



Dormancia fisiológica en semillas de *Thespesia cubensis* (Malvaceae), árbol endémico y en peligro de extinción de Cuba

Physiological dormancy in seeds of *Thespesia cubensis* (Malvaceae), endemic and endangered tree of Cuba

¹Michel Faije-Cabrera[†], ²Melisa García-Méndez¹, ³Jorge A. Sánchez^{2*}

RESUMEN

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas, Villa Clara, Cuba.

² Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente (CITMA), La Habana, Cuba.

*Correspondencia: jasanchez@ecologia.cu

Recibido: 23 de agosto de 2022

Aceptado: 20 de noviembre de 2022

†In memoriam

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES: MFC, MGM y JAS: conceptualización, validación, análisis formal e investigación. MGM y JAS: redacción del borrador original y edición final del documento. **Conflicto de intereses:** Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.



Este es un artículo publicado en acceso abierto bajo una licencia Creative Commons



<https://cu-id.com/2402/v221e06>

Thespesia cubensis es un árbol endémico de Cuba, que se encuentra en Peligro Crítico de extinción, presenta escasa regeneración natural y nada se conoce sobre sus mecanismos de regeneración. Por tanto, el objetivo de la presente investigación fue caracterizar rasgos funcionales de sus semillas, en particular relacionados con la dormancia, germinación y plántulas para favorecer su propagación. De árboles adultos que crecen en cayo Conuco (mejor población conservada, en el noroeste de Cuba Central), se recolectaron frutos frescos para la obtención de semillas. Las semillas presentaron como promedio un 13.21% de humedad inicial, fueron permeables al agua y mostraron un embrión desarrollado de tipo plegado. Además, las semillas destinaron 54.7% de su masa a la formación de estructuras de cubiertas y presentaron una viabilidad inicial de 100%. La germinación evaluada en condiciones de vivero comenzó como promedio a los 4.3 días, pero solo alcanzó un 59% de germinación final a los 16 días de siembra, el resto de las semillas no germinadas al final del experimento (30 días) permanecieron vivas e hidratadas. Por consiguiente, una parte del lote (más de un 40%) presentó dormancia fisiológica (PD), debido posiblemente a las barreras mecánicas que imponen las cubiertas seminales al crecimiento del embrión. El presente trabajo es el primer reporte de PD en semillas del género *Thespesia*. Se discute el papel ecológico de los rasgos de historia de vida identificados y se brindan recomendaciones prácticas para incrementar la germinación en condiciones de vivero y siembra directa en campo.

Palabras clave: conservación, dormancia seminal, germinación, rasgos funcionales de semillas, *Thespesia* de las Antillas Mayores

ABSTRAC

Thespesia cubensis is an endemic tree of Cuba, which is Critically Endangered, has little natural regeneration and nothing is known about its regeneration mechanisms. Therefore, the objective of the present investigation was to characterize functional traits of its seeds, particularly related to dormancy, germination and seedlings to favor its propagation. Fresh fruits were collected from adult trees that grow in Conuco key (best preserved population, in the northwest of Central Cuba) to obtain seeds. The seeds had an average initial moisture content of 13.21%, were permeable to water and had a developed embryo of the folded type. In addition, the seeds allocated 54.7% of their mass to the formation of cover structures and showed an initial viability of 100%. Germination evaluated under nursery conditions began at an average of 4.3 days, but only reached 59% of final germination at 16 days after sowing; the rest of the seeds that did not germinate at the end of the experiment (30 days) remained alive and hydrated. Consequently, a part of the lot (more than 40%) presented physiological dormancy (PD), possibly due to the mechanical barriers imposed by the seminal covers to embryo growth. The present work is the first report of PD in *Thespesia* seeds. The ecological role of the identified life history traits is discussed and practical recommendations for increasing germination under nursery and direct field sowing conditions are provided.

Keywords: conservation, functional seed traits, germination, seed dormancy, *Thespesia* of the Greater Antilles

INTRODUCCIÓN

Thespesia cubensis (Britton & P. Wilson) J. B. Hutch. (Malvaceae) es un árbol endémico de Cuba, que ha sido reportado con amplia distribución en el país, mayormente en zonas costeras, en sitios limítrofes entre manglares y bosques siempreverdes micrófilos, en bosques de ciénaga, en matorrales xeromorfos costeros y subcosteros, y en bosques semidecíduos, principalmente en lugares de mal drenaje, entre 0 y 700 m s. n. m. (Areces-Berazaín y Fryxell, 2007). Sin embargo, desde hace cuatro años *T. cubensis* se registra en Peligro Crítico de extinción (González-Torres *et al.*, 2016) y esta categoría de amenaza se mantiene en la última prospección hecha para la especie (Faife-Cabrera *et al.*, 2020a). Este árbol se conoce popularmente como Majagua negra o Majagua de Cuba (Bisse, 1988) y en la actualidad es muy escaso en el paisaje cubano, con unos pocos individuos aislados en la mayoría de los sitios de presencia y escasa regeneración natural (Faife-Cabrera *et al.*, 2020a, b).

La principal amenaza histórica de *T. cubensis* ha sido la sobreexplotación para el uso de su madera; pero igual existe una progresiva degradación de su hábitat, debido a la actividad del hombre y las invasiones biológicas, que han disminuido significativamente la presencia de la especie en la mayor parte del territorio nacional (Faife-Cabrera *et al.*, 2020a). La única excepción conocida, con números altos de individuos (más de 300), se informa para Cayo Conuco (Faife-Cabrera *et al.*, 2020b), que es un pequeño cayo al noroeste de Caibarién (provincia Villa Clara) con algo más de 1 km² de superficie. En este sitio *T. cubensis* no solo presenta las amenazas ya mencionadas, además se descubre por Faife-Cabrera y García-Méndez (2020) la presencia de florivoría, provocada por la larva de un lepidóptero del género *Gnorimoschema*. Según estos autores la florivoría de los botones florales podría ser una amenaza para su conservación al disminuir la producción de frutos y semillas. Sin embargo, para Cayo Conuco, casi la mitad de los individuos encontrados son juveniles (Faife-Cabrera *et al.*, 2020b); por lo que, al parecer, la especie produce semillas viables y con potencial germinativo.

De acuerdo a lo anterior, la propagación por semillas se recomienda como una acción importante para la conservación y recuperación de las poblaciones de *T. cubensis* (Faife-Cabrera *et al.*, 2020a). Este camino ecofisiológico se propone para muchas especies silvestres (Sánchez *et al.*, 2011; Baskin y Baskin, 1998; 2014; Gao *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2022), y es relativamente sencillo, rápido y

económico cuando las especies a emplear, en proyectos de restauración, producen grandes cantidades de semillas con altos porcentajes de germinación (Kildisheva *et al.*, 2020; Sánchez y Furrázola, 2018). Sin embargo, para *T. cubensis* apenas existe información sobre sus rasgos funcionales de frutos, semillas y plántulas (Sánchez *et al.*, 2019), tal como ocurre para la mayoría de las plantas nativas cubanas (Sánchez *et al.*, 2011).

