

Tratamientos de semillas para mejorar la germinación de *Guazuma ulmifolia* bajo estrés hídrico y calórico: comparación entre árboles tropicales pioneros

Seed treatments for improve germination of *Guazuma ulmifolia* under water and heat stress: comparison between tropical pioneer trees

Jorge A. Sánchez^{1,*}, Mayté Pernús¹ y Jennifer Martínez²

¹Instituto de Ecología y Sistemática, Agencia de Medio Ambiente (AMA/CITMA), Carretera de Varona, N° 11835, e/ Oriente y Lindero, Reparto Parajón, Boyeros, La Habana, Cuba. C.P. 11900. ²Jardín Quinta de los Molinos, Oficina del Historiador de la Ciudad, Carlos III e Infanta, Plaza de la Revolución, La Habana, Cuba. C.P. 13400. *Autor para correspondencia (e-mail: jasanchez@ecologia.cu).

RESUMEN

Los árboles tropicales pioneros constituyen un grupo funcional importante en los procesos de sucesión y restauración de los bosques. Sin embargo, muy poco se conoce sobre sus mecanismos de germinación bajo condiciones de estrés, y menos de los posibles tratamientos pregerminativos para mejorar el funcionamiento de las semillas. En el presente trabajo se examinaron los efectos de los tratamientos de hidratación-deshidratación y condiciones de estrés hídrico y calórico sobre la germinación de *Guazuma ulmifolia*, árbol pionero del Neotrópico. También se comparó la germinación de *G. ulmifolia* (semillas tratadas o no) con lo informado para otras especies pioneras tropicales (*Cecropia schreberiana*, *Trichospermum lessertianum* e *Hibiscus elatus*) con similares tratamientos de semillas y condiciones de siembra. La respuesta germinativa de *G. ulmifolia* se afectó significativamente por las condiciones de estrés, aunque lograron germinar en condiciones muy críticas de estrés hídrico (-1,46 MPa) y calórico (25/50 °C). Sin embargo, la germinación se incrementó significativamente cuando las semillas fueron sometidas a ciclos de hidratación-deshidratación, siendo el tratamiento más efectivo un ciclo de hidratación parcial en agua. Este tratamiento pregerminativo también mejoró la germinación de *C. schreberiana*, *T. lessertianum* e *H. elatus* bajo condiciones de estrés, pero su efectividad dependió de la especie. El comportamiento germinativo de *G. ulmifolia* se correlacionó con su amplia distribución y características del hábitat, pero tal patrón no está claro en las otras especies. No existió una relación significativa entre la masa seminal y la respuesta al estrés hídrico. Se discute el papel ecológico de los ciclos de hidratación-deshidratación.

Palabras clave: *Cecropia schreberiana*, ciclos de hidratación-deshidratación, *Hibiscus elatus*, potencial de agua, temperatura, *Trichospermum lessertianum*

ABSTRACT

Pioneer tropical trees constitute an important functional group in the succession and restoration processes of forests. However, very little is known about its germination mechanisms under stress conditions, and less about the possible pregermination treatments to improve the performance of the seeds. In the present work the effects of hydration-dehydration treatments and conditions of water and heat stress on the germination of *Guazuma ulmifolia*, pioneer tree of the Neotropic were examined. The germination of *G. ulmifolia* (seeds treated or not) was also compared with that reported for other tropical pioneer species (*Cecropia schreberiana*, *Trichospermum lessertianum* and *Hibiscus elatus*) with similar seed treatments and planting conditions. The final germination and start germination time of *G. ulmifolia* was significantly affected by stress conditions, although they were able to germinate under very critical conditions of water stress (-1.46 MPa) and heat stress (25/50 °C). However, germination was significantly increased when the seeds underwent hydration-dehydration cycles, the most effective treatment being a partial hydration cycle in water. This pregermination treatment also improved the germination of *C. schreberiana*, *T. lessertianum* and *H. elatus* under stressful conditions, but its effectiveness depended on the species. The germination behavior of *G. ulmifolia* was correlated with its wide distribution and habitat characteristics, but this pattern is not clear in the other species. There was no significant relationship between the seed mass and the response to water stress. The ecological role of hydration-dehydration cycles is discussed.

Keywords: *Cecropia schreberiana*, hydration-dehydration cycles, *Hibiscus elatus*, water potential, temperature, *Trichospermum lessertianum*

Citación: Sánchez, J.A., Pernús, M. & Martínez, J. 2020. Tratamientos de semillas para mejorar la germinación de *Guazuma ulmifolia* bajo estrés hídrico y calórico: comparación entre árboles tropicales pioneros. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 41: 93-108.

Recibido: 25 de abril de 2020. **Aceptado:** 15 de agosto de 2020. **Publicado en línea:** 4 de noviembre de 2020. **Editor encargado:** José Angel García-Beltrán.

INTRODUCCIÓN

El estudio de los procesos que contribuyen a la riqueza y coexistencia de los árboles en los bosques tropicales depende en gran medida de entender las señales ambientales que desencadenan su germinación o limitan la transición de semilla a plántula, dado que son las etapas más vulnerables del ciclo de vida de las plantas (Dalling & al. 2004, Baskin & Baskin 2014). De este modo, conocer el rango de condiciones ambientales

bajo las cuales las semillas pueden germinar constituye un aspecto clave en la comprensión del nicho de regeneración de las plantas (Grubb 1977), que determina en parte su amplitud ecológica, rango de distribución y abundancia (Donohue & al. 2010, Fernández-Pascual & al. 2017).

Se postula que las especies con un nicho de germinación amplio germinan bajo diversas condiciones ambientales y,

por consiguiente, tienen mayor distribución geográfica que aquellas con estrecho nicho de germinación (Donohue & al. 2010, Braz & al. 2014), aunque este comportamiento no es constante (Xu & al. 2017, Giorni & al. 2018). Adicionalmente, la diferenciación en el nicho de germinación favorece la coexistencia de las especies y la colonización de nuevos territorios durante etapas tempranas de reclutamiento y posterior éxito en el establecimiento de las plántulas (Daws & al. 2002, Dalling & al. 2004, Jiménez-Alfaro & al. 2016). Aunque pequeños cambios en el nicho de germinación de las especies pueden guiar al fracaso en el reclutamiento y en el ensamblaje de las comunidades (Kos & Poschold 2008, Fernández-Pascual & al. 2017).

Múltiples son los factores del ambiente que afectan el nicho de germinación de las semillas en el suelo. Entre ellos sobresalen la iluminación, la temperatura y la disponibilidad de agua, que pueden afectar tanto la velocidad de germinación como el porcentaje de germinación final (Bewley & al. 2013). En el caso de las especies tropicales pioneras, la calidad de luz que llega al suelo y la temperatura del mismo se encuentran entre las señales ambientales que regulan su germinación (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1994, Daws & al. 2002, Pearson & al. 2002). Sin embargo, existen pocos estudios donde se ha informado cómo la baja disponibilidad de agua y las temperaturas extremas del sustrato afectan la germinación de las especies tropicales pioneras (ver Sánchez & al. 2003, Daws & al. 2008). Dichas características ambientales son frecuentes en claros grandes de los bosques tropicales, donde germinan y se establecen muchas especies arbóreas pioneras (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1982, Pearson & al. 2002, Zalamea & al. 2015). También es reconocida la necesidad de estudios para determinar los umbrales (mínimos y máximos) de temperaturas y de potenciales de agua para la germinación de la mayoría de las especies silvestres tropicales (Dürr & al. 2015), que son claves para evaluar la capacidad germinativa de una especie frente al cambio climático y para entender procesos de coexistencia de las especies (Huang & al. 2016, Jiménez-Alfaro & al. 2016).

Guazuma ulmifolia (Malvaceae) es un árbol pionero de hasta 22 m de altura, de distribución neotropical, y que en Cuba crece en claros grandes dentro de diferentes formaciones vegetales húmedas y secas por todo el país (Herrera-Peraza & al. 2016). Sus frutos son cápsulas redondeadas con gran cantidad de semillas con dormancia física (PY, por sus siglas en inglés), que tienen como rango óptimo de germinación la temperatura alterna de 25/35 °C (Muñoz & al. 2012). Sin embargo, Martínez & Sánchez (2016) obtienen los mayores incrementos de germinación en semillas con PY cuando someten las mismas a un ciclo de hidratación-deshidratación en agua a 25/50 °C y siembra posterior a temperatura alterna de 25/40 °C. A su vez, Sánchez & al. (2017) obtienen altos porcentajes de germinación en semillas frescas y permeables al agua bajo diferentes temperaturas fijas y alternas del sustrato y condiciones de iluminación (luz blanca, oscuridad y baja relación rojo/rojo lejano), aunque el rango de temperatura alterna de 25/40 °C retarda considerablemente la germinación y afecta la viabilidad de más del 30 % de las semillas.

En otras regiones del Neotrópico se reconoce que las semillas de *Guazuma ulmifolia* sin PY presentan cierta tolerancia a la sequía y a los incrementos de la temperatura durante la germinación (Pearson & al. 2002, Braga & al. 2010). De hecho, se plantea que las altas fluctuaciones de las temperaturas del sustrato eliminan la PY en semillas de especies pioneras tropicales y permiten reconocer la presencia de claros grandes (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1994, Zalamea & al. 2015, Martínez & Sánchez 2016).

En Cuba, *Guazuma ulmifolia* se ha empleado en planes de reforestación y sistemas silvopastoriles por su rápido crecimiento (Herrera-Peraza & al. 1997), al igual que en otros países de América Tropical (Brancalion & al. 2010). De ahí que resulta importante aumentar el conocimiento sobre la sensibilidad germinativa de esta especie en situaciones de estrés y buscar tratamientos pregerminativos óptimos para mejorar el funcionamiento de las semillas bajo dichas condiciones. Este último aspecto pudiera lograrse con la aplicación de los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación (HD) de las semillas (Henckel 1964, Sánchez & al. 2007, Bewley & al. 2013). En *G. ulmifolia*, los referidos tratamientos incrementan la germinación de semillas envejecidas aceleradamente (Sánchez & al. 2004) y modifican la respuesta germinativa bajo condiciones controladas de estrés hídrico y calórico de semillas frescas de tres especies arbóreas pioneras del occidente cubano: *Cecropia schreberiana* subsp. *antillarum* (Urticaceae), *Trichospermum lessertianum* e *Hibiscus elatus* (Malvaceae) (Sánchez & al. 2003).

En condiciones naturales las semillas sufren ciclos (o tratamientos) de HD que pueden modificar su funcionamiento bajo diferentes condiciones ambientales (Baskin & Baskin 2014, Sánchez & Pernús 2018). En adición, varios rasgos inherentes a las semillas pueden modular la germinación y manifestar la adaptación de las plantas a sus ambientes (Moles & Westoby 2004, Huang & al. 2016). Entre estos rasgos, el tamaño de la semilla (*i.e.*, masa) se considera un importante predictor de la variación ecológica entre las especies (Westoby & al. 2002). A nivel mundial, la relación entre la germinación y la masa seminal se ha caracterizado fundamentalmente bajo condiciones óptimas de germinación (Baskin & Baskin 2014, Duncan & al. 2019). No obstante, trabajos previos en especies pioneras tropicales sugieren una relación positiva entre las semillas pequeñas (masa semilla < 2 mg) y la alta sensibilidad al estrés hídrico y al incremento de la magnitud de la fluctuación de la temperatura (Pearson & al. 2002, Daws & al. 2008).

