sigma^2 \text{ población} + \sigma^2 \text{ individuo} + \sigma^2 \text{ residual}$$

El término residual describe la variabilidad dentro de una planta individual. Para estimar las interacciones, se incluyeron las condiciones de germinación como factores fijos. Así, las varianzas para poblaciones e individuos se determinaron por los componentes de varianza del efecto principal y varianza de la interacción con las condiciones de germinación (Schütz y Rave 2003):

$$\sigma^2 \text{ población} = \sigma^2 \text{ población efecto principal} + \sigma^2 \text{ población efecto de interacción}; \text{ y } \sigma^2 \text{ individuo} = \sigma^2 \text{ individuo efecto principal} + \sigma^2 \text{ individuo efecto de interacción.}$$

Para aumentar la normalidad de los datos, los valores de los porcentajes de germinación fueron transformados a sus valores arcoseno. Se efectuaron análisis de correlación entre los porcentajes y T_{50} con las variables climáticas de los sitios de recolección. La variación del peso de la semilla se estimó mediante un

seeds were counted daily (with radicles 1 mm in length) for 68 d from the date of the start of sowing until one week after there was no germination recorded. Total germination (percentage) and mean germination time (T_{50}) were quantified.

Seed weight

Ten fruits were randomly collected from each plant and 10 seeds from each fruit were individually weighed on a Sartorius analytical scale, of 0.1 mg accuracy.

Statistical analysis

Levels of variation in the percentages of germination and T_{50} among populations, among and within individual mother plants were calculated through a model of nested variance analysis, with populations and individuals within the population as random factors. In this way, total variance was divided into three components of variance (Schütz and Rave 2003):

$$\sigma_2 \text{ total} = \sigma^2 \text{ population} + \sigma^2 \text{ individual} + \sigma^2 \text{ residual}$$

The term residual describes variability within an individual plant. To estimate interactions, the germination conditions were included as fixed factors. Thus, the variances for populations and individuals were determined by the variance components of the main effect and the variance of interaction with the germination conditions (Schütz and Rave, 2003):

$$\sigma^2 \text{ population} = \sigma^2 \text{ population main effect} + \sigma^2 \text{ population interaction effect}; \text{ and } \sigma^2 \text{ individual} = \sigma^2 \text{ individual main effect} + \sigma^2 \text{ individual interaction effect.}$$

To increase the normality of the data, the values of the percentages of germination were transformed into arcsine values before performing the analysis. Correlation analyses were performed between the percentages and T_{50} , with the climatic variables of the collection sites. The variation of the seed weight was estimated using a nested analysis of variance with the populations and plants considered as random factors. A linear regression analysis was performed between the weight of the seed with the germination percentage and T_{50} . All the analyses were performed using JMP (SAS, 1995).

RESULTS AND DISCUSSION

Effect of temperature on germination

The seeds under fluctuating temperature reached a significantly higher germination level

análisis de varianza anidado con las poblaciones y las plantas consideradas como factores aleatorios. Se efectuó un análisis de regresión lineal entre el peso de la semilla con el porcentaje de germinación y T_{50} . Todos los análisis se realizaron con JMP (SAS, 1995).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la temperatura en la germinación

Las semillas en temperatura fluctuante alcanzaron germinación significativamente ($p \leq 0.0001$) mayor que en temperatura constante (Figura 1A y B). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Hernández-Verdugo *et al.* (2001a), quienes indican que la temperatura fluctuante es uno de los factores que regulan la germinación de las semillas de chile silvestre. Las fluctuaciones de la temperatura son mayores cerca o sobre la superficie del suelo y en los claros de la vegetación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982). En los sitios estudiados hay fluctuaciones diarias de temperatura similares y mayores a las usadas en el presente estudio; así, es probable que la temperatura fluctuante sea un factor en la regulación de la germinación de las semillas de chile silvestre.

($p \leq 0.0001$) than at constant temperature (Figure 1A and B). These results agree with those obtained by Hernández-Verdugo *et al.* (2001a), who state that fluctuating temperature is one of the factors that regulates the germination of wild chili seeds. Temperature fluctuations are higher near or on the soil surface and vegetation gaps (Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia, 1982). In the study sites there are daily temperature fluctuations similar to and higher than those recorded in our study, so it is likely that fluctuating temperature be an influential factor in the regulation of wild chili seed germination.

