

Germinación de *Coccothrinax borhidiana* (Arecaceae), palma endémica de Punta Guanós, Matanzas, Cuba

Germination of *Coccothrinax borhidiana* (Arecaceae), endemic palm from Punta Guanós, Matanzas, Cuba

Mayté Pernús^{1*} y Jorge A. Sánchez¹

¹Instituto de Ecología y Sistemática, Agencia de Medio Ambiente, CITMA, Carretera de Varona, N° 11835, e/ Oriente y Lindero, Reparto Parajón, Boyeros, La Habana, Cuba. C.P.11900. *Autor para correspondencia (e-mail: mayte@ecologia.cu).

RESUMEN

Coccothrinax borhidiana es una palma endémica cubana En Peligro Crítico, exclusiva de Punta Guanós, Matanzas. Aunque hace años se desarrollan acciones de conservación con la especie, existe poca información sobre sus mecanismos de regeneración. Con el objetivo de contribuir a su propagación y conservación se estudiaron características morfofisiológicas de las semillas, clases de dormancia y requerimientos germinativos a partir de dos lotes frescos de un mismo año (enero y agosto). La germinación fue evaluada en laboratorio bajo dos condiciones de iluminación (luz/oscuridad y oscuridad constante) a temperatura fija de 25 °C y alternas de 25/35 °C y 25/40 °C con agua destilada. Adicionalmente con el lote de agosto se evaluó la germinación a 25/35 °C, con luz y ácido giberélico. Las semillas de ambos lotes que no germinaron a la luz con agua destilada fueron transferidas a oscuridad constante, a 25/35 °C y con ácido giberélico. Las semillas recolectadas en agosto presentaron menor tamaño y contenido de humedad que las de enero, aunque en ambos casos este último rasgo fue > 20 %. Se identificó dormancia morfofisiológica en la especie. La luz inhibió la germinación, el ácido giberélico favoreció el crecimiento del embrión y 25/35 °C fue la temperatura óptima. En seis meses las semillas de agosto duplicaron la germinación alcanzada por las semillas de enero en un año. En la resiembra, las semillas de ambos lotes alcanzaron > 65 % de germinación. Se discute el papel ecológico de los resultados obtenidos y se brindan recomendaciones para la siembra en vivero.

Palabras clave: dormancia, fotoinhibición, semilla

ABSTRACT

Coccothrinax borhidiana is a Critically Endangered Cuban endemic palm exclusive to Punta Guanós, Matanzas. Although conservation actions have been carried out with the species for years, there is little information on its regeneration mechanisms. In order to contribute to its propagation and conservation, morphophysiological characteristics of seeds, dormancy classes and germination requirements from two fresh lots of the same year (January and August) were studied. Germination was evaluated in the laboratory under two lighting conditions (light/dark and constant darkness) at a fixed temperature of 25 °C and alternate 25/35 °C and 25/40 °C with distilled water. With the August lots, the sowing was also tested at 25/35 °C, with light and gibberellic acid. Seeds from both lots that did not germinate in the light with distilled water were transferred to constant darkness, at 25/35 °C and with gibberellic acid. The seeds collected in August presented a smaller size and moisture content than those of January, although in both cases this last trait was > 20 %. Morphophysiological dormancy was identified in the species. Light inhibited the germination, gibberellic acid favored embryo growth and 25/35 °C was the optimal temperature. In six months, the August seeds doubled the germination achieved by the January seeds in one year. At reseeded, the seeds of both lots reached > 65 % germination. The ecological role of the results obtained is discussed and recommendations for nursery planting are provided.

Keywords: dormancy, photoinhibition, seed

Citación: Pernús, M. & Sánchez, J.A. 2021. Germinación de *Coccothrinax borhidiana* (Arecaceae), palma endémica de Punta Guanós, Matanzas, Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 42: 69-76.

Recibido: 30 de septiembre de 2020. **Aceptado:** 19 de diciembre de 2020. **Publicado en línea:** 8 de abril de 2021. **Editor encargado:** José Ángel García-Beltrán.

INTRODUCCIÓN

Coccothrinax borhidiana O. Muñiz es una palma endémica de Cuba, exclusiva del matorral xeromorfo costero y subcostero de Punta Guanós, Matanzas. Su única población natural se encuentra severamente afectada por la explotación gasopetrolera (principal amenaza), construcción de viviendas y caminos, pastoreo, plantas invasoras y frecuentes fuegos, por lo que ha sido categorizada como En Peligro Crítico (Robledo 2013, Verdecia & Barrios 2014, Robledo & Enríquez 2016).

Por más de una década, el Jardín Botánico de Matanzas (JBM) ha realizado diferentes acciones de conservación de esta palma, con el fin de establecer una estrategia integrada de conservación *in situ* y *ex situ* (Enríquez & al. 2006, Robledo

& al. 2010, Robledo & Enríquez 2010, 2016). Incluso, se tiene la propuesta de fundar una nueva población en una franja costera cercana que presenta condiciones similares a las de la población natural y que no está en las proyecciones futuras de explotación petrolera (Robledo & Enríquez 2016). De acuerdo con dichos autores, esta nueva área podría llegar a ser una Reserva Natural.

Sin embargo, a pesar de estas acciones, poco se ha estudiado sobre los mecanismos de regeneración de la especie. De hecho, el conocimiento sobre la biología de la semilla de la flora nativa de Cuba y en particular de sus palmas es muy limitado (Sánchez & al. 2019, Pernús & al. 2020). En este sentido, la caracterización de los rasgos funcionales de las semillas ha

demostrado ser una herramienta clave en la compresión del ciclo de vida y las estrategias reproductivas de las especies vegetales (Cochrane & al. 2015, Jiménez-Alfaro & al. 2016).

