**Caracterización morfofisiológica de semillas de
especies leñosas distribuidas en dos zonas secas
presentes en el Sur del Ecuador**

Tesis doctoral

José Miguel Romero Saritama

2016

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

DEPARTAMENTO DE BIOTECNOLOGIA Y BIOLOGIA VEGETAL

ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍA, AGROALIMENTARIA Y DE
BIOSISTEMAS

**Caracterización morfofisiológica de semillas de especies leñosas
distribuidas en zonas secas presentes
en el Sur del Ecuador**

Tesis doctoral

Autor: Ing. José Miguel Romero Saritama

Director: César Pérez Ruiz

Madrid 2016

César Pérez Ruíz, Profesor Catedrático de Universidad del Departamento de Biotecnología y Biología Vegetal - Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agraria, Agroalimentos y de Biosistemas. Universidad Politécnica de Madrid.

CERTIFICA:

Que los trabajos de investigación desarrollados en la memoria de tesis doctoral:

“Caracterización morfofisiológica de semillas de especies leñosas distribuidas en dos zonas secas presentes en el Sur del Ecuador”, son aptos para ser presentados por el ing. José Miguel Romero Saritama ante el Tribunal que en su día se consigne, para aspirar al Grado de Doctor por la Universidad Politécnica de Madrid.

VoBo Director Tesis

Dr. César Pérez Ruiz

DEDICATORIA

*Si debo agradecer al mundo,
estudiaría, sembraría y
conservaría semillas.*

*A mi madre, mi modelo de vida a seguir,
que desde la eternidad ha velado mi surgir.
A Janneth mi esposa, por su apoyo incondicional, te amo.
A mi hijo, una razón mas para luchar.
A mi padre y hermanos, han sido la fuerza de superación.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero hacer fraterno mi agradecimiento a todas las personas que han formado parte de este proceso, que supieron confiar en mí y me brindaron toda su colaboración.

Primeramente, mi especial e infinito agradecimiento a toda mi familia por su apoyo en todas las circunstancias, sobre todo por creer en mí a pesar de todos los golpes duros de la vida. A mi esposa, por ser mi fundamento, por estar allí siempre apoyándome en cada paso para la finalización de este proyecto, a mi hijo por ser la mayor fuerza impulsora en este proceso.

Agradecimiento a cada uno de mis profesores, Marcos Méndez, Arantzazu L. Luzuriaga Z, Adrián Escudero, David Draper y que han formado parte de este importante aprendizaje. Sin duda, sus grandes enseñanzas, ideas y sus revisiones han sido el artífice para el éxito del presente trabajo. A mi tutor César Pérez por su direccionamiento, su tiempo, paciencia y apoyo durante el desarrollo de toda la tesis.

A la Universidad Técnica Particular (UTPL), por el apoyo financiero brindado en el proceso para la finalización del doctorado. Al programa de becas de la Secretaría de Educación superior, Ciencia y Tecnología SENACYT 2008-2 por el apoyo financiero.

A mis grandes amigos y compañeros del Departamento de Ciencias naturales-UTPL y del presente doctorado, su apoyo y asistencia técnica ha sido importante. Finalmente agradecer a cada una de las personas que en su momento formaron parte del banco de semillas y que acompañaron al arduo proceso de colección de semillas.

CONTENIDO

RESUMEN GENERAL	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	7
“Rasgos morfológicos de semillas y su implicación en la conservación <i>ex situ</i> de las especies leñosas en los bosques secos tumbesinos”	7
OBJETIVOS:	21
METODOLOGÍA GENERAL.....	22
 CAPÍTULO 1. Análisis de rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino	 33
 CAPÍTULO 2. Relaciones entre rasgos morfológicos de semillas y factores ambientales en especies leñosas presentes en un bosque seco al sur occidente del Ecuador.....	 63
 CAPÍTULO 3. Relación entre rasgos morfológicos internos de semillas con la dormancia en especies leñosas de un bosque seco al occidente del Ecuador	 103
 CAPITULO 4. Efecto de la deshidratación en el comportamiento germinativo de semillas de nueve especies leñosas de dos comunidades secas tropicales.	 131
 CONCLUSIONES GENERALES	 158

RESUMEN GENERAL

Sudamérica es una de las zonas con mayor cantidad de bosque seco tropical a nivel mundial. No obstante, estos bosques han sido poco conocidos y la mayoría de estudios han estado orientados hacia los bosques húmedos tropicales. Los bosques secos se han reducido drásticamente y siguen muy amenazados, corriendo el riesgo de desaparecer en los próximos años. Por ello, es fundamental, generar investigación aplicada para la conservación inmediata de los ecosistemas secos tropicales. En Ecuador, la situación no es diferente y las zonas secas catalogadas como biodiversas están en constante amenaza. Los pocos estudios realizados en Ecuador sobre zonas secas, han permitido mejorar nuestro conocimiento referente a la diversidad y abundancia de las especies, relaciones planta-planta y síndromes de dispersión. No existen estudios sobre caracteres morfológicos en frutos y semillas de las especies leñosas de bosque seco. Sin embargo, nuestra comprensión de la dinámica y estructura de las comunidades ecológicas de zonas secas poco estudiadas, puede mejorar rápidamente mediante el estudio y enfoque de rasgos morfofisiológicos funcionales. El objetivo general del presente estudio fue aportar al conocimiento de la ecología y biología de semillas de zonas secas tropicales mediante el análisis y evaluación de rasgos morfofisiológicos de frutos y semillas de una comunidad de especies leñosas.

El estudio se realizó en una zona de bosque y matorral seco, ubicados al sur occidente del Ecuador, a una altitud comprendida entre los 250 a 1 200 m s.n.m. caracterizada por una marcada estacionalidad ambiental, con lluvias desde diciembre a abril y una estación seca de mayo a noviembre. Precipitación media anual de 500 mm con una temperatura media anual de 20° a 26 °C. La zona de estudio forma parte de la región Tumbesina compartida entre el sur del Ecuador y el norte del Perú con gran diversidad de especies vegetales endémicas.

