Acta Botánica Cubana Vol. 217, No. 2, pp. 170-188 / 2018 Acceso abierto

‖ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN‖ www.revistas.geotech.cu/index.php/abc

Características regenerativas de árboles tropicales para la restauración ecológica de ecosistemas limítrofes al manglar

Regenerative characteristics of tropical trees for the ecological restoration of ecosystems bordering the mangrove

Jorge A. Sánchez*, Mayté Pernús, Yamir Torres-Arias, Eduardo Furrazola, Ramona Oviedo y Julio C. Álvarez

Palabras clave: clases de dormancia, germinación, humedal tropical, plantas nativas, semillas tolerantes a desecación
Key words: desiccation-tolerant seeds, dormancy classification, germination, native plants, tropical wetland

Recibido: 18/04/2018 Aceptado: 25/06/2018

RESUMEN

La restauración de humedales costeros al sur del occidente de Cuba constituye una prioridad por el grado de degradación que han sufrido. Para recuperar dichos ecosistemas, la restauración ecológica con base a la siembra de plantas nativas constituye un camino adecuado; aunque se conoce muy poco sobre los mecanismos regenerativos de las especies típicas de formaciones vegetales cercanas al manglar (bosques y herbazales de ciénagas, bosques de galerías, bosques semideciduos). En el presente estudio se brindan características de semillas, clases de dormancia, tratamientos pregerminativos, requerimientos germinativos, rasgos de fenología y de plántulas de 32 especies arbóreas útiles en proyectos de restauración para áreas costeras de las provincias de Artemisa y Mayabeque al sur de Cuba. También se determinó la tolerancia a la desecación de las semillas y posible conducta de almacenamiento a partir de dos modelos probabilísticos con base a datos biométricos, un esquema predictivo que combina peso fresco de mil semillas y contenido de humedad de la semilla en la dispersión, así como la información contenida en la base de datos del *Royal Botanic Gardens Kew* y literatura científica. Los rasgos de regeneración difirieron entre especies y reflejaron las señales necesarias para la germinación y establecimiento de las plántulas. Con relación a la conducta de almacenamiento, 26 especies fueron tolerantes a la desecación (ortodoxas) y seis sensibles a la desecación (recalcitrantes). Además, un enfoque funcional con rasgos de semillas permitió identificar tres tipos funcionales de plantas. Se discuten posibles consecuencias de los resultados en la conservación y restauración ecológica.

ABSTRACT

The restoration of the coastal wetlands of southern western Cuba is a priority because of the degree of degradation they have suffered. To recover these ecosystems, the ecological restoration based on the planting of native plants constitutes an adequate path; although very little is known about the regenerative mechanisms of species typical of plant formations near the mangrove (forests and herbazales of swamps, gallery forests, semi-deciduous forests). In the present study, seed characteristics, germination requirements, dormancy classes, pregermination treatments, phenology and seedling traits of 32 tropical tree species useful in restoration projects for coastal areas of the provinces of Artemisa and Mayabeque in southern Cuba are provided. The tolerance to the desiccation of the seeds and their possible storage behavior was also determined from two probabilistic models based on biometric data, a predictive scheme that combines fresh weight of a thousand seeds and moisture content of the seed in the dispersion, as well as the information contained in the Royal Botanic Gardens Kew database and scientific literature. Regeneration traits differed between species and reflected the signals needed for germination and establishment of seedlings. Regarding the storage behavior, 26 species were desiccation tolerant (orthodox) and six desiccation sensitive (recalcitrant). In addition, a functional approach with only seed traits allowed the identification of three functional types of plants. Possible consequences of the results in the conservation and ecological restoration are discussed.

* Autor para correspondencia: jasanchez@ecologia.cu, Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Carretera Varona 11835, e/ Oriente y Lindero, Calabazar, Boyeros, La Habana 19, C.P. 11900. La Habana, Cuba.

INTRODUCIÓN

Los humedales tropicales albergan una importante biodiversidad y proveen funciones ecológicas esenciales que son de gran importancia para las comunidades humanas, como son el control de las inundaciones, la depuración del agua y la producción primaria; por tanto, constituyen importantes áreas de conservación. Sin embargo, en las últimas décadas a nivel mundial estos ecosistemas han sufrido significativos cambios de origen antrópico que afectan considerablemente su biodiversidad, ecosistemas y los servicios que ofrecen al ambiente y al hombre (Yang *et al*., 2016; Igu, 2017).

De esta realidad Cuba no escapa, a pesar de los grandes esfuerzos que se han realizado para conservar nuestras formaciones boscosas (Menéndez y Guzmán, 2006; Borroto-Páez *et al*., 2007). En particular, en los humedales del sur de las provincias de Artemisa y Mayabeque existen grandes afectaciones de la franja del manglar y de sus formaciones vegetales adyacentes, como son los bosques y herbazales de ciénagas, bosques semideciduos y bosques secundarios (Menéndez y Guzmán, 2011). Entre los principales problemas ambientales que afectan dicha región se destacan la ocurrencia de eventos meteorológicos extremos y la elevación del nivel de mar, y entre los antrópicos sobresalen la canalización de las aguas, el cambio de uso de la tierra para fines agrícolas y el incremento de especies exóticas invasoras (Menéndez y Guzmán, 2011).

Lo anterior demuestra la necesidad de implementar acciones de restauración ecológica para recuperar estos valiosos ecosistemas del occidente del archipiélago cubano. Dentro de esta línea de pensamiento se enmarca el proyecto “Manglar Vivo”, que desde el 2014 comenzó a implementarse en el litoral sur de las provincias de Artemisa y Mayabeque, con la ayuda del Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD). Entre las acciones de este proyecto se contempla fortalecer la regeneración natural, la creación de plantaciones mixtas con especies nativas, la eliminación de las especies exóticas invasoras y el enriquecimiento de fragmentos de hábitats para la recuperación de los ecosistemas con un enfoque de paisaje, tal como se sugiere para grandes extensiones de tierra (Chazdon y Guariguata, 2016). Sin embargo, muy poca diversidad de plantas nativas cubanas se siembra en los viveros forestales y plantaciones del proyecto (ca., 20 especies), y poco se conoce sobre los mecanismos germinativos de las especies nuevas que se recomiendan para restaurar de acuerdo a su línea base. Incluso, muchas de estas especies no existen en la zona del proyecto, aunque fueron parte de su flora primaria (Ramona Oviedo, datos no publicados). Tampoco se sabe mucho sobre el proceso de colecta y obtención de frutos/semillas, y menos de su conducta de almacenamiento, como sucede para especies arbóreas de otras regiones de Cuba (Sánchez *et al*., 2011) y para muchos países en vías de desarrollo del Neotrópico (León-Lobos *et al*., 2012; Meli *et al*., 2014). Aunque también esta situación se ha registrado en los llamados países desarrollados (e.g., Ladouceur *et al*., 2018).

Con los estudios de biología (o mecanismos) de regeneración de las plantas no solo se identifican los requerimientos germinativos de cada especie, sino también los filtros ambientales que contribuyen a la permanencia o exclusión de las especies en un hábitat en particular (Baskin y Baskin, 2014; Erickson *et al*., 2017; Barak *et al*., 2018). También dichas investigaciones permiten conocer los mecanismos de coexistencia de las especies en condiciones naturales y su comportamiento frente a los posibles escenarios ambientales inducidos por el cambio climático (Sánchez *et al*., 2015a; Jiménez-Alfaro *et al*., 2016). De este modo, el mejor entendimiento de los rasgos de semillas y sus efectos sobre la germinación, la emergencia y el establecimiento de las plantas, ayudarán a hacer más predecibles y exitosos los resultados de los proyectos de restauración (Young *et al*., 2017; Barak *et al*., 2018; Kildisheva *et al*., 2018).

Por su parte, la identificación de la sensibilidad a la desecación de las semillas también ofrecerá información valiosa sobre la ecología de regeneración de las plantas y su posible conservación *ex situ* y posterior empleo de forma sostenible en programas de restauración (Tweddle *et al*., 2003; León-Lobos *et al*., 2012; Wyse y Dickie, 2018). Por consiguiente, el primer paso para la conservación de las semillas es determinar su sensibilidad a la desecación. Con base a las respuestas a la desecación, las semillas se dividen principalmente en dos categorías: semillas ortodoxas (i.e., tolerantes a la desecación) y recalcitrantes (i.e., sensibles a la desecación) (Roberts, 1973). Las ortodoxas pueden ser almacenadas después de su deshidratación bajo un amplio rango de condiciones ambientales; pero las semillas recalcitrantes no toleran la deshidratación y por consiguiente, se hace muy difícil su conservación por métodos tradicionales en bancos de germoplasmas (Ellis *et al*., 2007). Existe un tercer grupo de semillas que se reconocen como intermedias. Como su nombre lo indica, su comportamiento es intermedio entre las recalcitrantes y las ortodoxas (Hong y Ellis, 1996), pero son tolerantes a la desecación. Por tanto, para algunos autores (e.g., Tweddle *et al*., 2003; Conserva *et al*., 2013) desde un punto de vista ecológico estas semillas también son ortodoxas, lo que implica que pueden ser almacenadas por un tiempo.

En este contexto, el objetivo del presente trabajo fue brindar información sobre características morfológicas de semillas, requerimientos de germinativos, clases de dormancia, tratamientos pregerminativos, tolerancia a la desecación y posible conducta de almacenamiento, rasgos de fenología y plántulas de 32 especies arbóreas útiles en proyectos de restauración ecológica de áreas costeras de las provincias de Artemisa y Mayabeque al sur de Cuba. También se exploró un enfoque funcional con base solo a rasgos de semillas para identificar tipos funcionales de plantas, y se discuten posibles consecuencias de los resultados en la conservación y restauración ecológica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y sito de colecta

Las 32 especies estudiadas son componentes de la flora primaria de los ecosistemas del sur de las provincias Artemisa (22º 42' N, 82º 28' W) y Mayabeque (22º 40' N, 82º 09' W) y también de otros territorios de Cuba (**Tabla 1**). Estas especies se recomendaron por el Grupo de Especialistas de Plantas del Proyecto Manglar Vivo (https://manglarvivo.wordpress.com/about/) para su reintroducción y recuperación de ecosistemas limítrofes al manglar (bosques de ciénagas, bosques semideciduos y complejos de vegetación). Los estudios se realizaron con semillas frescas recolectadas en la parte norte de la provincia de Artemisa.

Por su parte, las áreas de intervención del proyecto presentan un régimen de lluvia anual entre 1200-1400 mm, con una pronunciada estación seca desde diciembre hasta marzo, como sucede en la mayoría del territorio cubano (Planos *et al*., 2013) y la temperatura media anual es de 24ºC. Los nombres de las plantas y familias botánicas se establecieron por Acevedo-Rodríguez y Strong (2012); se reconocieron 17 familias botánicas y tres especies fueron endemismos cubanos. De acuerdo a las estrategias de regeneración propuestas por Herrera-Peraza *et al*. (2016), cuatro especies son pioneras, 26 son no pioneras y para dos no se conoce su estrategia regenerativa. Con relación a la preferencia del hábitat, seis especies prefieren hábitats húmedos, siete hábitats secos y 19 son indiferentes al hábitat; es decir, estas últimas pueden ocupar indistintamente hábitats secos y húmedos (Herrera-Peraza *et al*., 2016).