Este trabajo se propone evaluar las restricciones germinativas que tienen especies pioneras arbóreas a cambios de temperaturas y de disponibilidad de agua del sustrato, y cómo puede ser modulada la germinación por los tratamientos pregerminativos de HD y la masa seminal. Por tanto, los objetivos del presente estudio fueron: (1) evaluar los efectos de los tratamientos de HD sobre la germinación de semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* en condiciones controladas de estrés hídrico y calórico, (2) comparar los resultados obtenidos en *G. ulmifolia* con los informados para *Cecropia schreberiana*

subsp. *antillarum*, *Trichospermum lessertianum* e *Hibiscus elatus* con similares tratamientos pregerminativos de HD y condiciones de siembra según Sánchez & al. (2003), y (3) determinar la relación que existe entre la masa de la semilla y la germinación bajo estrés hídrico. Se parte de la hipótesis de que la amplia distribución geográfica de *G. ulmifolia* se corresponde con un amplio nicho de germinación (de las semillas tratadas o no), comparado al comportamiento germinativo de especies pioneras de menor distribución geográfica como las otras tres de este estudio. Además, se espera una relación positiva entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de recolección

La recolección de las semillas se realizó en la Estación Ecológica “El Salón”, ubicada en la sección central de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (RBSR), Artemisa, Cuba (22°49' lat. N, 82°21' long. W). El área presenta aproximadamente 200 hectáreas cubiertas en su mayoría por un bosque siempre-verde estacional tropical. Tiene una elevación aproximada de 540 msn y presenta un régimen anual de lluvia de 2 014 mm, con una pronunciada estación de seca desde diciembre hasta marzo (Herrera-Peraza & al. 1997).

La flora, vegetación y geología de la RBSR se describieron ampliamente por Herrera-Peraza & al. (1988). En la región, la temperatura media anual del aire es de 24,4 °C y los valores de temperatura mínima y máxima para el suelo del sotobosque a 2 cm de profundidad durante el verano (mayo-octubre) fueron de 22,3 °C y 24,5 °C, mientras que para un claro grande en el dosel fueron de 22,5 °C y 34,5 °C, respectivamente (Herrera-Peraza & al. 1997). Además, se ha informado que en sitios abiertos durante el verano se pueden alcanzar temperaturas del suelo entre 43 °C y 47 °C (Sánchez & al. 2012a). Las semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* se recolectaron de frutos maduros sobre más de diez árboles que crecen en

claros grandes, en abril del 2012. Los datos de germinación de *Cecropia schreberiana* subsp. *antillarum* (en lo adelante solo *C. schreberiana*), *Trichospermum lessertianum* e *Hibiscus elatus* provienen de semillas recolectadas en la RBSR (Sánchez & al. 2003).

Las especies

Todas las especies estudiadas son pioneras (*sensu* Swaine & Whitmore 1988) y son comúnmente dependientes de claros o sitios perturbados para su regeneración como parte de la flora primaria de los bosques de la RBSR (Herrera-Peraza & al. 1997). La nomenclatura de las plantas estudiadas se estableció según Acevedo-Rodríguez & Strong (2012), para seguir la empleada por Sánchez & al. (2003). Las especies presentaron un rango amplio de masa seca de la semilla y una amplia distribución dentro de la RBSR y por toda Cuba, excepto *Trichospermum lessertianum* que solo habita en el occidente de la isla (Tabla I).

Los especies *Hibiscus elatus*, *Guazuma ulmifolia* y *Trichospermum lessertianum* fueron consideradas pioneras tardías por ser tolerantes facultativas a condiciones de semisombra (Herrera-Peraza & al. 1997), aunque posteriormente Herrera-Peraza & al. (2016) clasificaron a *Cecropia schreberiana* y *G. ulmifolia* como pioneras tempranas en la sucesión forestal de sitios húmedos y secos, mientras que mantuvieron a *H. elatus* y *T. lessertianum* como pioneras tardías típicas de sitios húmedos. Los frutos de *C. schreberiana* y *G. ulmifolia* se dispersan por animales (fundamentalmente murciélagos) durante las estaciones lluviosa y seca, respectivamente; mientras que las semillas de *T. lessertianum* se dispersan por el viento durante las lluvias (Muñoz & al. 2012). En el caso de *H. elatus* los frutos abren y dispersan, en su mayoría, durante la estación seca (Sánchez & al. 2009).

Las semillas de todas las especies presentaron una viabilidad inicial superior a 97 % (Sánchez & al. 2003, 2012a) determinado

TABLA I

Masa seca de las semillas, distribución geográfica y características del hábitat de los árboles tropicales pioneros estudiados (especies ordenadas por el valor medio de la masa seminal)

¹Sánchez & al. (2009), ²Ulloa-Ulloa & al. (2017) y Greuter & Rankin (2017), ³Herrera-Peraza & al. (2016).

TABLE I

Dry mass of the seeds, geographic distribution and habitat characteristics of pioneer tropical trees (species were ordered by the mean value of the seed mass)

¹Sánchez & al. (2009), ²Ulloa-Ulloa & al. (2017) and Greuter & Rankin (2017), ³Herrera-Peraza & al. (2016).

Especies	Masa semilla (mg) ¹	Distribución geográfica ²	Características del hábitat para Cuba ³
<i>Cecropia schreberiana</i> subsp. <i>antillarum</i> (Snethl.) C.C. Berg & P. Franco	1,52 ± 0,02	Antillas excepto Jamaica	Bordes del bosque y claros medianos del bosque en sitios húmedos y secos
<i>Trichospermum lessertianum</i> (Hochr.) Dorr	2,51 ± 0,53	Cuba occidental, México y Antillas Menores	Áreas perturbadas de sitios húmedos, con preferencia en claros medianos
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	5,20 ± 0,73	Neotrópico	Claros grandes, campos abandonados y pastizales de sitios húmedos y secos
<i>Hibiscus elatus</i> Sw.	19,0 ± 0,16	Cuba y Jamaica	Áreas perturbadas de sitios húmedos, pero en ocasiones aparece en sitios secos

por la prueba de Tetrazolium (ISTA 2007). Todos los ensayos se realizaron inmediatamente después de la recolecta, por tanto, siempre se emplearon semillas frescas para *Guazuma ulmifolia*, tal como en los experimentos de las otras tres especies realizados por Sánchez & al. (2003).

Aplicación de tratamientos de hidratación-deshidratación

Para eliminar la PY, previo a la aplicación de los tratamientos pregerminativos de HD, las semillas de *Guazuma ulmifolia* se sometieron a escarificación con H_2SO_4 al 96 % durante 1 hora y seguidamente se enjuagaron durante 10 minutos con agua corriente. El pretratamiento permite una germinación final > 90 % a temperatura alterna de 25/35 °C, o fija a 35 °C (Muñoz & al. 2012). Los tratamientos pregerminativos de HD que se aplicaron a las semillas de *G. ulmifolia* fueron los implementados por Sánchez & al. (2004) para incrementar la germinación de semillas envejecidas aceleradamente. Se emplearon tres tratamientos de hidratación parcial de acuerdo al patrón trifásico de absorción de agua de las semillas frescas (Sánchez & al. 2004: Figura 1) a temperatura constante de 35 °C con un fotoperíodo de 8 horas luz/16 horas oscuridad.

La condición de luz se logró con lámparas blancas fluorescentes ($40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 400-700 nm). La hidratación de las semillas se consideró completa 2 horas antes de la emergencia de la radícula, debido a que en este punto el eje embrionario es más tolerante a la desecación (Prisco & al. 1992). Los tratamientos representaron distintos niveles de humedad que alcanzaron las semillas durante la imbibición y fueron los siguientes: semillas no tratadas o control (T1), semillas hidratadas durante 4 horas hasta el final de la fase I (T2), semillas hidratadas durante 11 horas hasta cerca de la mitad de la fase II (T3) y semillas hidratadas por 18 horas hasta aproximadamente 2 horas antes del inicio de la fase III (T4). La deshidratación de las semillas sometidas a los tratamientos T2, T3 y T4 se realizó bajo luz difusa en condiciones de laboratorio a 25 ± 2 °C y 45 % de humedad relativa durante 48 horas hasta alcanzar aproximadamente el contenido inicial de humedad de las semillas (9-11 % con base al peso fresco). El contenido de humedad de las semillas y la masa fresca se determinaron según ISTA (2007).

Procedimientos experimentales generales

Las semillas de *Guazuma ulmifolia* antes de la siembra se esterilizaron mediante la inmersión en solución de bicloruro de mercurio (1 g L^{-1}) durante 10 min para prevenir contaminación fúngica. En todas las pruebas de germinación se emplearon cinco réplicas de 50 semillas cada una por tratamiento y placas de Petri de 9 cm de diámetro, que se cambiaron de posición regularmente dentro de cada incubadora. Los ensayos de germinación se realizaron conforme a un diseño completamente aleatorio con arreglos factoriales de los tratamientos según las características de cada experimento. Las placas se colocaron en cámaras de crecimientos equipadas con lámparas fluorescentes y con un fotoperíodo de 8 horas luz/16 horas oscuridad similar al descrito previamente. El conteo de la germinación se realizó diariamente durante 15

días y el criterio para la germinación fue la emergencia de la radícula. Se determinaron el porcentaje de germinación final, el día de inicio de la germinación y el porcentaje de semillas muertas, esta última variable mediante la prueba de Tetrazolium (ISTA 2007). Las condiciones de siembra bajo estrés hídrico y calórico que se describen a continuación para *G. ulmifolia* fueron similares a las utilizadas por Sánchez & al. (2003) para *Cecropia schreberiana*, *Hibiscus elatus* y *Trichospermum lessertianum*.

Germinación bajo estrés hídrico

Las semillas (tratadas o no) se colocaron en placas sin papel de filtro que contenían agua destilada estéril o solución osmótica. Se utilizaron soluciones de manitol (Merck) y su potencial osmótico a 35 °C se calculó por la ecuación de van't Hoff (Swagel & al. 1997). Se establecieron cuatro soluciones de los siguientes potenciales de agua: 0 (agua), -0,49, -0,97 y -1,46 MPa, que representan rangos críticos de potenciales de agua para la germinación (Dürr & al. 2015). La solución osmótica se recambió en días alternos para evitar variaciones del potencial de agua y las placas se incubaron a temperatura constante de 35 °C. A partir de de la relación del porcentaje de germinación final vs. potencial del agua se determinó por extrapolación el potencial de agua necesario para promover la germinación del 30 % del lote (Ψ_{30}) y el potencial de agua base para la inhibición de la germinación (Ψ_b). Se empleó el método de extrapolación propuesto por Dahal & Bradford (1990) debido a los bajos valores de porcentajes de germinación final que se obtuvieron bajo estrés hídrico (ver Resultados). Los parámetros Ψ_{30} y Ψ_b caracterizan la tolerancia a la sequía de la germinación (Bradford & Still 2004, Bewley & al. 2013); por lo que cambios de estos potenciales hacia valores más negativos indican germinación en un amplio rango de potenciales de agua.

Germinación bajo estrés calórico

Las semillas sometidas a los tratamientos T1 (control) y T4 (hidratación-deshidratación) se sembraron bajo tres condiciones de estrés calórico logradas a temperaturas alternas de 25/40 °C, 25/45 °C y 25/50 °C (12 horas a 25 °C y 8 horas para la temperatura más alta del termoperíodo, con transición entre estas de 4 horas). Estos termoperíodos fueron seleccionados de acuerdo a los rangos actuales de temperaturas que se desarrollan en el sitio de recolecta, a posibles condiciones ambientales que son compatibles con las proyecciones del cambio climático para Cuba (Planos & al. 2013) y a rangos críticos de temperaturas para la germinación (Dürr & al. 2015). Las semillas se colocaron en placas sobre papel de filtro humedecido con agua destilada estéril.

Comparación entre especies pioneras

Para la comparación interespecífica, en la respuesta germinativa al estrés se emplearon los datos de las semillas no tratadas o control (T1) y las del tratamiento de hidratación parcial hasta 2 horas antes del inicio de la germinación visible (T4). Este último tratamiento fue seleccionado por ser el más efectivo para incrementar la germinación en semillas de *Guazuma ulmifolia* (ver Resultados). En las semillas de *Hibiscus*

elatus, *Trichospermum lessertianum* y *Cecropia schreberiana* este tiempo de hidratación parcial, Sánchez & al. (2003) lo consiguieron aproximadamente a las 18, 69 y 120 horas, respectivamente y el proceso de deshidratación fue similar al descrito anteriormente. Las semillas de *H. elatus* presentan dormancia impuesta por las cubiertas seminales (dormancia fisiológica y física) (Sánchez & al. 2012a). Por tal razón, previo a su siembra y aplicación de los tratamientos de HD fueron sometidas a escarificación con ácido sulfúrico (96 %) por 20 minutos y seguidamente se enjuagaron durante 10 minutos con agua corriente (Sánchez & al. 2003).