Diversos autores reconocen que la dormancia seminal es el principal obstáculo para la germinación de las semillas en condiciones de vivero (Baskin y Baskin, 2004; Sánchez *et al.*, 2019; Kildisheva *et al.*, 2020). Esta característica seminal a nivel mundial ocurre en un 76% de las plantas (Baskin y Baskin, 2021) y en múltiples ocasiones impide o retarda la domesticación de las especies silvestres. Sin embargo, la dormancia seminal constituye una adaptación para asegurar la germinación solo cuando las condiciones ambientales sean adecuadas para el establecimiento y supervivencia de las plántulas (Baskin y Baskin, 2014; 2021). También la dormancia ayuda a mantener la viabilidad de las semillas bajo condiciones ambientales extremas, contribuyendo así a la supervivencia, continuación y evolución de las especies (Stevens *et al.*, 2020). No obstante, si las condiciones ambientales se alteran también la dormancia puede contribuir a la pérdida de la viabilidad de las semillas, y en consecuencia conducir al fracaso del reclutamiento de nuevas plántulas (Kildisheva *et al.*, 2020; Ma *et al.*, 2020). De ahí, que resulta relevante conocer la dormancia que puede presentar una especie, y en particular constituye un rasgo funcional importante para especies de sitios con marcada estacionalidad y/o sometidos a diversas tensiones ambientales (Duncan *et al.*, 2019; Sánchez *et al.*, 2020; Baskin y Baskin, 2021), como son los sitios que ocupa *T. cubensis*.

Sánchez *et al.* (2019) proponen para semillas de *T. cubensis* con base a la dormancia que se ha informado para *T. populnea* (L.) Sol. *ex* Corrêa (ver e.g., Camara *et al.*, 2009; Baskin y Baskin, 2014; Huang *et al.*, 2017) la presencia de dormancia física (PY, por siglas del inglés). Esta clase de dormancia se debe a la impermeabilidad de las paredes o cubiertas de los frutos y semillas al agua (Baskin y Baskin, 2014), y aparece en un gran número de especies de sitios secos o con frutos indehiscentes que se dispersan por las corrientes marinas (hidrocora) (Baskin y Baskin, 2014). En *T. cubensis* y *T. populnea*, táxones que coexisten, se presenta este tipo de fruto y se presupone para las dos especies dis-

persión de sus diásporas por el agua (Areces-Berazaín y Fryxell, 2007). Para *T. cubensis* no se dispone de evidencias experimentales sobre sus mecanismos de dispersión (Faife-Cabrera *et al.*, 2020a), mientras que en *T. populnea* (planta considerada exótica en Cuba o dudosamente indígena) (Greuter y Rankin, 2022) sí se tienen bien establecido su dispersión hidrocora (Areces-Berazaín y Ackerman, 2016). Esta última especie, es nativa de los trópicos del Viejo Mundo y se ha introducido y naturalizado ampliamente en el Caribe, donde generalmente crece en bosques litorales y vegetación de costa arenosa (Parrotta, 1994).

Por su parte, en la familia Malvaceae, la principal clase de dormancia que se encuentra a nivel mundial es la PY (c.a. del 50% de las especies estudiadas) (Baskin y Baskin, 2014; Willis *et al.*, 2014). Pero también se presentan semillas con dormancia fisiológica (PD), que se debe a la inhibición fisiológica del embrión; la dormancia combinada (PY + PD), que está presente en semillas con embriones completamente desarrollados, pero con cubiertas impermeables al agua y embriones con dormancia fisiológica; y semillas no dormantes (ND) (Baskin y Baskin, 2014). En semillas con dormancia PY, PD, o PY+PD se establece como criterio que necesitan más de 28 días para germinar; en cambio, en las semillas no dormantes la germinación ocurre en menos de 28 días bajo un amplio rango de condiciones ambientales (Baskin y Baskin, 1998; 2004). Estas clases de dormancia, además, se clasifican en niveles y tipos (Baskin y Baskin, 2014). Entonces, queda establecido que se necesitan investigaciones para demostrar la presencia o no de PY en *T. cubensis*. Para ello, la prueba de imbibición en agua se propone como el principal ensayo para identificar la PY en semillas frescas (Baskin y Baskin, 1998; Baskin *et al.*, 2000). De este modo, cuando la hidratación de las semillas no es significativa, o simplemente no se hidratan se dice que presentan PY (Baskin *et al.*, 2000). Sin embargo, cabe señalar que en un mismo lote de semillas pueden aparecer diferentes clases y niveles de dormancia, en función de las características genéticas de la especie y de las condiciones ambientales en que se desarrollan los frutos en las plantas madres (Willis *et al.*, 2014; Jaganathan, 2016).

Por tal motivo, en semillas frescas de *T. cubensis* se necesita combinar ensayos de imbibición y germinación para determinar su clase de dormancia y requerimientos germinativos. También se hace necesario clarificar la viabilidad inicial de sus semillas frescas, dado que este rasgo afecta la regeneración natural, y en consecuen-

cia puede provocar la extinción de la especie (Walt y Witkowski, 2017; Gao *et al.*, 2021). De acuerdo a lo anteriormente comentado, el objetivo de este trabajo fue determinar rasgos de frutos, semillas y plántulas de *T. cubensis* que permitan ampliar el conocimiento sobre sus mecanismos de regeneración y sirvan de base para su propagación en programas de conservación, rehabilitación y restauración ecológica.

MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE RECOLECTA Y MATERIAL VEGETAL

La recolecta se realizó en mayo de 2021 en cayo Conuco, ubicado a 5 km al noroeste de Caibarién, provincia Villa Clara, Cuba (22°32'32" lat. N, 79°29'6" long. W), en áreas de interior de bosque siempreverde micrófilo y muy próximo a la línea de costa en su porción norte. El clima del sitio es subtropical y estacionalmente húmedo, con una época lluviosa que se extiende de mayo a octubre y un período seco de noviembre a abril, este último se corresponde con las temperaturas más bajas para Cuba (Borhidi, 1996; Alcolado *et al.*, 1999). La zona tiene un régimen de lluvia anual de 1303.0 mm y una temperatura media anual de 25.3°C, con valores de temperatura máxima del mes más cálido de 31.9°C y temperatura mínima del mes más frío de 18.4°C según el WorldClim 2 (Fick y Hijmans, 2017; <http://worldclim.org/version2>). Dichas variables ambientales fueron muy similares a datos climáticos históricos informados para cayos de Cuba, donde prevalece humedad insuficiente e inestable y muy alta evaporación (Salinas, 1986). Las semillas se obtuvieron de frutos maduros sobre las plantas madres, a partir de 18 árboles adultos con ayuda de una vara telescópica, o bien de frutos cerrados recién caídos al suelo. Todos los frutos se mezclaron en un lote único. Los ensayos se realizaron inmediatamente después de la recolecta. En cada caso las muestras de frutos o semillas se tomaron al azar.