Para el estudio se colectaron frutos con semillas maduras previamente a su dispersión de entre ocho y diez individuos de 80 especies entre árboles y arbustos más representativos de los bosques secos ecuatorianos. De los frutos colectados se utilizó una muestra al azar de 50 frutos y semillas por especie para los diferentes análisis. Se midió y evaluó 18 rasgos

morfológicos y fisiológicos cuantitativos y cualitativos de frutos, semillas y de la especie. Se realizaron diferentes análisis de asociación y correlación entre los rasgos evaluados, con cinco variables ambientales registradas de las 109 parcelas establecidas en el área de estudio, además analizamos el tipo de dormición y comparamos la respuesta germinativa a la deshidratación relacionada con dos comunidades secas, matorral y bosque seco.

Los resultados mostraron que las especies presentan gran heterogeneidad en rasgos continuos de las semillas. La variabilidad fue más evidente en rasgos como tamaño, volumen, masa y número de semillas por fruto. Sin embargo, una alta proporción de las especies tiende a producir una semilla por fruto. Además, la mayoría de las especies de bosque seco se caracterizan por no poseer algún tipo de apéndices o areola en sus semillas, forma ovalada y sin endospermo. La reserva nutritiva de las semillas se encuentra especialmente en los cotiledones de los embriones. Se encontraron seis tipos diferentes de embriones y la mayoría de las especies presentó embriones gruesos e invertidos. La dispersión de semillas está dominada por zoocoria en un 38 %, con relación a anemocoria (22 %) y autocoria (19 %). Sin embargo, encontramos que el 70 % de las especies posee frutos secos.

Los análisis de dormición en las semillas de bosque seco, mostraron que el 60 % de las especies de bosque seco presentaron semillas con algún tipo de latencia, menor a la encontrada en especies de bosque deciduo tropical y sabanas, sin embargo, la dormición de las especies de bosque seco fue mayor al porcentaje de especies con dormición de bosque semipermanente y selva lluviosa tropical. La dormición física constituyó el 35 % de las especies de bosque seco, seguido del 12 % con dormición fisiológica, mientras que solamente una especie tuvo dormición morfológica. Encontramos que la dormición de las semillas de las especies en estudio se relaciona significativamente con el tipo y función del embrión y con el endospermo.

Existieron relaciones significativas entre los rasgos morfológicos de los frutos, semillas, embriones y atributos de los individuos de 46 especies, aunque en algunos casos con coeficientes de correlación bajos. Hubo pocas relaciones entre los rasgos morfológicos de las semillas con las variables ambientales registradas. Solamente el tipo de testa y la presencia de apéndices en las semillas mostraron relación con el pH y la temperatura

media del suelo. No obstante usando el modelo fourth corner-RLQ, no se encontraron asociaciones claras ni significativas entre rasgos morfológicos de semillas y frutos con variables ambientales.

Al medir el efecto de la deshidratación en las semillas de los dos hábitats secos tropicales: bosque y matorral seco, los resultados determinaron que tanto las semillas de las especies leñosas de ambientes más áridos (matorral seco) están en gran medida pre-adaptadas a la desecación que las especies de ambientes menos áridos (bosque seco). Los tratamientos de deshidratación ejercieron un efecto negativo en los porcentajes de germinación en todas las especies, excepto para *C. platanifolia*. Los resultados más sorprendentes se registraron para *Senna alata* que mostró germinación extremadamente baja o incluso sin germinación a contenidos de humedad de la semillas de 0,10 g H₂O g de peso seco. Las curvas de germinación difirieron significativamente entre los tratamientos de deshidratación en cada especie. Aportar al conocimiento la fisiología de la deshidratación y los límites de tolerancia de las semillas de bosque y matorral seco ayudará a entender mejor el papel de este rasgo en la ecología de las semillas y dinámica de las comunidades áridas tropicales.

El estudio demostró, que la adaptación ecológica de las semillas de las especies leñosas de bosque seco a factores ambientales extremos, puede verse reflejada en una red de interacciones y correlaciones complejas entre los propios rasgos morfológicos y fisiológicos continuos y cuantitativos, sobre todo en rasgos internos de las semillas, quienes ejercerían una mayor influencia en toda la red de interacciones. Si bien, los rasgos de las semillas no mostraron fuertes relaciones con las variables ambientales, posiblemente las asociaciones presentes entre rasgos morfológicos pudiesen predecir en cambio interacciones entre especies y comportamientos y procesos relacionados con la tolerancia a la deshidratación y dormición de las semillas.

ABSTRACT

South America is one of the areas with the largest number of tropical dry forest in the world. However, these forests have been poorly understood and most studies have been directed to

tropical rainforests. Dry forests have been drastically reduced and are very threatened, risking disappearing in the next years. It is therefore essential, generate applied research for conservation of tropical dry ecosystems. In Ecuador the situation is no different and dry areas classified as biodiverse are under constant threat. The few studies made in Ecuador on drylands have improved our knowledge concerning the diversity and abundance of species, plant-plant relationships and dispersion syndromes. Morphological studies on fruits and seeds of woody dry forest species do not exist. However, our understanding of the dynamics and structure of ecological communities dryland little studied, may improve quickly through the study and functional approach morphophysiological traits. The overall objective of this study was to contribute to the knowledge of the ecology and biology of tropical dry seeds through analysis and evaluation of morphophysiological traits of fruits and seeds of a community of woody species.

The study was conducted in an area of dry scrub forest, located at the southwest of Ecuador, at an altitude between 250 to 1200 m asl. Environmental characterized by a marked seasonality, with rainfall from December to April and a dry season from May to November. Annual rainfall of 500 mm with an average annual temperature of 20° to 26 °C. The study area is part of the shared Tumbesina region between southern Ecuador and northern Peru with a great diversity of endemic plant species.

For the study, we collected fruit and seed mature of eight and ten individuals of 80 species of trees and shrub most represented of the Ecuador dry forest. We selected a sample of 50 fruits and seeds for different analysis. We measure and evaluate 18 morphological and physiological traits of fruits, seeds and species. We perform analysis and correlation between traits associated with five environmental variables taken from the 109 plots established in the study area also analyze and compare the germination response to dehydration related to two dry communities, scrub and dry forest.

The results showed that the species have great heterogeneity in continuous seed traits. Variability was more evident in features such as size, volume, mass, and number of seeds per fruit. However, a high proportion of species tends to produce a seed per fruit. In addition, most of the species of dry forest is characterized by not having some sort of appendices or areola in its seeds, oval form and without endosperm. The nutrient reserves of seeds are especially in the cotyledons of the embryos. Six different embryos were found and most of the species presented thick and inverted embryos. Seed dispersal zoochory is dominated by 38 %, relative to anemochory (22 %) and autochory (19 %). However, we found that 70 % of the species has dried fruits.