Rasgos de semillas y conducta de almacenamiento

A cada unidad de dispersión (semilla/fruto), que se denominaron en lo adelante como semilla, se le determinaron los siguientes rasgos: masa fresca total (mg), masa seca total (mg) y contenido de humedad inicial (%). La masa fresca se determinó mediante el pesaje individual de las semillas en una balanza (Sartorius con precisión 10^{4-}g). La masa seca de las semillas y su contenido de humedad inicial (con base al peso fresco) se obtuvieron a partir del secado de las semillas durante 17 horas en una estufa a 103 ± 2°C, según las normas del ISTA (2007). Estas variables se calcularon individualmente para cada semilla en una muestra de 100 semillas. Para calcular la fracción (o asignación) de la masa seca de la semilla destinada a las cubiertas seminales (testa/endocarpo) o reservas (embrión/endospermo) se dividió el valor de cada componente seminal entre la masa seca total de la semilla (Sánchez *et al*., 1997; 2009; Daws *et al*., 2005). Los valores resultantes de la fracción de las reservas se multiplicaron por 100 para facilitar la interpretación de los datos.

Para la determinación de la conducta de almacenamiento de las semillas se aplicaron dos modelos probabilísticos que midieron la sensibilidad/tolerancia a la desecación de las semillas con base a datos biométricos (Daws *et al*., 2006; Pelissari *et al*., 2018). Estos modelos fueron validados en especies arbóreas tropicales con un amplio rango de masa de la semilla (0.01 mg a 24 g) y por su robustez biológica se proponen para predecir de forma rápida la conducta de almacenamiento.

La sensibilidad/tolerancia a la desecación según el modelo propuesto por Daws *et al.* (2006) (modelo 1) se calculó por la siguiente fórmula:

$$P(D-S) = \frac{e^{3,269-9,974a+2,156b}}{1+e^{3,269-9,974a+2,156b}}$$

Donde *a* representó la fracción de la masa seminal destinada a las cubiertas seminales (MSC) y *b* es el $\log_{10}$ de la masa seca total de la semilla. Ambas variables se determinaron como se describió previamente.

Por su parte, para aplicar el modelo propuesto por Pelissari *et al*. (2018) (modelo 2) se empleó la siguiente fórmula:

$P^{(TD)}$ = 1/(1+EXP (-0.1627245* *A* +1.372784 * *B* - 0.4599876 * *C* + 4.348336)), donde *A* representó el contenido de agua de la semilla; *B* la MSC y *C* es la masa seca total de la semilla.

Para ambos índices, con valores de $P > 0.5$ se considera probable que las semillas sean sensibles a la desecación, y para $P < 0.5$, se considera probable que sean tolerantes a la desecación.

También en la identificación de la conducta de almacenamiento de las semillas se utilizó la metodología predictiva de combinación de múltiples rasgos propuesta

Tabla 1. Nombres científicos, comunes, familias botánicas, estrategias de regeneración (P, Pionera; NP, No pionera) y preferencias por el hábitat de las 32 especies arbóreas estudiadas. DND, datos no disponibles.
Table 1. Scientific, common names, botanical families and regeneration strategies (P, Pioneer species; NP, Non-pioneer species) and preference for habitats of the 32 tree species studied. DND, data not available.

Especies	Nombre	Familia	Estrategia	Preferencia
Abarema glauca (Urb.) Barneby & J.W. Grimes	Abey	Fabaceae	NP	Indiferente
Andira inermis (W. Wright) DC.	Yaba	Fabaceae	NP	Indiferente
Annona glabra L.	Bagá	Annonaceae	NP	Húmedo
Bucida buceras L.	Júcaro	Combretaceae	NP	Húmedo
Bursera simaruba (L.) Sarg.	Almácigo	Burseraceae	NP	Indiferente
Calophyllum brasiliense Cambess.	Ocuje	Clusiaceae	NP	Indiferente
Cedrela odorata L.	Cedro	Meliaceae	P	Indiferente
Chrysobalanus icaco L.	Icaco	Chrysobalanaceae	NP	Seco
Clusia rosea Jacq.	Copey	Clusiaceae	NP	Indiferente
Coccoloba diversifolia Jacq.	Uvilla	Polygonaceae	NP	Indiferente
Coccoloba uvifera (L.) L.	Uva caleta	Polygonaceae	NP	Seco
*Cojoba arborea (*L.) Britton & Rose	Moruro rojo	Fabaceae	NP	Húmedo
Colubrina arborescens (Mill.) Sarg.	Bijáguara	Rhamnaceae	NP	Seco
Cordia collococca L.	Ateje	Boraginaceae	NP	Indiferente
Cordia gerascanthus L.	Varía	Boraginaceae	P	Indiferente
Cupania americana L.	Guara	Sapindaceae	NP	Indiferente
Cupania glabra Sw.	Guara	Sapindaceae	NP	Indiferente
Ehretia tinifolia L.	Roble prieto	Boraginaceae	NP	Indiferente
Erythroxylum confusum Britton	Arabo colorado	Erythroxylaceae	NP	Indiferente
Espadaea amoena A. Rich.*	Rascabarriga	Solanaceae	DND	Seco
Genipa americana L.	Jagua	Rubiaceae	NP	Seco
Guarea guidonia (L.) Sleumer	Yamao	Meliaceae	NP	Húmedo
Haematoxylum campechianum L.	Palo negro	Fabaceae	NP	Seco
Lysiloma sabicu Benth.	Sabicú	Fabaceae	NP	Indiferente
Pseudosamanea cubana (Britton & Rose) Barneby & J.W.*	Bacona	Fabaceae	NP	Seco
Sideroxylon foetidissimum Jacq.	Jocuma	Sapotaceae	NP	Indiferente
Sideroxylon salicifolium (L.) Lam.	Almendrillo	Sapotaceae	NP	Indiferente
Swietenia mahagoni (L.) Jacq.	Caoba antillana	Meliaceae	NP	Indiferente
Tabebuia angustata Britton	Roble blanco	Bignoniaceae	P	Húmedo
Tabebuia leptoneura Urb.*	Roble blanco	Bignoniaceae	DND	Húmedo
Zanthoxylum elephantiasis Macfad.	Bayúa	Rutaceae	NP	Indiferente
Zanthoxylum martinicense (Lam.) DC.	Ayúa	Rutaceae	P	Indiferente

*Endemismos cubanos.

por Hong y Ellis (1996). De acuerdo a estos autores, se tomaron como especies sensibles a la desecación aquellas que presentaron un peso fresco de mil semillas > 500 g y un contenido de humedad > 30%.

Finalmente, la efectividad de todas las metodologías empleadas para predecir la conducta de almacenamiento de las semillas se comprobó con la información contenida en la base de datos de libre acceso (http://data.kew.org/sid/) del *Royal Botanic Gardens Kew* (2016). Según la información disponible para cada especie en la base de datos, la respuesta a la desecación se dividió en dos categorías de almacenamiento: recalcitrantes (sensibles a la desecación) y ortodoxas (tolerantes a la desecación). Igualmente, para esta clasificación se emplearon resultados disponibles en literatura científica a nivel de género o familia, dado que la sensibilidad/tolerancia a la desecación es un rasgo filogenéticamente conservado en estos niveles taxonómicos (Wyse y Dickie, 2018).

Tipos de plántulas

Para la identificación de los tipos de plántulas se sembraron individualmente semillas recién germinadas en envases plásticos de color blanco (capacidad: 0.85 dm^3), que contenían arena gruesa de río (3.5 mm de diámetro máximo del grano). Los experimentos de siembra se realizaron en condiciones de vivero en áreas del Instituto de Ecología y Sistemática (23° 01' N, 82° 21' W), La Habana, Cuba. El riego fue diario y se utilizaron 25 réplicas por especie. El tipo funcional de plántula se identificó según las cinco categorías propuestas por Garwood (1996).

Germinación y clases de dormancia

En 28 especies los datos de germinación se obtuvieron de experimentos de laboratorio realizados en cámaras de crecimiento (FRIOCEL 111L, Alemania) (J. A. Sánchez, datos no publicados). Para ello, se diseñó un experimento de clasificación simple con arreglo factorial de los tratamientos que simuló las variaciones de luz y de temperatura que puede sufrir el suelo. Se ensayaron cinco condiciones de temperatura y dos de iluminación, para un total de diez tratamientos en cada especie. La respuesta germinativa se obtuvo a temperatura constante de 25ºC y en régimen de temperatura alterna de 25/30ºC, 25/35ºC, 25/40ºC y 25/45ºC (8 horas para la temperatura más alta del termoperíodo y 12 horas a 25ºC, con transición entre estas de 4 horas). Los tratamientos de iluminación para todas las temperaturas fueron: exposición a la luz (8 horas de aproximadamente 40 mmol m^{-2} s^{-1}, longitud de 400-700 nm) coincidente con el período de mayor temperatura dentro de cada tratamiento y oscuridad constante, que se logró envolviendo las placas en dos capas de papel de aluminio. Se utilizaron por tratamiento cinco réplicas de 25 semillas cada una. La siembra se realizó sobre papel de filtro en placas de Petri de 9 o 15 cm de diámetro, en dependencia del tamaño de la semilla. En el caso de las semillas iluminadas, el conteo de germinación se efectuó diariamente, entre 30 a 90 días, en dependencia de la especie. El conteo de la germinación de las semillas expuestas a condiciones continuas de oscuridad total se evaluó tres días después de haber concluido la germinación a la luz. El criterio para la germinación fue la emergencia de la radícula. Se determinaron el porcentaje de germinación final a la luz y a la oscuridad. En las semillas germinadas a la luz se determinó además el día de inicio de la germinación.

Se consideró que la especie poseía semillas dormantes cuando su germinación comenzó después de 28 días en condiciones óptimas de germinación (Baskin y Baskin, 2014), si al menos un 20% de las semillas permanecieron vivas y sin germinar al final del experimento (Sánchez *et al*., 2015b), o si las semillas no se hidrataron. Posteriormente, las especies con semillas dormantes se clasificaron por el sistema de clases de dormancia propuesto por Baskin y Baskin (2014). En los casos donde la germinación fue baja se aplicaron diferentes tratamientos pregerminativos, de acuerdo a las características de las cubiertas de las semillas y tipos de dormancia identificados.

En las especies que se recolectaron pocas semillas (*Abarema glauca*, *Annona glabra*, *Erythroxylum confusum* y *Tabebuia angustata*) la información sobre germinación y tratamientos pregerminativos se obtuvo de la literatura científica. La clase de dormancia para este grupo de especies se estimó a partir de sus características seminales externas e internas y también de lo conocido para el género o familia botánica, como proponen Baskin y Baskin (2014) para el caso de especies con poca información sobre su germinación.