Differences among populations

The populations studied differed significantly in the total percentage of germination ($p = 0.0009$ and ≤ 0.0001 , for fluctuating and constant temperature) and in T_{50} ($p \leq 0.0001$, for both treatments) under both conditions of germination (Figures 1 and 2). The variation among populations of the same species regarding the germination response has been often interpreted as an adaptation related to habitat characteristics, particularly to local climatic factors (Meyer *et al.*, 1997). After considering that of the 24 correlations between the percentages of germination and T_{50} and the main climatic and

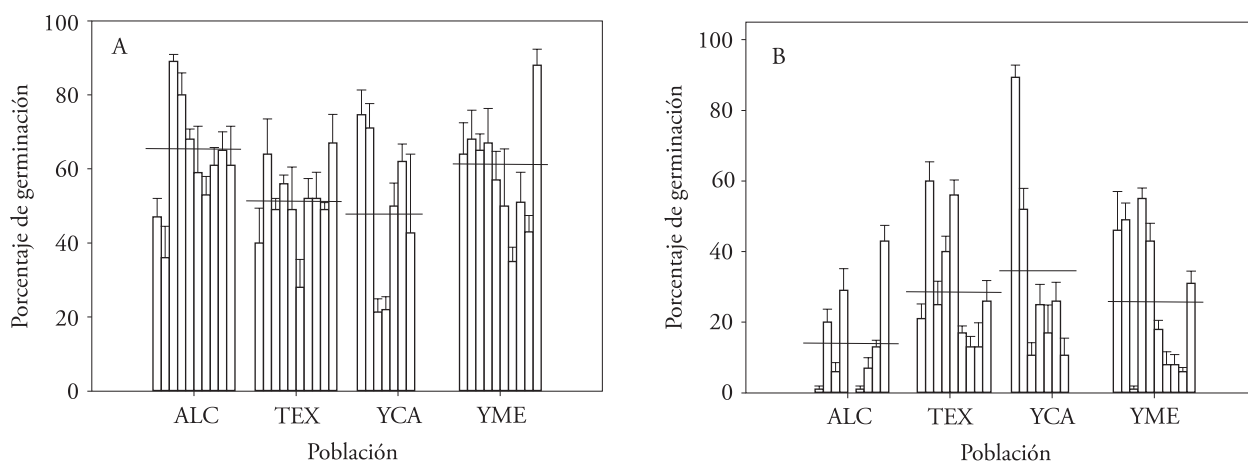


Figura 1. Medias (± 1 error estándar) de los porcentajes de germinación total, con temperatura fluctuante (A) y temperatura constante (B), de plantas de chile silvestre (*Capsicum annuum*) de las poblaciones Alcoyonqui (ALC), Texcalama (TEX), Yecorato Camino (YCA) y Yecorato Mesquite (YME). Las líneas horizontales indican la media del porcentaje de germinación de cada población.

Figure 1. Mean values (± 1 standard error) of total germination percentages, with fluctuating temperature (A) and constant temperature (B), of wild chili plants (*Capsicum annuum*) of Alcoyonqui (ALC), Texcalama (TEX), Yecorato Camino (YCA) and Yecorato Mezquite (YME) populations. The horizontal lines indicate the average percentage of germination of each population.

Diferencias entre poblaciones

Las poblaciones estudiadas se diferenciaron significativamente en el porcentaje total de germinación ($p=0.0009$ y ≤ 0.0001 , para temperatura fluctuante y constante) y en T_{50} ($p\leq 0.0001$, para los dos tratamientos) en ambas condiciones de germinación (Figuras 1 y 2). La variación entre poblaciones de la misma especie en la respuesta germinativa frecuentemente se ha interpretado como una adaptación relacionada con las características del hábitat, particularmente con factores climáticos locales (Meyer *et al.*, 1997). Dado que de las 24 correlaciones entre los porcentajes de germinación y T_{50} y las principales variables climáticas y geográficas de los sitios de recolección sólo una fue significativa (Cuadro 2), parece que la variación observada entre las poblaciones no es una adaptación a las características locales del hábitat.

Distribución de la variación

Los individuos dentro de las poblaciones se diferenciaron significativamente en el porcentaje total y T_{50} en ambas condiciones de germinación (Cuadro 3; Figuras 1 y 2). El análisis de varianza anidado del porcentaje total de germinación mostró que 55.61 % de la variación se encontró entre individuos, 29.17 % dentro de individuos y 15.72 % entre poblaciones (Cuadro 3A). En el nivel de individuo, 24.47 % de la variación se debió al efecto principal y 30.64 % a la interacción, lo que indica que además de su variación elevada, los individuos respondieron

geographic variables of the collection sites only one was significant (Table 2), it seems that the variation found among populations is not an adaptation to the habitat local conditions.