Relación entre rasgos de semillas

La relación entre la germinación bajo estrés hídrico y la masa seca de las semillas de las especies estudiadas se caracterizó por medio de los valores de potencial de agua base (Ψ_b). Esta relación se determinó tanto para las semillas no tratadas (T1) como para aquellas procedentes del tratamiento pregerminativo T4. Los valores de Ψ_b para las semillas de *Hibiscus elatus*, *Trichospermum lessertianum* y *Cecropia schreberiana* se calcularon por Sánchez & al. (2003) tal como se describió previamente para semillas de *Guazuma ulmifolia*.

Análisis de datos

Se calculó la media y el error estándar de cada variable. Los modelos lineales generalizados (MLG) se emplearon para evaluar los efectos de los factores ambientales (temperatura y disponibilidad de agua) y de los tratamientos pregerminativos sobre la germinación de *Guazuma ulmifolia*. Para ello, se consideró una distribución del error tipo binomial y función *logit* de ligamiento para analizar los porcentajes de germinación final y de semillas muertas, mientras que se utilizó una distribución Poisson y función identidad de ligamiento para el día de inicio de la germinación (Sileshi 2012). El nivel de probabilidad seleccionado como significativo fue de $p \leq 0,05$. Cuando se detectaron diferencias entre las medias se compararon por la prueba DGC (Di Rienzo & al. 2002) y según el criterio de Petersen (1977). Los datos de Ψ_{30} y Ψ_b se analizaron por medio de análisis de varianza de clasificación simple, dado que cumplieron las premisas de normalidad y homogeneidad de varianzas, comprobadas mediante las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene, respectivamente.

En la comparación interespecífica la proporción de semillas germinadas también se analizó por medio de MLG. La asociación entre el potencial de agua y rasgos de semillas se determinó mediante el coeficiente de correlación lineal de Pearson. Finalmente, para evaluar la variabilidad en el nicho de germinación entre las especies se aplicó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Se emplearon los datos de porcentajes de germinación final (procedentes de semillas con o sin tratamiento de HD) en las condiciones de estrés ensayadas. El ACP se realizó a partir de una matriz de varianza-covarianza y se usaron los dos primeros ejes del ACP para identificar la respuesta de germinación en el espacio de ordenamiento. Todos los análisis estadísticos se realizaron por el programa *InfoStat v.2015* (Di Rienzo & al. 2015) con su interface en *R* (R Development Core Team 2012).

RESULTADOS

Germinación bajo estrés hídrico

El porcentaje de germinación final de las semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* se afectó significativamente por los efectos principales potencial osmótico ($p < 0,0001$) y tratamiento pregerminativo ($p < 0,0001$), pero no por la interacción de dichos factores ($p = 0,74$). Este comportamiento estadístico fue similar para el día de inicio de la germinación y para el porcentaje de semillas muertas (datos no mostrados). De forma general, al incrementarse el estrés hídrico (*i.e.*, al disminuir el potencial osmótico de la solución) disminuyó el porcentaje de germinación (Figura 1A) y siguió una respuesta lineal ($r = 0,97$; $p < 0,001$), donde el efecto mayor fue en las semillas no tratadas o control (T1). Sin embargo, las semillas no tratadas lograron germinar ($3,0 \pm 0,7$) en condiciones de humedad muy crítica ($-1,46$ MPa) y al ser robustecidas (T2, T3 y T4) se incrementó considerablemente el porcentaje de germinación final, con relación al tratamiento control en cualquier nivel de estrés hídrico ensayado (Figura 1A).

El incremento de la germinación dependió del nivel de humedad que alcanzaron las semillas con los tratamientos hídricos. Con el tratamiento T4 siempre se obtuvo como promedio (independientemente del nivel de estrés hídrico aplicado) el mayor porcentaje de germinación final ($56,8 \pm 6,3$ %). Este resultado mostró diferencias significativas ($p < 0,05$, por la prueba DGC) respecto al obtenido con el tratamiento T3 ($49,0 \pm 7,0$ %), a la vez ambos difirieron significativamente de los alcanzados con los tratamientos T1 y T2 ($40,3 \pm 7,4$ % y $36,2 \pm 7,3$ %, respectivamente).

El inicio de la germinación también se retardó significativamente con el estrés hídrico del sustrato, pero el efecto fue mayor en las semillas procedentes del tratamiento control (Figura 1B). Los tratamientos de HD aceleraron el comienzo de la germinación con relación al tratamiento control. Las semillas procedentes de los tratamientos T3 y T4 (independientemente del nivel de estrés hídrico aplicado) presentaron significativamente ($p < 0,05$) mayor velocidad del inicio del proceso germinativo ($2,0 \pm 0,12$ días y $1,6 \pm 0,13$ días, respectivamente) que aquellas procedentes de los tratamientos T1 ($3,1 \pm 0,4$ días) y T2 ($2,8 \pm 0,29$ días). Igualmente el comienzo de la germinación mostró una dependencia lineal significativa ($r = -0,96$; $p < 0,001$) del potencial de agua del sustrato.

Por su parte, el porcentaje de semillas muertas siguió un comportamiento inverso al porcentaje de germinación final (Figura 1C). En todos los tratamientos pregerminativos la mortalidad de las semillas se incrementó significativamente con el estrés hídrico ($r = -0,97$; $p < 0,001$). En cualquier nivel de estrés hídrico ensayado, los mayores porcentajes de semillas muertas siempre se obtuvieron en las semillas procedentes del tratamiento T1 ($65,5 \pm 7,5$ %), que presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en comparación con los obtenidos mediante los tratamientos pregerminativos T2 ($53,0 \pm 5,3$ %), T3 ($48,4 \pm 6,1$ %) y T4 ($40,4 \pm 6,3$ %). Finalmente, el Ψ_{30} y el Ψ_b mostraron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla II), y se obtuvieron los potenciales de agua más negativos para las

semillas sometidas a los tratamientos pregerminativos T3 y T4. Asimismo, el Ψ_b mostró una correlación positiva con el día de inicio de germinación cuando se agrupó por tratamiento ($r = 0,93$; $P < 0,05$), i.e., al disminuir el Ψ_b disminuyó el tiempo necesario para iniciar la germinación.

Germinación bajo estrés calórico

La germinación de semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* se afectó considerablemente bajo condiciones de estrés calórico (Figura 2A). Con el incremento de la temperatura del sustrato el porcentaje de germinación final disminuyó, respuesta que dependió significativamente ($p < 0,001$) tanto de la interacción de los factores (tratamiento pregerminativo y temperatura) como de los efectos principales. En cualquier condición de temperatura del sustrato, los mayores porcentajes de germinación se obtuvieron con el tratamiento pregerminativo T4 y las diferencias se incrementaron en las temperaturas más críticas (25/45 °C y 25/50 °C).

El día de inicio de la germinación aumentó significativamente ($p < 0,001$) con el incremento de la temperatura del sustrato (Figura 2B) y su magnitud se afectó significativamente por el tratamiento pregerminativo aplicado ($p < 0,001$). En cambio, la interacción de factores no fue significativa ($p = 0,97$); aunque a 25/50 °C, las semillas procedentes del tratamiento T1 tardaron más de cinco días para iniciar la germinación y las procedentes del tratamiento pregerminativo T4 solo tomaron como promedio 2,4 días para germinar. Cuando se analizaron los factores por separado, el tratamiento T4 ($1,5 \pm 0,3$ días) incrementó significativamente ($p < 0,05$) el inicio de la germinación con relación al T1 ($3,6 \pm 0,4$ días). Por su parte, sin tener en cuenta los pretratamientos, a 25/40 °C se obtuvo la mayor velocidad de germinación ($1,6 \pm 0,7$ días), que no difirió significativamente del alcanzado a 25/45 °C ($1,9 \pm 0,9$ días), aunque estos valores sí mostraron diferencias significativas ($p < 0,05$) de aquellos obtenidos a 25/50 °C ($4,2 \pm 1,2$ días).

El porcentaje de semillas muertas evidenció dependencia significativa de la interacción de factores y los efectos principales ($p < 0,0001$). La mortalidad de las semillas aumentó con el incremento del estrés calórico del sustrato, independiente del tratamiento a las semillas (Figura 2C); aunque el efecto fue significativamente mayor para las semillas no tratadas, fundamentalmente a 25/50 °C. En este termoperíodo las semillas procedentes del tratamiento T1 obtuvieron los máximos porcentajes de semillas muertas (> 90 %). Sin embargo, a 25/45 °C las semillas del tratamiento T1 alcanzaron mayor que 60 % de mortalidad. Dicho valor solo se obtuvo en las semillas del T4, cuando se sembraron en la máxima condición de estrés calórico (25/50 °C).

Comparación entre especies pioneras

El porcentaje de germinación final de todas las especies pioneras se afectó considerablemente bajo las condiciones de estrés ensayadas y por la aplicación de los tratamientos pregerminativos (Tabla III). Estos efectos fueron estadísticamente significativos ($p < 0,0001$) por condición de siembra para los factores principales: especie, tratamiento pregerminativo,

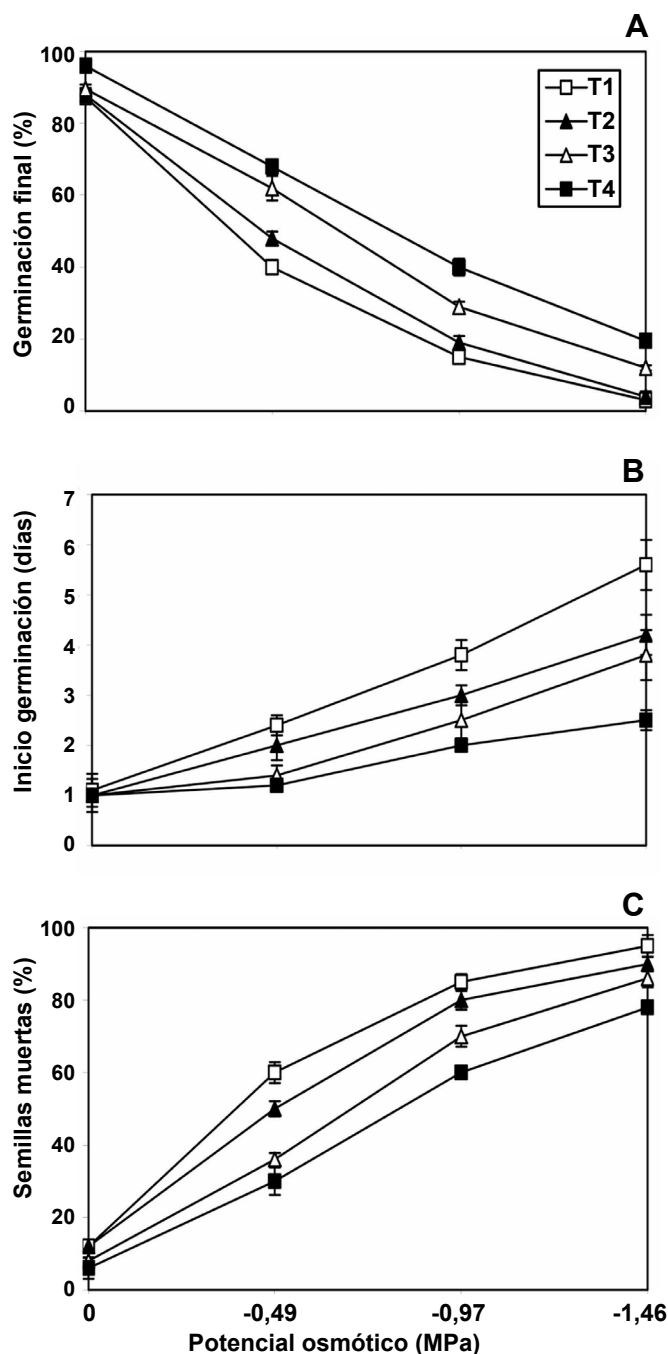


Fig. 1. Efectos de tratamientos de hidratación-deshidratación sobre rasgos de semillas de *Guazuma ulmifolia* bajo estrés hídrico. T1: semillas no tratadas (control). T2: semillas hidratadas hasta cerca del final de la fase I. T3: semillas hidratadas hasta cerca de la mitad de la fase II. T4: semillas hidratadas hasta aproximadamente 2 horas antes de la germinación visible. Las líneas verticales representan el error estándar de las medias (\pm) cuando es más grande que el símbolo.