LA ESPECIE

Thespesia cubensis es un árbol que puede alcanzar los 17 m de alto, con tronco de hasta 80 cm de diámetro (Fig. 1A). Este árbol presenta hojas todo el año (i.e., perennifolio) y florece durante los meses de noviembre a marzo (Areces-Berazaín y Fryxell, 2007; Faife-Cabrera *et al.*, 2020a). Su madera ha sido explotada para varios tipos de construcciones y muebles, debido a que es de corazón pardo rojizo oscuro, es medianamente dura, pesada y resistente al agua (Fors, 1975; Areces y Fryxell, 2007). En la actualidad, a pesar de su escasez, aún se utiliza por los pescadores para la confección de remos (M. Faife-Cabrera, observaciones

personales). *Thespesia* pertenece a la tribu Gossypieae con tres especies endémicas de las Antillas Mayores (norte del Caribe). Además de *T. cubensis*, aparecen en la región del Caribe *T. beatensis* (Urb.) Fryxell en la República Dominicana y *T. grandiflora* DC. en Puerto Rico (Arecas-Berazaín-Ackerman, 2016; 2020).

CARACTERIZACIÓN DE FRUTOS Y SEMILLAS

Se tomaron 30 frutos cerrados a los que se le midió su largo, diámetro mayor y cantidad de semillas por unidad. A 25 semillas se le tomó su longitud, ancho y grosor, y con estos valores se calculó el índice de la varianza de las dimensiones seminales según el método propuesto por Thompson *et al.* (1993). Previo al cálculo de la varianza, cada valor de dimensión seminal se dividió entre el valor de la longitud, así la longitud es igual a la unidad. De esta forma, una semilla esférica presentará un valor de varianza de 0, mientras que en una alargada o achatada, su varianza puede ser hasta 0.33. A las semillas también se les determinó su masa fresca y seca total, el contenido de humedad inicial, la masa seminal de las reservas (embrión y endospermo) y de las cubiertas. La masa fresca de las semillas se determinó mediante el pesaje en una balanza Sartorius con precisión 10^{-4} g. La masa seca de las semillas y su contenido de humedad inicial se establecieron por el método de secado a baja temperatura constante ($103 \pm 2^{\circ}\text{C}$ durante 17 horas), a partir de las normas del ISTA (2007). Estas variables se calcularon individualmente para cada semilla en una muestra de 30 semillas. Para calcular la asignación de la masa a las estructuras de cubiertas, o bien a los tejidos de reservas (embrión/endospermo) se dividió cada valor o componente seminal entre la masa seca total de la semilla (Sánchez *et al.*, 2009). Los valores de ambas fracciones se multiplicaron por 100 para facilitar la interpretación de los datos.

La descripción del tipo de embrión se realizó con base a la morfología (forma) y grado de desarrollo del mismo (tamaño) mediante la relación largo del embrión con respecto al largo interno de la semilla (E/S), tal como proponen Baskin y Baskin (2007). Para este propósito se utilizó una muestra de 30 semillas a las que se les realizaron cortes longitudinales con un bisturí quirúrgico. De acuerdo con dichos autores, se considera que una semilla presentó embrión totalmente desarrollado cuando ocupó más de 50% de la cavidad seminal ($E/S > 0.5$). Todas las mediciones de frutos, semillas y embriones se realizaron con un pie de rey Mitutoyo con error de 0.02 mm de precisión.

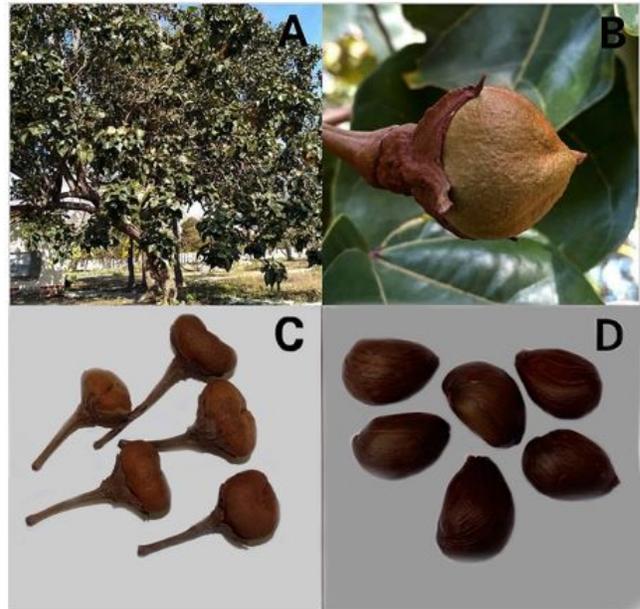


Figura 1. Árbol de *Thespesia cubensis* (A), frutos inmaduros (B), frutos maduros (C) y semillas (D).

Figure 1. Tree of *Thespesia cubensis* (A), immature fruits (B), mature fruits (C) and seeds (D).

VIABILIDAD INICIAL Y PRUEBA DE IMBIBICIÓN

La determinación de la viabilidad inicial de las semillas se realizó por una prueba de corte. Para ello, se seleccionaron 50 semillas a las que se les realizaron cortes longitudinales para verificar si contenían un embrión firme (semillas vivas), o bien un embrión suave o gris, indicativo de no viabilidad (semillas muertas) (Baskin y Baskin, 2014). Para probar la permeabilidad al agua de las cubiertas seminales se midió el incremento en masa a las 24, 48 y 120 horas, que se estableció para 25 semillas de forma individual. Las semillas se colocaron en viales con agua destilada estéril, a temperatura ambiente y expuesta a la luz. El porcentaje de incremento en masa (PIM) se calculó mediante la fórmula propuesta por Baskin *et al.* (2004): $\text{PIM} = [(\text{masa húmeda} - \text{masa fresca}) / \text{masa fresca}] \times 100$. Antes de tomar la masa húmeda, se eliminó el agua superficial de las semillas en una bomba de vacío. Un incremento significativo del PIM indicó que las cubiertas seminales fueron permeables al agua (Baskin *et al.*, 2004).