A pesar de los impactos negativos que sufre la población de *Coccothrinax borhidiana*, en condiciones naturales se observa una buena regeneración natural; pero los únicos datos de germinación en vivero que han sido publicados no son muy alentadores. Robledo & al. (2010) informan un 20 % de germinación para un 6,6 % de establecimiento en un año. Los factores involucrados en el control de la germinación son diversos y dependen de las características intrínsecas de las semillas y del ambiente que las rodea desde su maduración en el fruto hasta la llegada al suelo (Donohue & al. 2010). Entre los factores ambientales más importantes están la disponibilidad de agua, la temperatura y la luz, que influyen en el porcentaje de germinación final y la velocidad de germinación, pero también pueden influir en la ruptura de la dormancia (Bewley & al. 2013, Baskin & Baskin 2014a).

Según Orozco-Segovia & al. (2003), la mayoría de las palmas poseen semillas termófilas (temperatura óptima de germinación entre los 30-40 °C), indiferentes a la luz y dormantes. El hecho de que en la generalidad de los casos las semillas demoren más de 30 días para germinar, unido a que tienen embriones poco desarrollados y endocarpos permeables al agua, hace que la dormancia morfofisiológica sea la clase de dormancia más importante en la familia; aunque una parte de las especies puede presentar dormancia morfológica (Baskin & Baskin 2014b).

Conocer los mecanismos de germinación de *Coccothrinax borhidiana* permitiría no solo esclarecer elementos de la biología de la especie, sino establecer protocolos para su propagación en vivero y con ello contribuir a su manejo y conservación. El objetivo de este estudio fue determinar características morfofisiológicas, requerimientos germinativos y clases de dormancia en semillas frescas de *C. borhidiana*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de recolecta y material vegetal

Se realizaron dos recolectas en el matorral xeromorfo costero y subcostero de Punta Guanós, Matanzas (23.1498° lat. N, -81.6366° long. W). Una recolecta fue en enero y la otra en agosto del 2017, meses que coinciden con la estación seca y lluviosa de Cuba, respectivamente (Borhidi 1996). La zona constituye una llanura cársica costera, aterrada y suavemente inclinada hacia el norte, con buen drenaje y presencia de carso semidesnudo que cubre entre el 40-50 % de la superficie. La llanura está cubierta por rendzina roja poco profunda del grupo de los suelos húmicos calcimórficos con un alto contenido de humus. El clima es cálido, con precipitaciones entre 800-1000 mm anuales (Enriquez & al. 2006). En ambos meses se recolectaron frutos maduros de cinco individuos (Figura 1). Los frutos de cada recolecta se combinaron en un lote único y fueron lavados en agua corriente hasta eliminarles el pericarpio. Las semillas limpias

se colocaron sobre papel de filtro en bandejas abiertas a temperatura ambiente por 24 horas antes de comenzar los ensayos de laboratorio.



Fig. 1. Individuo adulto de *Coccothrinax borhidiana* con dos racimos de frutos maduros, Punta Guanós, Matanzas, Cuba. Foto: Duniel Barrios.

Fig. 1. Adult individual of *Coccothrinax borhidiana* with two bunches of ripe fruits, Punta Guanós, Matanzas, Cuba. Photo: Duniel Barrios.

Caracterización morfofisiológica de las semillas

De cada lote se tomaron 25 semillas al azar y se les determinó, de manera individual: masa fresca (g), masa seca (g), contenido de humedad inicial (%), largo (mm), ancho (mm) y grosor (mm). La masa fresca y seca de las semillas se determinó en una balanza Sartorius con precisión 0,0001 g y el contenido de humedad inicial se obtuvo al secar las semillas durante 17 horas en una estufa a 105 ± 2 °C, según ISTA (2007). Para las dimensiones se utilizó un pie de rey Mitutoyo con error de 0,02 mm.

A la muestra de enero también se le determinó el largo del embrión (mm) y la relación entre el largo del embrión con respecto al largo de la semilla (embrión/semilla). Para medir el largo del embrión, a las semillas se les realizaron cortes longitudinales, próximos al opérculo, con una pinza de corte.

Requerimientos germinativos y clases de dormancia

Las pruebas de germinación se realizaron en cámaras de crecimiento (FRIOCEL 111 L, Alemania) bajo un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial de los tratamientos (temperatura × luz). Las semillas, previamente esterilizadas con hipoclorito de sodio (1 %) durante 10 minutos, se colocaron en placas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro saturado con agua destilada estéril. Se incubaron en condiciones de luz/oscuridad y oscuridad constante a temperatura fija de 25 °C y alternas de 25/35 °C y 25/40 °C (12 horas a 25 °C, ocho horas en la temperatura más elevada y una transición de cuatro horas entre ellas). La iluminación (40 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, 400-700 nm) coincidió con el período de mayor temperatura para cada tratamiento. La oscuridad constante se logró al envolver las placas en dos capas de papel de aluminio. La localización de las placas en las incubadoras se cambió regularmente. Con las semillas de agosto se probó además otra condición de siembra: 25/35 °C, luz/oscuridad y en lugar de agua destilada, una solución de 1 g/L de ácido giberélico (GA_3); en estas placas no se empleó papel de filtro.