The analysis of dormancy from tropical dry forest, showed that 60 % of species showed seed dormancy, down from species found in tropical deciduous forest and savanna, however dormancy dry forest species was higher than the percentage of forest species dormancy semi-evergreen and tropical rain forest. Physical dormancy corresponds to 35 % of species, followed by 12 % with physiological dormancy, while only one species had morphological dormancy. We found that dormancy of the seeds was significantly related to the type and function of the embryo and the endosperm.

There were significant relationships between morphological traits of fruits, seeds, embryos and attributes of individuals of 46 species, although in some cases with low correlation coefficients. There was little relationship between the morphologic traits of the seeds with the registered environmental variables. Only the type of testa and the presence of appendages on the seeds showed relation to pH and the mean soil temperature. However, using the fourth corner-RLQ model, neither clear nor significant between morphological traits of seeds and fruits associations with environmental variables were found.

The effect of dehydration on seeds of two tropical dry forest habitats was evident in dry scrub. The results determined that both the seeds of woody species forest and dry scrub are pre-adapted to drier conditions. Dehydration treatments exerted a negative effect on germination percentage in all species, except for *C. platanifolia*. However, all species germinated in treatments of extreme dryness, but in low percentages. The most striking results were recorded for *Senna alata* showed no germination when its moisture content was 0.10 g H₂O g dry weight. Germination curves differ significantly between the treatments of dehydration in each species. Contribute to the knowledge of physiology and dehydration tolerance limits seeds dry scrub forest and help you better understand the role of this trait in seed ecology and dynamics of tropical arid communities.

The study showed that the ecological adaptation of seeds of woody species of dry forest to extreme environmental factors may be reflected in a complex web of interactions and correlations between morphological and physiological traits continuous and quantitative themselves, especially in internal seed traits, who exerted a major influence on the entire network of interactions. While the seed traits showed strong relationships with environmental variables possibly present associations between morphological traits could predict interactions between species and change behaviors related to desiccation tolerance and seed dormancy processes.

INTRODUCCIÓN

“Rasgos morfológicos de semillas y su implicación en la conservación *ex situ* de las especies leñosas en los bosques secos tumbesinos”¹

José Miguel Romero-Saritama¹, César Pérez Ruíz²

(1) Departamento de ciencias Naturales – Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto

(2) Departamento de Biotecnología y Biología Vegetal - Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos Universidad Politécnica de Madrid.

* Autor de correspondencia: JM. Romero-Saritama [jmromero@utpl.edu.ec]

Durante los últimos años ha existido un gran interés de parte de los investigadores por el estudio de rasgos funcionales (traits) en las plantas a nivel mundial, debido a que estos rasgos son indicadores de las estrategias ecológicas de las especies (Lohbeck et al. 2014) y ayudan a la comprensión de la dinámica de las comunidades (Bihn et al. 2010; Yates et al. 2014) ante factores ambientales y antrópicos. La identificación de rasgos funcionales en semillas también ha sido un elemento importante en la ecología e historia evolutiva de las plantas (Harper 1977; Simons y Johnston 2000). Estos afectan directamente a procesos de dispersión, colonización y establecimiento de las plántulas (Dalling 2002). Por lo tanto, uno de los objetivos importantes en el estudio de la ecología de las comunidades vegetales es conocer y entender cómo los rasgos funcionales determinan el finnes de las especies (Díaz et al. 2004). Varios estudios han demostrado que las especies de plantas difieren en gran medida en los rasgos de semillas y estos rasgos se asocian a menudo con la regeneración natural de las especies y factores abióticos en cada hábitats (Kitajima y Fenner 2000; Ibarra-Manríquez et al. 2001). Si bien es cierto, aspectos en la ecología de semillas han sido abordados para las especies presentes en zonas templada y en áreas de selva húmeda tropical (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), la verdad es que falta mucha información relacionada a rasgos de semillas de especies leñosas de los bosques

¹ Manuscrito enviado como Review a la Revista Ecosistemas (Aceptado).

secos tropicales y como estos rasgos podrían contribuir no solo a entender la dinámica de las comunidades sino a generar pautas para la conservación *ex situ* de las especies.

Las zonas tropicales se caracteriza por tener un sinnúmero de hábitats, entre ellos se encuentran los bosques secos, que inicialmente contenían el 42 % de la vegetación tropical en todo el mundo (Murphy y Lugo 1995), aunque actualmente se han reducido drásticamente a menos del 0.1 % de su extensión original, Sudamérica es la zona con mayor proporción de bosque seco (Miles et al. 2006). Sin embargo, estos ecosistemas se encuentran en un estado crítico (Janzen 1988), estando más amenazados y menos protegidos que los bosques húmedos y muy húmedos tropicales (Gerhardt 1993). Los bosques secos sudamericanos se han transformado en parches cercanos con dosel abierto, perturbado en varias escalas espaciales que resultan en una marcada heterogeneidad en términos de irradiación, temperatura, humedad y velocidad de liberación de nutrientes a partir de la descomposición de la hojarasca (Khurana y Singh 2001).

Lamentablemente, en países como Ecuador y Perú, no todos los bosques secos están dentro de áreas protegidas, siendo expuestos a interferencia humana y a la reducción de su cobertura vegetal, trayendo consigo pérdida de biodiversidad. Ante esta problemática y a las eminentes amenazas que están expuesto los bosques secos tropicales y tumbesinos, creemos que es importante la aplicación urgente de diferentes mecanismos de conservación *ex situ* de las especies, que complemente el trabajo de las áreas protegidas, no obstante, conocer de ante mano aspectos de la ecología y morfología de semillas de las especies de los bosques secos tumbesinos, permitiría acelerar el proceso de conservación *ex situ* de los bosques secos.