Tipos funcionales de plantas y análisis estadístico

Se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) para establecer las relaciones multivariantes entre los rasgos regenerativos estudiados y la identificación de tipos funcionales de plantas. Todas las variables se transformaron por $\log_{10}$ para corregir la falta de homogeneidad de varianza y de normalidad. El ACP se realizó a partir de una matriz de correlación y el significado de las variables se determinó por el círculo de correlación interno propuesto por Fariñas (1996). El tamaño del círculo se definió por los valores de r (coeficiente de correlación) para el tamaño de la muestra (n = 32 especies) menos dos grados de libertad (n-2). Para la confección de la matriz se utilizó el valor promedio de cada variable por especie. En el caso de la variable sensibilidad a la desecación se utilizaron los resultados

del modelo propuesto por Pelissari *et al*. (2018). Los grupos formados por el ACP se verificaron por medio de un análisis de varianza multivariado sobre permutaciones (PERMANOVA) y las diferencias entre grupos se comprobaron por la prueba de corrección de Bonferroni. Este análisis también se aplicó para determinar posibles diferencias entre los rasgos funcionales de semillas por preferencia de las especies al hábitat. Los PERMANOVA se realizaron con el valor medio de cada especie (tomado como réplica) y por una matriz de distancia euclidiana, después de 9999 permutaciones. Se empleó un ANOVA de clasificación simple para determinar diferencias entre conducta de almacenamiento (recalcitrantes *vs.* ortodoxas) para características morfofisiológicas. Por último, la asociación entre los rasgos se estableció mediante el coeficiente de correlación lineal de Pearson. El nivel de significación fijado fue de $P \leq 0.05$ para todas las pruebas. Los análisis se realizaron en el programa PAST versión 3.18.

RESULTADOS

Rasgos de semillas y conducta de almacenamiento

Los rasgos de las semillas mostraron una amplia variabilidad entre especies, al igual que la conducta de almacenamiento y tipos de plántulas (**Tabla 2**). El peso fresco promedio de mil semillas fue 514.2 g, con un valor máximo de 9790.9 g para *Andira inermis* y mínimo de 5.14 g en *Genipa americana*. El contenido de humedad inicial de las semillas (CH) presentó un valor promedio de 17.2% (máximo 52.2% en *Cojoba arborea* y mínimo 5.4% en *Cedrela odorata*). La masa seca promedio (MS) de las semillas mostró una variabilidad desde 5932.9 mg (*A. inermis*) a 4.62 mg (*G. americana*) y un valor promedio de 390.0 mg. Por su parte, la distribución de biomasa a las estructuras de las cubiertas (testa/endocarpo; MSC) presentó un valor promedio de 0.45, un máximo de 0.91 (*Ehretia tinifolia*) y un mínimo de 0.024 (*C. arborea*). La asignación de reservas a las semillas (embrión/ endospermo; MSR) presentó un valor promedio de 54.9%, un máximo de 97.5% (*C. arborea*) y un mínimo de 8.5% (*E. tinifolia*).

Los modelos predictivos de sensibilidad / tolerancia a la desecación evidenciaron una gran variabilidad entre especies también, obteniéndose valores desde 0.98 (*C. arborea*) hasta 0.0001 (*E. tinifolia*) (**Tabla 2**). El modelo que utilizó la MSC y la MS (modelo 1) identificó cuatro especies con semillas sensibles a la desecación (SD) y 28 especies con semillas tolerantes a la desecación (TD). En cambio, el modelo que empleó el CH más la MSC y la MS (modelo 2) identificó seis especies SD y el resto TD (26). De acuerdo a este último modelo, las especies que fueron clasificadas como recalcitrantes presentaron significativamente ($P < 0.001$) mayor CH (38.2 ± 3.9%) (media ± EE), MS (1358.8 ± 801.5 mg) y MSR (74.9 ± 4.3%) que las ortodoxas (11.2 ± 1.0%; 118.8 ± 46.5 mg; 49.3 ± 4.3%, respectivamente). En cambio, las semillas ortodoxas asignaron significativamente ($P < 0.05$) mayor biomasa a las estructuras de cubiertas (MSC) (0.51 ± 0.04) que las recalcitrantes (0.25 ± 0.04). Por su parte, de acuerdo al criterio múltiple del peso fresco de mil semillas (500 g) y el contenido de humedad (> 30%) solo cuatro especies pueden catalogarse como SD o recalcitrantes (*A. inermis*, *Calophyllum brasiliense*, *Cojoba arborea* y *Guarea guidonia*). Las semillas frescas de *Chrysobalanus icaco* y de *Sideroxylon foetidissimum* presentaron un peso de mil semillas > 500 g, pero su contenido de humedad fue inferior al 30% (13.5% y 20.6%, respectivamente). En cambio, las semillas frescas de *Cupania americana* y *Cupania glabra* presentaron contenido de humedad > 40%, y pesos frescos de mil semillas inferiores a 300 g. Según la información disponible en la base de datos del *Royal Botanic Gardens Kew* (2016) y la literatura científica existente sobre la conducta de almacenamiento de las semillas, seis especies se comportaron como recalcitrantes, seis como ortodoxas, y para 14 especies la información que existe no fue concluyente como semillas ortodoxas (10 especies), ni como recalcitrantes (cuatro especies). Además, para seis especies no existieron datos sobre su conducta de almacenamiento.

Tipos de plántulas

Se presentaron los cinco tipos de plántulas, los más comunes fueron el fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos (FEF, 15 especies), el criptocotilar hipogea con cotiledones de reservas (CHR, ocho especies) y el fanerocotilar epigea con cotiledones de reservas (FER, seis especies). El tipo fanerocotilar hipogea con cotiledones de reserva (FER) solo se presentó en *C. arborea* y el criptocotilar epigea con cotiledones de reservas (CER) apareció en *Clusia rosea* y en *S. foetidissimum*.

Germinación y clases de dormancia

El día de inicio de la germinación (DIG) presentó un valor promedio de 17.2 días (máximo 49.3 días en *Sideroxylon salicifolium* y mínimo de un día en *C. arborea*) (**Tabla 3**). El porcentaje de germinación final (PGF) de las semillas intactas abarcó un rango desde 100% (*G. americana*) hasta 11% (*S. foetidissimum*) y un valor promedio de 65.0%. El rango óptimo de temperatura para la germinación de 16 especies fue 25/30ºC, en diez especies fue 25/35ºC y en tres especies 25ºC. Solo una especie respondió mejor a 25/40ºC. Para las especies donde se obtuvo información sobre sus requerimientos a la luz, 18 fueron indiferentes a las condiciones de luz (germinan igual a la luz que a la oscuridad) y tres

Tabla 2. Rasgos de semillas, conducta de almacenamiento y tipos de plántulas de las 32 especies estudiadas. PMS, peso de mil semillas; CH, contenido de humedad; MS, masa seca; MSC, distribución de biomasa a las cubiertas; MSR, asignación de reservas a las semillas; *P*(D-S) y $P^{(TD)}$, índices de sensibilidad/tolerancia a la desecación propuestos por Daws *et al*. (2006) y Pelissari *et al.* (2018) respectivamente; TP, tipos de plántulas: FEF, fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos; FER, fanerocotilar epigea con cotiledones de reservas; FHR, fanerocotilar hipogea con cotiledones de reservas, CHR, criptocotilar hipogea con cotiledones de reservas; CER, criptocotilar epigea con cotiledones de reservas. Sombreado aparecen los resultados de la conducta de almacenamiento según los distintos métodos empleados: M1, modelo de Daws *et al*. (2006); M2, modelo de Pelissari *et al*. (2018); H & E, modelo de Hong y Ellis (1996); Kew & L, información del *Royal Botanic Gardens Kew* (2016) y la literatura. En negrita aparecen las especies con conducta de almacenamiento bien conocida. TD, tolerante a la desecación; SD, sensible a la desecación; DND, datos no disponibles; ?, la información que existe no es concluyente.

Table 2. Seed traits, storage behavior and seedling types of the 32 species studied. PMS, weight of a thousand seeds; CH, moisture content; MS, dry mass; MSC, distribution of biomass to the covers; MSR, allocation of reserves to seeds; *P*(D-S) and $P^{(TD}$, sensitivity/tolerance indexes to desiccation proposed by Daws *et al*. (2006) and Pelissari *et al*. (2018) respectively; TP, seedling types: FEF, phanerocotylar epigeal-foliaceous; FER, phanerocotilar epigeal reserve; FHR, phanerocotylar hypogeal reserve, CHR, cryptocotylar hypogeal reserve; CER, cryptocotylar epigeal reserve. Shading shows the results of the storage behavior according to the different methods used: M1, model by Daws *et al*. (2006); M2, model by Pelissari *et al*. (2018); H & E, model of Hong and Ellis (1996); Kew & L, information from the Royal Botanic Gardens Kew (2016) and the literature. In bold, species with well-known storage behavior appear. TD, tolerant to desiccation; SD, sensitive to desiccation; DND, data not available; ?, the information that exists is not conclusive.

Especies	PMS (g)	CH (%)	MS (mg)	MSC	MSR (%)	*P* (D-S)	$P^{(TD)}$	M 1	M 2	H & E	Kew & L	TP
Abarema glauca	49.26	7.99	45.32	0.240	75.99	0.1169	0.0337	TD	TD	TD	DND	FER
Andira inermis	**9 790.92**	**39.40**	**5 932.92**	**0.363**	**63.67**	**0.7884**	**0.9865**	**SD**	**SD**	**SD**	**Recalcitrante**	**CHR**
Annona glabra	295.48	18.43	241.02	0.308	69.14	0.2432	0.1596	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF
Bucida buceras	**12.01**	**9.82**	**10.83**	**0.804**	**19.57**	**0.0001**	**0.0209**	**TD**	**TD**	**TD**	**Ortodoxa**	**FEF**
Bursera simaruba	110.66	8.79	100.93	0.704	29.54	0.0027	0.0211	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF
Calophyllum brasiliense	**3 175.99**	**36.57**	**2 014.72**	**0.341**	**65.82**	**0.6280**	**0.8871**	**SD**	**SD**	**SD**	**Recalcitrante**	**CHR**
Cedrela odorata	**19.65**	**5.39**	**18.59**	**0.541**	**45.83**	**0.0028**	**0.0147**	**TD**	**TD**	**TD**	**Ortodoxa**	**FEF**
Chrysobalanus icaco	1 091.12	13.58	943.73	0.374	62.52	0.3739	0.0982	TD	TD	TD	Recalcitrante ?	CHR
Clusia rosea	21.47	17.04	17.81	0.116	88.32	0.1598	0.1510	TD	TD	TD	Recalcitrante ?	CER
Coccoloba diversifolia	50.75	18.33	47.02	0.410	58.62	0.0245	0.1293	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF
Coccoloba uvifera	422.2	21.40	331.82	0.387	61.23	0.1647	0.2236	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF
Cojoba arborea	**1 297.86**	**52.27**	**619.34**	**0.025**	**97.51**	**0.9290**	**0.9880**	**SD**	**SD**	**SD**	**Recalcitrante**	**FHR**
Colubrina arborescens	**14.07**	**7.17**	**13.06**	**0.763**	**23.63**	**0.0002**	**0.0144**	**TD**	**TD**	**TD**	**Ortodoxa**	**FEF**
Cordia collococca	140	11.07	124.49	0.785	21.47	0.0015	0.0275	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF
Cordia gerascanthus	46.25	8.51	42.31	0.511	48.85	0.0083	0.0254	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF

Tabla 2. Rasgos de semillas, conducta de almacenamiento y tipos de plántulas de ...Cont.
Table 2. Seed traits, storage behavior and seedling types of ...Cont.