En todos los casos se utilizaron tres réplicas por tratamiento, de 20 semillas cada una, y se consideraron germinadas las semillas con desplazamiento del opérculo por elongación del peciolo cotiledonar. El conteo de la germinación fue semanal para las semillas expuestas a la luz y para las semillas expuestas a la oscuridad se estableció al finalizar el experimento, cuya duración varió para cada lote. El experimento de las semillas recolectadas en enero duró un año y el de las semillas de agosto duró seis meses; por lo que ambos ensayos se desmontaron al mismo tiempo, en febrero del 2018. En ambas condiciones de iluminación y para cada rango de temperatura se determinó el porcentaje de germinación final, así como en el ensayo con GA_3 . Este último ensayo se desmontó a los tres meses, debido a que las semillas comenzaron a contaminarse.

Para expresar los requerimientos de luz en la germinación, en cada lote se calculó el índice de germinación relativo a la luz (GRL), donde $\text{GRL} = \text{GL} / (\text{GO} + \text{GL})$, siendo GL el porcentaje de germinación a la luz y GO el porcentaje de germinación en la oscuridad (Milberg & al. 2000). Para ello, se tomaron los valores promedio de la germinación en el rango de temperatura óptimo para la germinación (donde se obtuvo el mayor porcentaje de germinación en el menor tiempo posible). El índice de GRL varía entre 0 (germinación solo en oscuridad) y 1 (germinación solo a la luz). Según Funes & al. (2009), si el índice GRL es superior a 0,75 se considera que la especie es dependiente de la luz (fotoblástica positiva), si es menor a 0,25 se considera repelente de la luz (fotoblástica negativa), y si el valor oscila entre 0,25 y 0,75, se considera como indiferente a la luz.

Se empleó el sistema de clasificación y la clave dicotómica propuestos por Baskin & Baskin (2014a) para la identificación de clases de dormancia seminal. De acuerdo con estos autores, las semillas de las palmas que germinan en menos

de cuatro semanas se consideran con dormancia morfológica y las que germinan pasado este tiempo con dormancia morfofisiológica.

Experimento de resiembra

A partir de los resultados del ensayo de germinación inicial se decidió realizar una resiembra. Independientemente del lote y termoperíodo en el que estuvieron, todas las semillas que no germinaron a la luz con agua destilada fueron transferidas a 25/35 °C, bajo oscuridad constante y con solución de 1 g/L de GA_3 . El conteo de germinación se realizó semanalmente, se retiró el papel de aluminio a las placas e inmediatamente se volvieron a cubrir. En cada caso se determinó el porcentaje de germinación final. La duración de este experimento fue de ocho semanas.

Análisis estadístico

Los rasgos morfofisiológicos de las semillas se analizaron mediante una prueba t de Student en el programa *Past v.3.0*. (Hammer & al. 2001). Con los datos del ensayo de germinación inicial se desarrolló un análisis de varianza multivariado sobre la base de permutaciones –PERMANOVA– (Anderson 2005), debido a que no cumplieron las premisas paramétricas. Dicho PERMANOVA se realizó por una matriz de distancia euclidiana, después de 10 000 iteraciones.

RESULTADOS

Caracterización morfofisiológica de las semillas

De los seis rasgos morfofisiológicos estudiados en ambos lotes de semillas, mostraron diferencias significativas la masa fresca, el contenido de humedad y el grosor de las semillas (Tabla I). Los valores de dichos rasgos fueron inferiores en las semillas recolectadas en agosto, pero en ambos casos el contenido de humedad fue superior al 20 %. La relación embrión/semilla fue inferior a 0,5 (Tabla I).

Requerimientos germinativos y clases de dormancia

Los tres factores principales (mes de recolecta, luz y temperatura), así como todas las interacciones entre ellos afectaron significativamente el porcentaje de germinación final de semillas frescas de *Coccothrinax borhidiana*. El factor luz resultó ser el más importante, así como la interacción de primer orden mes de recolecta y luz (Tabla II).

Las semillas de *Coccothrinax borhidiana* germinaron en ambas condiciones de iluminación, pero en general, la oscuridad favoreció el proceso germinativo en ambos lotes (Figura 2). Solamente en las semillas recolectadas en enero que estuvieron a la luz en 25/40 °C se obtuvo un porcentaje de germinación final superior al de la oscuridad (Figura 2A); pero en esta condición más de la mitad de las semillas murieron después de germinadas (datos no mostrados).

En términos generales la germinación de las semillas recolectadas en enero (Figura 2A) fue inferior a la obtenida con las semillas de agosto (Figura 2B). El máximo porcentaje de germinación final ($74 \pm 1,87$) se alcanzó en las semillas de agosto que estuvieron seis meses a la oscuridad en 25/35 °C

(Figura 2B). En esta misma condición, las semillas de enero solo alcanzaron $18,33 \pm 6,02$ % de germinación en un año (Figura 2A). Dicho rango de temperatura también favoreció el inicio de la germinación a la luz. En las semillas de enero la germinación se inició a las 10,8 semanas de la siembra en 25/35 °C y a las 16,1 semanas en 25/40 °C. En las semillas de agosto se inició a las cinco semanas en ambas temperaturas;

TABLA I

Valores promedio y desviación estándar de rasgos morfofisiológicos de semillas de *Coccothrinax borhidiana* recolectadas en dos momentos del 2017, en Punta Guanós, Matanzas, Cuba

***: significativo para un valor de $p \leq 0,001$; ns: no significativo.

TABLE I

Mean values and standard deviation of morphophysiological traits of *Coccothrinax borhidiana* seeds collected in two moments of 2017, in Punta Guanós, Matanzas, Cuba