Diversidad vegetal en los Bosques secos tumbesinos

Formando parte de las zonas secas tropicales Sudamericanas, encontramos a la región de endemismos tumbesina (RET), que comprende el suroccidente del Ecuador y noroccidente del Perú desde el nivel del mar hasta 1000 m.s.n.m con una extensión aproximada de 135 000 Km² (Aguirre et al. 2006), y escasez de lluvias entre 3 a 8 meses del año (Linares-Palomino et al. 2010). En esta región Tumbesina, la mayor superficie de vegetación la representa el ecosistema de bosque estacionalmente seco con un área de 86 859 km²

(Dinerstein et al. 1995) que se caracteriza por una alta diversidad y una extraordinaria cantidad de especies endémicas de diferentes grupos taxonómicos (Linares-Palomino et al. 2010; 2011). Con respecto a especies leñosas la zona cuenta con un total de 313 especies pertenecientes 180 géneros en 54 familias (Aguirre et al. 2006; Linares-Palomino 2011), de las cuales la mayoría de las especies pierden sus hojas en la temporada seca (Romero-Saritama y Pérez en prensa). A nivel de país, Ecuador cuenta con 272 especies forestales, de las cuales 79 son endémicas del país, mientras que Perú cuenta con 234 especies, 41 de las cuales son endémicas (Linares-Palomino 2010).

Por su alta diversidad la RET ha sido considerada con una de las regiones de mayor endemismo mundial (Davis et al. 1997) incluida en la lista de puntos calientes o hotspots del mundo (Mittermeier et al. 2005) y algunas de las especies están catalogadas en algún grado de amenaza por ejemplo; *Mauria membranifolia* Barfod & Holm-Niels. (Anacardiaceae), *Juglans neotropica* Diels (Juglandaceae), *Cedrela fissilis* (Meliaceae) y *Siparuna eggersii* Hieron. (Monimiaceae) se encuentran en peligro, *Cavanillesia platanifolia* Kunth (Bombacaceae) casi amenazada y *Cedrela odorata* L., *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) en estado vulnerable (UICN 2015). Sin embargo, debido a las condiciones actuales de los bosques secos todas las especies podrían estar amenazadas, debido a la intensidad de la conversión de los bosques, la degradación, destrucción (Parker y Carr 1992) y a la expansión de la población (Linares-Palomino et al. 2010).

Lamentablemente los bosques secos tumbesinos a pesar de su importancia ecológica y grandes problemas ambientales, durante mucho tiempo han sido de poco interés para la investigación, la mayor parte de la literatura e investigaciones se ha centrado en el conocimiento del bosque tropical húmedo, dejando en segundo plano el resto de biomas boscosos tropicales, y en particular el bosque seco (Janzen 1988; Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Como consecuencia de ello los bosque secos están muy pobremente representados dentro de los sistemas de conservación estatales de los países neotropicales, lo cual aumenta el riesgo de pérdida y no garantiza su conservación a largo plazo (Espinosa et al. 2012).

Una de las estrategias que se presentan para contribuir al conocimiento y conservación de estos ecosistemas forestales secos, es el estudio de alternativas que permitan garantizar la

superficie a largo plazo de las especies que allí habitan. La estructura vegetal que nos permitiría ofrecer éstas alternativas sería la semilla. Estas constituyen una de las partes más representativas y evolucionadas de las plantas superiores para su perpetuación, siendo además el agente de dispersión más frecuente, eficaz y con mayor capacidad de regenerar una planta vascular completa a largo plazo (Baccheta et al. 2008). Las semillas nos además nos permitirían predecir su comportamiento frente a procesos de conservación *ex situ* de las especies, lamentablemente pocos trabajos abordan el estudio de las semillas a nivel de comunidad, y solo se han realizado trabajos aislados en para algunas especies presentes en los bosques secos tumbesinos, en Ecuador se destacan trabajos realizados por Romero-Saritama (2008), Jarra-Guerrero y Romero-Saritama (2008) y Romero-Saritama (en prensa) en morfología de semillas. Estudiar rasgos morfológicos funcionales en las semillas de especies leñosas podría optimizar, la colección, manejo y conservación *ex situ* de las especies.

Importancia de rasgos morfológicos en semillas

Comprender el funcionamiento de los ecosistemas y cómo pueden cambiar bajo presiones naturales o antropogénicas es uno de los desafíos más importantes que enfrentan los ecologistas (Spitz et al. 2014), más aún cuando existen un rápido declive de la biodiversidad (Roscher et al. 2012) y las predicciones de cambios ambientales y aumentos en la temperatura predicho por algunos modelos climatológicos para las próximas décadas (IPCC 1997; Schröter et al. 2005) no son nada alentadoras para las especies y los diferentes ecosistemas tropicales. La descripción y uso de rasgos de las plantas podrían mejorar mucho nuestro conocimiento de las relaciones entre las especies y su medio ambiente (Luck et al. 2012) es por ello que cada día el estudio de los rasgos se vuelve más importante en la ecología de las comunidades (Krober et al. 2012) porque nos ayudan a predecir la dinámica de la vegetación local y mundial (Scholze 2006).

Cuando nos referimos a rasgos, son características morfológicas, fisiológicas y fenológicas medibles a nivel de especies que modulan rendimiento de la planta y la aptitud individual a través de sus efectos sobre el crecimiento, la supervivencia y rendimiento reproductivo (Violle et al. 2007). Los rasgos pueden tener varios atributos que son diferentes expresiones o estados de un rasgo (Lavorel y Garnier 2002; McIntyre et al. 1999). En

semillas podemos identificar y medir un sinnúmero de rasgos y atributos morfológicos ya sean cuantitativos o cualitativos (ver más adelante) que unidos a rasgos fisiológicos pueden tener grandes implicaciones en el proceso de conservación *ex situ* de las especies. No obstante, pocos estudios han abordado un número elevado de rasgos en semillas, limitándose a pocos rasgos (p.e. la masa, el tamaño y tipo de cotiledones, testa) relacionados con la germinación y dormancia de las semillas en algunas especies. El problema radica en algunos factores como; el tiempo y costo que implica colectar un elevado número de semillas para toda una comunidad de especies leñosas, donde estas pueden sobrepasar los 10 metros de altura, el corto período de tiempo durante el cual las semillas permanecen maduras en la planta (Sanchez et al. 2002), los cambios en los periodos de producción de semillas y en la dificultad en la identificación y descripción de rasgos en semillas individuales. A pesar de los inconvenientes en la medición de rasgos morfológicos en las semillas, sin duda alguna el almacenamiento *ex situ* esta asociado caracteres morfológicos y fisiológicos de las semillas (Hong y Ellis 1996).