Fig. 1. Effects of hydration-dehydration treatments on *Guazuma ulmifolia* seed traits under water stress. T1: untreated seeds (control). T2: seeds hydrated until near the end of phase I. T3: seeds hydrated to about half of phase II. T4: seeds hydrated until approximately 2 hours before visible germination. The vertical lines represent the standard error of the means (\pm) when it is larger than the symbol.

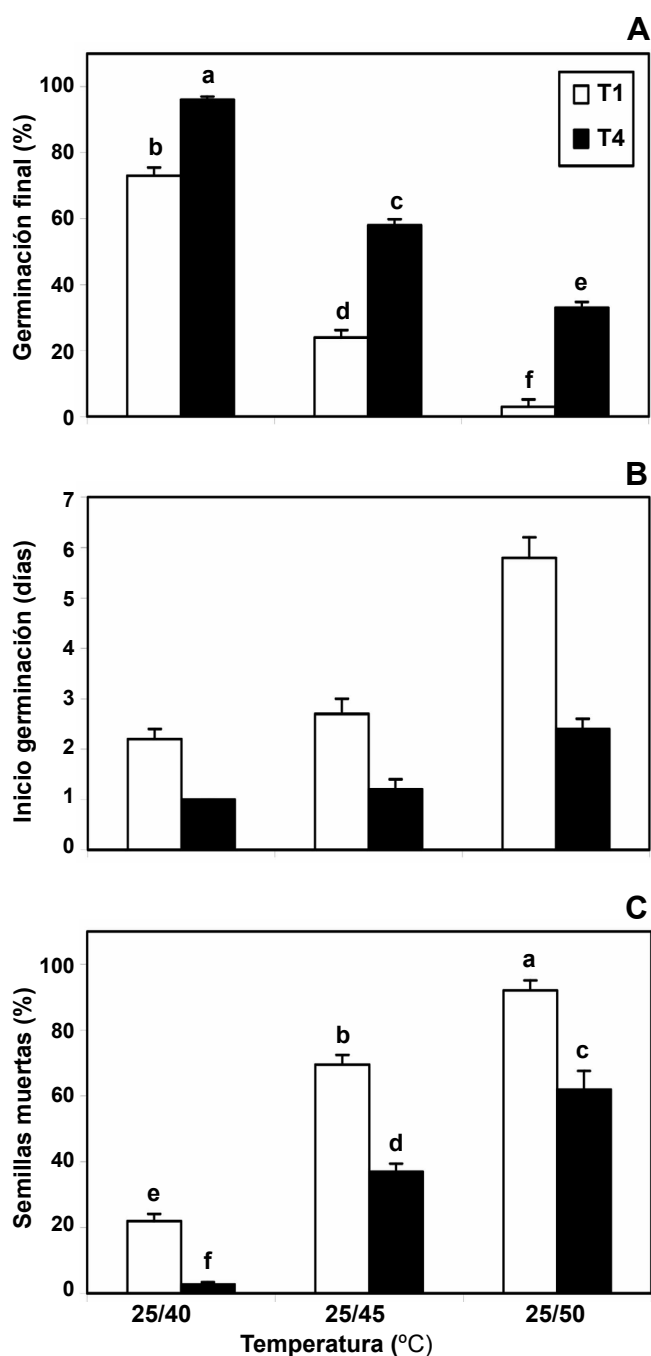


Fig. 2. Efectos de los tratamientos de hidratación-deshidratación sobre rasgos de semillas de *Guazuma ulmifolia* bajo estrés calórico. T1: semillas no tratadas (control). T4: semillas hidratadas hasta aproximadamente 2 horas antes de la germinación visible. Las líneas verticales representan el error estándar de las medias (\pm) cuando es más grande que el símbolo. Barras con letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$) y ausencia de letras indica que la interacción no fue significativa.

Fig. 2. Effects of hydration-dehydration treatments on *Guazuma ulmifolia* seed traits under heat stress. T1: untreated seeds (control). T4: seeds hydrated until approximately 2 hours before visible germination. The vertical lines represent the standard error of the means (\pm) when it is larger than the symbol. Bars with different letters indicate significant differences between treatments ($p < 0,05$) and absence of letters indicates that the interaction was not significant.

temperatura y potencial osmótico, y para las interacciones dobles: tratamiento pregerminativo por especie, tratamiento pregerminativo por temperatura y tratamiento pregerminativo por potencial osmótico (Anexo 1). También mostraron diferencias significativas ($p < 0,0001$) la interacción triple de especie con tratamiento pregerminativo y potencial osmótico y la interacción triple de especie con tratamiento pregerminativo y temperatura. Solo la interacción doble especie por tratamiento pregerminativo no fue significativa ($p = 0,49$) para el ensayo de estrés hídrico, ni tampoco para la prueba de estrés calórico ($p = 0,64$). Los menores valores de porcentajes de germinación final se obtuvieron en las semillas de *Hibiscus elatus* (tratadas o no), tanto bajo condiciones de estrés hídrico como calórico, mientras que los más altos porcentajes de germinación bajo estrés hídrico se obtuvieron en las semillas de *Guazuma ulmifolia*. En las mismas condiciones de siembra, las semillas de *Trichospermum lessertianum* presentaron mayores porcentajes de germinación final que las semillas de *Cecropia schreberiana*, fundamentalmente después de ser sometidas al tratamiento pregerminativo T4. Por su parte, bajo condiciones de estrés calórico las semillas (tratadas o no) de *C. schreberiana* y de *T. lessertianum* mostraron valores similares de germinación final, y solo las semillas no tratadas de *G. ulmifolia* lograron germinación a 25/50 °C (Tabla III).

La variabilidad germinativa entre las especies estudiadas también se evidenció por medio de los dos primeros componentes del ACP (Figura 3), que explicaron más del 90 % de la variación total de los datos. El primer componente explicó el 83 % de la variación germinativa y mostró un grupo de vectores con una alta correlación positiva ($r = 0,88$) entre todas las variables y el primer componente. Las especies se separaron claramente en tres grupos a lo largo del eje 1 de acuerdo a su germinación bajo estrés y a los tratamientos pregerminativos aplicados. Así, el pobre comportamiento germinativo de las semillas no tratadas de *Hibiscus elatus* ubicaron a la especie en una posición opuesta a la que presentaron las semillas tratadas de *Guazuma ulmifolia*, *Trichospermum lessertianum* y *Cecropia schreberiana*. En este último grupo, *G. ulmifolia* se ubicó en el espacio de ordenamiento donde se obtuvieron los máximos valores de germinación bajo estrés. Muy próximo al centroide del ACP apareció la respuesta germinativa de las semillas de *G. ulmifolia*, *T. lessertianum* y *C. schreberiana* sin tratamiento pregerminativo, que mostraron valores intermedios de germinación de acuerdo a los grupos ya mencionados y muy similares a la que presentaron las semillas tratadas de *H. elatus*.

Relación entre rasgos de semillas

El Ψ_b presentó una gran variabilidad entre especies, antes y después de ser sometidas las semillas a los tratamientos (Figura 4), pero no mostró correlación lineal con la masa seca de la misma, tanto para las semillas no tratadas (T1) ($r = 0,35$; $p > 0,05$), como para aquellas procedentes del tratamiento de HD (T4) ($r = -0,14$; $p > 0,05$). Sin embargo, se apreció una tendencia lineal negativa cuando no se incluyeron en el análisis las semillas de *Hibiscus elatus*, aunque este comportamiento tampoco fue significativo (datos no mostrados).

TABLA II

Efectos de los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación sobre el potencial de agua necesario para promover la germinación del 30 % del lote (Ψ_{30}) y el potencial de agua base para la inhibición de la germinación (Ψ_b) de semillas de *Guazuma ulmifolia* incubadas a 35 °C

T1: semillas no tratadas (control). T2: semillas hidratadas hasta cerca del final de la fase I. T3: semillas hidratadas hasta cerca de la mitad de la fase II. T4: semillas hidratadas hasta aproximadamente 2 horas antes de la germinación visible.

TABLE II

Effects of pregermination hydration-dehydration treatments on the water potential necessary to promote the germination of 30 % of the lot (Ψ_{30}) and the base water potential for inhibition of germination (Ψ_b) of *Guazuma ulmifolia* seeds incubated at 35 °C

T1: untreated seeds (control). T2: seeds hydrated until near the end of phase I. T3: seeds hydrated to about half of phase II. T4: seeds hydrated until approximately 2 hours before visible germination.

Variables	Tratamientos pregerminativos				F	p
	T1	T2	T3	T4		
Ψ_{30}	-0,65 ± 0,09	-0,77 ± 0,03	-0,93 ± 0,05	-1,21 ± 0,03	57,4	0,0001
Ψ_b	-1,56 ± 0,03	-1,63 ± 0,01	-1,71 ± 0,03	-1,83 ± 0,02	223,4	0,0001

TABLA III

Efectos de los tratamientos de hidratación-deshidratación sobre el porcentaje de germinación final de semillas de árboles tropicales pioneros en condiciones de estrés

T1: Semillas no tratadas (control). T4: Semillas hidratadas hasta aproximadamente 2 horas antes de la germinación visible.

TABLE III

Effects of hydration-dehydration treatments on the final germination percentage of seeds of pioneer tropical trees under stress conditions

T1: Untreated seeds (Control). T4: Seeds hydrated until near seeds hydrated until approximately 2 hours before visible germination.

Especies / Tratamientos	Germinación bajo estrés hídrico a 35 °C			Germinación bajo estrés calórico			
	-0,49MPa	-0,97 MPa	-1,46 MPa	25/40 °C	25/45 °C	25/50 °C	
<i>Cecropia schreberiana</i>	T1	15,0 ± 1,8	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	70,2 ± 1,8	25,0 ± 2,4	0,0 ± 0,0
	T4	29,0 ± 2,2	17,6 ± 0,0	0,0 ± 0,0	92,6 ± 2,0	52,0 ± 1,8	35,0 ± 1,8
<i>Trichospermum lessertianum</i>	T1	21,3 ± 4,8	7,0 ± 2,9	0,0 ± 0,0	80,0 ± 4,0	24,0 ± 4,4	0,0 ± 0,0
	T4	44,1 ± 3,1	19,0 ± 1,7	10,0 ± 0,9	94,0 ± 1,8	56,0 ± 5,1	40,4 ± 2,7
<i>Guazuma ulmifolia</i>	T1	40,0 ± 2,8	15,0 ± 1,5	3,0 ± 0,7	73,3 ± 2,5	24,0 ± 2,2	3,0 ± 0,0
	T4	68,0 ± 1,6	40,0 ± 2,7	19,5 ± 1,2	95,7 ± 1,0	57,3 ± 1,8	33,2 ± 1,9
<i>Hibiscus elatus</i>	T1	4,6 ± 0,8	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	34,4 ± 2,9	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	T4	25,3 ± 1,5	11,5 ± 1,2	0,0 ± 0,0	67,6 ± 2,9	30,2 ± 1,5	20,5 ± 1,8

DISCUSIÓN

En semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* todos los tratamientos pregerminativos de HD aplicados fueron adecuados para incrementar y acelerar la germinación bajo condiciones de estrés. Estos resultados son consistentes con los obtenidos con dichos tratamientos en gran número de especies bajo condiciones óptimas y adversas (Sánchez & al. 2007, Brancalion & al. 2010, Pedrero-López & al. 2016). Se conoce que tales efectos se deben a la activación que producen los referidos

tratamientos en el aparato metabólico relacionado con la germinación y en numerosos mecanismos bioquímicos-fisiológicos de tolerancia al estrés (Bray 1995, Ibrahim 2016), que al parecer los últimos se activan tanto en la fase de hidratación como en la fase de deshidratación de los tratamientos pregerminativos (Chen & Arora 2013, Lutts & al. 2016). Entre ellos sobresale la expresión diferencial de proteínas (en particular de estrés), la activación de sistemas enzimáticos y ajustes osmóticos en las semillas (Bradford 1990, Bray 1995, López-Urrutia & al. 2014).