***: significant at a value of $p \leq 0,001$, ns: not significant.

Rasgo	Enero	Agosto	t
Masa fresca (g)	$0,18 \pm 0,01$	$0,15 \pm 0,02$	***
Masa seca (g)	$0,13 \pm 0,01$	$0,12 \pm 0,02$	ns
Contenido de humedad (%)	$25,60 \pm 1,14$	$21,21 \pm 1,53$	***
Largo de la semilla (mm)	$5,52 \pm 0,16$	$5,28 \pm 0,31$	ns
Ancho de la semilla (mm)	$6,25 \pm 0,16$	$6,14 \pm 0,38$	ns
Grosor de la semilla (mm)	$6,42 \pm 0,28$	$5,92 \pm 0,34$	***
Largo del embrión (mm)	$1,15 \pm 0,10$		
Relación embrión/semilla	$0,21 \pm 0,02$		

TABLA II

PERMANOVA para los efectos mes, luz, temperatura y su interacción sobre el porcentaje de semillas germinadas de *Coccothrinax borhidiana* en el 2017, en Punta Guanós, Matanzas, Cuba

***: significativo para un valor de $p \leq 0,001$.

TABLE II

PERMANOVA for the effects of month, light, temperature and their interaction on the percentage of germinated seeds of *Coccothrinax borhidiana* in 2017, in Punta Guanós, Matanzas, Cuba

***: significant at a value of $p \leq 0,001$.

Factores	Fuente de variación (F)
Mes (A)	73,75***
Luz (B)	160,34***
Temperatura (C)	29,36***
A x B	206,68***
A x C	15,32***
B x C	44,41***
A x B x C	20,27***

mientras que en 25 °C a la luz no se obtuvo germinación en ningún lote (Figura 2). El índice de germinación relativo a la luz, calculado a partir de los resultados obtenidos en 25/35 °C, fue de 0,21 y 0,07 para las semillas recolectadas en enero y agosto respectivamente. Estos valores ubicaron a la especie en la categoría de fotoblástica negativa o repelente de la luz.

En el caso de las semillas recolectadas en agosto, donde se probó una combinación de 25/35 °C, luz y GA_3 , la germinación se inició a las 2,3 semanas y en tres meses se obtuvo un porcentaje de germinación final de $54 \pm 2,91$ %. Antes del mes solo ocurrió un 9 % de este porcentaje. En todos los casos, excepto en este último ensayo con GA_3 , las semillas tardaron más de un mes para germinar a la luz. Se consideró dormancia morfofisiológica para las semillas de *Coccothrinax borhidiana*, así como dormancia morfofisiológica de tipo no profundo en una parte de las semillas (la que germinó antes del mes con GA_3).

Experimento de resiembra

Independientemente del lote de semillas y del tiempo que estuvieron a la luz en 25 °C, 25/35 °C y 25/40 °C, la germinación se reanudó una vez que las semillas fueron transferidas a la nueva condición (oscuridad + 25/35 °C + GA_3) (Figura 3). A partir de la segunda semana en esta nueva condición se inició la germinación en todas las semillas, excepto en las que estuvieron seis meses a la luz en 25 °C (Figura 3B). En estas últimas la germinación se reanudó en la tercera semana.

Después de ocho semanas, los porcentajes de germinación final superaron el 65 % en todos los casos (Figura 3). Las semillas recolectadas en agosto que estuvieron seis meses a la luz fueron las que alcanzaron los máximos valores de germinación. Dentro de cada lote, el porcentaje de germinación de las semillas que provenían de 25 °C fue superior al alcanzado por las semillas que estuvieron en las otras temperaturas ($71,67 \pm 4,41$ % en las semillas de enero y 87 ± 2 % en las semillas de agosto).

DISCUSIÓN

Tres de los rasgos morfofisiológicos estudiados mostraron diferencias significativas entre lotes de semillas de *Coccothrinax borhidiana*. Esto puede deberse a las diferentes condiciones ambientales en las que maduraron las semillas, ya que un lote se obtuvo en invierno y otro en verano. Se conoce que diversos factores del ambiente pueden influir sobre las plantas madres durante el desarrollo de las semillas y resultar en modificaciones de sus rasgos funcionales (Gutterman 2000, Donohue 2009, Gratini 2014).

Independientemente de las diferencias en el contenido de humedad, en ambos lotes los valores estuvieron por encima del 20 %. Según Hong & Ellis (1996), estos valores corresponden a semillas potencialmente sensibles a la deshidratación. Sin embargo, la especie vive en un hábitat seco y sus semillas son pequeñas (peso de 1000 semillas < 2500 g),