Implicaciones de los rasgos morfológicos en la conservación *ex situ*

Rasgos cuantitativos en semillas

Los bosques secos tropicales hacen gala de una variedad de rasgos morfológicos en sus semillas (**Fig. 1**) como resultado de la adaptación a las condiciones de aridez que caracterizan a estos bosques (Romero-Saritama y Pérez en prensa). Uno de los primeros rasgos morfológicos que se puede evidenciar al momento de colectar semillas es justamente el número de semillas por fruto, en los bosques secos su variación es bastante alta entre las especies (Romero-Saritama y Pérez en prensa), si bien esta variación probablemente sea una estrategia de los sistemas de reproducción y establecimiento de las diferentes especies (Parker 1987). Determinar el número de semillas-fruto nos puede ayudar a programar y optimizar esfuerzos al momento de colectar semillas de una especie. En los bosque secos la mayoría de las especies tiende a tener frutos con pocas semillas, p.e. *Cavanillesia platanifolia* (Bombacaceae), *Bursera graveolens* (Burseraceae), *Coccoloba ruiziana*, *Triplaris cumingiana* (Polygonaceae), *Sapindus saponaria* (Sapindaceae), *Ziziphus thysiflora* (Rhamnaceae), entre otras que posee una sola semillas por fruto, lo que implica el uso de mayor lapso tiempo para colectar una mayor cantidad de frutos y obtener

la cantidad suficiente de semillas para realizar el proceso de conservación a largo plazo. A diferencia de especies como *Psidium guayava* (Myrtaceae), *Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae), *Acnitus arborescens* (Solanaceae) que pueden contener más de 50 semillas por fruto, incluso especies como *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae) pueden llegar a tener hasta más de 400 semillas en un solo fruto (Romero-Saritama y Pérez en prensa), el esfuerzo y tiempo por coleccionar una gran cantidad de semillas es menor, porque en pocos frutos podemos obtener la suficiente cantidad de semillas para conservar. Por lo tanto es importante tener en cuenta el número de semillas por frutos que contienen las especies al momento de planificar programas de colección y conservación de semillas.

Figura 1. Representación de la diversidad de formas, tamaños y colores de las semillas de especies leñosas de un bosque seco. A) Semillas de *Cavanillesia platanifolia*, B) *Geoffroea spinosa*, C) *Hura crepitans*, D) *Simira ecuadorensis*, E) *Gallesia integrifolia*, F) *Sapindus saponaria*.

Entre los rasgos más estudiados en la ecología de semillas se encuentra su tamaño, por ser uno de los elementos que ha evolucionado asociado a otros rasgos morfológicos y fisiológicos (Venable y Brown, 1988; Rees 1995). El tamaño de las semillas puede englobar diferentes atributos como largo, ancho y grosor (**Figura 2.**) que juegan un papel importante al momento de planificar, coleccionar y almacenar semillas. Especies con semillas

pequeñas como p.e *Acnitus arborescens* y *Ochroma pyramidale* que miden menos de tres mm de largo (Romero-Saritana y Pérez en prensa) pueden ser almacenadas en recipiente pequeños, a diferencia de especies semillas grandes como *Cavanillesia platanifolia* con más de 30 mm de largo (Romero-Saritama 2008) o *Geoffroea spinosa* que poseen mayor volumen entre las especies leñosas, necesitan mayor espacio para su almacenamiento.

El tamaño conjuntamente con la masa y el contenido de humedad de las semillas son rasgos asociados con la tolerancia a la desecación y germinación (Daws et al. 2005). Por un lado, que pueden indicar un comportamiento ortodoxo (semillas que pueden tolerar la deshidratación y ser conservadas en frío por largo tiempo sin perder su viabilidad) o recalcitrante (semillas que no toleran la deshidratación y no pueden ser almacenadas a largo plazo) a la hora de ser conservadas de forma *ex situ*. Semillas con tamaños iguales o mayores a 17 mm de largo han sido consideradas como recalcitrantes, no obstante, en bosque seco pocas son las especies que poseen semillas que puedan alcanzar esas dimensiones, posiblemente *H. crepitans*, *C. platanifolia*, *G. spinosa*, *T. chrysantha* que presentan semillas con tamaños mayores a 18 mm de largo, puedan tener tendencia recalcitrante. Sin embargo, ciertas evidencias han determinado que la mayoría de las especies de bosque seco tienden a producir semillas pequeñas con tendencia a ser ortodoxas, por lo tanto podrían tolerar la deshidratación y ser almacenadas por largo tiempo.

Figura 2. Atributos del tamaño de las semillas, representación del largo, ancho y grosor de las semillas de especies de bosque seco.

La masa ha sido otro rasgo relacionado de alguna manera con el comportamiento de conservación de las semillas y la capacidad de tolerar la deshidratación (Daws et al. 2005). Generalmente se ha determinado que semillas más pesadas (mayores a 3 gramos) con un alto contenido de humedad son más propensas a ser recalcitrantes que no sobreviven la deshidratación (Dickie y Pritchard 2002) ejemplos de este tipo de especies tenemos a *Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae) (Daws et al. 2004), *Inga vera* Willd (Mimosaceae) (Rocha et al. 2004). Mientras que los caracteres opuestos son más frecuentes en las semillas ortodoxas (Dickie y Pritchard 2002; Gleiser et al. 2003), p.e. *Prosopis ferox*, *Pterogyne nitens* (Fabaceae). En bosques secos la probabilidad de encontrar semillas con mayor masa es bastante baja (Romero-Saritama y Pérez en publicación). La mayoría de las especies produce semillas que poseen pesos menores a 1 gramo (Khurana et al. 2006), correspondiente a semillas que pueden tolerar la deshidratación (ortodoxas) (Dickie y Pritchard 2002), proceso fundamental para almacenar semillas a largo plazo manteniendo su viabilidad.

Rasgos morfológicos cualitativos

Las semillas no solamente presentan rasgos cuantitativos que tendrían un efecto en los procesos de conservación de las especies, también poseen una diversidad de rasgos cualitativos que podemos describir y analizar como indicadores para contribuir a mejorar el proceso de conservación *ex situ* de las especies de bosque seco. La textura de la cubierta (testa) de las semillas es uno de estos rasgos que puede ser clasificada como dura-

impermeable o blanda - permeable en función de si el agua o no se absorbe (Varela y Albornoz 2013).

La testa no solamente cumple la función de protección del embrión, además juega un papel importante en el tiempo de germinación. En especies con semillas duras podría retrasar la germinación mientras en semillas con testa blanda su germinación podría ser más rápida (Gleiser et al. 2004). La producción de semillas de testa dura en algunas especies es un mecanismo de supervivencia de las plantas en regiones áridas o desérticas, donde las precipitaciones son muy variables o impredecibles (Baskin y Baskin 2014).