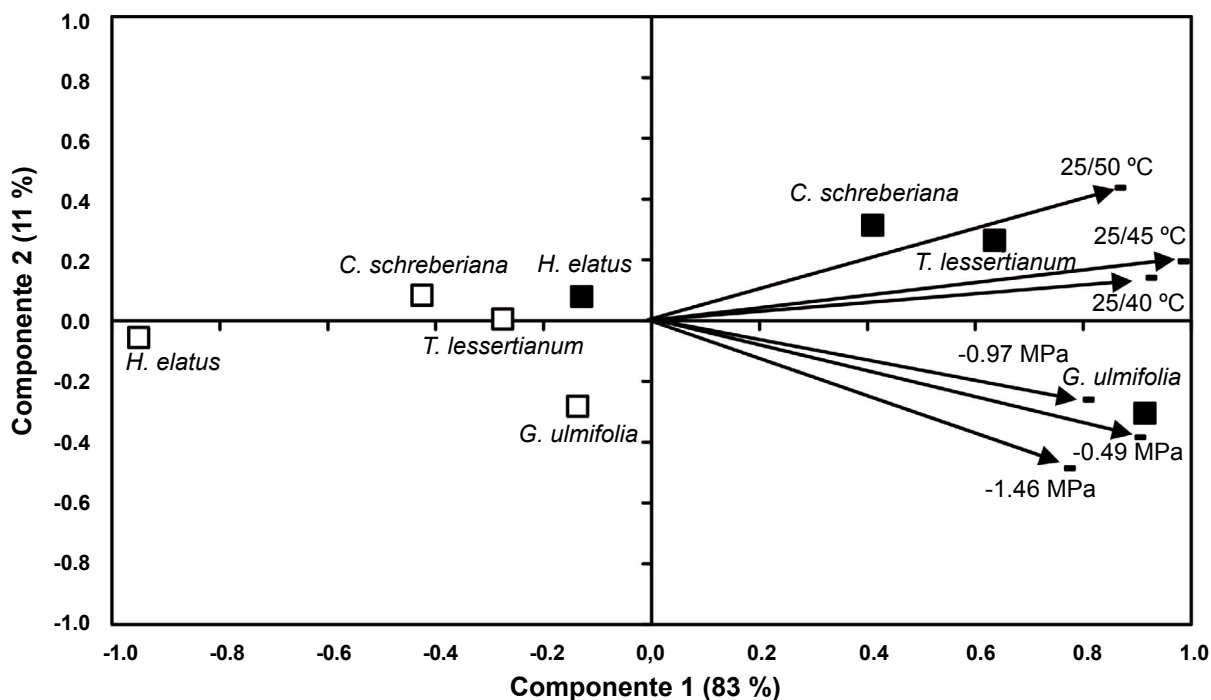


Fig. 3. Gráfico dual de variables germinativas y árboles tropicales pioneros del Análisis de Componentes Principales. El vector correspondiente a cada variable indica la dirección en la que aumenta. Semillas no tratadas o control (□) y semillas sometidas a tratamientos de hidratación-deshidratación (■).

Fig. 3. Dual graph of germination variables and pioneer tropical trees from of Principal Component Analysis. The vector corresponding to each variable indicates the direction in which it increases. Untreated or control seeds (□) and seeds subjected to hydration-dehydration treatments (■).

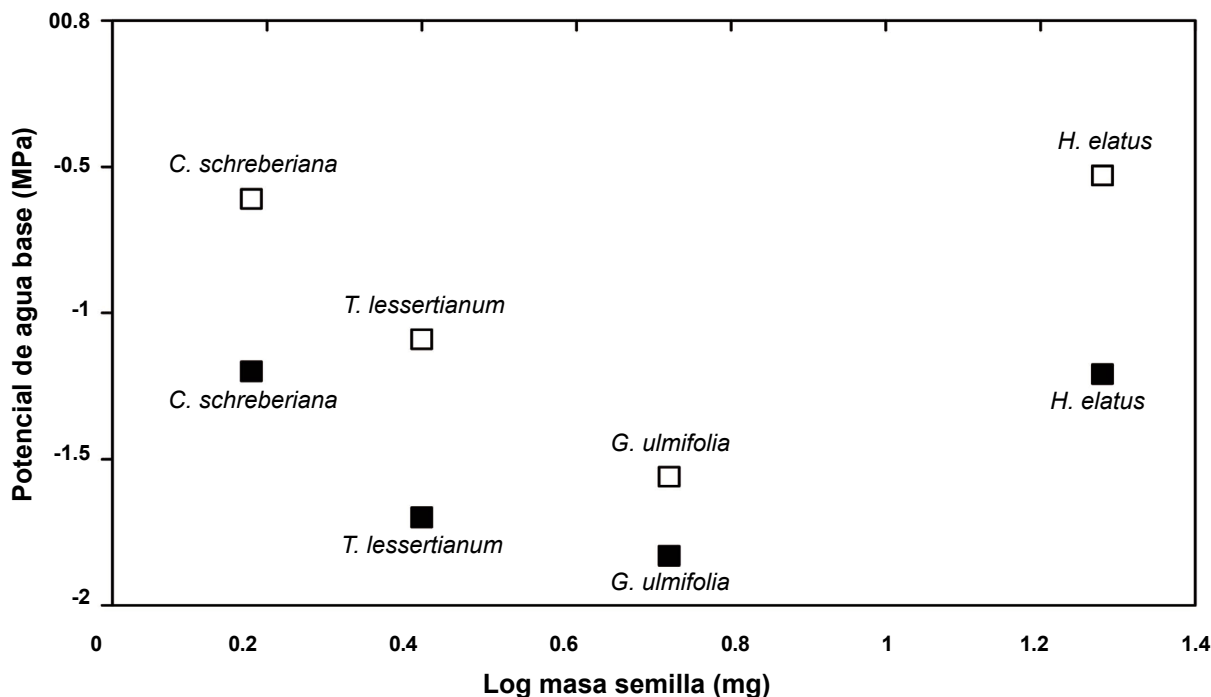


Fig. 4. Relación entre la masa seca de la semilla y el potencial de agua base de semillas (Ψ_b) de árboles tropicales pioneros. Semillas no tratadas o control (□) y semillas sometidas a tratamientos de hidratación-deshidratación (■).

Fig. 4. Relationship between dry seed mass and seed base water potential (Ψ_b) of pioneer tropical trees. Untreated or control seeds (□) and seeds subjected to hydration-dehydration treatments (■).

De igual forma Cantliffe & al. (1984), sugirieron que la termoinhibición en semillas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) se vence debido a que los tratamientos de prehidratación desencadenan eventos irreversibles para el comienzo de la germinación (elongación celular). Esto podría explicar en parte, los resultados altamente satisfactorios obtenidos en la germinación de las semillas de *Guazuma ulmifolia* cuando se sometieron a largos períodos de hidratación con los tratamientos T3 y T4. Con dichos tratamientos las semillas alcanzaron altos contenidos de humedad (64,0 % y 83,0 %, respectivamente) (Sánchez & al. 2004) y no solo se consiguió mejorar la germinación, sino que además se logró disminuir el porcentaje de semillas muertas en condiciones de estrés hídrico y calórico. Prisco & al. (1992) y Sánchez & al. (2006, 2007), obtuvieron resultados similares en diferentes cultivos y árboles tropicales, cuando sometieron las semillas a largos períodos de hidratación parcial y posterior siembra bajo condiciones de estrés en laboratorio y campo.

Sin embargo, Sánchez & al. (2004) lograron los mejores efectos para revigorizar semillas con cortos períodos de hidratación parcial (hasta aproximadamente el final de la fase I de la germinación) en semillas envejecidas aceleradamente de *Guazuma ulmifolia* y de otros árboles tropicales pioneros. Al parecer, los efectos de los tratamientos hídricos en semillas de *G. ulmifolia* están condicionados a los eventos metabólicos que se activan durante las fases de hidratación, tal como se ha sugerido para muchas especies de interés agrícola (Bradford 1990, Lutts & al. 2016). De manera general, se conoce que en etapas tempranas de la hidratación de las semillas (i.e., fase I o principio de la fase II de la germinación) se activan procesos relacionados con la reparación celular (Bewley & al. 2013). En cambio, a partir de la mitad de la fase II de la imbibición se desencadenan mecanismos de germinación y tolerancia al estrés (Bewley & al. 2013, Chen & Arora 2013, Ibrahim 2016).

Igualmente, nuestros resultados sugieren que la memoria del acondicionamiento (*priming memory sensu* Chen & Arora 2013) que se activó durante la hidratación de las semillas, con los tratamientos T2, T3 y T4, fue más efectiva para mejorar el funcionamiento de las semillas, que aquella que pudo activarse durante el proceso de deshidratación, pues todas las semillas sometidas a los referidos tratamientos estuvieron expuestas a 48 horas de deshidratación. Esta memoria fisiológica de las semillas tratadas se menciona por primera vez en plantas cultivadas por Heydecker & al. (1973) y en silvestres por Dubrovsky (1996). Se conoce que puede estar presente tanto en especies de hábitats áridos como de hábitats méxicos en respuesta a procesos de hidratación discontinuos (Henckel 1964, Montejo & Sánchez 2012, Contreras-Quiroz & al. 2016).

Los tratamientos de HD aplicados a semillas de *Guazuma ulmifolia* disminuyeron los valores del Ψ_{30} y el Ψ_b (i.e., hacia valores más negativos), lo que evidenció que las semillas puedan germinar en condiciones muy críticas de disponibilidad de agua del suelo, lo cual posiblemente facilite la germinación en claros grandes como se ha propuesto para otros árboles tropicales pioneros de semillas grandes (> 2 mg) (Daws & al.

2008). Bradford (1990) planteó que la disminución de dichos potenciales de agua implica una mayor velocidad de germinación bajo condiciones de estrés hídrico y calórico. Por otra parte, Bradford (1995) consideró que la efectividad de los tratamientos de hidratación parcial para disminuir el Ψ_b se debe principalmente a la acumulación de solutos durante la última fase de la germinación *sensu stricto* (fase II de la germinación), que genera suficiente presión de turgencia en el embrión para vencer la restricción mecánica que le ofrece el endospermo a la emergencia de la radícula bajo estrés hídrico. Por consiguiente, los efectos logrados fundamentalmente, con los tratamientos robustecedores T3 y T4 para disminuir dichos potenciales de agua, podrían corresponderse a que inducen una mayor síntesis de sustancias osmóticamente activas, como pueden ser proteínas de bajo y alto peso molecular (Henckel 1964, Chen & Arora 2013). Esta última hipótesis se comprobó recientemente en semillas frescas de especies silvestres sometidas a tratamientos de acondicionamiento natural (Alvarado-López & al. 2017), pero también se ha encontrado en semillas de especies cultivadas (Chen & Arora 2013, Lutts & al. 2016).