GERMINACIÓN Y DORMANCIA

El ensayo de germinación se realizó en condiciones de vivero en un patio particular de la provincia de Villa Clara, Cuba ($22^{\circ}41'53''$ lat. N, $79^{\circ}97'20''$ long. W). Las semillas se sembraron en bolsas negras de polietileno (0.85 dm^3 de capacidad) en una mezcla de sustrato orgá-

nico, arena y zeolita (en proporción 2:1:1) a 0.5 cm de profundidad. En cada bolsa se colocó una semilla y se emplearon tres réplicas de 50 semillas cada una. El riego se realizó una vez por día a capacidad de campo y en la tarde. Las condiciones experimentales fueron similares a las que se presentan en los viveros comerciales en Cuba, es decir, a temperatura ambiente (entre 25°C y 30°C) y bajo semisombra (aproximadamente entre 30 y 40% de radiación fotosintéticamente activa). El conteo de la germinación se realizó diariamente durante 35 días, y el criterio para la germinación fue la emergencia de la radícula. Los resultados se expresaron en porcentaje de germinación, día de inicio de la germinación y velocidad de germinación, establecida esta última variable por el tiempo para alcanzar el 50% de germinación en la muestra (T_{50}). Al concluir las pruebas de germinación, a todas las semillas que no germinaron se les determinó su viabilidad mediante la prueba de corte, tal como se describió anteriormente. También este ensayo sirvió para determinar la hidratación visible de las semillas. Se empleó el sistema de clasificación y la clave dicotómica propuestos por Baskin y Baskin (2014) para la identificación de clases de dormancia seminal.

EMERGENCIA Y TIPO DE PLÁNTULA

La emergencia final de las plántulas se determinó en aquellas bolsas que ocurrió la germinación. Se definió el tipo funcional de plántulas según las categorías propuesta por Garwood (1996) y la altura de las plántulas con hojas verdaderas. Para ello, se tomaron 20 plántulas y se les midió su altura a los 18 o 20 días después de su germinación.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se calculó la media y el error estándar para cada variable estudiada. Los datos correspondientes al porcentaje de germinación acumulado se ajustaron por una ecuación de regresión no lineal de tipo Gompertz para determinar el tiempo (días) en que se alcanzó el 50% de germinación por réplica. La ecuación Gompertz pertenece a las clases de ecuaciones sigmoideas que se emplean con éxito en la modelación de la germinación acumulada de muchas especies (Brown y Mayer, 1988).

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN DE FRUTOS Y SEMILLAS

El fruto es una cápsula globosa indehiscente que presenta una forma ovoide durante su desarrollo (Fig. 1B), pero termina subgloboso y deprimido (Fig. 1C). El largo medio del fruto maduro fue de 1.56 ± 0.12 cm con

un diámetro mayor de 2.61 ± 0.27 cm, y la cantidad de semillas por fruto fue de 4.77 ± 0.21 . Las semillas son obovoides de color pardo oscuro con líneas pardo claro, glabras y lisas (Fig. 1D). El largo promedio de las semillas fue 0.69 ± 0.02 cm, el ancho 0.42 ± 0.01 cm y el grosor 0.32 ± 0.01 cm. La varianza de las dimensiones seminales (0.084 ± 0.004) indicó que las semillas tienden a ser redondeadas. Las semillas presentaron una masa fresca y seca de 0.24 ± 0.02 g y 0.21 ± 0.03 g, respectivamente y un contenido de humedad inicial de $13.21 \pm 0.45\%$. La masa seca de las reservas y las cubiertas seminales fueron de 0.095 ± 0.004 g y 0.115 ± 0.01 g, respectivamente. Finalmente, el porcentaje de la masa seminal destinado a las reservas fue $45.2 \pm 3.10\%$ y para las cubiertas seminales de $54.7 \pm 3.09\%$. Las semillas presentaron un embrión de tipo plegado y la relación E/S fue igual a la unidad (Fig. 2). El corte longitudinal de las semillas permitió observar claramente la diferenciación del eje embrionario con relación a los cotiledones plegados. También se apreció el endospermo envolviendo todo el embrión, las glándulas de Gosipol y tres paredes de las cubiertas seminales (Fig. 2).

VIABILIDAD INICIAL Y PRUEBA DE IMBIBICIÓN

Las semillas presentaron una viabilidad de un 100%. Después de 24, 48 y 120 horas de estar en contacto con el agua, las semillas exhibieron un incremento en masa de un 37.5 ± 1.3 , 79.0 ± 1.6 y $96.4 \pm 3.5\%$, respectivamente; lo que demostró que fueron permeables.

GERMINACIÓN Y DORMANCIA

Las semillas tomaron menos de 5 días para comenzar a germinar (4.33 ± 0.33 días) y el tiempo para alcanzar el 50% en la muestra fue 8.0 ± 1.43 días; pero solo se alcanzó un $59 \pm 7.69\%$ de germinación final, al cabo de los 16 días después de la siembra (Fig. 3). A los 35 días de concluido el ensayo de germinación, las semillas no germinadas (41%) permanecieron vivas y todas mostraron hidratación visible. Por tanto, esta fracción del lote, que permaneció viva, se consideró con dormancia fisiológica.

EMERGENCIA Y TIPO DE PLÁNTULA

El porcentaje de emergencia final de las plántulas fue igual al porcentaje de germinación final (59%), i.e., todas las semillas que germinaron lograron producir plántulas. Cuando los cotiledones emergieron se mantuvieron cerrados y enrollados dentro de las cubiertas seminales por un breve tiempo, y estuvieron totalmente abiertos o expandidos siete u ocho días después que ocurrió la emergencia de la radícula (Fig. 4). La

plántula es de tipo fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos. Al cabo de los 18 ó 20 días las plántulas presentaron sus primeras hojas verdaderas (Fig. 4) y una altura promedio de 5.36 ± 0.21 cm.

DISCUSIÓN

DORMANCIA Y GERMINACIÓN

Las semillas de *T. cubensis* presentaron un embrión desarrollado de tipo plegado y cubiertas permeables al agua, lo que descarta la existencia de dormancia morfológica, física o combinación de dormancia física más fisiológica en la especie (Baskin y Baskin, 2014). Este mismo tipo de embrión se describe para la tribu Gossypieae (Malvaceae) que incluye al género *Thespesia* (Fryxell, 1968) y también para otras especies de la familia Malvaceae (Martin, 1946; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). La fracción de las semillas que germinaron en condiciones de vivero (59%) se consideró no dormante, pero el resto que no germinó (41%) presentó dormancia fisiológica (PD). Esta clase de dormancia aparece en muchas especies de la familia Malvaceae (Baskin y Baskin, 2014), pero nunca se ha informado para el género *Thespesia* y en los otros seis géneros de Gossypieae (*Cienfuegosia*, *Gossypioides*, *Gossypium*, *Hampea*, *Kokia* y *Lebronnecia*) (Areces-Berazaín y Ackerman, 2016) solo se informa PD de nivel no profundo en semillas del género *Gossypium* (*G. barbadense* L. y *G. hirsutum* L.) (Baskin y Baskin, 2014; Rosbakh *et al.*, 2020). Aunque dichos autores, también reportan para *Gossypium* sp. un gran número de especies con dormancia física (PY).