Especies	PMS (g)	CH (%)	MS (mg)	MSC	MSR (%)	*P* (D-S)	*P* (TD)	M 1	M 2	H & E	Kew & L	TP
Cupania americana	**274.15**	**43.51**	**154.86**	**0.269**	73.06	**0.2386**	**0.9194**	**TD**	**SD**	**TD**	**Recalcitrante**	**CHR**
Cupania glabra	**258.59**	**41.85**	**150.36**	**0.206**	**79.38**	**0.3636**	**0.9045**	**TD**	**SD**	**TD**	**Recalcitrante**	**CHR**
Ehretia tinifolia	**33.2**	**8.43**	**30.40**	**0.914**	**8.55**	**0.0001**	**0.0145**	**TD**	**TD**	**TD**	**Ortodoxa**	**FEF**
Erythroxylum confusum	31.84	7.03	29.60	0.561	43.88	0.0036	0.0187	TD	TD	TD	DND	FER
Espadaea amoena	77.69	25.71	57.71	0.277	72.29	0.1030	0.3732	TD	TD	TD	DND	CHR
Genipa americana	**5.14**	**10.14**	**4.62**	**0.562**	**43.72**	**0.0006**	**0.0302**	**TD**	**TD**	**TD**	**Ortodoxa**	**FEF**
Guarea guidonia	**619.04**	**35.63**	**398.51**	**0.237**	**76.30**	**0.5109**	**0.7871**	**SD**	**SD**	**SD**	**Recalcitrante**	**CHR**
Haematoxylum campechianum	19.12	6.58	17.86	0.346	65.38	0.0188	0.0231	TD	TD	TD	DND	FEF
Lysiloma sabicu	24.71	7.84	22.78	0.597	40.21	0.0020	0.0202	TD	TD	TD	DND	FER
Pseudosamanea cubana	52.67	6.36	49.32	0.402	59.77	0.0277	0.0210	TD	TD	TD	DND	FER
Sideroxylon foetidissimum	963.13	20.63	764.36	0.572	42.74	0.0637	0.1939	TD	TD	TD	Recalcitrante ?	CER
Sideroxylon salicifolium	55,52	11.35	49.22	0.536	46.38	0.0074	0.0386	TD	TD	TD	Recalcitrante ?	FEF
Swietenia mahagoni	**172.31**	**15.25**	**145.68**	**0.224**	**77.52**	**0.3167**	**0.1084**	**TD**	**TD**	**TD**	**Ortodoxa**	**CHR**
Tabebuia angustata	22.85	6.38	21.40	0.274	72.60	0.0446	0.0247	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FER
Tabebuia leptoneura	14.76	7.74	13.62	0.279	72.09	0.0283	0.0303	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FER
Zanthoxylum elephantiasis	64.84	9.11	58.93	0.828	17.17	0.0005	0.0184	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF
Zanthoxylum martinicense	10.03	10.08	9.02	0.649	35.03	0.0005	0.0267	TD	TD	TD	Ortodoxa ?	FEF

Tabla 3. Rasgos de germinación, clases de dormancia, tiempo de dispersión (meses de colecta) y tratamientos pregerminativos para especies de árboles. Simbología: L=D, germina igual a la luz que a la oscuridad; L>D, germina mejor a la luz que a la oscuridad. ND, no dormancia; PY, dormancia física; PD, dormancia fisiológica; MPD, dormancia morfofisiológica. Temperatura (ºC).

Table 3. Germination traits, dormancy classes, dispersion time (months of collection) and pregermination treatments for tree species. Legend: L = D, germinates equal to light than to darkness; L> D, germinates better in light than in darkness. ND, not dormancy; PY, physical dormancy; PD, physiological dormancy; MPD, morphophysiological dormancy. Temperature (ºC).

Especies	Inicio germinación (días)	Porcentaje germinación final	Temperatura óptima germinación	Exigencia luz	Clase de dormancia	Tiempo de dispersión	Tratamiento pregerminativo
Abarema glauca	11.5	75	---[1]	---	ND	F-M	Agua hirviendo 30 segundos
Andira inermis	31.7	70.6	25/35	L=D	PD	D-E-F	Escarificación mecánica total de las cubiertas
Annona glabra	25	70.0	25/30	---	MPD	J-A	Estratificación húmeda
Bucida buceras	19	80	25/35	L=D	ND	J-A-S	No requiere
Bursera simaruba	10.8	68.8	25/35	L=D	PD	D-E-F-M	Escarificación mecánica parcial o inmersión en agua 6 horas
Calophyllum brasiliense	26.8	79.3	25/30	L=D	PD	A-S-O-N	Escarificación mecánica total de las cubiertas
Cedrela odorata	2.49	90	25/30	L=D	ND	F-M-A	No requiere
Chrysobalanus icaco	21	50.0	25/30	L>D	PD	J-A-S	Escarificación mecánica parcial o total de las cubiertas
Clusia rosea	7.0	85	25/30	---	ND	J-J-A	No requiere
Coccoloba diversifolia	14.6	40	25	L=D	PD	N-D	Escarificación mecánica parcial
Coccoloba uvifera	25	80	25/30	---	PD	J-A-S	Inmersión en agua 12 horas
Cojoba arborea	1	96.6	25	L=D	ND	J-A-S	No requiere
Colubrina arborescens	7.5	49.4	25/35	L=D	PD	D-E-F	Escarificación mecánica total o agua hirviendo 30 segundos
Cordia collococca	8.5	72.0	25/35	L=D	PD	J-J-A-S	Inmersión en agua 12 horas
Cordia gerascanthus	15	78	25	---	ND	F-M-A	No requiere
Cupania americana	23.0	50.3	25/30	L=D	PD	A-M	Escarificación mecánica total
Cupania glabra	26.8	48.4	25/30	L=D	PD	M-A-M	Escarificación mecánica total
Ehretia tinifolia	11.6	35.4	25/35	L>D	PD	J-J	Escarificación mecánica parcial o inmersión en agua 6 horas
Erythroxylum confusum	23	72	25/30	---	ND	J-J-A	No requiere
Espadaea amoena	17	63.3	25/30	L=D	PD	M-J-J	No determinado

Tabla 3. Rasgos de germinación, clases de dormancia, tiempo de dispersión (meses de colecta) ...Cont.
Table 3. Germination traits, dormancy classes, dispersion time (months of collection) ...Cont.

Especies	Inicio germinación (días)	Porcentaje germinación final	Temperatura óptima germinación	Exigencia luz	Clase de dormancia	Tiempo de dispersión	Tratamiento pregerminativo
Genipa americana	18.6	100	25/30	L=D	ND	M-J-J	No requiere
Guarea guidonia	23.8	29.4	25/30	L=D	PD	J-J	No determinado
Haematoxylum campechianum	2	97.5	25/35	L=D	ND	A-M-J	No requiere
Lysiloma sabicu	10.0	72.8	25/35	L=D	PY	A-S-O	Agua hirviendo 30 segundos
Pseudosamanea cubana	16.2	39.1	25/35	L=D	PY	M-A	Escarificación en H_2SO_4 durante una hora
Sideroxylon foetidissimum	29.0	11.0	25/40	L=D	PD	D-E-F-M	Escarificación mecánica parcial (Ruptura de la testa)
Sideroxylon salicifolium	49.3	17.33	25/35	---	PD	E-F-M	Escarificación mecánica parcial o total
Swietenia mahagoni	14	95.0	25/30	---	ND	E-F-M-A	No requiere
Tabebuia angustata	7	90	25/30	---	ND	M-J-J	No requiere
Tabebuia leptoneura	7	82	25/30	---	ND	A-M	No requiere
Zanthoxylum elephantiasis	27.5	43.0	25/35	---	PD	O-N-D	Agua hirviendo 30 segundos
Zanthoxylum martinicense	19.0	28.8	25/30	L>D	PD	A-S-O-N	Inmersión en agua 6 horas

especies mostraron mejor respuesta a la luz (*C. icaco*, *E. tinifolia* y *Zanthoxylum martinicense*).

Según el DIG, el porcentaje de semillas dormantes obtenidos para cada especie en la condición de máxima germinación (datos no mostrados) y la información disponible en la literatura, en el presente trabajo semillas de 12 especies (37.5%) fueron no dormantes y 20 especies (62.5%) fueron dormantes. La dormancia fisiológica fue la más común, se presentó en 17 especies (*A. inermis*, *Bursera simaruba*, *Calophyllum brasiliense*, *Chrysobalanus icaco*, *Coccoloba diversifolia*, *C. uvifera*, *Colubrina arborescens*, *Cordia collococca*, *Cupania americana*, *C. glabra*, *Ehretia tinifolia*, *Espadaea amoena*, *G. guidonia*, *Syderoxylon foetidissimum*, *S. salicifolium*, *Zanthoxylum elephantiasis* y *Z. martinicense*) que representó el 85% dentro de las especies con semillas dormantes. En dos especies se presentó la dormancia física (*Lysiloma sabicu* y *Pseudosamanea cubana*) y en una especie se detectó la dormancia morfofisiológica (*A. glabra*). Con relación a la distribución de la dormancia por estación de dispersión, se encontró dormancia en ocho especies de las 13 dispersadas en la estación seca y en otras nueve especies de las 16 dispersadas en la llamada estación lluviosa. La dormancia también se halló en tres especies que dispersaron sus semillas tanto en la estación lluviosa como en la seca. Por su parte, en 11 especies no fue necesaria la aplicación de tratamientos pregerminativos para aumentar la germinación. El tratamiento más efectivo para eliminar dormancia fisiológica fue la escarificación mecánica total o parcial, con estos tratamientos se alcanzó > 80% de germinación final (datos no mostrados).