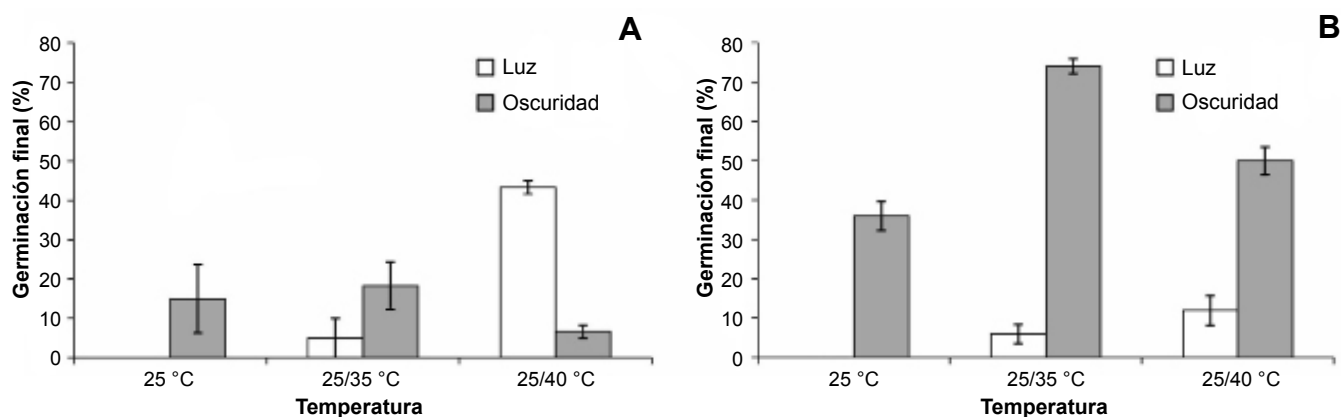


Fig. 2. Porcentaje de germinación final de dos lotes de semillas de *Coccothrinax borhidiana* bajo diferentes temperaturas y condiciones de iluminación. **A.** Semillas recolectadas en enero de 2017 cuyo ensayo de germinación duró un año. **B.** Semillas recolectadas en agosto de 2017 cuyo ensayo de germinación duró seis meses. Los bigotes en las barras verticales representan el error estándar de las medias.

Fig. 2. Final germination percentage of two lots of *Coccothrinax borhidiana* seeds under different temperatures and lighting conditions. **A.** Seeds collected in January 2017 whose germination test lasted one year. **B.** Seeds collected in August 2017 whose germination test lasted six months. The whiskers in vertical bars represent the standard error of the means.

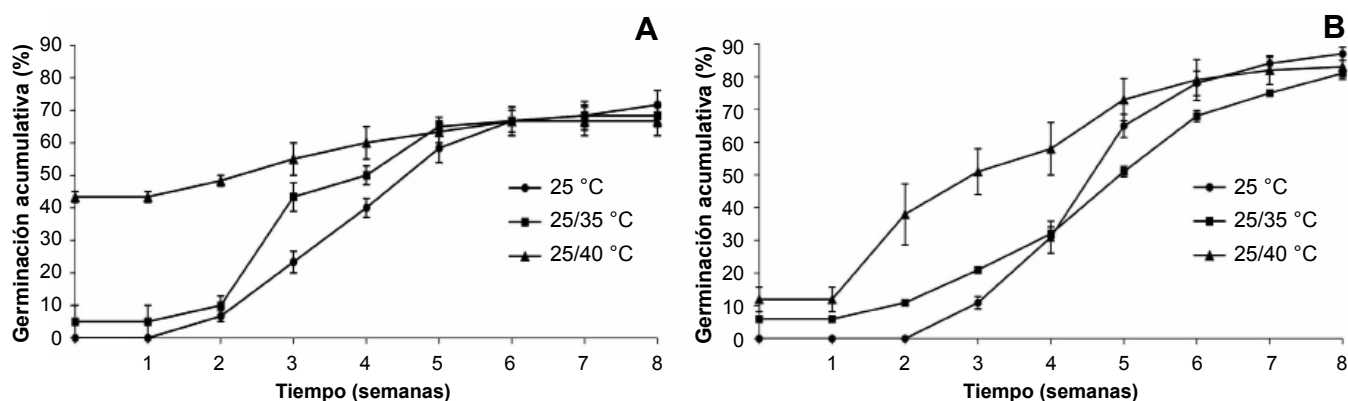


Fig. 3. Germinación acumulativa de dos lotes de semillas de *Coccothrinax borhidiana* que estuvieron en diferentes condiciones de siembra y fueron transferidas a la oscuridad, en 25/35 °C y con solución de 1 g/L de GA₃. **A.** Semillas recolectadas en enero de 2017 que estuvieron un año a la luz en 25 °C, 25/35 °C y 25/40 °C. **B.** Semillas recolectadas en agosto de 2017 que estuvieron seis meses a la luz en 25 °C, 25/35 °C y 25/40 °C. Los bigotes representan el error estándar de las medias.

Fig. 3. Cumulative germination of two lots of *Coccothrinax borhidiana* seeds that were under different sowing conditions and were transferred to the dark, at 25/35 °C and with a 1 g/L GA₃ solution. **A.** Seeds collected in January 2017 that were one year in the light at 25 °C, 25/35 °C and 25/40 °C. **B.** Seeds collected in August 2017 that were six months in the light at 25 °C, 25/35 °C and 25/40 °C. The whiskers represent the standard error of the means.

rasgos que predicen lo contrario (Hong & Ellis 1996). Ya que son solo criterios predictivos, con la información obtenida aún no se puede llegar a una conclusión. Quizás las semillas de la especie presenten una conducta de almacenamiento intermedia, pero habría que comprobarlo mediante el protocolo desarrollado por dichos autores.

Generalmente las semillas de las palmas tienen altos contenidos de humedad, aunque en esta familia están presentes los tres tipos de conducta de almacenamiento en correspondencia con el hábitat (Orozco-Segovia & al. 2003). La distribución de la mayor parte de las especies del género *Coccothrinax* está estrechamente relacionada con la aridez o baja disponibilidad de agua en el suelo; a menudo sobre calizas costeras, suelos arenosos silíceos o derivados de

serpentina con rápido drenaje y suelos arcillosos, pesados, donde la estación seca es muy larga y severa (Moya & Leiva 2000, Jestrow & al. 2018). Por lo tanto, cabría esperar cierta tolerancia a la deshidratación en las semillas de *Coccothrinax borhidiana*.