De acuerdo a lo anterior, este estudio es el primer reporte de PD en semillas de *Thespesia*, y por lo informado para semillas de *G. barbadense* y *G. hirsutum* la PD encontrada en semillas de *T. cubensis* debe ser de nivel no profunda, debido posiblemente a las barreras mecánicas que imponen las cubiertas seminales al crecimiento del embrión (Baskin y Baskin, 2014). En *T. cubensis* las semillas destinaron > 50% de su masa a la formación de estructuras de cubiertas. En Cuba, este tipo de dormancia es la más común en especies arbóreas de ecosistemas limítrofes al manglar (Sánchez *et al.*, 2018), y a nivel mundial se considera la más común (Baskin y Baskin, 2014; 2021).

En las otras especies endémicas de las Antillas Mayores del género *Thespesia* (i.e., *T. beatensis* y *T. grandiflora*) no se ha informado dormancia. Las

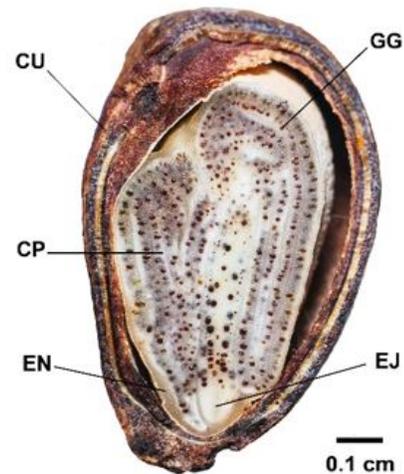


Figura 2. Corte longitudinal de una semilla de *Thespesia cubensis*. (CU) cubierta seminal, (EN) endospermo, (CP) cotiledones plegados, (EJ) eje del embrión, y (GG) glándulas de Gosipol.

Figure 2. Longitudinal cut of a *Thespesia cubensis* seed. (CU) seed coat, (EN) endosperm, (CP) folded cotyledons, (EJ) embryo axis, and (GG) Gossypol glands.

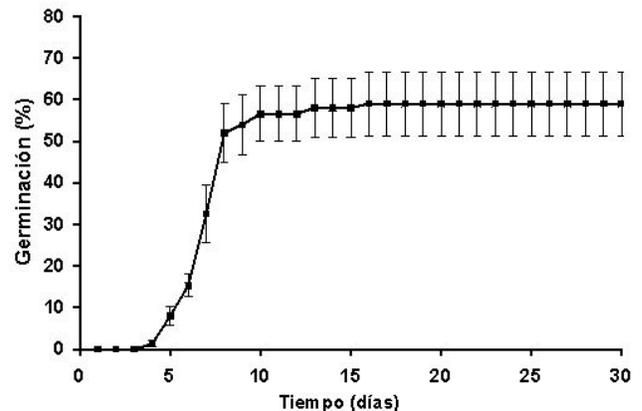


Figura 3. Germinación acumulada de semillas frescas de *Thespesia cubensis*. Las barras verticales indican el error estándar de las medias.

Figure 3. Cumulative germination of freshly seeds of *Thespesia cubensis*. The vertical bars indicate the standard error of the means.

semillas de *T. grandiflora* comienzan la germinación entre los cinco a siete días, alcanzándose de un 70 a un 80% de germinación final (Marrero, 1942, Francis, 1989); y en *T. beatensis*, no existe información sobre la germinación de sus semillas. *Thespesia grandiflora* presenta además semillas recalcitrantes y frutos frescos que se dispersan por murciélagos (Francis, 1989), lo que pudiera apoyar la presencia de PD en lugar de la PY, en el 20 o 30% de las semillas que no germinan. Según Areces-Berazaín y Ackerman (2016), *T. beatensis* y



Figura 4. Semillas germinadas y plántulas de *Thespesia cubensis* en diferentes etapas hasta la expansión total de los cotiledones y con hojas verdaderas

Figure 4. Germinated seeds and seedlings of *Thespesia cubensis* at different stages up to full cotyledon expansion and true leaves.

T. grandiflora proceden de un ancestro de *T. cubensis*; por tanto, es muy probable encontrar PD en ambas especies si se tiene en cuenta que la dormancia de las semillas es un rasgo filogenético altamente conservado (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Baskin y Baskin, 2014; Willis *et al.*, 2014). Aunque, esta hipótesis requiere comprobación mediante ensayos de imbibición y de germinación en semillas frescas de *T. beatensis* y *T. grandiflora*.

Cabe señalar que en *T. cubensis* el tipo de fruto (cápsula globosa indehiscente) no apoyó la presencia de PY en sus semillas, como sí sucede para semillas *T. populnea* (Gupta *et al.*, 2004; Camara *et al.*, 2009). Tampoco la dispersión de los frutos de *T. cubensis* en cayo Conuco fue por el agua, en este sitio los frutos no caen al agua o tan siquiera llegan a corrientes de agua. Sí se observó que las semillas son dispersadas por hormigas (mirme-cocoria); al parecer las hormigas se sienten atraídas por un fino mucílago pegajoso y dulce que tienen las semillas (M. Faife-Cabrera y M. García-Méndez, datos no publicados). De este modo, es probable que la actividad de las hormigas favorezca la germinación de las semillas de *T. cubensis* al eliminar o degradar parcialmente las cubiertas seminales, mecanismo que se ha comprobado en otras especies (Fenner y Thompson, 2005).

Por su parte, una fracción importante de semillas frescas de *T. cubensis* germinaron muy rápido en las condiciones de siembra ensayadas. Dicho comportamiento podría suceder perfectamente en condiciones naturales,

ya que las semillas llegan al suelo en la llamada estación lluviosa. Se conoce que especies con una alta relación largo del embrión con respecto al largo interno de la semilla (E/S) exhiben una rápida germinación después de su hidratación y esto por tanto es una ventaja en hábitats secos, salinos y estacionales, incluso bajo breves períodos de disponibilidad de agua en la estación lluviosa (Vandelook *et al.*, 2012; Commander *et al.*, 2017; Sánchez *et al.*, 2020). 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 *et al.*, 2008; Dürr *et al.* 2015; Duncan *et al.*, 2019). Aunque una germinación rápida y sincrónica podría conllevar altos riesgos para la supervivencia de las plántulas jóvenes, si las condiciones de sequía persisten por irregularidad de las lluvias (Engelbrecht *et al.*, 2006; Arène *et al.*, 2017).