Asociación entre rasgos y tipos funcionales de plantas

Todas las variables estudiadas jugaron un papel significativo ($P < 0.05$) según el círculo de correlación interno (radio = 0.35) del espacio bidimensional definido por los dos primeros ejes o componentes principales, que explicaron el 78.5% de la variación total de los datos (**Fig. 1**). El vector correspondiente a cada variable indicó la dirección en que esta aumentó. De este modo se apreció, fundamentalmente, la formación de dos manojos de variables que se ubicaron hacia cuadrantes opuestos. El primer grupo de variables estuvo representado por la MS, el índice de sensibilidad a la desecación (ISD), el CH y la MSR que se correlacionaron positivamente con el

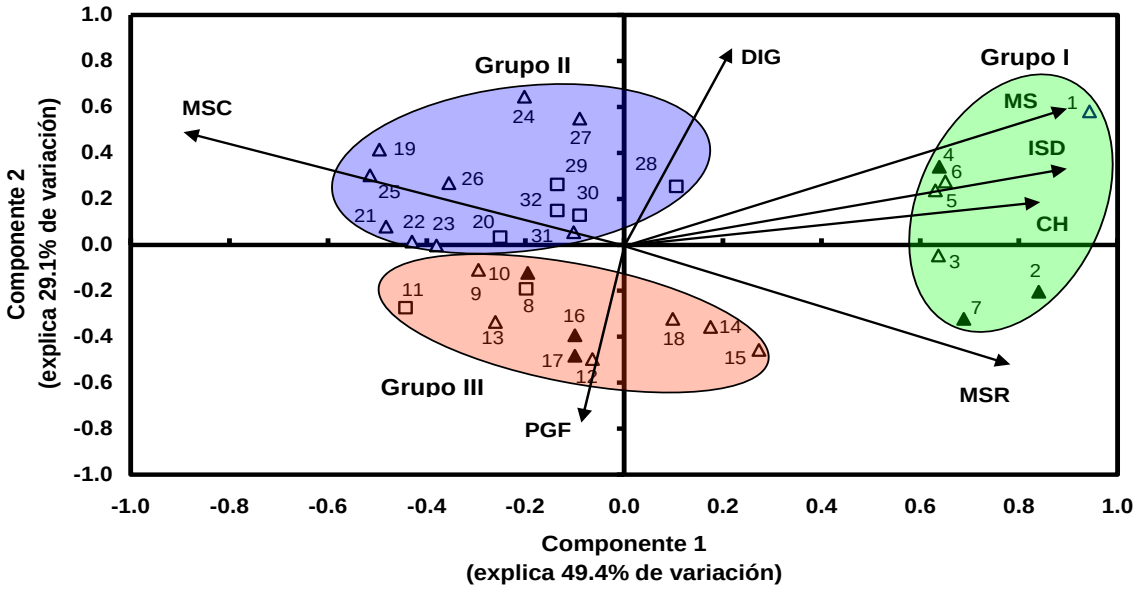

Figura 1. Gráfico dual de las variables y las especies (números). Significado de las variables: CH, contenido de humedad inicial de las semillas; MS, masa seca de la semilla; MSC, asignación de biomasa a las cubiertas; ISD, índice de sensibilidad a la desecación (calculado por el modelo de Pelissari *et al*., 2018); MSR, porcentaje de biomasa destinado a reservas seminales; DIG, día de inicio de la germinación; PGF, porcentaje de germinación final. Los símbolos corresponden a la preferencia de las especies por el hábitat: indiferente (Δ); húmedo (▲); seco (□). Los grupos I, II, III representan posibles tipos funcionales de plantas.

Figure 1. Dual graph of variables and species (numbers). Meaning of the variables: CH, initial moisture content of the seed; MS, dry seed mass; MSC, allocation of biomass to the coats; ISD, sensitivity to desiccation (for model from the Pelissari *et al*., 2018); MSR, percentage of biomass destined to seminal reserves; DIG, number of day until start germination; PGF, final germination percentage. The symbols correspond to the preference of the species for the habitat: indifferent (Δ); moist (▲); dry (□). Groups I, II, III represent possible functional types of plants.

primer componente hacia los cuadrantes I y II, y en una posición opuesta a este grupo de variables apareció la MSC en el cuadrante IV, que se correlacionó negativamente con el primer componente. El DIG se correlacionó positivamente con el segundo componente principal, mientras que el PGF se opone a este comportamiento. Al mismo tiempo, se obtuvo que en el primer componente las variables que más contribuyeron (i.e., correlación) a su formación fueron la MS (r = 0.92), el ISD (r = 0.87) y la MSC (r = 0.91) y en el segundo componente el DIG (r = 0.83). De las relaciones sugeridas por el ACP, solo los análisis de correlación de Pearson indicaron correlaciones significativas (P < 0.05) para las siguientes variables: MSC *vs.* CH, (r = -0.60); MSC *vs*. ISD, (r = -0.48); MSC *vs.* MSR, (r = -0.95); MS *vs*. CH, (r = 0.51); MS *vs*. ISD, (r = 0.61); CH *vs.* MSR, (r = 0.55); CH *vs*. ISD (r = 0.97); MSR *vs.* ISD, (r = 0.48); DIG *vs.* PGF, (r = -0.57) y DIG *vs.* MS, (r = 0.45). Entre las no significativas, quizás las más interesantes en comentar fueron las que no se establecieron entre la MS *vs*. MSC y la MS *vs.* MSR.

Tres tipos de configuraciones espaciales predominaron en el análisis dual de las especies y las variables (**Fig. 1**). Un primer grupo ecológico (Grupo I), lo constituyeron siete especies no pioneras (*Andira inermis*, *Annona glabra*, *Calophyllum brasiliense*, *Cojoba arborea, Cupania americana, C. glabra* y *G. guidonia*), que se ubicaron en el sentido donde aumentaron las variables MS, ISD, CH y MSR, y disminuyó la MSC. La mayoría de las especies que integraron el Grupo I presentaron dormancia seminal (85.7%) y una especie se dispersó durante la estación seca, tres durante la estación lluviosa y dos durante la estación seca y lluviosa. En este grupo, además, cinco especies presentaron plántulas con cotiledones de reservas (CHR o FHR) y solo *A. glabra* mostró plántulas con cotiledones foliáceos (FEF).

Por su parte, cerca del centroide del espacio bidimensional y alejado del Grupo I, hacia el cuadrante IV, apareció un segundo grupo funcional (Grupo II) que lo integraron 14 especies; de ellas, una especie fue pionera (*Z. martinicense*), 11 especies fueron no pioneras (*B. simaruba*, *Chrysobalanus icaco*, *Coccoloba diversifolia*, *C. uvifera*, *Colubrina arborescens*, *Cordia collococca*, *E. tinifolia*, *L. sabicu*, *P. cubana*, *Sideroxylon foetidissimum* y *S. salicifolium*) y para dos especies no se conoce su estrategia de regeneración (*Z. elephantiasis* y *E. amoena*). Las especies del Grupo II presentaron los máximos valores de la MSC, y valores medios para el resto de las variables empeladas. También las especies del Grupo II se caracterizaron por tener todas dormancia seminal (12 con dormancia fisiológica y dos con dormancia física) y siete especies se dispersaron durante la estación seca, seis durante la estación lluviosa y una durante la estación seca y lluviosa. En este grupo nueve especies presentaron plántulas con cotiledones del tipo FEF y cinco con cotiledones de reservas (FER, CHR o CER).

Finalmente, apareció el Grupo III constituido por 11 especies, de ellas tres fueron pioneras (*Cedrela odorata*, *Cordia gerascanthus* y *T. angustata*), siete fueron no pioneras (*A. glauca*, *Bucida buceras*, *C. rosea*, *E. confusum*, *G. americana*, *Haematoxylum campechianum* y *Swietenia mahagoni*) y una especie cuya estrategia de regeneración no se conoce (*Tabebuia leptoneura*). En este grupo las especies no presentaron dormancia seminal y su germinación fue rápida y alta. También presentaron los valores más bajos de MS y CH, y cuatro especies se dispersaron durante la estación seca y siete en la estación lluviosa.

El PERMANOVA confirmó que los grupos previamente constituidos por el ACP, mostraron diferencias significativas entre ellos (F = 7.41; P < 0.0021) (**Tabla 4**). Por tanto, pueden considerarse como tipos funcionales de plantas con síndromes o patrones de regeneración bien diferentes. Por su parte, la preferencia de las especies al hábitat no impuso un patrón de agrupamiento de las

Tabla 4. Valores promedio (± desviación estándar) de los rasgos de regeneración calculados para cada grupo funcional. Para significado de las variables ver la Fig. 1. n = número de especies por tipo funcional. Letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos funcionales por medio de la prueba de corrección de Bonferroni.

Table 4. Average values (± standard deviation) of the regeneration features calculated for each functional group. For the meaning of the variables see Fig. 1. n = number of species by functional type. Different letters indicate significant differences between functional groups by means of the Bonferroni correction test.

Variables	Tipos funcionales de plantas		
	Grupo I (n = 7)	**Grupo II (n = 14)**	**Grupo III (n = 11)**
CH (%)	38.2 ± 10.3	12.5 ± 6.0	9.2 ± 3.7
MS (mg)	1358.8 ± 2120.4	185.9 ± 296.4	33.4 ± 39.2
MSC	0.25 ± 0.11	0.59 ± 0.21	0.41 ± 0.20
ISD	0.80 ± 0.29	0.09 ± 0.11	0.04 ± 0.04
MSR (%)	74.9 ± 11.4	41.3 ± 19.6	59.4 ± 20.4
DIG (días)	22.6 ± 9.9	19.0 ± 11.1	11.5 ± 7.0
PGF (%)	63.5 ± 22.3	49.4 ± 21.3	85.8 ± 9.3
$P \leq 0.05$	A	B	C

especies, pues estas se distribuyeron en todos los grupos, particularmente aquellas que fueron indiferentes al hábitat (**Fig. 1**). De hecho, los rasgos funcionales empleados en el ACP no mostraron diferencias significativas (PERMANOVA, $F = 0.28$; $P > 0.05$) cuando se analizaron por la preferencia de las especies al hábitat.

DISCUSIÓN

Rasgos de semillas y conducta de almacenamiento

En comunidades de plantas de ecosistemas tropicales húmedos y secos, es típico encontrar una gran variabilidad de rasgos morfofisiológicos de semillas entre especies (Foster y Janson, 1985; Montejo *et al*., 2015; Sánchez *et al*., 2015a; Romero-Saritama y Pérez- Rúiz, 2016), tal como se comprobó en el presente estudio con solo 32 especies arbóreas. Esta diversidad en características regenerativas forma parte de la historia de vida de las plantas y posiblemente refleja la respuesta al ambiente donde evolucionaron (Westoby *et al*., 2002; Daws *et al*., 2006; Wyse y Dickie, 2018). Por su parte, el rango de variabilidad obtenido para muchos de los rasgos estudiados se encuentra dentro del informado para matrices de especies de ecosistemas del Neotrópico (Daws *et al*., 2006; Sautu *et al*., 2006; Sánchez *et al*., 2009). Aunque cabe señalar, que para algunas de las especies estudiadas (i.e., *A. inermis*, *C. odorata*, *S. foetidissimum*) los resultados no coinciden con lo encontrado por diversos autores, fundamentalmente en masa seminal y contenido de humedad inicial. Esto posiblemente se deba a las condiciones ambientales donde se desarrollaron las plantas madres (Baskin y Baskin, 2014). Se conoce que pequeñas diferencias de temperatura y de disponibilidad de agua pueden inducir cambios significativos en rasgos morfofisiológicos de las semillas, profundidad de la dormancia y respuestas germinativas (Nikolaeva, 2004; Jaganathan *et al*., 2017).

La masa seca de la semilla (MS), junto con el contenido de humedad inicial de las semillas en la dispersión (CH), la distribución de biomasa a las cubiertas (MSC) y el índice de sensibilidad/tolerancia a la desecación (calculado por el modelo de Pelissari *et al*., 2018), fueron los rasgos que presentaron mayor variación entre las especies estudiadas. Este resultado se ha informado fundamentalmente para el tamaño de la semilla (i.e., masa de la semilla), que ha sido un rasgo funcional ampliamente empleado en estudios de ecología funcional y ensamblajes de comunidades (Larson y Funk, 2016) y se conoce que es un fuerte predictor de variación ecológica entre las especies (Westoby *et al*., 2002). Este rasgo está asociado con otras características de regeneración y ecológicas de las plantas (Moles *et al.,* 2005), y se sabe de la fuerte asociación que se establece entre el tamaño de la semilla, la humedad seminal y la sensibilidad a la desecación (Tweddle *et al*., 2003; Daws *et al*., 2006; Wyse y Dickie, 2018).