La especie presentó el embrión lineal poco desarrollado típico de la familia *Arecaceae* (Baskin & Baskin 2014b). Este tipo de embrión y el tiempo que tardaron las semillas en germinar a la luz (más de un mes en todas las temperaturas) sugieren dormancia morfofisiológica. Esta misma clase de dormancia seminal ha sido informada para otras especies del género en Cuba, aunque dichas especies presentan además, dormancia morfológica en una parte del lote (Muñoz & al. 2006, Pernús & Sánchez 2017, Sánchez & al. 2019, Pernús & al. 2020).

No obstante, en el caso de *Coccothrinax fragrans* Burret y *Coccothrinax acuminata* Becc., la dormancia morfofisiológica constituye la más importante (Muñoz & al. 2006, Pernús & al. 2020). Baskin & Baskin (2014b) también consideran que la dormancia morfofisiológica es la clase de dormancia más importante en la familia *Arecaceae*.

En el caso del presente estudio en *Coccothrinax borhidiana*, los resultados alcanzados en el primer ensayo con GA₃ sugieren una dormancia morfofisiológica no profunda en una pequeña porción del lote, ya que el GA₃ incrementó el porcentaje de germinación final, y tanto la eliminación de la dormancia fisiológica como el crecimiento del embrión ocurrieron en altas temperaturas (Baskin & Baskin, 2014). Sin embargo, la clasificación de dormancia dada aquí para *C. borhidiana* no debe considerarse conclusiva, porque solo se tuvo en cuenta el inicio de la germinación de las semillas frescas a la luz y todo indica que la luz inhibe parcialmente la germinación. Es decir, existe la posibilidad de que parte de la germinación de las semillas frescas que estaban en la oscuridad haya comenzado antes del mes. En el futuro, deberá evaluarse el día de inicio de la germinación a la oscuridad en semillas frescas de esta especie.

Aunque se asume que la mayoría de las palmas son fotoblásticas indiferentes esto no es una constante (Orozco-Segovia & al. 2003). La fotoinhibición es considerada una adaptación fisiológica para evitar la germinación en la superficie del suelo, donde las condiciones pueden no ser adecuadas para el establecimiento de las plántulas, especialmente en hábitats secos (Carta & al. 2017). De hecho, en el área natural la mayoría de las plántulas de *Coccothrinax borhidiana* salen de las oquedades de las rocas en los espacios más abiertos o antropizados, o se encuentran bajo las plantas madres en los sitios más sombreados y conservados, donde existe abundante hojarasca (observaciones personales). En estos micrositios las semillas también estarían más protegidas de la desecación, lo que podría explicar contenidos de humedad superiores al 20 % en un hábitat seco.

Por otro lado, se sabe que los requerimientos de luz pueden variar durante la ontogenia o ciclo de vida de las palmas (Svenning 2001, Eiserhardt & al. 2011). De igual modo, los requerimientos de luz para la germinación pueden variar con la temperatura y lotes de semillas (Bewley & al. 2013, Baskin & Baskin 2014a, Carta & al. 2017). Esto último podría explicar por qué solo en las semillas de enero que estuvieron a la luz en 25/40 °C se alcanzó un porcentaje de germinación superior al de la oscuridad. Las diferencias entre lotes también podrían explicar que las semillas de agosto duplicaran los porcentajes de germinación alcanzados por las semillas de enero en la mitad del tiempo.

Debe tenerse en cuenta que las semillas dispersadas en enero llegarían al suelo en invierno o época de seca, donde hay menor cobertura vegetal, humedad relativa y las temperaturas son más bajas. Por el contrario, las semillas dispersadas en agosto encontrarían altas temperaturas,

lluvias y mayor cobertura vegetal, condiciones que propiciarían la ocurrencia de microambientes favorables para la germinación. Posiblemente en las semillas dispersadas en enero la dormancia haya sido más profunda, lo que permitiría a estas semillas esperar la llegada de condiciones favorables para la germinación y establecimiento de las plántulas. La sensibilidad al ambiente aportada por la dormancia en general y por la dormancia fisiológica en particular, aparece como una característica clave en la diversificación de las plantas, lo que le permite a las semillas evitar la germinación durante períodos desfavorables o que son solo efímeramente favorables (Willis & al. 2014, Cochrane & al. 2015). Por su parte, la variabilidad en los rasgos seminales posibilita a las especies adaptarse a los cambios del ambiente (Gratini 2014, Cochrane & al. 2015).

El experimento de resiembra no permite dilucidar qué efecto tuvo por separado la oscuridad y el GA₃ en la reanudación de la germinación. Sin embargo, no quedan dudas de que la luz inhibió la germinación y de que el GA₃ estimuló el crecimiento del embrión en las semillas de esta especie. Por otro lado, el hecho de que luego de un año se reanudara la germinación indica no solo que más del 65 % de las semillas estaban vivas pasado este tiempo, sino que en condiciones naturales pudieran formar bancos de semillas transitorios o persistentes (Csontos & Tamás 2003). Sin embargo, en el laboratorio las semillas siempre estuvieron en contacto con el agua; pero en condiciones naturales el agua podría ser una limitante.