En términos de conservación, el tipo de testa puede ayudar a predecir el tiempo que es necesario para su secado en laboratorio antes de su conservación, en especies con semillas de testa blanda como por ejemplo *Capparis flexuosa*, *C. platanifolia*, *Delostoma integrifolium*, *Tabebuia chrysantha* y *Lafoensia acuminata* el secado puede actuar más rápido que en semillas de testa dura impermeable (p.e. *Acacia macracantha*, *Cesalpinia glabrata*, *Ipomoea pauciflora*) (Romero-Saritama y Pérez en prensa). Esto tiene sus ventajas y desventajas en términos de tiempo, en semillas con testa blanda que se sequen más rápido, su proceso de acondicionamiento para el almacenamiento será menor y más pronto serán conservadas en frío. Sin embargo, en términos fisiológicos un rápido secado puede provocar daños en las células y provocar la muerte en las semillas antes de conservarlas (Alpert y Oliver 2002). En contraste con las especies con semillas de testa dura, el secado es lento y conlleva más tiempo en este proceso, las semillas pueden acondicionarse mejor para ser almacenadas por mayor tiempo.

Figura 3. Diversidad de tipos de embriones en especies de bosque seco. A) *Anadenanthera columbrina*, B) *Caesalpinia spinosa*, C) *Capparis scabrida*, D) *Ochroma pyramidale*, E) *Simira ecuadorensis*, F) *Cochlospermum vitifolium*.

Conocer rasgos internos de las semillas como tipo de embrión (**Fig. 3**) y endospermo también podrían contribuir con directrices para la conservación *ex situ* de las especies leñosas de los bosques secos, debido a que los rasgos internos de las semillas generalmente han sido relacionados con el comportamiento germinativo y el tipo de dormancia (Baskin y Baskin 2014). Estos rasgos son factores importantes al momento de realizar el proceso de conservación de las semillas (Dalling 2002), particularmente en ecosistemas secos donde la principal característica es la poca frecuencia de lluvias y altas temperaturas. En relación a la dormición que presentan las semillas podría ser una adaptación que favorable para mantenerlas vivas a las semillas durante toda la época seca (Pritchard et al. 2004). No obstante si al momento de deshidratar las semillas artificialmente antes de su conservación a largo plazo, se pudiese inducir en las semillas dormición, implicando posteriormente se deba utilizar tratamientos pre germinativos para poder germinar las semillas. Identificar rasgos internos en las semillas antes de ser conservadas también podría predecir posibles comportamientos de las semillas post almacenamiento. Se ha identificado que embriones pequeños poco desarrollados con abundante endospermo (p.e. *Simira ecuadorensis*, *Acnistus arborescens*) confieren latencia morfológica siendo necesario un intervalo de tiempo para la maduración del embrión antes de la germinación (Martin 1946; Nikolaeva 1999; Forbis y Diggle 2001). Por lo tanto en este tipo de semillas luego de su conservación, aparte del tiempo necesario para acondicionar las semillas para su germinación post almacenamiento, necesitarían mayor tiempo para su germinación debido

a que las semillas primeramente deben desarrollar del embrión dentro de la semillas (Baskin y Baskin 2004). A diferencia de las especies con un embrión bien desarrollado como en el caso de la mayoría de especies de bosque seco (Romero-Saritama y Pérez en prensa) su germinación es más rápida (Forbis et al. 2002), sin embargo, en algunas especies con embriones bien desarrollados (p.e. *Tabebuia chrysantha*, *Caesalpinia glabrata*, *Ipomoea pauciflora*, *Erythrina velutina*) pueden tener otros mecanismos de latencia como dormancia física o fisiológica (Baskin y Baskin 2014), por lo que sería necesario realizar tratamientos pre germinativos post almacenamiento en este tipo de semillas muy comunes en bosques seco.

Estructura de capítulos en la tesis

El presente trabajo investigativo incorpora estudios desde la implementación de una línea base sobre la descripción de rasgos morfológicos presentes en frutos, semillas y embriones a nivel de comunidad, lo que nos permitirá primeramente conocer y evaluar en forma general la distribución de diferentes rasgos morfológicos cuantitativos y cualitativos de especies leñosas presentes en un bosque seco sudamericano. El estudio de la descripción y distribución general de los rasgos morfológicos cuantitativos y cualitativos están desarrollados en el **capítulo 1**. “Análisis de rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino”, donde además, parte de los resultados también serán expuestos en un manuscrito tipo libro (revisión), “Conservación *ex situ* y morfología de semillas de especies distribuidas en el sur del Ecuador.

Si bien es cierto, existen varios estudios sobre la relación entre rasgos de semillas y su relación con factores ambientales y abióticos, muchos trabajos han sido a nivel de especies, con pocos rasgos morfológicos o de especies de zonas templadas. Los rasgos presentes en los frutos y semillas que han sido un componente principal de la ecología de las especies (Harper 1977, Fenner 1985; Thompson, 1987) y a menudo se han asociado con la regeneración natural de hábitats particulares (Kitajima y Fenner 2000; Leishman et al. 2000). De entre los rasgos estudiados sin duda la masa es el que más domina en la literatura, por ser un rasgo ecológico clave que influye en muchos aspectos en las estrategias de regeneración de las especies (Leishman et al. 2000; Moles et al. 2004), en

los porcentajes de supervivencia de plántulas, síndrome de dispersión de semillas (Susko y Lovett-Doust 2000; Leishman et al. 2000) y el número de semillas que pueden ser producidos por una determinada cantidad de energía (Leishman et al. 2000). Otros estudios han encontrado asociaciones significativas entre la masa de la semilla con la función de los cotiledones (Hladík y Miguel 1990; Garwood 1996; Kitajima, 1996; Ibarra-Manríquez et al. 2001). En cambio rasgos como el tamaño de la semilla, determina la cantidad de recursos iniciales disponibles en una planta (Juniper, 2004). La ventaja del tamaño de la semilla para el establecimiento de plántulas se ha demostrado en varias ocasiones en ambientes sombreados (Poorter y Rose 2005), pero la ventaja del tamaño de las semillas para la supervivencia en un ambiente seco es todavía un poco desconocida (Leishman y Westoby 1994). Lamentablemente todavía se desconoce las asociaciones que pueden existir entre rasgos de frutos, semillas y embriones, de estos con variables físicas presentes en ecosistemas frágiles y áridos como son bosques secos del Ecuador. **En el capítulo 2**, “Relación entre rasgos morfológicos de semillas con factores ambientales en especies leñosas de un bosque seco al sur occidente del Ecuador”, se determina las diferentes asociaciones y relaciones entre los rasgos morfológicos de frutos, semillas embriones y de entre estos rasgos, con las condiciones físicas – ambientales de un bosque seco.