De lo anterior, queda claro que el tiempo de la germinación de las semillas (no dormantes/dormantes) es un rasgo funcional que está bajo una fuerte presión de la selección natural para asegurar la máxima adecuación biológica de las especies y con ello minimizar riesgos en ambientes impredecibles (Willis *et al.*, 2014; Huang *et al.*, 2016). Esta estrategia reproductiva se conoce en inglés como *bet-hedging*, y se refiere a la limitación de los eventos de germinación sincrónica. Por consiguiente, evita la mortalidad de la cohorte entero de semillas (o plántulas) durante las condiciones desfavorables (Venable, 2007).

RASGOS MORFOFISIOLÓGICOS DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS

La caracterización morfofisiológica de las semillas de *T. cubensis* evidenció que posiblemente la especie sea tolerante a la deshidratación; y, por ende, al menos podrían formar bancos de semillas de forma temporal. Estos rasgos seminales para la especie fueron su bajo contenido de humedad inicial de las semillas (13.21%), el porcentaje de distribución de biomasa seminal a las estructuras de cubiertas (o defensas, 54.7%) y la presencia de dormancia fisiológica. Sin embargo, esta hipótesis no se apoya del todo con los valores de varianza de las dimensiones seminales obtenidos (cerca de 0), que indicaron que las semillas tienden a ser redondas y con esto disminuyen sus posibilidades de enterramiento (Thompson *et al.*, 1993; Montejo *et al.*, 2011). También la rápida germinación de una gran parte del lote de semillas demostró que la especie tiene como una estrategia más, en la comunidad, la formación de banco de plántulas. Este comportamiento se informa para especies de ecosistemas del Mediterráneo con embriones desarrollados y con grandes reservas nutricionales (Vivrette, 1995), como es el caso de los embriones plegados de *T. cubensis*. Resultados similares se presentan en Cuba, para semillas de especies pioneras tardías [*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. y *Talipariti elatum* (Sw.) Fryxell] de la familia Malvaceae. Ambas especies presentan embriones desarrollados de tipo plegado, germinación inmediata de una fracción del lote, alta tasa relativa de crecimiento de las plántulas y emergencia de tipo fanerocotilar epigea foliácea (Montejo *et al.*, 2014; Sánchez *et al.*, 2011-2012; 2020).

Herrera-Peraza *et al.* (1997) plantean 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. Conforme a lo anteriormente discutido, *T. cubensis* podría considerarse como un árbol pionero de ecosistemas secos-salinos, estrategia de regeneración que se propone para *T. populnea* en Cuba (Herrera-Peraza *et al.*, 2016) y en Brasil (Camara *et al.*, 2009). *T. cubensis* posiblemente se comporte como pionera tardía, debido a que se conoce que, en cayo Conuco, el incremento de la radiación solar afecta la calidad de su hábitat (Faife-Cabrera *et al.*, 2020a).

PERSPECTIVAS PARA LA PROPAGACIÓN

Comprender la biología de la semilla es el paso previo para poder establecer protocolos óptimos de germina-

ción que permitan propagar o domesticar las especies nativas. Se parte de la premisa, que la mayoría de los proyectos de restauración ecológica buscan especies nativas de germinación rápida y alta bajo diferentes condiciones ambientales (Lu *et al.*, 2016; Baskin *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2022). Por consiguiente, en el caso de las semillas de *T. cubensis* será adecuado aplicar un tratamiento de escarificación de cubiertas que promueva la germinación de las semillas con o sin dormancia. Los tratamientos pregerminativos de escarificación (mecánica, térmica y ácida) son los más adecuados para eliminar PD no profunda (Baskin y Baskin, 2014; Sánchez *et al.*, 2019), que por lo general también eliminan PY. En este camino, un tratamiento de escarificación con ácido sulfúrico concentrado (98%) durante 20 ó 30 minutos resulta óptimo para incrementar la germinación de semillas de *T. populnea* (Gupta *et al.*, 2004; Camara *et al.*, 2009). De ahí, que en semillas de *T. cubensis* la escarificación ácida también podría ser un tratamiento efectivo para incrementar la germinación, quizás con menor tiempo de escarificación. Sin embargo, se conoce que en condiciones de vivero se favorecen los tratamientos de escarificación mecánica (i.e., remoción total o parcial de las cubiertas seminales) por su bajo coste (Torres-Arias *et al.*, 2022); pero también podrían someterse las semillas a inmersión en agua caliente (80°C) por unos minutos. En cualquier caso, debe estandarizarse la metodología de tratamientos pregerminativos en cada lote de semillas para tener mayor efectividad en la respuesta germinativa y vigor de las plántulas (Gupta *et al.*, 2004; Sánchez y Pernús, 2018). No obstante, a lo anterior comentado, para hacer siembra directa de semillas en condiciones de campo también pueden emplearse semillas intactas, pues el asincronismo observado en el tiempo de germinación de las semillas (no dormantes/dormantes) podría asegurar el éxito en el establecimiento de las plántulas en ambientes impredecibles o sometidos a fuertes tensiones ambientales (Simons y Johnston, 2006).

También en las siembras, tanto en condiciones de vivero como en siembra directa en campo, deberán utilizarse condiciones ambientales muy similares a las que encuentran las semillas cuando llegan al suelo después de su dispersión. Al parecer, una condición de semisombra resultaría beneficiosa para la germinación de las semillas y crecimiento de las plántulas. Por último, deberá emplearse, siempre que sea posible, semillas frescas o recién recolectadas para obtener altos porcentajes de germinación final y plántulas vigorosas.

CONCLUSIONES

Una fracción importante de las semillas frescas de *T. cubensis* (> 50%) no presenta dormancia seminal, pero en otra parte sí se encontró dormancia en semillas permeables. Por tanto, se identifica la existencia de dormancia fisiológica en la especie, y al parecer por primera vez en el género *Thespesia*. Esta estrategia de aplazamiento de la germinación deberá asegurar el establecimiento de las plántulas en diferentes tiempos, aunque también podría ser un inconveniente en programas de restauración para obtener lotes homogéneos de plántulas. Por su parte, el porcentaje de humedad inicial de las semillas y la distribución de biomasa destinada a las estructuras de cubiertas sugieren que la especie presenta semillas tolerantes a la deshidratación, y por consiguiente ortodoxas. Sin embargo, no todos los rasgos funcionales estudiados confirman esto, por lo que deberán someterse las semillas a protocolos internacionales para dilucidar su verdadera conducta de almacenamiento. También en el futuro, conviene evaluar el papel de diferentes tratamientos pregerminativos, temperaturas del sustrato y condiciones de iluminación sobre la dormancia y germinación de la especie.