Todas estas características seminales estuvieron altamente correlacionadas en el presente trabajo y se reflejaron, como era de esperar, en la conducta de almacenamiento. De hecho, las seis especies reconocidas como recalcitrantes (*A. inermis*, *Calophyllum brasiliense*, *Cupania americana*, *C. glabra, Cojoba arborea* y *G. guidonia*) (Daws *et al*., 2006; Sautu *et al*., 2006; Lima *et al*., 2014; Royal Botanic Gardens Kew, 2016) presentaron valores altos de las variables ya mencionas y todas, excepto *A. inermis*, se dispersaron en la estación lluviosa. Estas características han sido ampliamente reconocidas en las especies recalcitrantes de sitios templados y tropicales (e.g., Hong y Ellis, 1996), y también para estas especies se ha informado bajos valores de la relación masa seca cubiertas/masa seca total de las semillas (MSC) o del índice SCR (siglas del inglés “seed coat ratio”) (Daws *et al*., 2006; Lan *et al.,* 2014). En cambio, en las seis especies reconocidas como ortodoxas (*B. buceras*, *Cedrela odorata*, *Colubrina arborescens*, *E. tinifolia*, *G. americana* y *S. mahagoni*) este comportamiento es inverso; lo cual podría facilitar la tolerancia a la desecación y permanencia en el suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Daws *et al*., 2006; Hamilton *et al*., 2013).

Así, se plantea que la sensibilidad/tolerancia a la desecación de las semillas más que reflejarse en un solo rasgo funcional, representa un síndrome o patrón de regeneración que se manifiesta en varios rasgos de historia de vida de las plantas; que incluye características morfológicas y fisiológicas de las semillas, ecológicas (e.g., tiempo de dispersión, tipo de hábitat que ocupa, tipo de fruto) y filogenéticas (Tweddle *et al*., 2003; Pelissari *et al*., 2018; Wyse y Dickie, 2018). También diversos autores han encontrado una correlación negativa entre el tamaño (o masa) de la semilla y el grosor de las cubiertas (o distribución de biomasa seminal a cubiertas) para especies silvestres de diversas formaciones vegetales (Daws *et al*., 2006; Hill *et al*., 2012; Hamilton *et al*., 2013). Por ejemplo, Daws *et al*. (2006) en especies de un bosque semideciduo de Panamá obtuvieron que las semillas grandes (1040 mg) tienen finas cubiertas o baja relación MSC (= SCR, 0.21); y por consiguiente, germinan más rápido (i.e., no tienen dormancia) que aquellas de semillas ortodoxas, que como promedio tienen una masa de 10 mg y un SCR de 0.51.

Sin embargo, el valor predictivo de esta última relación es limitado para algunas especies y tampoco se manifiesta bien dentro de un mismo grupo funcional (Hill *et al*., 2012;

Lan *et al*., 2014). De hecho, este comportamiento divergente se evidenció en el presente estudio para algunas especies que no presentaron bien definida su conducta de almacenamiento de acuerdo a la información disponible, y se comportaron como tolerantes a la desecación según los modelos probabilísticos empleados. En este grupo de especies aparecieron *Annona glabra*, *Clusia rosea*, *Coccoloba uvifera* y *E. amoena*, que mostraron valores del índice MSC en el rango de 0.12 hasta 0.39, contenido de humedad > 15 % y MS > 10 mg. Al parecer, diferentes factores ecológicos y evolutivos pueden dar lugar a comportamientos no esperados de acuerdo a los patrones establecidos (Lan *et al*., 2014); conducta esta que se hace muy evidente en las semillas de *Andira inermis*. Esta especie presenta semillas recalcitrantes (Daws *et al*., 2005; 2006), pero en Cuba se dispersan durante la estación seca (Sánchez *et al*., 2009). La dormancia fisiológica que presentan las semillas frescas de *A. inermis* posiblemente le permita permanecer en el suelo, como un banco transitorio de semillas (durante seis u ocho meses), hasta la llegada de las lluvias durante el verano (J. A. Sánchez, datos no publicados). También la distribución de biomasa a las cubiertas seminales le podría favorecer su permanencia en el suelo (MSC = 0.36) sin perder su la viabilidad (Gardarin *et al*., 2010; Hamilton *et al*., 2013).

Los modelos probabilísticos ensayados presentaron un alto nivel de confiabilidad para predecir la sensibilidad a la desecación del pequeño grupo de especies (12) que se conocía previamente su conducta de almacenamiento (Royal Botanic Gardens Kew, 2016). El modelo de Daws *et al*. (2006) presentó la máxima efectividad en las semillas ortodoxas, pero falló en no clasificar como semillas recalcitrantes a *Cupania america* y *C. glabra*. En cambio, el modelo de Pelissari *et al*. (2018) alcanzó un 100% de efectividad tanto en semillas ortodoxas como recalcitrantes. Esto puede deberse a la incorporación de la variable contenido de humedad inicial de las semillas en el tiempo de dispersión. Similares comportamientos consiguen Pelissari *et al*. (2018) al comparar su modelo con los resultados brindados por el propuesto por Daws *et al*. (2006). Por consiguiente, se evidenció lo ya discutido, que al combinarse más variables morfológicas de las semillas o criterios ecológicos de las especies se podrá predecir mejor su tolerancia a la desecación y conducta de almacenamiento.

En este estudio, el criterio múltiple propuesto Hong y Ellis (1996) con base al peso fresco de mil semillas y el contenido de humedad presentó la misma efectividad que el modelo propuesto por Daws *et al*. (2006) para clasificar semillas recalcitrantes. De esta manera se corroboró que la información de solo dos parámetros puede ser insuficiente para clasificar la conducta de almacenamiento de algunas especies. Esta situación fue también encontrada por Ellis *et al*. (2007) para plantas arbóreas de Vietnam; aunque en su estudio la mayoría de las especies fueron adecuadamente clasificadas por dicho método. Posteriormente Lima *et al*. (2014) obtienen similar comportamiento en especies de árboles de la región de la Amazonia brasileña, y reconocen que el método de criterio múltiple al igual que el propuesto por Daws *et al*. (2006) son imperfectos, pero ambos permiten predecir o diagnosticar la conducta de almacenamiento de las semillas sin la necesidad de incurrir en gastos excesivos de recursos y de semillas, como se proponen en los protocolos internacionales para determinar la conducta de almacenamiento de las semillas (Hong y Ellis, 1996). Sin embargo, ya existen ensayos que permiten identificar la posible tolerancia a la desecación con pocas semillas (e.g., ver Pritchard *et al*., 2004).

Germinación, clases de dormancia y tipos funcionales de plantas

El rango óptimo de temperatura para el inicio de la germinación de 26 especies (no dormantes o dormantes) se encontró entre 25/30ºC y 25/25ºC. Ambos termoperíodos se mostraron en especies no pioneras y pioneras, y se corresponden con los rangos diarios de temperaturas que pueden ocurrir en los sitios abiertos o semiprotegidos durante la estación lluviosa en Cuba (Vilamajó *et al*, 1988). De acuerdo a Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado (2009), el primer rango de temperatura (i.e., 25/30ºC) se considera el óptimo para muchas especies tropicales, y en Cuba se ha encontrado para la germinación de árboles de la Sierra del Rosario (Sánchez *et al*., 2012). Esto evidenció que no solo las llamadas plantas pioneras necesitan claros o sitios abiertos para germinar, como tradicionalmente se ha propuesto por muchos autores (e.g., ver Swaine y Whitmore, 1988). Aunque cabe señalar que la mayoría de estas especies también fueron indiferentes a la luz, lo cual indica que su germinación está regulada fundamentalmente por la temperatura del sustrato como sucede en muchas especies que ocupan ambientes con una marcada estacionalidad térmica (Baskin y Baskin, 2014) y que además se asocia a una variación estacional de las precipitaciones como ocurre en el sitio de estudio. Por su parte, el comportamiento germinativo de las tres especies que germinaron mejor a la luz que a la oscuridad (*C. icaco*, *E. tinifolia* y *Z. martinicense*) era de esperar, ya que se ha observado que sus plántulas se establecen en los claros. Dicho comportamiento es típico de especies pioneras del Neotrópico (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Pearson *et al*. 2002), y en Cuba se ha informado para este mismo grupo ecológico, en particular para la pioneras tempranas, de diferentes formaciones vegetales (Muñoz *et al*., 2012; Herrera-Peraza *et al*., 2016; López *et al*., 2016).

En el presente trabajo 20 especies de las 32 estudiadas fueron dormantes, lo que representó un 62.5% de especies con semillas dormantes, y la dormancia fisiológica fue la clase más común. Estos resultados podrían considerase preliminares por el pequeño número de especies estudiadas, pero están en correspondencia con un estudio realizado en el ecosistema Sabana-Camagüey (Cuba) donde existen formaciones vegetales similares al presente estudio (Sánchez *et al*., 2015a) y para bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario (Sánchez *et al*., 2012; 2015b). También a nivel mundial se ha registrado que la dormancia fisiológica es la más común y que está presente en todas las formas de vida (Baskin y Baskin, 2005; 2014; Sautu *et al*., 2007; Willis *et al*., 2014). Por consiguiente, el número de especies con dormancia fisiológica deberá mantenerse igual (o ser superior) al aumentar el número de especies que se estudie en las áreas del proyecto Manglar Vivo (Artemisa y Mayabeque). Cabe señalar, además, que para la mayoría de las especies donde se encontró dormancia fisiológica ya se ha reportado esta clase de dormancia en otras contribuciones tanto en Cuba (Sánchez *et al*., 2009; 2012; 2015a) como en la región de América Central (Garwood, 1983; Sautu *et al*., 2006; 2007), y la dormancia física también se ha informado en diferentes lotes de semillas de *L. sabicu* (Sánchez *et al*., 2015a).

Por su parte, en dos de las tres especies endémicas estudiadas se detectó dormancia. En las semillas frescas de *Espadaea amoena* se encontró dormancia fisiológica en más del 30% de las semillas, dado que comenzaron la germinación a temperatura óptima después de los 28 días. De esta especie no se conoce nada sobre sus mecanismos de reproducción sexual y pertenece a un género endémico de Cuba (Berazaín, 2006). Por consiguiente, el presente trabajo constituye el primer reporte sobre algunos aspectos de la biología de sus semillas. La especie se distribuye por todo el país y es típica de vegetación seca o estacional (bosques secundarios, matorrales secundarios, bosques siempreverdes microfilos) (Berazaín, 2006); pero los frutos se dispersan en la estación lluviosa y las semillas tienen un contenido de humedad inicial alto (25.7%). Esto sugiere, que la dormancia que presenta sea la fisiológica de tipo no profunda, que es la encontrada para la familia Solanaceae (Willis *et al*., 2014; Baskin y Baskin, 2014).