Variation distribution

Individuals within populations differ significantly in the total percentage and T_{50} in both conditions of germination (Table 3; Figures 1 and 2). The nested analysis of variance of the total percentage of germination showed that 55.61 % of the variation was found among individuals, 29.17 % within individuals and 15.72 % among populations (Table 3A). At the individual level 24.47 % of the variation was due to the main effect and 30.64 % to interaction, indicating that in addition to its high variation, individuals responded differently to germination conditions. By contrast, the variation among populations was due entirely to their heterogeneous response to germination conditions. In T_{50} , a 45.04 % variation was recorded among individuals, 31.26 % within individuals, and 23.70 % among populations (Table 3B). The 17.26 % of variation among individuals was due to main effect and 27.78 % to individual interaction per germination conditions. In contrast, the variation found among populations was due entirely to the main effect, indicating that the populations responded homogeneously to the conditions of germination.

The variation of the germination percentages and germination rates among and within individuals helps to reduce the risk that all of them may be subjected to similar conditions (adverse) simultaneously

Cuadro 2. Coeficientes de correlación de Pearson entre el porcentaje y tiempo medio de germinación (T_{50}) con variables geográficas y climáticas de los sitios de origen de las poblaciones de Chile silvestre (*Capsicum annuum*).

Table 2. Pearson correlation coefficients between the percentage and mean germination time (T_{50}) with geographical and climatic variables from the sites of origin of the wild chili (*Capsicum annuum*) populations.

	Latitud (oeste)	Longitud (norte)	Altitud (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	TMJ (°C)
Germinación (%)						
TF	-0.55	-0.65	-0.56	0.66	-0.03	-0.15
TC	0.92	0.96*	0.92	-0.47	-0.41	0.60
T_{50}						
TF	-0.62	-0.50	-0.54	-0.35	0.78	-0.79
TC	-0.20	-0.02	-0.10	-0.03	0.72	-0.61

* $p\leq 0.05$.

PMA: precipitación media anual; TMA: temperatura media anual; TMJ: temperatura media en julio ❖ PMA: mean annual precipitation; TMA: mean annual temperature; TMJ: mean temperature in July.

diferente a las condiciones de germinación. En cambio, la variación entre las poblaciones se debió totalmente a su respuesta heterogénea a las condiciones de germinación. En el T₅₀, 45.04 % de la variación se encontró entre individuos y 31.26 % dentro de los individuos, y 23.70 % entre las poblaciones (Cuadro 3B). De la variación entre individuos 17.26 % se debió al efecto principal y 27.78 % a la interacción individuo por las condiciones de germinación. En cambio, la variación observada entre las poblaciones se debió en su totalidad al efecto principal, indicando que las poblaciones respondieron homogéneamente a las condiciones de germinación.

La variación de los porcentajes y velocidades de germinación entre y dentro de individuos contribuye a reducir el riesgo de que todos sean sometidos a condiciones similares (adversas) simultáneamente durante su desarrollo, ayuda a evitar o reducir la competencia por recursos entre hermanos, aumenta la distribución de edades de las semillas en el banco de semillas, y así se eleva la variación genética dentro de una población (Evans y Cabin 1995; Shütz y Rave, 2003).

Variación del peso de semilla y su relación con la capacidad de germinación

El peso de semilla varió significativamente entre poblaciones (p=0.0020) y plantas dentro de las poblaciones (p≤0.0001). Los pesos de semilla promedio de las poblaciones Texcalama, Yecorato Mezquite, Alcoyonqui y Yecorato Camino fueron 4.2, 3.6, 2.9 y 2.7 mg. Los coeficientes de variación fueron 36.1 % para Yecorato Mezquite y Yecorato Camino, 38.7 % para Alcoyonqui y 39.3 % para Texcalama. Se ha propuesto que la rivalidad entre hermanos y el conflicto entre progenitor y descendiente pueden contribuir a la variación en el tamaño de semilla dentro de una planta (Uma Shaanker *et al.*, 1988). Es probable que la variación elevada en el peso de las semillas de una planta se deba a sus limitaciones fisiológicas para producir semillas de peso uniforme ante los cambios de disponibilidad de recursos durante la maduración de las semillas (Winn, 1991). La variación entre semillas de un mismo fruto indica que, además de las diferencias genéticas entre los individuos, existe una competencia elevada por los recursos entre las semillas del mismo fruto. La posición de la semilla en el fruto o el momento de la

Cuadro 3. Componentes de varianza, error estándar (EE) y cantidad de varianza explicada en el porcentaje (A) y tiempo medio de germinación (T₅₀)(B) de poblaciones e individuo de chile silvestre (*Capsicum annuum*) con sus efectos principal, de interacción y residual.