Los resultados del presente estudio asimismo demostraron que un porcentaje bajo de las semillas permeables de *Guazuma ulmifolia* y sin tratamiento de HD (T1) tienen la capacidad de germinar bajo condiciones muy críticas de disponibilidad de agua (-1,46 MPa) y a temperaturas alternas muy altas (25/40 °C y 25/45 °C), condiciones que son extremas para la germinación de muchas especies (Baskin & Baskin 2014, Dürr & al. 2015). Sin embargo, para semillas frescas de *G. ulmifolia* recolectadas de un sitio no natural de Brasil, Braga & al. (2010) refirieron alta sensibilidad al estrés hídrico, con un rango de máxima germinación entre potenciales osmóticos de 0 (agua destilada) a -0,30 MPa, y no germinan cuando sumergen las semillas a -0,60 MPa; potenciales osmóticos alcanzados con soluciones de polietilenglicol (PEG-6000).

Las aparentes contradicciones en la respuesta germinativa de las semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* podrían explicarse, entre otros factores, por las soluciones empleadas para crear estrés hídrico. Se conoce que las soluciones de PEG pueden ser más estresantes y tóxicas para la germinación que soluciones de manitol o NaCl (Moosavi & al. 2009), aunque no todos los autores están de acuerdo con esta afirmación (Bradford 1995). Igualmente, los valores del Ψ_b obtenidos para semillas no tratadas (-1,56 MPa) y tratadas (-1,83 MPa) de *G. ulmifolia* están dentro del rango crítico del Ψ_b (-1,07 a -2,06 MPa), que se ha informado para otras especies pioneras del Neotrópico (Daws & al. 2008) a pesar de haber sido obtenido por métodos diferentes. El valor de Ψ_b que se obtuvo para las semillas tratadas de *G. ulmifolia* estuvo muy próximo del que obtienen para las semillas de *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. (*Malvaceae*) (-1,8 MPa), árbol tropical pionero, que al igual que *G. ulmifolia*, ocupa grandes claros, presenta semillas grandes y con PY (Daws & al. 2008).

La evidencia obtenida mostró, que las semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* una vez que adquieren la permeabilidad

de su cubierta pudieran germinar en diversos micrositios con diferente disponibilidad de agua y bajo altas irradiaciones solares, como ocurre en los claros grandes de los bosques tropicales (Swaine & Whitmore 1988, Pearson & al. 2002, Daws & al. 2008). En semillas de *G. ulmifolia* sin PY, se obtiene rápida germinación y altos porcentajes de germinación final tanto en condiciones de luz y oscuridad, así como en diferentes temperaturas fijas y alternas (Pearson & al. 2002, Sánchez & al. 2017). Además, Martínez & Sánchez (2016) demostraron que ciclos de HD de las semillas en combinación con altas fluctuaciones de las temperaturas del sustrato promueven la germinación de semillas con PY. La combinación entre ciclos HD y fluctuaciones en las temperaturas se han propuesto como un mecanismo para eliminar PY, detección de claros y llegada de la estación favorable para el crecimiento, en semillas de especies pioneras de bosques tropicales y de otras formaciones vegetales (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1982, Moreno-Casasola & al. 1994, Zalamea & al. 2015).

El significado funcional de una rápida germinación se vincula con una mayor capacidad competitiva de las especies para la colonización de nuevos territorios bajo breves períodos de disponibilidad de agua (Jiménez-Alfaro & al. 2016) y es típico de especies de hábitats secos (Duncan & al. 2019). La germinación rápida, además, puede contribuir a que las semillas escapen de los depredadores y tener mayor éxito en el establecimiento de las plántulas a principios de la temporada de crecimiento (Daws & al. 2008, Baskin & Baskin 2014, Dürr & al. 2015). Aunque una germinación rápida y sincrónica podría conllevar altos riesgos para la supervivencia de las plántulas jóvenes, si las condiciones de sequía persisten en los claros grandes por irregularidad de las lluvias dentro de la estación lluviosa (Herrera-Peraza & al. 1988, Engelbrecht & al. 2006, Arène & al. 2017).

Por su parte, Daws & al. (2007) señalaron que las plántulas de especies pioneras del Neotrópico procedentes de semillas grandes pueden escapar de la sequía porque tienen mayor velocidad de crecimiento relativo del sistema radical comparada con aquellas especies pioneras procedentes de semillas pequeñas, que por lo general estas últimas ocupan claros pequeños del bosque, o solo ocurren en grandes claros boscosos amplios cuando el agua no es factor limitante. En Cuba, Sánchez & al. (2012b) mostraron que las plántulas de *Guazuma ulmifolia* presentaron una alta tasa relativa de crecimiento (determinada en función de la biomasa total de la plántula) y una relación raíz/vástago >1 cuando crecen tanto en sustratos ricos como pobres en nutrientes.

Los resultados obtenidos en la comparación interespecífica demostraron que las especies pioneras estudiadas presentaron respuestas germinativas diferentes en condiciones de estrés y la germinación en todas las especies fue estimulada por los tratamientos de HD. Esto último se evidenció por la falta de interacción entre los factores principales especie y tratamiento pregerminativo. Sin embargo, el incremento del efecto tratamiento de hidratación parcial dependió de la especie y de la condición de siembra. Dicho resultado se hizo muy evidente

en semillas de *Hibiscus elatus*, con el tratamiento de HD se logró germinación en condiciones críticas de estrés calórico (25/45 °C y 25/50 °C) y de estrés hídrico (-0,97 MPa), donde no germinaron las semillas controles. Resultados similares se obtienen para la germinación de especies pioneras que ocurren en bosques semidecíduos (o siempreverdes estacionales) de la Isla de Barro Colorado en Panamá (Daws & al. 2002, 2008, Pearson & al. 2002).

Mediante el análisis de componentes principales (ACP) se evidenció que las semillas tratadas de *Guazuma ulmifolia*, *Trichospermum lessertianum* y *Cecropia schreberiana* presentaron la mayor amplitud de germinación (o tolerancia al estrés hídrico y calórico). La distribución diferencial de las especies a lo largo de los dos primeros ejes de ACP demostró que, dentro de este grupo, las especies presentaron diferentes respuestas al estrés (Figura 3). El resultado obtenido en *G. ulmifolia* respalda la hipótesis planteada en el presente estudio, que su amplio rango de distribución geográfica se corresponde con su amplio nicho de germinación. Las semillas no tratadas de *G. ulmifolia* fueron las únicas que lograron germinar en las condiciones más críticas de estrés hídrico (-1,46 MPa) y calórico (25/50 °C). Por consiguiente, es probable que el amplio nicho de germinación permita que *G. ulmifolia* germine en un amplio rango de hábitats de diferentes ecosistemas, tal como se informa para otras especies vegetales con amplia plasticidad fenotípica de la germinación de sus semillas (Braz & al. 2014, Marques & al. 2014, Pernús & al. 2020).

El comportamiento germinativo de las semillas tratadas de *Cecropia schreberiana* se corresponde con su distribución por toda Cuba, en claros de formaciones vegetales secas y húmedas. Aunque al ser más sensible al estrés hídrico que *Guazuma ulmifolia* y *Trichospermum lessertianum*, justifica que solo aparezca en claros pequeños y medianos. Dicho comportamiento coincide con lo encontrado por Pearson & al. (2002) y Daws & al. (2008) para algunas especies de *Cecropia*.

Contradictoriamente, el amplio nicho de germinación que presentaron las semillas tratadas de *Trichospermum lessertianum* no se corresponde con su distribución geográfica en Cuba y menos con su hábitat natural. En la Sierra del Rosario la especie ocupa sitios perturbados de lugares húmedos y semiprottegidos, que según Herrera-Peraza & al. (1997, 2016) es un comportamiento típico de especies arbóreas pioneras tardías de lugares húmedos. Sánchez & al. (2006) señalaron que la fase de crecimiento inicial de las plántulas es la etapa más crítica para su establecimiento en sitios abiertos, dado que son muy sensibles a las altas irradiaciones solares durante los primeros meses de vida, aún con riego continuo. Sin embargo, cuando las plántulas se aclimatan inicialmente en condiciones de sombra parcial son capaces de crecer adecuadamente bajo insolación total (Sánchez & al. 2006), tal como ocurre en otras especies arbóreas pioneras de ecosistemas tropicales (Alves & al. 2002).

En Cuba, las semillas de *Trichospermum lessertianum* se dispersan solo en la estación lluviosa y no muestran PY

(Sánchez & Muñoz 2004), aspectos que no coinciden con lo informado para la especie en su posible sitio de origen (América Central) (Borhidi 1996). Por ejemplo, en México y Panamá las semillas de *T. lessertianum* se dispersan en época de seca, presentan PY y pueden ocupar bosques secos y húmedos (Pearson & al. 2002, Baskin & Baskin 2014). En bosques semidecíduos de Panamá se informó además que el tamaño del claro no afecta su velocidad de crecimiento (Dalling & al. 2004). Por tanto, la falta de correspondencia que se encontró entre el nicho de germinación de *T. lessertianum* y las condiciones ambientales en que se establece en la RBSR podría deberse a la permanencia de un carácter xerofítico en el proceso de invasión de hábitats méxicos, fenómeno que se ha propuesto para otras características xerofíticas presentes en plantas de sitios húmedos (Medina 1987).

Por otro lado, el pobre comportamiento germinativo de las semillas de *Hibiscus elatus* bajo condiciones de estrés hídrico y calórico ubicaron a la especie en una posición opuesta al grupo anterior en el espacio de ordenamiento del ACP. Dicho resultado es de esperar, dado que se conoce que *H. elatus* es un árbol pionero tardío de sitios semiprottegidos y poco tolerante a la sequía, comportamiento que se informa para la especie tanto en la Sierra del Rosario como para otras regiones de Cuba (Herrera-Peraza & al. 1988, 2016). Las semillas no tratadas de *H. elatus* presentaron los valores más altos de Ψ_b (-0,53 MPa), lo cual puede ser indicativo de su adaptación a sitios húmedos (Bradford & Still 2004). Esto último podría permitirle a la especie una germinación rápida solo con el incremento de agua en el suelo después de las lluvias intensas, y así evita el riesgo de exponer las plántulas a condiciones secas o lluvias efímeras (Daws & al. 2008, Arène & al. 2017). Herrera-Peraza & al. (1997) plantearon que el mayor tamaño de las semillas de las especies pioneras tardías con relación a las pioneras tempranas, les confiere a las primeras producir plántulas grandes con cierta independencia del ambiente (fundamentalmente a la sombra), durante los primeros estadios de vida y también con mayor capacidad para competir con plántulas de especies de etapas sucesionales más avanzadas. En este sentido, el potencial de agua base y el tamaño de la semilla (masa) se ven como rasgos alternativos que reducen el riesgo (Arène & al. 2017). Sin embargo, las semillas de *Hibiscus elatus*, cuando se sometieron a un ciclo de HD, presentaron características germinativas muy similares a las semillas no tratadas de *Cecropia schreberiana* y *Trichospermum lessertianum*, i.e., compartieron el mismo espacio de ordenamiento en el ACP. De hecho, en condiciones naturales se observan juveniles o plantas adultas de las tres especies en un mismo fragmento del hábitat (bordes de caminos o claros medianos del bosques) (Sánchez & al. 2012a).

En las semillas de *Hibiscus elatus* el tratamiento robustecedor produjo el mayor incremento del Ψ_b (-1,21 MPa) con relación al tratamiento control (-0,53 MPa). Por consiguiente, posiblemente esta especie sea la que mayor plasticidad fenotípica de la germinación presente, lo cual le permite acceder a sitios secos dentro del archipiélago cubano (Herrera-Peraza & al. 2016). En *H. elatus* los tratamientos de HD de

las semillas mejoraron el crecimiento de las plántulas cuando se sembraron bajo estrés hídrico en condiciones de vivero (Montejo & Sánchez 2012). También Sánchez & al. (2012a) establecieron que lotes de semillas frescas de *H. elatus* presentan un 12 % de semillas con PY y al menos > 40 % tiene dormancia fisiológica de nivel no profunda, rasgos germinativos que aparecen en especies de ecosistemas estacionales o secos de los trópicos (Baskin & Baskin 2014, Jaganathan 2020).