En el caso de *Pseudosamanea cubana* (= *Albizia cubana*) las semillas presentaron dormancia física; que es la típica de especies de la familia Fabaceae (Baskin *et al*., 2000) que ocupan sitios secos y dispersan sus semillas durante la estación seca (Baskin y Baskin, 2014). La distribución global de esta clase de dormancia recientemente se revisó y para Cuba, se sugiere la presencia en zonas secas o semiáridas del occidente y oriente del país (Rubio de Casas *et al*., 2017), por lo que el presente estudio confirma dicha hipótesis. Las semillas frescas de *P. cubana* además, presentaron bajo contenido de humedad incial (6.3%) y fueron tolerantes a la desecación, rasgos que son típicos de semillas con dormancia física (Tweddle *et al*., 2003; Daws *et al*., 2005; Wyse y Dickie, 2018). Para esta especie tampoco se ha encontrado información en la base internacional de datos de semillas (Royal Botanic Gardens Kew, 2016) y se encuentra En Peligro Critico (González-Torres *et al*., 2016). De hecho, *P. cubana* no existe en las áreas de estudio; por consiguiente, la información alcanzada podría contribuir significativamente a la reintroducción de la especie y de este modo a su conservación.

Finalmente, los grupos de funcionamiento ecológicos descubiertos evidenciaron la existencia de especies con similares respuestas fisiológicas durante las primeras etapas de su ciclo de vida. Sin embargo, la distribución diferencial de las especies a lo largo de los dos primeros ejes de ACP también demostró que, dentro de cada grupo, las especies presentaron una respuesta especie-específica (i.e., nicho de germinación); lo cual significa, que la germinación y el establecimiento de las plántulas puede ocurrir en muchos micrositios adecuados. En Cuba este resultado fue inicialmente encontrado por Sánchez *et al*. (2009) para 32 árboles tropicales de la Sierra del Rosario con solo rasgos de semillas y plántulas, y posteriormente por Herrera-Peraza *et al.* (2016) para un gran número de especies de ecosistemas húmedos y seco-salinos. Estas diferencias en las respuestas regenerativas, posiblemente contribuya a la coexistencia de las especies por reducción de la competencia interespecífica (Daws, *et al*., 2002; Pearson *et al*., 2002; Dalling *et al*., 2004).

El trabajo también evidenció diversas correlaciones entre rasgos de historia de vida; quizás la más llamativa fue la establecida entre el tiempo necesario para iniciar la germinación (DIG) y la masa seca de la semilla (MS) (o tamaño de la semilla). Esta correlación ha sido muy polémica, dado que se espera que las semillas grandes germinen más rápido para evitar la depredación post-dispersión (Blate *et al*., 1998). Sin embargo, estudios recientes no apoyan esta hipótesis y concuerdan con nuestros resultados. Norden *et al*. (2009) en un meta-análisis realizado con 1037 especies de árboles de cinco floras tropicales muestran que las semillas pequeñas germinan más rápido que las grandes. Sin embargo, para algunos autores esta relación positiva tiene poco valor predictivo (Sautu *et al*. 2006), porque existen semillas pequeñas y grandes con o sin

dormancia. No obstante, como tendencia general a través de todas las especies se demostró que la dormancia (i.e., tiempo necesario para iniciar la germinación) aumentó con el tamaño de las semillas. Estas especies (fundamentalmente la que pertenecieron al Grupo I; **Fig.1** y **Tabla 4**) también presentaron otras características que la identifican como grupo funcional (e.g., altos valores de contenido de humedad y reservas seminales, bajos valores de distribución de biomasa a las cubiertas y de tolerancia a la desecación), y que no se contraponen a los modelos teóricos establecidos. De hecho, Norden *et al*. (2009) plantearon que el tiempo para germinar podría haber coevolucionado con otros rasgos de las plantas que están directamente involucrados en el éxito de la regeneración.

Implicaciones para la conservación y restauración ecológica

Los resultados presentados en este estudio son de interés porque proporcionan información valiosa en la planificación de medidas de conservación y actividades de restauración en los trópicos estacionales. Los modelos fisiológicos desarrollados por Daws *et al.* (2006) y Pelissari *et al*. (2018) son apropiados y rápidos para establecer medidas de conservación de las semillas, especialmente para aquellas identificadas como recalcitrantes. El modelo de Pelissari *et al*. (2018) quizás sería el más adecuado porque incorpora el rasgo contenido de humedad en su estructura, pero recomendamos empelar ambos porque los dos han probado su efectividad en un gran número de especies arbóreas tropicales. Posiblemente la selección de uno u otro dependerá del número de semillas colectadas. Igualmente, la identificación de las especies con semillas recalcitrantes reviste no solo importancia práctica para su conservación *ex situ* sino también porque dichas especies son extremadamente sensibles al estrés ambiental (Wyse y Dickie, 2018). Muchas de estas plantas dominan los bosques maduros de sitios húmedos y tropicales, y por demás están amenazadas por su sobrexplotación (Walck *et al*., 2011; Wyse y Dickie, 2017; 2018). Por consiguiente, la identificación de especies que produzcan semillas sensibles a la desecación podría ser un componente clave para evaluar también la resilencia de los bosques al cambio climático (Tweddle *et al*., 2003; Wyse y Dickie, 2017; 2018). Tales objetivos, además, están en correspondencia con los planes de conservación de especies amenazadas que proponen los programas nacionales e internacionales de conservación (CDB, 2012; CITMA, 2016).

Por su parte, la identificación de los requerimientos germinativos y clases de dormancia de las semillas permite conocer su capacidad de adaptación a diversas condiciones ambientales, y con esto se aumentará el éxito en el establecimiento y supervivencia en siembra bajo condiciones de vivero o de forma directa en campo. Estos resultados deberán combinarse con los tratamientos pregerminativos determinados para cada especie y los tipos funcionales de plantas identificados, para lograr una estrategia de máxima obtención de plántulas por medio de la siembra directa de las semillas en campo. Con ellos además, se evitará realizar planes de reintroducción en sitios y tiempos seleccionados de forma arbitraria. De este modo, para las especies pertenecientes al primer grupo funcional (e.g., *Calophyllum brasiliense*, *Cojoba arborea, Cupania americana, C. glabra* y *G. guidonia*) se recomendará su siembra en sitios poco perturbados (con sombra y estabilidad hídrica), pues a este grupo pertenecen la mayoría de las especies con semillas sensibles a la desecación y con altas reservas seminales. En cambio, las semillas de las especies del tercer grupo funcional (e.g., *Cordia gerascanthus* y *T. angustata*, *B. buceras*, *E. confusum*, *G. americana*, *H. campechianum*) podrán sembrase en sitios abiertos, pues son tolerantes a la desecación y su germinación fue rápida y alta (no tienen dormancia). Por el rápido establecimiento de las plantas de este grupo funcional también serán adecuadas para la reducción de especies exóticas invasoras (Young *et al*., 2017). Por último, las especies del segundo grupo funcional (e.g., *B. simaruba*, *Coccoloba diversifolia*, *Colubrina arborescens*, *Cordia collococca*, *E. tinifolia*, *L. sabicu*, *P. cubana*, *Sideroxylon. salicifolium*) podrán empelarse en sitios sucesionalmente intermedios o semiprotegidos, todas presentaron dormancia fisiológica o física y la mayoría son tolerantes a la desecación, lo que facilita su permanencia en el banco de semillas si se siembran semillas intactas. En el caso de que se apliquen tratamientos pregerminativos de escarificación a semillas de este último grupo, algunos de sus miembros podrían emplearse para su reintroducción en sitios abiertos o con poca protección (e.g., *L. sabicu*, *P. cubana*).

CONSIDERACIONES FINALES

Nuestro análisis presenta el primer estudio de rasgos funcionales de semillas (morfológicos, biofísicos y germinativos) que se realiza para un gran número de especies silvestres y forestales útiles en programas de restauración activa para la recuperación de ecosistemas limítrofes a los manglares del sur del occidente cubano. Se evidenció una gran variabilidad en las características seminales estudiadas, que mostraron los requerimientos de cada especie, pero también se descubrieron tres grupos o patrones funcionales de plantas. Estos resultados permitirán obtener protocolos óptimos de reproducción por semillas. También la identificación de la sensibilidad a la desecación de las semillas, por métodos sencillos y rápidos, permitió hacer un diagnóstico eficiente

de su conducta de almacenamiento y conocer posibles impactos del cambio climático en aquellas especies con semillas recalcitrantes. De acuerdo a los modelos empleados, la mayoría de las especies estudiadas presentaron semillas ortodoxas, lo que no contradice lo encontrado a nivel global (Wyse y Dickie, 2017; 2018), aunque solo se estudió un pequeño número de especies. Por otra parte, sería pertinente aplicar tecnologías que mejoren el funcionamiento de las semillas y plántulas bajo diferentes escenarios ambientales, como se propone en sistemas de restauración ecológica desarrollados en países del primer mundo con base al empleo de semillas (Erickson *et al*., 2017; Kildisheva *et al*., 2018). En Cuba, ya se han aplicado con éxito los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación en semillas de especies de diferentes estrategias de regeneración y formas de vida (Sánchez *et al*., 2003; 2011); pero igual sería conveniente combinar ecotecnologías de bajos insumos para lograr mejores resultados, y con ello vencer obstáculos en proyectos de restauración ecológica.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada parcialmente por el proyecto “Restauración de humedales costeros como adaptación al cambio climático en el sur de las provincias de Artemisa y Mayabeque”. El trabajo está dedicado a la memoria de la Dra. Leda Menéndez Carrera, quien fuera una gran apasionada de los bosques cubanos, en particular de los manglares.

LITERATURA CITADA

Acevedo-Rodríguez O, Strong MT. 2012. *Catalogue of seed plants of the West Indies*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D.C.

Barak RS, Lichtenberger T, Wellman-Houde A, Kramer AT, Larkin DJ. 2018. Cracking the case: Seed traits and phylogeny predict time to germination in prairie restoration species. *Ecology and Evolution*. DOI:10.1002/ece3.4083.

Baskin CC, Baskin JM. 2005. Seed dormancy in trees of climax tropical vegetation types. *Tropical Ecology*: 46: 17-28.

Baskin CC, Baskin JM. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination.* Academic Press, New York.

Baskin JM, Baskin CC, Li X. 2000. Taxonomy, ecology, and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*. 15: 139-152.

Berazaín R. 2006. Comentarios sobre los géneros endémicos cubanos. *Revista del Jardín Botánico Nacional.* 27: 23-31.

Blate GM, Peart DR, Leighton M. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos*. 82: 522–538.

Borroto-Páez R, Labrada M, Mancina CA, Oviedo R. 2007. Valoración rápida de la biodiversidad en cayos al sureste de la Ciénaga de Zapata (Cuba). *Orsis.* 22: 9-33.

CDB (Convenio sobre la Diversidad Biológica). 2012. *Estrategia mundial para la conservación de especies vegetales*. Botanic Gardens Conservations International. Richmond, UK.

Chazdon RL, Guariguata MR. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropic: prospects and challenges. *Biotropica.* 48: 716-730.

CITMA (Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente). 2016. *Cuba metas nacionales para la diversidad biológica 2016-2020.* Escandón Impresos, Sevilla.

Conserva A, García de Santana D, Fernández MT. 2013. Seed features of important timber species from the floodplain Várzea forest: Implications for *ex situ* conservation programs in the amazon. *UAKARI.* 9: 7-19.

Dalling JW, Winter K, Hubbell SP. 2004. Variation in growth responses of neotropical pioneers to simulated forest gaps. *Functional Ecology*. 18: 725-736.