Table 3. Variance components, standard error (SE) and amount of variance explained for the germination percentage (A) and mean germination time (T₅₀) (B) of populations and individual of wild chili pepper (*Capsicum annuum*) with main, interaction and residual effects.

Fuente de variación	Componente de varianza	EE	Varianza explicada (%)
A) Germinación (%)			
Población			15.72
Efecto principal	0.00 ns	0.00	0.00
Interacción	82.34 *	85.83	15.72
Individuo			55.61
Efecto principal	128.21 *	61.10	24.47
Interacción	160.54 ***	49.32	30.64
Residual	152.84	14.72	29.17
B) T₅₀			
Población			23.70
Efecto principal	25.76 **	25.75	23.70
Interacción	0.00 ns	0.00	0.00
Individuo			45.04
Efecto principal	18.76 *	12.42	17.26
Interacción	30.19 ***	10.43	27.78
Residual	33.97	3.50	31.26

*p≤0.05; **p≤0.01; ***p≤0.0001; ns = no significativo ❖ ns = not significant.

during their development; helps to prevent or reduce competition for resources among siblings; increases the age distribution of seeds in the seed bank; and thus the genetic variation within a population is enhanced (Evans and Cabin, 1995; Schutz and Rave, 2003).

Seed weight variation and its relationship with the germination capacity

The seed weight varied significantly among populations (p=0.0020) and plants within populations (p≤0.0001). The average seed weight of Texcalama, Yecorato Mezquite, Alcoyonqui and Yecorato Camino populations were 4.2, 3.6, 2.9 and 2.7 mg. The variation coefficients were 36.1 % for Yecorato Mezquite and Yecorato Camino; 38.7 % for Alcoyonqui, and 39.3 % for Texcalama. It has

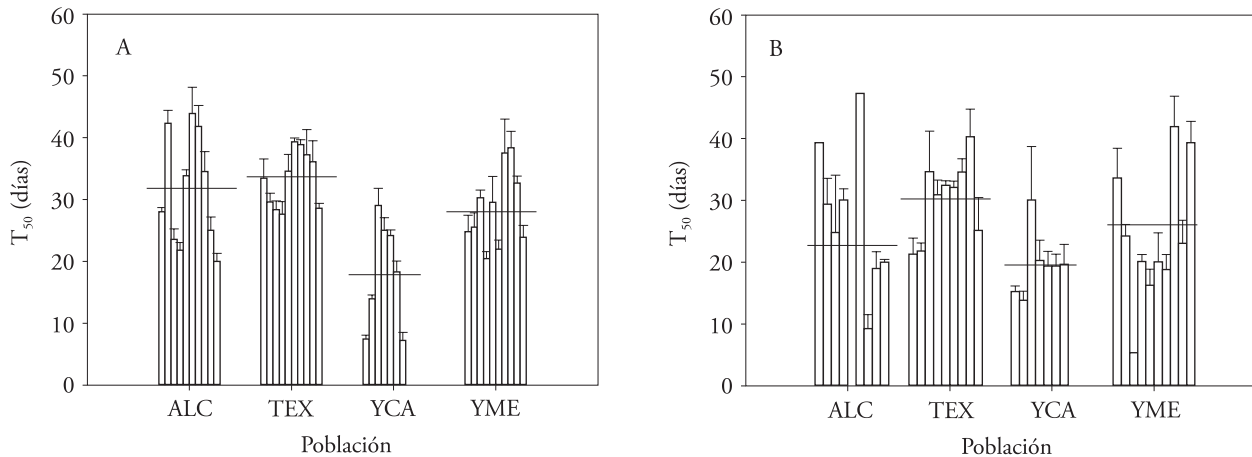


Figura 2. Medias (± 1 error estándar) de tiempo medio de germinación (T_{50}) con temperatura fluctuante (A) y temperatura constante (B), de plantas de chile silvestre (*Capsicum annuum*) de las poblaciones Alcoyonqui (ALC), Texcalama (TEX), Yecorato Camino (YCA), y Yecorato Mezquite (YME). Las líneas horizontales indican la media del tiempo medio de germinación de cada población.