AGRADECIMIENTOS

En memoria a Michel Faife-Cabrera víctima de COVID-19 durante la realización de la presente investigación. Él dejó un amplio legado en los estudios de biología reproductiva en Cuba. Esta investigación fue financiada parcialmente por el proyecto “Categorización, relocalización e investigaciones biológicas de táxones seleccionados de la flora de Cuba”, del Programa Nacional Uso Sostenible de los Componentes de la Diversidad Biológica en Cuba (Código: P211LH005-046). También se agradece a Planta!-Iniciativa para la conservación de la flora cubana por su apoyo en el estudio de campo y recolecta del material vegetal en su hábitat natural. Finalmente, a dos revisores anónimos y a Mayté Pernús Alvarez y Ramona Oviedo Prieto por sus comentarios.

LITERATURA CITADA

- Alcolado PM, García EE, Espinosa N. 1999. *Protección de la biodiversidad y desarrollo sostenible en el Ecosistema Sabana-Camagüey*. Proyecto PNUD/GEF Sabana-Camagüey CUB/92/G31. CESYTA S.L., Madrid.
- Areces-Berazaín F, Ackerman JD. 2016. Phylogenetics, delimitation and historical biogeography of the pantropical tree genus *Thespesia* (Malvaceae, Gossypieae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 181: 171-198.
- Areces-Berazaín F, Ackerman JD. 2020. A revision of *Thespesia* and allied genera in Tribe Gossypieae (Malvaceae-Malvoideae). *Brittonia*. 72. 62-110.
- Areces-Berazaín F, Fryxell PA. 2007. Malvaceae. En: Greuter W, Rankin R. (eds.), *Flora de la República de Cuba, Serie A: Plantas Vasculares*, 1-228. A. R. Gantner Verlag KG, Liechtenstein.
- 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 Science Research*. 27: 110-120.
- Baskin CC, Baskin JM. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- Baskin CC, Baskin JM. 2007. A revision of Martin's seed classification system, with particular reference to his dwarf-seed type. *Seed Science Research*. 17: 11-20.
- Baskin CC, Baskin JM. 2014. *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- Baskin CC, Baskin JM, Yoshinaga A, Wolkis D. 2021. Physiological dormancy in seeds of tropical montane woody species in Hawai'i. *Plant Species Biology*. 36: 60-71.
- Baskin JM, Baskin CC. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. 14: 1-16.
- Baskin JM, Baskin CC. 2021. The great diversity in kinds of seed dormancy: a revision of the Nikolaeva-Baskin classification system for primary seed dormancy. *Seed Science Research*. 31: 249-277.
- Baskin JM, Baskin CC, Li X. 2000. Taxonomy, ecology, and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*. 15: 139-152.
- Baskin JM, Davis BH, Baskin CC, Gleason SM, Cordell S. 2004. Physical dormancy in seed of *Dodonea viscosa* (Sapindales, Sapindance) from Hawaii. *Seed Science Research*. 14: 81-90.
- Bisse J. 1988. *Árboles de Cuba*. Editorial Científico-Técnica, La Habana.
- Borhidi A. 1996. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Faife-Cabrera *et al.*: Germinación de semillas de *Thespesia cubensis*

- Brown RF, Mayer DG. 1988. Representing cumulative germination. 2. The use of the Weibull function and other empirically derived curves. *Annals of Botany*. 61: 127-138.
- Camara CA, Araujo Neto JC, Ferreira VM, Resende LP, Da Costa SS. 2009. Características morfológica de frutos e sementes e germinação de *Thespesia populnea*. *Bragantia*. 68: 503-509.
- Chen JZ, Huang XI, Xiao XF, Liu JM, Liao XF, Sun QW, *et al.* 2022. Seed dormancy release and germination requirements of *Cinnamomum migao*, an endangered and rare woody plant in southwest China. *Frontiers in Plant Science*. 13: 770940. DOI: [10.3389/fpls.2022.770940](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.770940).
- Commander LE, Golos PJ, Miller BP, Merritt DJ. 2017. Seed germination traits of desert perennials. *Plant Ecology*. 218: 1077-1091.
- Daws MI, Crabtree LM, Dalling JW, Mullins CE, Burslem, DFRP. 2008. Germination responses to water potential in Neotropical pioneers suggest large-seed species take more risks. *Annals of Botany*. 102: 945-951.
- Duncan C, Schultz NL, Good MK, 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](https://doi.org/10.1093/aobpla/plz066).
- Dürr C, Dickie JB, Yang XY, Pritchard HW. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: Contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology*. 200: 222-232.
- Engelbrecht BMJ, Dalling JW, Pearson TRH, Wolf RL, Gálvez DA, Koehler MT, *et al.* 2006. Short dry spell in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedling. *Oecologia*. 148: 258-269.
- Faife-Cabrera M, Cruz Y, Hernández TM, García-Méndez M, Sánchez JE. 2020b. *Thespesia cubensis* en Cayo Conuco ¿Abundancia insólita para una especie amenazada? *Bissea* 14 (NE 3): 3.
- Faife-Cabrera M, García-Méndez M, Oviedo, R. 2020a. *Thespesia cubensis* - Hoja de taxón. *Bissea* 14 (NE 1): 630-634.
- Faife-Cabrera M, García-Méndez M. 2020. Florivoría en *Thespesia cubensis*, una amenaza a su conservación. *Bissea* 14 (NE 2): 2.
- Fenner M, Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 37: 4302-4315.
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*. 171: 501-523.
- Fors AJ. 1975. *Maderas cubanas*. Editorial Pueblo y Educación, La Habana.
- Francis JK. 1989. *Thespesia grandiflora* (DC.) Urban. Maga. SO-ITF-SM-21. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station.
- Fryxell PA. 1968. A redefinition of the tribe Gossypieae. *Botanical Gazette*. 129: 296-308.
- Gao R, Hou J, Zhao R, Yang X, Hou X, Huo L, *et al.* 2021. Seed dormancy and germination of a critically endangered plant, *Elaeagnus mollis*, on the loess plateau of China. *European Journal of Forest Research*. 140: 451-461.
- Garwood NC. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. En: Swaine MD (ed.), *The ecology of tropical tree seedlings*, 59-130, Parthenon, New York.
- 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.
- Greuter W, Rankin R. 2022. *Vascular Plants of Cuba A Checklist. Third, updated edition of The Spermatophyta of Cuba*. Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin, Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana. <https://doi.org/10.3372/cubalist.2022.1>.
- Gupta V, Thapliyal S, Singh AK. 2004. Breaking Seed dormancy in *Thespesia populnea* Soland. Ex Correa: A Wild Medicinal Tree. *Seed Research*. 32: 209-210.
- Herrera-Peraza RA, Bever JD, de Miguel JM, Gómez-Sal A, Herrera P, García EE, *et al.* 2016. A new hypothesis on humid and dry tropical forest succession. *Acta Botánica Cubana*. 215: 232-280.
- Herrera-Peraza RA, Ulloa D, Valdés-Lafont O, Priego AG, Valdés A. 1997. Ecotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity. *Nature & Resources*. 33: 1-17.
- Huang SY, Chien CT, Wang MW, Kuo-Huang LL, Chen SY. 2017. Physical dormancy in seeds of three native woody species in Taiwan: *Rhus succedanea* (Anacardiaceae), *Thespesia populnea* (Malvaceae), and *Colubrina asiatica* (Rhamnaceae). *Taiwan Journal of Forest Science*. 32: 57-70.
- Huang Z, Liu S, Bradford KJ, Huxman TE, Venable DL. 2016. The contribution of germination