La persistencia de las semillas en el suelo es una expresión compleja de las características de las especies y las semillas, las cuales son alteradas por el ambiente que las rodea antes y después de la dispersión (Dalling & al. 2011, Long & al. 2014, Jaganathan & al. 2019). Esto ha sido comprobado en *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart., una importante palma oleaginosa neotropical (Nascimento & al. 2019). Futuras investigaciones con semillas de *Coccothrinax borhidiana* podrían enfocarse en este tipo de estudios, así como en la germinación bajo condiciones de estrés hídrico. Un entendimiento más abarcador de la ecología de la especie también podría ser facilitado mediante el estudio de la fenología, los posibles depredadores y dispersores de sus semillas, así como su interacción con otras especies vegetales.

La ausencia de germinación a la luz en 25 °C reafirma que la luz inhibió la germinación, ya que en esa misma temperatura ocurrió germinación en la oscuridad. Esta ausencia de germinación y los altos porcentajes alcanzados en la resiembra (que superan a los obtenidos en las otras temperaturas), sugieren que dicha combinación (25 °C + luz) podría favorecer un almacenamiento húmedo de las semillas de la especie. Si se asume que las semillas sean sensibles a la deshidratación, su longevidad sería máxima si son almacenadas en hidratación total o parcial con oxígeno libremente disponible y en una temperatura donde no ocurra germinación, pero tampoco muerte de las semillas (Hong & Ellis 1996, Umarani & al. 2015). Resultados similares fueron encontrados en semillas

recalcitrantes de *Coccothrinax crinita* (C. Wright) Becc. subsp. *crinita*, aunque la germinación de esta especie es indiferente a la luz y la temperatura es el factor más importante en el control de la germinación (Pernús & Sánchez 2017). Sin embargo, se desconoce la tolerancia a la deshidratación de las semillas de *C. borhidiana* y cuánto tiempo podrían estar almacenadas en seco sin perder viabilidad.

CONCLUSIONES

El hábitat seco y el tamaño de las semillas de *Coccothrinax borhidiana* sugieren tolerancia a la deshidratación; pero el contenido de humedad indica lo contrario. Por lo tanto, lo recomendable para su reproducción en vivero sería sembrar las semillas lo más frescas posible. La luz resultó ser el factor más importante en el control de la germinación y el rango de temperatura óptima fue 25/35 °C. Ya que el proceso germinativo se inhibe en la luz, sería recomendable cubrir los semilleros o enterrar las semillas. El sustrato debe mantenerse húmedo por varios meses para garantizar que germinen las semillas con dormancia morfofisiológica; aunque es posible que en la oscuridad la germinación se inicie antes del mes. La presencia de dormancia morfológica en una parte del lote deberá comprobarse en el futuro. En condiciones naturales las variaciones encontradas entre lotes podrían permitir a la especie hacer frente a los cambios del ambiente. Sin embargo, el momento de recolecta podrá influir en los resultados de una siembra en vivero. Sería mejor realizar recolectas en verano para obtener mayor germinación en menos tiempo; pero esto podría eliminar diversidad genética o funcional. Esta investigación constituye solo un punto de partida en la comprensión de la biología de la semilla de *C. borhidiana*. Estudiar la fenología, dispersión, persistencia en el suelo y germinación bajo condiciones de estrés (por ejemplo, estrés hídrico, calórico y salinidad) son solo algunos de los aspectos pendientes.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ramona Oviedo y Duniel Barrios por la recolecta de los frutos. A Planta! - Iniciativa para la conservación de la flora cubana por su apoyo en el estudio de laboratorio y los viajes de campo que permitieron la recolecta del material vegetal y el acceso a la especie en su hábitat natural, lo cual facilitó la interpretación de los resultados de laboratorio. A los revisores anónimos y editores de la Revista del Jardín Botánico Nacional por sus comentarios y sugerencias.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

M. Pernús concibió la idea original, diseñó la investigación y escribió la primera versión del manuscrito. J.A. Sánchez supervisó la investigación. Ambos autores contribuyeron en la recolecta del material vegetal, el trabajo de laboratorio, la discusión de los resultados y la revisión crítica del manuscrito.

CUMPLIMIENTO DE NORMAS ÉTICAS

Conflicto de intereses: Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

Aprobación de ética: Todos los autores han llevado a cabo el trabajo de campo y la generación de datos de forma ética, incluida la obtención de permisos adecuados.

Consentimiento para la publicación: Todos los autores han dado su consentimiento para publicar este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, M.J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 2014a. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press. San Diego, USA.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 2014b. What kind of seed dormancy might palms have? *Seed Sci. Res.* 24: 17-22. <https://doi.org/10.1017/S0960258513000342>
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hillhorst, H.W.M. & Nonogaki, H. 2013. Seeds: physiology of development, germination and dormancy. Springer. New York, USA. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4>
- Borhidi, A. 1996. Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba. Akademiai Nyomda. Martonvazar, Hungary.
- Carta, A., Skourti, E., Mattana, E., Vandellook, F. & Thanos, C.A. 2017. Photoinhibition of seed germination: occurrence, ecology and phylogeny. *Seed Sci. Res.* 27: 131-153. <https://doi.org/10.1017/S0960258517000137>
- Cochrane, A., Colin, J.Y., Gemma, L.H. & Nicotra, A.B. 2015. Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecol. Biogeogr.* 24: 12-24. <https://doi.org/10.1111/geb.12234>
- Csontos, P. & Tamás, J. 2003. Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Sci. Res.* 13: 101-111. <https://doi.org/10.1079/SSR2003129>
- Dalling, J.W., Davis, A.S., Schutte, B.J. & Arnold, A.E. 2011. Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community. *J. Ecol.* 99: 89-95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01739.x>
- Donohue, K. 2009. Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 364: 1059-1074. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0291>
- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K. & Willis, C.G. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 41: 293-319. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>
- Eiserhardt, W.L., Svenning, J.C., Kissling, W.D. & Balslev, H. 2011. Geographical ecology of the palms (*Arecaceae*): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Ann. Bot.* 108: 1391-1416. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr146>
- Enríquez, A., Robledo, L., & Cruz, R. 2006. Notas sobre la distribución y conservación de *Coccothrinax borhidiana* (*Arecaceae*) en Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 27: 145-146.
- Funes, G., Díaz, S. & Venier, P. 2009. La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecol. Austral* 19: 129-138.
- Gratini, L. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Adv. Botany* 4: 1-17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Gutterman, Y. 2000. Maternal effects on seeds during development. Pp. 59-84. En: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edition. CAB International. Wallingford, USA. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0059>
- Hammer, Ø., Harper A.T. & Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1): 4.