Figure 2. Mean values (± 1 standard error) of mean germination time (T_{50}) with fluctuating temperature (A) and constant temperature (B) of wild chili pepper plants (*Capsicum annuum*) of Alcoyonqui (ALC), Texcalama (TEX), Yecorato Camino (YCA), and Yecorato Mezquite (YME) populations. The horizontal lines indicate the average of the mean germination time of each population.

fecundación de los óvulos, son factores que afectan su peso (Obeso, 1993).

En condiciones de temperatura fluctuante, el peso de semilla se correlacionó positiva y significativamente con el T_{50} en la población Yecorato Mezquite (Figura 3A), indicando que las semillas con mayor peso requieren más tiempo para germinar. En cambio, esta correlación fue negativa en Yecorato Camino (Figura 3B), es decir, en esta población el comportamiento de las semillas de mayor peso es opuesto al anterior. En estas condiciones, la correlación entre peso de semilla y porcentaje de germinación fue positiva y significativa en Alcoyonqui (Figura 3C), indicando que en esta población las semillas de mayor peso tienen mayores probabilidades de germinar.

Las diferencias de las relaciones entre el peso de la semilla y la capacidad germinativa en las poblaciones de chile silvestre pueden deberse a los efectos del ambiente de crecimiento de las plantas madre (efectos maternos) durante el desarrollo de las semillas (Roach y Wulff, 1987). Así, las plantas de las poblaciones Yecorato Mezquite y Yecorato Camino mostraron una relación contrastante entre el peso de las semillas y el T_{50} , y provenían de ambientes distintos. Las primeras se encontraban en un sitio con suficiente humedad, en la orilla de un arroyo, bajo la sombra de varios mezquites (*Prosopis laevigata*) y las de Yecorato Camino provenían de la orilla de un

been suggested that sibling rivalry and the conflict between parent and offspring, may contribute to variation in seed size within a plant (Uma Shaanker *et al.*, 1988). It is likely that the high variation in the seed weight of a plant is due to its physiological limitations to produce seeds of uniform weight to face changes of resource availability during seed ripening (Winn, 1991). The variation among seeds of the same fruit indicates that there is great competition for resources among them, in addition to the gene differences among individuals. The position of the seed in the fruit or the moment of fertilization of the ovules are factors that affect its weight (Obeso, 1993).

Under fluctuating temperature conditions, seed weight was positively and significantly correlated with the T_{50} of the population Yecorato Mezquite (Figure 3A), indicating that heavier seeds take longer to germinate. However, this correlation was negative in Yecorato Camino (Figure 3B), that is, in this population heavier seeds behave opposite to the former. Under these conditions, the correlation between seed weight and germination percentage was positive and significant in Alcoyonqui (Figure 3C), indicating that in this population heavier seeds are more likely to germinate.

The differences in the relationship between the weight of seeds and the germination capacity