Daws MI, Burslem DFRP, Crabtree LM, Kirkman P, Mullins CE, Dalling JW. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*. 16: 258-267.

Daws MI, **Garwood NC**, **Pritchard HW. 2005.** Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panama: some ecological implications. *Functional Ecology.* 19:874-885.

Daws MI, **Garwood NC**, **Pritchard HW. 2006.** Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species: a probabilistic model based on two seed traits and 104 species. *Annals of Botany*. 97:667-674.

Ellis RH, Mai-Hong T, Hong TD, Tan TT, Xuan-Chuong ND, Hung LQ, Ngoc-Tam B, Le-Tam VT. 2007. Comparative analysis by protocol and key of seed storage behavior of sixty Vietnamese tree species. *Seed Science and Technology.* 35: 460-476.

Erickson TE, Muñoz-Rojas M, Kildisheva OA, Stokes BA, White SA, Heyes JL, Dalziell EL, Lewandrowski W, Janes JJ, Madsen MD, Turnes SR & Merritt DJ. 2017. Benefits of adopting seed-based technologies for rehabilitation in the mining sector: a Pilbara perspective. *Australian Journal of Botany*. 65: 646-660.

Foster S, Janson CH. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*. 66:773-780.

Fariñas MR. 1996. *Análisis de la vegetación y sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento*. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes (CIELAT), Mérida, Venezuela.

Garwood NC. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53, 159-181.

Garwood NC. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. En: Swaine, M. D. (ed.), *The ecology of tropical tree seedlings*, 59-130, Parthenon, New York.

Gardarin A, Dürr C, Mannino MR, Busset H, Colbach N. 2010. Seed mortality in the soil is related to seed coat thickness. *Seed Science Research*. 20: 243-256.

González-Torres LR, Palmarola A, González-Oliva L, Bécquer ER, Testé E, Barrios D. 2016. *Lista Roja de la Flora de Cuba*, Editorial AMA, La Habana.

Hamilton KN, Offord CA, Cuneo P, Deseo M. 2013. A comparative study of seed morphology in relation to

desiccation tolerance and other physiological responses in 71 eastern Australian rainforest species. *Plan Species Biology*. 28: 51-62.

Herrera-Peraza RA, Bever JD, de Miguel JM, Gómez-Sal A, Herrera P, García EE, Oviedo R, Torres-Arias Y, Delgado F, Valdés-Lafont O, Muñoz BC, Sánchez JA. 2016. A new hypothesis on humid and dry tropical forest succession. *Acta Botánica Cubana*. 215: 232-280.

Hill JP, Edwards W, Franks PJ. 2012. Size is not everything for desiccation-sensitive seed. *Journal of Ecology*. 100: 1131-1140.

Hong TD, Ellis RH. 1996. *A protocol to determine seed storage behaviour.* IPGRI Technical Bulletin No.1. International Plant Genetic Resources Institute, Rome.

Igu NI. 2017. Swamp forest use and loss in the Niger Delta: Contextual and underlying issues. *Open Journal of Forestry*. 7: 34-47.

ISTA (International Seed Testing Association). 2007. International rules for seed testing. Bassersdorf, Zürich.

Jaganathan GK, Song D, Liu B. 2017. Diversity and distribution of physical dormant species in relation to ecosystem and life-forms. *Plant Science Today*. 4: 55-63.

Jiménez-Alfaro B, Silveira FAO, Fildelis A, Poschlod P, Commander LE. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*. 27: 637-645.

Kildisheva OA, Erickson TE, Madsen MD, Dixon KW, Merritt DJ. 2018. Seed germination and dormancy traits of forbs and shrubs important for restoration of North American dryland ecosystems. *Australian Journal of Botany*. DOI:10.1111/plb.12892.

Ladouceur E, Jiménez-Alfaro B, Marin M, De Vitis M, Abbandonato H, Lannetta PPM, Bonomi C, Pritchard HW. 2018. Native seed supply and the restoration species pool. *Conservation Letters*. 11: 1-9.

Lan QY, Xia K, Wang XF, Liu JW, Zhao J, Tan YH. 2014. Seed storage behavior of 101 woody species from the tropical rainforest of southern China: test of the seed-coat ratio-seed mass (SCR-Sm) model for determination of desiccation sensitivity. *Australian Journal of Botany*. 62: 305-311.

Larson JL, Funk JL. 2016. Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*. 104: 1284-1298.

León-Lobos P, Way M, Aranda PD, Lima MdeJr. 2012. The role of ex situ seed banks in the conservation of plant diversity and in ecological restoration in Latin America. *Plant Ecology & Diversity*. 5: 245-258.

Lima MdeJR, Hong TD, Arrusa YMBC, Mendes AMS, Ellis RH. 2014. Classification of seed storage behaviour of 67 Amazonian tree species. *Seed Science and Technology*. 42: 363-392.

López D, Gómez JL, Sánchez JA, González JL. 2016. Rasgos de semillas y germinación de *Spirotecoma holguinensis* (Bignoniaceae), árbol endémico de las serpentinas del este de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 37: 191-201.

Meli P, Martínez-Ramos M, Rey-Benayas JM, Carabias J. 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science.* 17: 744-753.

Menéndez L, Guzmán JM. 2006. *Ecosistema de manglar en el Archipiélago Cubano. Estudios y experiencias enfocados a su gestión.* Editorial Academia, La Habana.

Menéndez L, Guzmán JM. 2011. Humedal costero sur de Artemisa y Mayabeque: principales causas y consecuencias de su deterioro. En: Vanina A, Fernández L, Buitrago J. (eds.), *Experiencias en la aplicación del enfoque GEO en la evaluación de ecosistemas degradados de Iberoamérica*, 135-142, CYTED, Buenos Aires.

Moles AT, Ackerly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Westoby M. 2005. A brief history of seed size. *Science* 307: 576-580.

Montejo L, Sánchez JA, Muñoz B, Gamboa A. 2015. Caracterización de semillas de un bosque siempreverde tropical del oeste de Cuba. Correlaciones ecológicas entre rasgos. *Bosque*. 36: 211-222.

Muñoz BC, Sánchez JA, Montejo L, Herrera P, Gamboa A. 2012. Guía técnica para la reproducción de especies arbóreas pioneras. Editorial AMA, La Habana.

Nikolaeva M. 2004. On criteria to use in studies of seed evolution. *Seed Science Research.* 14: 315-320.

Norden N, Daws IM, Antonie C, González MA, Garwood NC, Chave J. 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forest. *Functional Ecology.* 23: 203-210.

Orozco-Segovia A, Sánchez-Coronado ME. 2009. Functional diversity in seeds and its implications for ecosystem functionality and restoration ecology. En: Gamboa-de Buen A, Orozco-Segovia A, Cruz-García F. (Eds.), *Functional diversity of plant reproduction*, 195-236, Research Signpost, Kerala.

Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, Dalling JW. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology.* 83: 2798-2807.

Pelissari F, Cleiton A, Leite MA, Batista AC, Souza WV, Rocha JM. 2018. A probabilistic model for tropical tree seed desiccation tolerance and storage classification. *New Forests*. 49: 143-158.

Planos E, Vega R, Guevara A. 2013. *Impacto del cambio climático y medidas de adaptación en Cuba*. Editorial AMA, La Habana.

Pritchard HW, Wood CB, Hodges S, Vautier HJ. 2004. 100-seed test for desiccation tolerance and germination: a case study on eight species. *Seed Science Technology.* 32: 393-403.

Roberts EH. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology.* 1: 499-514.

Romero-Saritama J, Pérez- Rúiz C. 2016. Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista Biología Tropical*. 64: 859-875.

Rubio de Casas R, Willis CG, Pearse WD, Baskin CC, Baskin JJ, Cavender-Bares J. 2017. Global biogeography of seed dormancy is determined by seasonality and seed size: a case study in legumes. *New Phytologist*. 214: 1527-1536.

Royal Botanic Gardens Kew. 2016. Seed Information Database (SID). Version 7.1. London. Disponible en http://data.kew.org/sid/ (consultado: 12 de febrero de 2018).

Sánchez JA, Montejo L, Gamboa A, Albert-Puentes D, Hernández F. 2015b. Germinación y dormancia de arbustos y trepadoras del bosque siempreverde de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes.* 38: 11-28.

Sánchez JA, Montejo L, Pernús M. 2015a. Germinación de nuestras semillas: factor de éxito en la restauración

ecológica. En: Menéndez L, Arellano M, Alcolado PM. (Eds.) *¿Tendremos desarrollo socioeconómico sin conservación de la biodiversidad? Experiencias del Proyecto Sabana-Camagüey en paisajes productivos*, 130-145, Editorial AMA. La Habana.

Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo L. 2003. Efectos de tratamientos robustecedores de semillas sobre la germinación y establecimiento de árboles pioneros bajo condiciones de estrés. *Ecotropicos* 16: 91-112.

Sánchez JA, Muñoz B, Montejo, L. 2009. Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes.* 32: 141-161.

Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo L, Gamboa A. 2012. 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 JA, Muñoz BC, Orta R, Calvo E, Herrera, R. 1997. Correlación entre el heteromorfismo somático y la respuesta germinativa de semillas de *Mastichodendron foetidissimum* (Jacq.) Cronq. *Acta Botánica Mexicana*. 38:1-7.

Sánchez JA, Suárez AG, Montejo L, Muñoz BC. 2011. El cambio climático y las semillas de las plantas nativas cubanas. *Acta Botánica Cubana*. 214: 38-50.

Sautu A, Baskin JM, Baskin CC, Condit R. 2006. Studies on the seed biology of 100 native species of tree in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Forest Ecology and Management*. 234: 245-263.

Sautu A, Baskin JM, Baskin CC, Deago J, Condit R. 2007. Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Seed Science Research.* 17: 127-140.

Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*.75: 81-86.

Tweddle JC, Dickie JB, Baskin CC, Baskin JM. 2003. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal Ecology*. 91: 294-304.

Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Sytematics*. 24: 69-87.

Vilamajó D, Menéndez L, Suárez A. 1988. Características Climáticas. En: Herrera RH, Menéndez L, Rodríguez ME, García EE (Eds.), *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB Nº. 1, 1974-1987*, 61-74, ROSTLAC, Montevideo.

Walck JL, Hidayati S, Dixon KW, Thompson K, Poschlod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*. 17: 2145-2161.

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 33: 125-159.

Willis CG, Baskin CC, Baskin JJ, Auld JR, Venable DL, 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 Phytologist.* 203: 300-309.

Wyse SV, Dickie JB. 2017. Predicting the global incidence of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology.* 105: 1082-1093.

Wyse SV, Dickie JB. 2018. Taxonomic affinity, habitat and seed mass strongly predict seed desiccation response: a boosted regression trees analysis based on 17539 species. *Annals of Botany*. DOI: 10.1093/aob/mcx128.

Yang W, Sun T, Yang Z. 2016. Does the implementation of environmental flows improve wetland ecosystem services and biodiversity? A literature review. *Restoration Ecology.* 24: 731-742.

Young TP, Stuble KL, Balachowski JA, Werner CM. 2017. Using priority effects to manipulate competitive relationships in restoration. *Restoration Ecology*. 25:114-123.