Los rasgos morfológicos presenten en el interior de las semillas también cumplen un rol importante en la ecología de las semillas, desde ya hace mucho tiempo se ha intentado asociar de alguna manera la morfología de embriones vegetales con aspectos relacionados con latencia y germinación, por ejemplo Geobel (1900) encontró que diferentes especies poseen embriones incompletos y que necesitan de un periodo de tiempo después de la dispersión y antes de la germinación para desarrollarse. Martin (1946) clasificó las semillas en base a 12 tipos de embriones basados en la disposición dentro de la semillas, clasificación que hasta la actualidad se sigue utilizando como una referencia en estudios de evolución, morfología y dormancia de semillas (Forbis et al. 2002; Baskin y Baskin 2004; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Durante los últimos años se ha tomado una mayor importancia al estudio entre la morfología de los embriones y su relación con la dormancia de las semillas, así lo demuestran trabajos realizados por Finch-Savage y Leubner-Metzger (2006) y Baskin y Baskin (2014) en varias especies, llegando a realizar incluso una clasificación de la dormancia basada también en la morfología de embriones,

en el **Capítulo 3**, “Relaciones entre rasgos morfológicos internos de semillas con la dormancia en especies leñosas de un bosque secos al sur occidente del Ecuador”, evaluamos las asociaciones existentes en la morfología interna de las semillas y su posible efecto en el comportamiento germinativo y dormición de semillas en un bosque seco.

La germinación es otro rasgo central en el ciclo de vida de las plantas (Fenner 1985; Thompson 1987; Luzuriaga et al. 2005). Ya que las semillas son capaces de percibir las señales de su entorno con el fin de predecir las condiciones ambientales adecuadas para germinar y establecerse (Barua et al. 2012). En los bosques secos donde las condiciones ambientales no siempre son favorables ya que las altas temperaturas y la escasez de agua predominan en estas zonas, las especies vegetales tienen que generar estrategias y adaptaciones para la sobrevivencia y germinación de sus semillas. Los árboles de zonas secas producen semillas que pueden o no soportar la deshidratación (Khurana y Singh 2001), que se ve reflejado en el porcentaje y velocidad de germinación de las semillas.

Si bien es cierta una serie de estudios han tratado de predecir las respuestas a la desecación de las semillas, plantas y hábitats (Tompsett 1984, 1987; Hong y Ellis 1997, 1998; Dickie y Pritchard 2002; Pritchard et al. 2004), falta comprender bien estos mecanismos en los bosques secos, y al jugar el agua un papel dominante tanto en la germinación como en la regulación de la estructura y la dinámica del bosque seco tropical (Murphy y Lugo 1986), en el **Capítulo 4** “Efecto de la deshidratación en el comportamiento germinativo de nueve especies leñosas de dos comunidades secas tropicales” determinamos y evaluamos la capacidad germinativa que tienen las semillas en situaciones de estrés hídrico en dos ecosistemas secos presentes en el Sur del Ecuador, matorral y bosque seco.

OBJETIVOS:

Objetivo general

El presente trabajo de tesis tiene como objetivo general, identificar y evaluar diferentes rasgos morfológicos y fisiológicos funcionales de las semillas de especies leñosas con factores abióticos presentes en zonas áridas del sur del Ecuador.

Objetivos específicos:

- Identificar y determinar la variación de rasgos morfológicos en semillas de especies leñosas en un bosque seco (Capítulo 1).

- Determinar la relación y correlación entre diferentes rasgos de semillas con factores abióticos de especies leñosas presentes en ecosistemas secos del sur del Ecuador (Capítulos 2 y 3).

- Evaluar el efecto de la deshidratación en la germinación de semillas de especies leñosas en diferentes niveles de humedad (Capítulo 4).

METODOLOGÍA GENERAL

Área de estudio

El trabajo se realizó al suroccidente del Ecuador específicamente en la provincia de Loja – Ecuador (**ver Figura 1**) donde se encuentra la mayor superficie de bosques secos del país y mejor conservados de la denominada región Tumbesina (Aguirre y Kvist 2005). Además forma parte de una de las áreas de endemismo más importantes del mundo (Best y Kessler 1995).

Figura 1. Zona de estudio ubicada al sur occidente del Ecuador – Provincia de Loja, que comprende remanentes de bosque seco deciduo, bosque seco semideciduo y matorral seco

La región biogeográfica Tumbesina de la cual forma parte la zona de estudio, abarca territorios del sur oeste de Ecuador y nor oeste de Perú, en un rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 2000 m s.n.m. (Best y Kessler 1995). Esta región es reconocida como centro de endemismo para diferentes taxones (Best y Kessler 1995), y es uno de los hotspots más amenazados del mundo (Dinerstein et al. 1995,

Espinosa et al. 2012), debido a altas presiones antropológicas que está sufriendo el bosque seco, estos se están reduciendo a un mosaico de remanentes intercalados con grandes espacios dedicados a la agricultura y ganadería (Best y Kessler 1995). Lamentablemente en la provincia de Loja el problema se agrava aún más, ya que aproximadamente el 60 % de la población rural vive en zonas de bosque seco (Aguirre y Kvist 2005).

El clima de la zona de estudio se caracteriza principalmente por presentar dos épocas bien marcadas, una estación seca que va de mayo a noviembre y una estación lluviosa que se extiende desde diciembre a abril. La precipitación media anual oscila entre 300 and 700 mm con una temperatura media anual de 20° a 26 °C. (Aguirre y Kvist 2005).