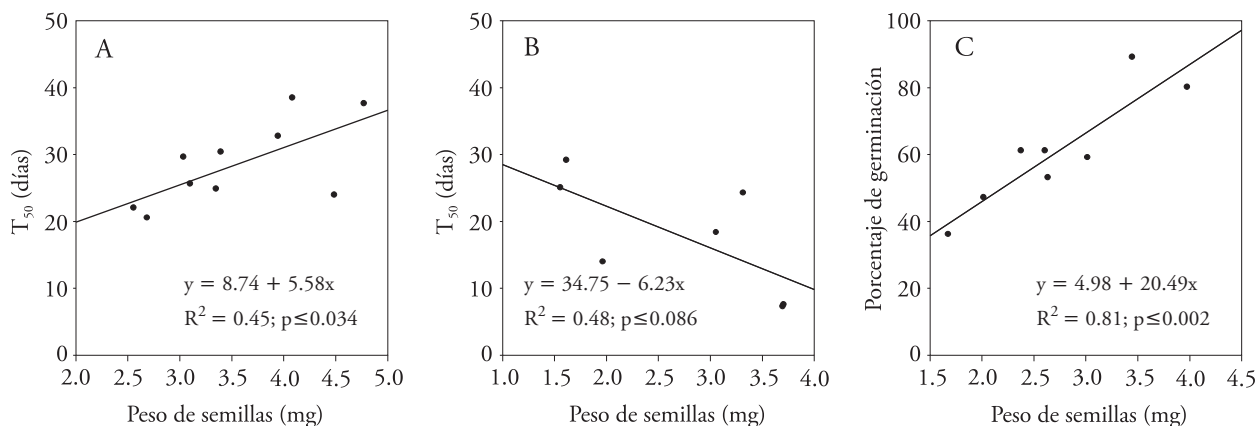


Figura 3. Relaciones entre el peso medio (mg) de semilla con el T_{50} en las poblaciones Yecorato Mezquite (A) y Yecorato Camino (B), y con el porcentaje de germinación en la población Alcoyonqui (C) en condiciones de temperatura fluctuante durante la germinación.

Figure 3. Relationships between the mean weight (mg) of seeds with T_{50} in Yecorato Mezquite (A) and Yecorato Camino (B) populations and with the germination percentage in the population Alcoyonqui (C) under conditions of fluctuating temperature during germination.

camino, sitio con escasa humedad y vegetación. En general, las temperaturas altas y la desecación mayor de las semillas durante su maduración aumentan la capacidad de germinación. Nelson *et al.* (1970) reportan que las plantas de *Taeniatherum asperum* en un sitio con mayor humedad y sombra produjeron semillas más pesadas y con menor porcentaje y velocidad de germinación que las semillas de plantas de un sitio relativamente más seco, caliente y soleado. Alexander y Wulff (1985) indican que las plantas de *Plantago lanceolata* desarrolladas con temperaturas relativamente altas produjeron semillas de menor peso, pero con mayor porcentaje y velocidad de germinación que las semillas que maduraron con temperaturas bajas. Debido a que las semillas que germinan primero tienen mayor adecuación que las que lo hacen más tarde (Kalisz, 1986), la dirección de la selección natural sobre el peso de la semilla depende de las condiciones del ambiente en las que crecen las poblaciones de *C. annuum* silvestre. En condiciones con niveles relativamente altos de humedad y sombra la selección natural favorecerá a las semillas pequeñas, mientras que con niveles más bajos de humedad y sombra las semillas grandes tendrán ventaja selectiva.

CONCLUSIONES

Las fluctuaciones de la temperatura influyen en la regulación de la germinación de las semillas de

in populations of wild chili may be due to the effects of the growth environment provided by the mother plants (maternal effects) during seed development (Roach and Wulff, 1987). Thus, the plants of Yecorato Mezquite and Yecorato Camino populations showed a contrasting relationship between the weight of seeds and T_{50} , and came from different environments. The first ones were at a site with enough humidity, on the banks of a stream, shaded by several mezquites (*Prosopis laevigata*), and those of Yecorato Camino came from the side of a road, a place with low humidity and scarce vegetation. In general, high temperatures and the greater desiccation of the seeds during their maturation increase germination capacity. Nelson *et al.* (1970) report that the plants *Taeniatherum asperum* at a site of greater humidity and shade produced heavier seeds, with a lower percentage and rate of germination than the seeds of plants from a relatively drier, warm and sunny site. Alexander and Wulff (1985) indicate that the *Plantago lanceolata* plants grown at relatively high temperatures produced lower weight seeds, but with a higher percentage and rate of germination than the seeds that matured at low temperatures. Because the seeds that germinate first have higher fitness than those that do later (Kalisz, 1986), the direction of natural selection on the seed weight depends on the environmental conditions in which the populations of wild *C. annuum* grow. At relatively high levels

Capsicum annuum silvestre. Las poblaciones y las plantas se diferencian en el porcentaje y velocidad de germinación; sin embargo, las diferencias entre individuos contribuyen con la mayor variación.

El peso de las semillas varía entre y dentro de las poblaciones pero su correlación con el T_{50} es diferente en las poblaciones, lo que confirma que las diferencias en los patrones de germinación en Chile silvestre se deben en gran parte a las condiciones del ambiente de crecimiento de la planta madre durante el desarrollo de las semillas.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Sinaloa por el apoyo financiero (proyecto PROFAPI 2009/085).