Igualmente, cabe señalar que en el espacio de ordenamiento de las semillas tratadas de *Hibiscus elatus* se ubicaron las semillas no tratadas de *Guazuma ulmifolia*. Sin embargo, en la RBSR nunca se han observado individuos de *G. ulmifolia* en el mismo sitio de vegetación que ocupa *H. elatus* ni tampoco próximos a individuos juveniles o adultos de *Cecropia schreberiana* y *Trichospermum lessertianum*. De hecho, *G. ulmifolia* es la única especie que aparece de forma aislada en los grandes claros del bosque, pastizales o campos abandonados, lo que sugiere que este taxón no solo tiene rasgos germinativos diferentes a las otras especies estudiadas, sino que asimismo presenta otros rasgos funcionales que le permite ocupar ambientes extremos (Herrera-Peraza & al. 2016).

En general, los resultados obtenidos coinciden con lo planteado en la teoría ecológica del ensamblaje de las comunidades vegetales (Kraft & Ackerly 2014). Dicha teoría predice que especies que comparten parches similares de vegetación deberán presentar similares patrones de germinación o nichos de regeneración (Grubb 1977, Jiménez-Alfaro & al. 2016) y al mismo tiempo contribuye a la coexistencia de las plantas en una misma región geográfica (Daws & al. 2002, Fernández-Pascual & al. 2017).

En el presente estudio no se encontró relación entre la sensibilidad germinativa al estrés hídrico y el tamaño de la semilla, lo cual podría deberse al número reducido de especies que se empleó en el análisis. Aunque quedó evidente que sí existió una tendencia lineal negativa entre el Ψ_b y la masa de la semilla cuando no se tuvo en cuenta el comportamiento de las semillas de *Hibiscus elatus*. La masa de las semillas de *H. elatus* (19,0 mg) está dentro del rango de tamaño seminal referido para las especies pioneras de la Sierra del Rosario (0,04-42,6 mg) (Sánchez & al. 2009) y para especies pioneras de Panamá (0,02-100 mg) (Daws & al. 2007). Por tanto, este factor tampoco pudo haber influido en la falta de correlación detectada, que sí aparece para otras especies pioneras del Neotrópico (Daws & al. 2008). Sin embargo, el significado ecológico de dicha relación no es muy evidente, pues existen especies con semillas pequeñas (< 2 mg) con altos o bajos valores de Ψ_b , y lo mismo sucede para semillas grandes (> 2 mg) (Daws & al. 2008, Duncan & al. 2019). A la vez que tampoco se evidenció una señal filogenética para el Ψ_b en un estudio a nivel global (Arène & al. 2017) y existe una gran variación en el Ψ_b para poblaciones de especies estrechamente relacionadas y grupos funcionales (Kos & Poschold 2008, Dürr & al. 2015). Arène & al. (2017) propusieron que la poca estabilidad del Ψ_b podría deberse a una rápida

adaptación local de las especies a rápidos cambios de las condiciones de humedad del ambiente y su alta variabilidad espacial.

Finalmente, bajo condiciones naturales las semillas de las especies pioneras estudiadas podrían estar sometidas a ciclos de HD, que según Fenner & Thompson (2005) pueden servir como un mecanismo detector de claros. Dichos ciclos HD además podrían inducir tolerancia a diversas condiciones de estrés y eliminar dormancia primaria (Martínez & Sánchez 2016, Pedrero-López & al. 2016, Lewandrowski & al. 2018). Igualmente, los choques térmicos, ácidos y salinos que pueden sufrir las semillas en el suelo en combinación o no con los ciclos de HD podrán mejorar el funcionamiento de semillas y plántulas de árboles pioneros bajo diversas condiciones adversas, tal como se ha informado para un gran número de plantas a nivel mundial (Sánchez & Pernús 2018).

CONCLUSIONES

El comportamiento germinativo de las semillas frescas de *Guazuma ulmifolia* bajo condiciones controladas de estrés hídrico y calórico demuestra que la especie puede germinar en ambientes sometidos a grandes fluctuaciones climáticas, como ocurre en los grandes claros boscosos. Esta respuesta germinativa posiblemente le permita ocupar diferentes hábitats y alcanzar su amplia distribución geográfica. Los resultados altamente positivos obtenidos con los tratamientos robustecedores de HD corroboran que dichos procedimientos inducen tolerancia al calor y la sequía durante la germinación, lo cual podría ser muy importante para aumentar el vigor y establecimiento de las plántulas en condiciones de viveros. Por su parte, la existencia de diferentes estrategias de germinación entre las especies pioneras estudiadas, bajo condiciones de estrés, favorecerá respuestas divergentes para enfrentar la variabilidad climática actual y futura. Finalmente, sería factible incrementar la aplicación de los tratamientos pregerminativos de HD en otras especies pioneras para aumentar la eficacia de los proyectos de restauración tropical con siembra directa de semillas y probar la relación entre la respuesta al estrés hídrico y la masa de la semilla.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el proyecto "Diversidad biológica asociada a ecosistemas montañosos de la región occidente y centro de Cuba", del Programa Nacional Uso Sostenible de los Componentes de la Diversidad Biológica en Cuba (P211LH005-050). Además, parte de los estudios se realizaron en el marco del proyecto "Ecofisiología de semillas y plántulas de árboles y arbustos de la Sierra del Rosario" (DB-032) del Programa Ramal de Diversidad Biológica de Cuba. Los autores agradecen a los revisores anónimos y editores de la Revista del Jardín Botánico Nacional por sus sugerencias y comentarios.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

J.A. Sánchez concibió la idea original y diseñó la investigación, recolectó material vegetal, procesó los datos, elaboró las figuras y escribió la primera versión del manuscrito. M. Pernús recolectó material vegetal y coordinó parte de la investigación. J. Martínez recolectó material vegetal y participó en los experimentos. Todos los autores contribuyeron en la discusión final de los resultados y en 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

Acevedo-Rodríguez, P. & Strong, M.T. 2012. Catalogue of Seed Plants of the West Indies. *Smith. Contr. Bot.* 98.

Alvarado-López, S., Gómez-Maqueo, X., Soriano, D., Orozco-Segovia, A. & Gamboa-deBuen, A. 2017. Mobilization and synthesis of seed storage and LEA proteins during natural priming of *Buddleja cordata* and *Opuntia tomentosa*. *Bot. Sci.* 95:1-8.

Alves, P.L. da C.A., Magalhaes, A.C.N. & Barja, P.R. 2002. The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation. *Bot. Rev.* 68: 193-208.

Arène, F., Affre, L., Doxa, A. & Saatkamp, A. 2017. Temperature but not moisture response of germination shows phylogenetic constraints while both interact with seed mass and lifespan. *Seed Sci. Res.* 27: 110-120.

Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 2014. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press/Elsevier. San Diego, CA., USA.

Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M. & Nonogaki, H. 2013. Seeds: Physiology of development, germination and dormancy. Springer. New York, USA.

Borhidi A. 1996. Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. Budapest, Akadémiai Kiadó. Budapest, Hungary.

Bradford, K.J. 1990. A water relations analysis of seed germination rate. *Plant Physiol.* 94: 840-849.

Bradford, K.J. 1995. Water relations in seed germination. Pp. 351-396. En: Kigel J. & Galili G. (Ed.). Seed development and germination. Marcel Dekker Inc. New York, USA.

Bradford, K.J. & Still, D.W. 2004. Applications of hydrotime analysis in seed testing. *Seed Technol.* 26: 75-85.

Braga, J.F., Delachiave, M.E., de Pinho, S.Z., Braga, L.F. & Sousa, M.P. 2010. Osmotic potential on water uptake and germination of *Guazuma ulmifolia* Lam, (*Sterculiaceae*) seeds. *J. Agric. & Biol. Sci.* 5: 32-37.

Brancalion, P.H.S., Tay, D., Novembre, A.D.L.C., Rodrigues, R.R & Filho, J.M. 2010. Priming of pioneer tree *Guazuma ulmifolia* (*Malvaceae*) seeds evaluated by an automated computer image analysis. *Sci. Agric.* 67: 274-279.

Bray, C.M. 1995. Biochemical processes during the osmopriming of seeds. Pp. 767-789. En: Kigel, J. & Galili, G. (Ed.). Seed development and germination. Marcel Dekker Inc. New York, USA.

Braz, M.I.G., Portela, R.C.Q., Cosme, L.H.M., Marques, V.G.C. & Mattos, E.A. 2014. Germination niche breadth differs in two co-occurring palms of the Atlantic Rainforest. *Nat. Conservação* 12: 124-128.

Cantliffe, D.J., Fischer, J.M. & Nell, T.A. 1984. Mechanism of seed priming in circumventing thermodormancy in lettuce. *Plant Physiol.* 75: 290-294.

Chen, K. & Arora, R. 2013. Priming memory invokes seed stress-tolerance. *Environ. Exp. Bot.* 94: 33-45.

Contreras-Quiroz, M., Pando-Moreno, M., Jurado, E., Flores, J., Bauk, K. & Gurvich, D.E. 2016. Is seed hydration memory dependent on