- functional traits to population dynamics of a desert plant community. *Ecology*. 97: 250-261.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2007. *International rules for seed testing*. Bassersdorf, Suiza.
- Jaganathan GK. 2016. Influence of maternal environment in developing different levels of physical dormancy and its ecological significance. *Plant Ecology*. 217: 71-79.
- Kildisheva OA, Dixon KW, Silveira FAO, Chapman T, Sacco AD, Mondoni A, *et al.* 2020. Dormancy and germination: making every seed count in restoration. *Restoration Ecology*. 28: S256-S265.
- Lu YH, Ranjitkar S, Xu JC, Ou XK, Zhou YZ. 2016. Propagation of native tree species to restore subtropical evergreen broad-leaved forests in SW China. *Forests*. 7: 12. DOI:[10.3390/f7010012](https://doi.org/10.3390/f7010012).
- Ma H, Erickson TE, Walck JL, Merritt DJ. 2020. Interpopulation variation in germination response to fire-related cues and after-ripening in seeds of the evergreen perennial *Anigozanthos flavidus* (Haemodoraceae). *International Journal of Wildland Fire*. 29: 950-960.
- Marrero J. 1942. A seed storage study of maga. *Caribbean Forester*. 3: 173-184.
- Martin AC. 1946. The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist*. 36: 513-660.
- Montejo LA, Muñoz BC, Sánchez JA, Gamboa A. 2014. Variabilidad seminal entre las especies de un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Bosque*. 35: 37-47.
- Montejo LA, Sánchez JA, Muñoz BC. 2011. Características seminales de árboles de la familia Sapindaceae. *Acta Botánica Cubana*. 212: 15-20.
- Parrotta JA. 1994. *Thespesia populnea* (L.) Soland. ex Correa. Portiatree, emajagüilla. SO-ITF-SM-76. Department of Agriculture, Forest Service, New Orleans.
- Rosbakh S, Baskin CC, Baskin JM. 2020. Nikolaeva *et al.*'s reference book on seed dormancy and germination. *Ecology*. 101: e03049.
- Salinas E. 1986. Características de la naturaleza y los paisajes de Cuba. *Estudios Geográficos*. 57: 201-218.
- Sánchez JA, Furrázola E. 2018. *Ecotecnologías para la restauración ecológica: los tratamientos de semillas y las micorrizas*. Editorial Academia, La Habana.
- Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo LA. 2009. Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes*. 32: 141-164.
- Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo LA, Lescaille M, Herrera RA. 2011-2012. 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 del Jardín Botánico Nacional*. 32-33: 181-204.
- Sánchez JA, Pernús M. 2018. Tratamientos de semillas. En: Sánchez JA, Furrázola E. (eds.), *Ecotecnologías para la restauración ecológica: los tratamientos de semillas y micorrizas*, 5-54, Editorial Academia, La Habana.
- Sánchez JA, 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 Jardín Botánico Nacional*. 41: 93-108.
- Sánchez JA, Pernús M, Torres-Arias Y, Barrios D, Dupuig Y. 2019. Dormancia y germinación en semillas de árboles y arbustos de Cuba: implicaciones para la restauración ecológica. *Acta Botánica Cubana*. 218: 77-108.
- Sánchez JA, Pernús M, Torres-Arias Y, Furrázola E, Oviedo R, Álvarez JC. 2018. Características regenerativas de árboles tropicales para la restauración ecológica de ecosistemas limítrofes al manglar. *Acta Botánica Cubana*. 217: 170-188.
- Sánchez JA, Suárez AG, Montejo LA, Muñoz CB. 2011. El cambio climático y las semillas de las plantas nativas cubanas. *Acta Botánica Cubana*. 214: 38-50.
- Simons AM, Johnston MO. 2006. Environmental and genetic sources of diversification in the timing of seed germination: implications for the evolution of bet hedging. *Evolution*. 60: 2280-2292.
- Stevens AV, Nicotra AB, Godfree RC, Guja LK. 2020. Polyploidy affects the seed, dormancy and seedling characteristics of a perennial grass, conferring an advantage in stressful climates. *Plant Biology*. 22: 500-513.
- Thompson K, Band SR, Hodgson JG. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*. 7: 236-241.
- Torres-Arias Y, Sánchez JA, Pernús M. 2022. *Manual de semillas para la restauración de ecosistemas limítrofes al manglar*. Editorial AMA, La Habana.
- Vandelook F, Verdú M, Honnay O. 2012. The role of seed traits in determining the phylogenetic structure of temperate plant communities. *Annals of Botany*. 110: 629-636.
- Venable DL. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology*. 88: 1086-1090.

Faife-Cabrera *et al.*: Germinación de semillas de *Thespesia cubensis*

- Vivrette NJ. 1995. Distribution and ecological significance of seed-embryo types in Mediterranean climates in California, Chile, and Australia. En: Arroyo MKT, Zedler PH, Fox MD. (eds.), *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile*, 274-288, Springer, New York.
- Walt KV, Witkowski ETF. 2017. Seed viability, germination and seedling emergence of the critically endangered stem succulent, *Adenium swazicum*, in South Africa. *South African Journal of Botany*. 109: 237-245.
- Wang J, Wang XY, Pan W, Li JY, Xue L, Li S. 2022. Seed germination traits and dormancy classification of 27 species from a degraded karst mountain in central Yunnan-Guizhou Plateau: seed mass and moisture content correlate with germination capacity. *Plant Biology*. 24: 1043-1056.
- Willis CG, Baskin CC, Baskin JM, Auld JR, Venable DL, Cavender-Bares J, *et al.* 2014. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist*. 203: 300-309.