LITERATURA CITADA

- Alexander, H. M., and R. D. Wulff. 1985. Experimental ecological genetics in *Plantago X*. The effects of maternal temperature on seed and seedling characters in *P. lanceolata*. *J. Ecol.* 73: 271-282.
- Delgado, J. A., J. M. Serrano, F. López, and F. J. Acosta. 2008. Seed size and germination in the Mediterranean fire-prone shrub *Cistus ladanifer*. *Plant Ecol.* 197: 269-276.
- Evans, A. S., and R. J. Cabin. 1995. Can dormancy affect the evolution of post-germination traits? The case of *Lesquerella fendern*. *Ecology* 76: 344-356.
- Hernández-Verdugo, S., R. G. Guevara-González, R. F. Rivera-Bustamante, C. Vázquez-Yanes, y K. Oyama. 1998. Los parientes silvestres del Chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 62: 171-181.
- Hernández-Verdugo, S., P. Dávila-Aranda, y K. Oyama. 1999. Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 64: 65-84.
- Hernández-Verdugo, S., K. Oyama, and C. Vázquez-Yanes. 2001a. Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico. *Plant Ecol.* 155: 245-257.
- Hernández-Verdugo, S., R. Luna-Reyes, and K. Oyama. 2001b. Genetic structure and differentiation of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* from Mexico. *Plant Syst. Evol.* 226: 129-142.
- Hernández-Verdugo, S., R. G. López-España, P. Sánchez-Peña, M. Villarreal-Romero, S. Parra-Terraza, F. Porras, y J. L. Corrales-Madrid. 2008. Variación fenotípica entre y dentro de poblaciones silvestres de Chile del noroeste de México. *Rev. Fitotec. Mex.* 31: 323-330.
- Kalish, S. 1986. Variable selection on the timing of germination in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *Evolution* 40: 479-491.
- Kosiński, I. 2008. Long-term variability in seed size seedling establishment of *Maianthemum bifolium*. *Plant Ecol.* 194: 149-156.

of humidity and shade, natural selection will favor small seeds, while with low humidity and low shade heavier seeds will have advantage in this process.

CONCLUSIONS

Fluctuations in temperature affect the regulation of wild *Capsicum annuum* seed germination. Populations and plants differ in the percentage and rate of germination; however, differences among individuals contribute to greater variation.

Seed weight varies among and within populations, but its correlation with the T_{50} is different in the populations, thus confirming that differences in the patterns of germination of wild chili are largely due to the environmental growth conditions of the mother plant during the development of seeds.

—End of the English version—



- Meyer, S. E., P. S. Allen, and J. Beckstead. 1997. Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos* 78: 474-485.
- Nelson, J. R., G. A. Harris, and C. J. Goebel. 1970. Genetics vs. environmentally induced variation in medusahead (*Taeniatherum asperum* [Simonkai] Nevski). *Ecology* 51: 526-529.
- Obeso, J. R. 1993. Seed mass variation in the perennial herb *Asphodelus albus*: sources of variation and position effect. *Oecologia* 93: 571-575.
- Oyama, K., S. Hernández-Verdugo, C. Sánchez, A. González-Rodríguez, P. Sánchez-Peña, J. A. Garzón-Tiznado, and A. Casas. 2006. Genetic structure of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from northwestern Mexico analyzed by RAPDs. *Gen. Res. Crop Evol.* 53: 553-562.
- Roach, D. A., and R. Wulff. 1987. Maternal effects in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 209-223.
- Sánchez-Salas, J., J. Flores, y E. Martínez-García. 2006. Efecto del tamaño de la semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire. (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia* 31: 371-375.
- SAS. 1995. JMP Statistics and Graphics Guide. SAS Institute, Cary, NC, USA. 593 p.
- Schütz, W., and G. Rave. 2003. Variation in seed dormancy of the wetland sedge, *Carex elongata*, between populations and individuals in two consecutive years. *Seed Sci. Res.* 13: 315-322.
- Uma Shaanker R., K. N. Ganeshaiah, and K. S. Bawa. 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 177-205.

- Vázquez-Yanes C., and A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination in a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell smithii*) in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiologia Plantarum* 56: 295-298.
- Willenborg, C. J., J. C. Wildeman, A. K. Miller, B. G. Rossnagel, and S. J. Shirliffe. 2005. Oat germination characteristics differ among genotypes, seed sizes, and osmotic potentials. *Crop Sci.* 45: 2023-2059.
- Winn, A. A. 1991. Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). *Am. J. Bot.* 78: 838-844.