- climate? Testing this hypothesis with Mexican and Argentinian cacti species. *J. Arid Environ.* 130, 94-97.
- Dahal, P. & Bradford, K.J. 1990. Effects of priming and endosperm integrity on seed germination rates of tomato genotypes. II. Germination at reduced water potential. *J. Exp. Bot.* 41: 1431-1439.
- Dalling, J.W., Winter, K. & Hubbell, S.P. 2004. Variation in growth responses of Neotropical pioneers to simulated forest gaps. *Funct. Ecol.* 18: 725-736.
- Daws, M.I., Burslem, D.F.R.P., Crabtree, L.M., Kirkman, P., Mullins, C.E. & Dalling J.W. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Funct. Ecol.* 16: 258-267.
- Daws, M.I., Ballard, C., Mullins, C.E., Garwood, N.C., Murray, B., Pearson, T.R.H. & Burslem, D.F.R.P. 2007. Allometric relationships between seed mass and seedling characteristics reveal traded-offs for Neotropical gap-dependent species. *Oecologia* 154: 445-454.
- Daws, M.I., Crabtree, L.M., Dalling J.W., Mullins C.E. & Burslem, D.F.R.P. 2008. Germination responses to water potential in Neotropical pioneers suggest large-seed species take more risks. *Ann. Bot.* 102: 945-951.
- Di Rienzo, J.A., Guzmán A.W. & Casanoves, F. 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agr. Biol. Envir. St.* 7: 129-142.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo C.W. 2015. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K. & Willis, C.G. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 293-319.
- Dubrovsky, J.G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *Am. J. Bot.* 83: 624-632.
- Duncan, C., Schultz, N.L., Good, M.K., Lewandrowski, W. & Cook, S. 2019. The risk-takers and-avoiders: germination sensitivity to water stress in an arid zone with unpredictable rainfall. *AoB PLANTS* 11: plz066. DOI: 10.1093/aobpla/plz066.
- Dürr, C., Dickie, J.B., Yang, X.Y. & Pritchard, H.W. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: Contribution to a seed trait database. *Agric. For. Meteorol.* 200: 222-232.
- Engelbrecht, B.M.J., Dalling, J.W., Pearson, T.R.H., Wolf, R.L., Gálvez, D.A., Koehler, Tyree, M.T. & Kursar, T.A. 2006. Short dry spell in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedling. *Oecologia* 148: 258-269.
- Fernández-Pascual, E., Pérez-Arcoiza, A., Prieto, J.A. & Díaz, T.E. 2017. Environmental filtering drives the shape and breadth of the seed germination niche in coastal communities. *Ann. Bot.* 119: 1169-1177.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Giorni, V.T., Bicalho, E.M. & García, Q.S. 2018. Seed germination of *Xyris* spp. From Brazilian campo rupestre is not associated to geographic distribution and microhabitat. *Flora* 238: 102-109.
- Greuter, W. & Rankin, R. 2017. Plantas Vasculares de Cuba Inventario preliminar. Segunda edición, actualizada, de Espermatófitos de Cuba con inclusión de los Pteridófitos. Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem & Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana. Berlín, Alemania & La Habana, Cuba. DOI: <http://dx.doi.org/10.3372/cubalist.2017.1>
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- Heydecker, W., Higgins, J. & Gulliver, R.L. 1973. Accelerated germination by osmotic seed treatment. *Nature* 246: 42-44.
- Henckel, P.A. 1964. Physiology of plants under drought. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 15: 363-386.
- Herrera-Peraza, R.A., Menéndez, L., Rodríguez, M.E. & García, E.E. 1988. Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB No. 1, 1974-1987. UNESCO, ROSTLAC. Montevideo, Uruguay.
- Herrera-Peraza, R.A., Ulloa, D., Valdés-Lafont, O., Priego, A.G. & Valdés, A. 1997. Ecotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity. *Nature & Resources* 33: 1-17.
- Herrera-Peraza, R.A., Bever, J.D., de Miguel, J.M., Gómez-Sal, A., Herrera, P., García, E.E., Oviedo, R., Torres-Arias, Y., Delgado, F., Valdés-Lafont, O., Muñoz, B.C. & Sánchez, J.A. 2016. A new hypothesis on humid and dry tropical forest succession. *Acta Bot. Cub.* 215: 232-280.
- Huang, Z., Liu, S., Bradford, K.J., Huxman T.E. & Venable, D.L. 2016. The contribution of germination functional traits to population dynamics of a desert plant community. *Ecology* 97: 250-261.
- Ibrahim, E.A. 2016. Seed priming to alleviate salinity stress in germination seeds. *J. Plant Physiol.* 192: 38-46.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2007. International rules for seed testing. Bassersdorf, Suiza.
- Jaganathan, G.K. 2020. Do *Fabaceae* species with physical dormancy occur mostly in the temperate ecosystems? A rebuttal to using global biodiversity information facility (GBIF) analysis. *Plant Sci. Today* 7:109-111.
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F.A.O., Fildelis, A., Poschlod, P. & Commander, L.E. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *J. Veg. Sci.* 27: 637-645.
- Kos, M. & Poschlod, P. 2008. Correlates to inter-specific variation in germination response to water stress in semi-arid savannah. *Basic Appl. Ecol.* 9: 645-652.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. 2014. Assembly of plant communities. Pp. 67-88. En: Monson, R.K. (Ed.). Ecology and the Environment, the Plant Science. Springer Science. New York, USA.
- Lewandrowski, W., Erickson, T.E., Dalziell, E.L. & Stevens, J.C. 2018. Ecological nice and bet-hedging strategies for *Triodia* (R.Br.) seed germination. *Ann. Bot.* 121: 367-376.
- López-Urrutia, E., Martínez-García, M., Monsalvo-Reyes, A., Salazar-Rojas, V., Montoya, R. & Campos, J.E. 2014. Differential RNA-and protein-expression profiles of cactus seeds capable of hydration memory. *Seed Sci. Res.* 24:91-99.
- Lutts, S., Benincasa, P., Wojtyła, L., Kubala, S., Pace, R., Lechowska, K., Quinet, M. & Gamczarska, M. 2016. Seed priming: new comprehensive approaches for an old empirical technique. Pp. 1-49. En: Araujo S. & Balestrazzi, A. (Ed.). New Challenges in Seed Biology - Basic and Translational Research Driving Seed Technology. InTech Open Science. France.
- Marques, A.R., Atman, A.P.F., Silveira, F.A.O. & Lemos-Filho, J.P. 2014. Are seed germination and ecological breadth associated? Testing the regeneration niche hypothesis with bromeliads in a heterogeneous Neotropical montane vegetation. *Plant Ecol.* 215: 517-529.

- Martínez, J. & Sánchez, J.A. 2016. Incremento de la germinación en semillas de *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae) por ciclos de hidratación-deshidratación y fluctuaciones en la temperatura. *Acta Bot. Cub.* 215: 352-360.
- Medina, E. 1987. Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Rev. Biol. Trop.* 35: 55-70.
- Moles, A. & Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *J. Ecol.* 92: 372-83.
- Montejo, L.A. & Sánchez, J.A. 2012. Efecto de los tratamientos de semillas, la procedencia y el riego en el establecimiento de *Hibiscus elatus*. *Pastos y Forrajes* 35: 247-274.
- Moosavi, A., Tavakkol-Afashari, R., Sharif-Zadeh, F. & Ayneband, A. 2009. Seed priming to increase salt and drought stress tolerance during germination in cultivated species of Amaranth. *Seed Sci. & Technol.* 37: 781-785.
- Moreno-Casasola, P., Grime, J.P. & Martínez, M.L. 1994. A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in seeds of coastal tropical legumes in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 10: 67-86.
- Muñoz, B.C., Sánchez, J.A., Montejó, L.A., Herrera, P. & Gamboa, A. 2012. Guía técnica para la reproducción de especies arbóreas pioneras. Editorial AMA. La Habana, Cuba.
- Pearson, T.R.H., Burslem, D.F.R.P., Mullins, C.E. & Dalling, J.W. 2002. Germination ecology of Neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83: 2798-2807.
- Pedrero-López, L.V., Rosete-Rodríguez, A., Sánchez-Coronado, M.E., Mendoza-Hernández, P.E. & Orozco-Segovia, A. 2016. Effects of hydropriming treatments on the invigoration of aged *Dodonaea viscosa* seeds and water-holding polymer on the improvement of seedling growth in a lava field. *Restor. Ecol.* 24: 61-70.
- 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.
- Petersen, R.G. 1977. Use and misuse of multiple comparison procedures. *Agr. J.* 69: 205-208.
- Planos, E., Vega, R. & Guevara, A. 2013. Impacto del cambio climático y medidas de adaptación en Cuba. Editorial AMA. La Habana, Cuba.
- Prisco, J.T., Baptista-Haddad, C.R. & Pinherio-Bastos, J.L. 1992. Hydration dehydration seed pre-treatment and its effects on seed germination under water stress conditions. *Revista Brasil Bot.* 15: 31-35.
- R Development Core Team. 2012. R: A language environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Sánchez, J.A., Muñoz, B.C. & Montejó, L.A. 2003. Efectos de tratamientos robustecedores de semillas sobre la germinación y establecimiento de árboles pioneros bajo condiciones de estrés. *Ecotropicos* 16: 91-112.
- Sánchez, J.A. & Muñoz, B.C. 2004. Effects of hydration and scarification treatments on the germination of *Trichospermum mexicanum*. *Seed Sci. & Technol.* 32: 621-627.
- Sánchez, J.A., Muñoz, B.C. & Montejó, L.A. 2004. Invigoration of pioneer tree seeds using prehydration treatments. *Seed Sci. & Technol.* 32: 621-627.
- Sánchez, J.A., Muñoz, B.C., Hernández, L., Montejó, L.A., Suárez, A.G. & Torres-Arias, Y. 2006. Tratamientos robustecedores de semillas para mejorar la emergencia y el crecimiento de *Trichospermum mexicanum*, árbol tropical pionero. *Agron. Costarricense* 30: 7-26.
- Sánchez, J.A., Hernández, G., Reino, J. & Muñoz, B.C. 2007. Enhanced germination, emergence and seedling vigour of *Leucaena leucocephala* using hardening hydration and acid shock treatments. *Seed Sci. & Technol.* 35: 224-231.
- Sánchez, J.A., Muñoz, B.C. & Montejó, L.A. 2009. Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes* 32: 141-16.
- Sánchez, J.A., Muñoz, B.C., Montejó, L.A. & Gamboa, A. 2012a. Effects of seed dormancy, cotyledon reserves and herbivory on establishment of tropical trees. Final Report of the International. Foundation for Science (IFS) (D/ 3536-2). Stockholm, Sweden.
- Sánchez, J.A., Muñoz, B.C., Montejó, L.A., Lescaille, M. & Herrera-Peraza, R.A. 2012b. Tamaño y nutrientes de semillas en 32 especies arbóreas de un bosque tropical siempreverde de Cuba y su relación con el establecimiento de las plántulas. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana.* 32-33:181-204.
- Sánchez, J.A., Martínez, J., Pernús, M. & Barrios, D. 2017. Efecto de la temperatura y la iluminación sobre la germinación de semillas no dormantes de *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae). *Acta Bot. Cub.* 216: 116-121.
- Sánchez, J.A. & Pernús, M. 2018. Tratamientos de semillas. Pp. 5-54. En: Sánchez, J.A. & Furrázola, E. (Ed.) Ecotecnologías para la restauración ecológica: los tratamientos de semillas y micorrizas. Editorial Academia. La Habana, Cuba.
- Swagel, E.N., Bernhard, A.V.H. & Ellmore, G.S. 1997. Substrate water potential constraints on germination of the strangler fig *Ficus aurea* (Moraceae). *Am. J. Bot.* 84: 716-722.
- Sileshi, G. W. 2012. A critique of current trends in the statistical analysis of seed germination and viability data. *Seed Sci. Res.* 22: 145-159.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Ulloa-Ulloa, C., Acevedo-Rodríguez, P., Beck, S., Belgrano, M.J., Bernal, R., Berry, P.E., Brako, L., Celis, M., Davidse, G., Forzza, R.C., Gradstein, S.R., Hokche, O., León, B., León-Yáñez, S., Magill, R.E., Neill, D.A., Nee, M., Raven, P.H., Stimmel, H., Strong, M.T., Villaseñor, J.L., Zarucchi, J.L., Zuloaga, F.O. & Jørgensen, P.M. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614-1617.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliconia donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiol. Plant.* 56: 295-298.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. Pp. 209-235. En: Caldwell, M.M. & Pearcy, R.W. (Ed.). Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press. San Diego, CA., USA.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A., Vesk, P.A. & Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 125-159.
- Xu, J., Li, W., Zhang, C., Liu, W. & Du, G. 2017. The determinants of seed germination in an alpine/subalpine community on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecol. Eng.* 98: 114-122.
- Zalamea, P.C., Sarmiento, C., Arnold, A.E., Davis, A.S. & Dalling, J.W. 2015. Do soil microbes and abrasion by soil particles influence persistent and loss of physical dormancy in seeds of tropical pioneers? *Frontiers Plant Sci.* 5: 799. DOI: 10.3389/fpls.2014.00799.

ANEXO

Anexo 1. Resultados de los modelos lineales generalizados para los efectos principales especie, temperatura, potencial de agua, tratamiento pregerminativos y sus interacciones sobre la germinación final de *Guazuma ulmifolia*, *Cecropia schreberiana*, *Trichospermum lessertianum* e *Hibiscus elatus* bajo estrés

Annex 1. Results from generalized linear models for main effects of species, temperature, water potential, pregermination treatment and its interactions on final germination of *Guazuma ulmifolia*, *Cecropia schreberiana*, *Trichospermum lessertianum* and *Hibiscus elatus* under stress

Fuente de variación	X ²	p
Estrés hídrico		
Especie (A)	238,16	< 0,0001
Potencial de agua (B)	101,48	< 0,0001
Tratamiento pregerminativo (C)	1446,79	< 0,0001
A × B	3,01	0,49
A × C	31,21	< 0,0001
B × C	21,82	< 0,0001
A × B × C	30,24	< 0,0001
Estrés calórico		
Especie (A)	99,77	< 0,0001
Temperatura (B)	184,05	< 0,0001
Tratamiento pregerminativo (C)	760,69	< 0,0001
A × B	1,7	0,64
A × C	15,51	< 0,0001
B × C	64,72	< 0,0001
A × B × C	13,98	< 0,0001