- Hong, T.D. & Ellis, R.H. 1996. A protocol to determine seed storage behaviour. Technical Bulletin No. 1. International Plant Genetic Resources Institute. Roma, Italy.
- ISTA [International Seed Testing Association]. 2007. International rules for seed testing. Bassersdorf, Suiza.
- Jaganathan, G.K., Boenisch, G., Kattge, J. & Dalrymple, S.E. 2019. Physically, physiologically and conceptually hidden: Improving the description and communication of seed persistence. *Flora* <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.05.012>
- Jestrow, B., Peguero, B., Jiménez, F., Verdecia, R., González-Oliva, L., Moya, C.E., Cinea, W., Griffith, M.P., Meerow, A.W., Maunder, M. & Francisco-Ortega, J. 2018. A conservation framework for the critically endangered endemic species of the Caribbean palm *Coccothrinax*. *Oryx* 52(3): 452-463. <https://doi.org/10.1017/S0030605317000588>
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F.A.O., Fidelis, A., Poschlod, P. & Commander, L.E. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *J. Veg. Sci.* 27: 637-645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>
- Long, R.L., Gorecki, M.J., Renton, M., Scott, J.K., Colville, L., Goggin, D.E., Commander, L.E., Westcott, D.A., Cherry, H. & Finch-Savage, W.E. 2014. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biol. Rev.* 90: 31-59. <https://doi.org/10.1111/brv.12095>
- Milberg, P., Andersson, L. & Thompson, K. 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci. Res.* 10: 99-104. <https://doi.org/10.1017/S0960258500000118>
- Moya, C.E. & Leiva, A.T. 2000. Checklist of the Palms of Cuba, with Notes on their Ecology, Distribution and Conservation. *Palms* 44: 69-84.
- Muñoz, B.C., Sánchez, J.A., Montejo, L. & Pino, C.A. 2006. Consideraciones sobre la germinación de *Coccothrinax fragrans* Burret. *Acta Bot. Cub.* 195: 32-35.
- Nascimento, J., Oliveira, C., Monteiro, L., Místico, A. & Nascimento, P.S. 2019. Edaphic and climatic control of macaúba palm seed bank dynamics. *Industr. Crops Prod.* 141: 111802. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111802>
- Orozco-Segovia, A., Batis, A.I., Rojas-Aréchiga, M. & Mendoza, A. 2003. Seed Biology of Palms: A Review. *Palms* 47: 79-94.
- Pernús, M. & Sánchez, J.A. 2017. Germinación y dormancia seminal de *Coccothrinax crinita* subsp. *crinita* (Arecaceae), palma endémica del occidente de Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 38: 49-56.
- Pernús, M., Sánchez, J.A. & Álvarez, J.C. 2020. Germination strategies of three palms that coexist in the white sands of western Cuba. *Palms* 64: 94-101.
- Robledo, L. 2013. *Coccothrinax borhidiana*. *Bissea* 7 (número especial 1): 35.
- Robledo, L. & Enríquez, A. 2010. Colección de especies amenazadas del Jardín Botánico de Matanzas, Cuba. *Bissea* 4(4): 1.
- Robledo, L., Enríquez, A., González, A. & Cruz, R. 2010. El Jardín Botánico de Matanzas y la conservación de especies amenazadas de la provincia. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 30-31: 73-83.
- Robledo, L. & Enríquez, A. 2016. Conservación de *Coccothrinax borhidiana* en Matanzas. *Bissea* 10 (número especial 1): 54.
- Sánchez, J.A., Pernús, M., Torres-Arias, Y., Barrios, D. & Dupuig, Y. 2019. Dormancia y germinación en semillas de árboles y arbustos de Cuba: implicaciones para la restauración ecológica. *Acta Bot. Cub.* 218: 77-108.
- Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Bot. Rev.* 67: 1-53. <https://doi.org/10.1007/BF02857848>
- Umarani, R., Aadhavan, E.K. & Faisal, M.M. 2015. Understanding poor storage potential of recalcitrant seeds. *Curr. Sci.* 108: 2023-2034.
- Verdecia, R. & Barrios, D. 2014. *Coccothrinax borhidiana*. *Bissea* 8 (número especial 1): 27.
- Willis, C.G., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Auld, J.R., Venable, D.L., Cavender-Bares, J., Donohue, K., Rubio de Casas, R. & The NESCent Germination Working Group. 2014. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytol.* 203: 300-309. <https://doi.org/10.1111/nph.12782>