La zona específica para el desarrollo de los capítulos 1 al 3 corresponde al área comprendida entre las latitudes 4°19'39" - 4°01'40" S y entre las longitudes 80°19'00 y 79°41'40 O, donde se puede encontrar especies de árboles y arbustos pertenecientes tanto a bosque seco deciduo como a bosque seco semideciduo (**Fig. 1**), sin embargo, para el presente estudio no se ha clasificado a las especies de acuerdo a este parámetro. El área de estudio para el capítulo 4, comprende especies leñosas de bosque seco y de matorral seco (**Fig. 1**), ubicadas entre las coordenadas 4°19'51" - 3°59'33" S y 80°17'25" - 79°25'27" O. Esta última zona corresponde a vegetación de los valles secos interandinos (Lozano 2002) donde el 80 % de las precipitaciones se registran en febrero y marzo llegando a una precipitación total anual de 383 mm. La temperatura media anual es de 27.4 °C en la zona (Espinosa et al. 2013).

Metodología general

Para el desarrollo del presente trabajo, se colectó frutos y semillas maduras de entre 8 a 10 individuos de 80 especies leñosas correspondientes a 31 familias representativas de los bosques secos del sur del Ecuador, 42 especies de árboles y 38 de arbustos. Posteriormente el número de especies usadas varió dependiendo de los objetivos planteados en cada capítulo que se estaba trabajando. La nomenclatura para la identificación de familias, especies y nombres científicos fue en base a Jorgensen y León-Yáñez (1999) y The International Plant Names Index (disponible en <http://www.ipni.org/>). Los frutos y semillas

colectadas de todas las especies fueron transportadas al laboratorio del Banco de Germoplasma de la Universidad Técnica Particular de Loja para su procesamiento, posteriores mediciones y análisis.

En el laboratorio se midieron y evaluaron diferentes rasgos morfológicos cuantitativos y cualitativos de frutos, semillas y embriones en una muestra de 50 semillas seleccionadas al azar por especie. En cada rasgo cualitativo medido se obtuvo el promedio individual de cada semilla y se trabajó con ese valor. En rasgos cuantitativos se determinaron varios atributos. Por ejemplo, la testa fue clasificada como lisa o rugosa en función de la superficie de la testa. La textura de la testa fue catalogada como; dura o blanda. Se identificó la presencia o ausencia de endospermo, así como el tipo de embrión de acuerdo a la clasificación realizada por Martin (1946). La función del embrión se evaluó de acuerdo a los cotiledones siguiendo la metodología de Kitajima (1994, 1996). Los frutos se separaron en dos categorías: secos y carnosos, y durante la extracción de semillas se determinó el número de semillas por fruto. El tipo de dispersión se basó en Jara-Gerrero et al. (2011) y se clasificó en tres tipos generales; zoocoria, autocoria y anemocoria. El tamaño de la especie representa la altura de la planta en metros, esta medida fue tomada de diferentes referencias bibliográficas de estudios realizados en la zona. La determinación de árbol y arbusto fue de acuerdo a Aguirre et al. (2006).

Para el estudio de las relaciones entre los diferentes rasgos medidos y de estos con factores ambientales, se trabajó con frutos y semillas de 46 especies presentes dentro de las 109 parcelas de 10 x 50 metros previamente establecidas en 48 zonas forestales que representan a los bosques secos distribuidos en el sur occidente del Ecuador (Espinosa et al. 2011), lugar donde se desarrolló el estudio. La selección de las variables ambientales usadas para el análisis de correlación con los rasgos morfológicos se hizo en función a la mayor representatividad que estas tuvieron en el análisis de componentes principales (PCA) realizado con todas las variables ambientales obtenidas y medidas previamente en el área de las 109 parcelas, las variables utilizadas para el presente análisis fueron; Altitud sobre el nivel del mar, precipitación media anual, temperatura del suelo, nitrógeno del suelo y pH del suelo.

Para cumplir con el objetivo del cuarto capítulo se trabajó con nueve especies leñosas nativas presentes en dos zonas áridas; siete de bosque seco y dos especies de matorral seco, ecosistema ubicada en el centro de la provincia de Loja, que corresponde a los valles secos interandinos en el rango altitudinal 1400–1700 m s.n.m. (Lozano 2002). Las semillas de estas especies fueron deshidratadas a diferentes contenidos de agua siguiendo los protocolos establecidos por Thomsen (2000) e ISTA (2005). Se determinó, evaluó y comparó el porcentaje y velocidad de germinación en cada contenido de humedad establecido para cada especie.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, Z., Kvist, L., Sánchez, O. 2006. Bosques secos en Ecuador y su diversidad. En: Morales, B., Øllgaard, L., Kvist P., Borchsenius F., Balslev, H. (eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*. pp. 162-187. Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia.
- Alpert, P., Oliver, M.J. 2002. Drying without dying. En: Black, M., Pritchard, H.W. (eds.), *Desiccation and survival in plants: drying without dying*. pp. 3-43. CAB International. Wallingford/New York.
- Bacchetta, G., Bueno Sánchez, A., Fenu, G., Jiménez-Alfaro, B., Mattana, E., Piotto, B., Virevaire M. (eds.). 2008. *Conservación ex situ de plantas silvestres*. Principado de Asturias / La Caixa. España.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14:1-16.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2014. *Seeds: Ecology, biogeography and evolution of Dormancy and Germination* (2da ed.). Elsevier. Kentucky, USA.
- Bihn, J.H., Gebauer, G., Brandl, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91:782–792.
- Chin, H.F., Krishnapillay, B., Stanwood, P.C. 1989. Seed moisture: recalcitrant vs. orthodox seeds, En: Stanwood, P.C., McDonald, M.B (eds.), *Seed Moisture*, pp. 15-22. CSSA Special Publication No. 14. Crops Science Society of America, Madison, US.

- Daws, M.I., Lydall, E., Chmielarz, P., Leprince, O., Matthews, S., Thanos, C.A., Pritchard, H.W. 2004. Developmental heat sum influences recalcitrant seed traits in *Aesculus hippocastanum* across Europe. *New Phytologist*, 162:157–166. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01012.x
- Daws, M.I., Garwood, N.C., Pritchard, H.W. 2005. Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: Some ecological implications. *Functional Ecology*, 19:874–885.
- Dalling, J.W. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata, M., Kattan, G. (eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, pp. 346-375. Ediciones LUR. Costa Rica.
- Davis, S., Heywood, V.H., Hamilton, A.C. (eds.) 1997. *Centres of plant diversity*, vol 3: The Americas. WWF and IUCN, World Conservation Union.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen, J.H., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15:295–304.
- Dinerstein, E., Olson, D.M., Gram, D.J., Webster, A.L., Primn, S.A., Brookbinder, M.P, Ledec, G. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones de América Latina y Caribe*. Banco Internacional de Reconstrucción y Fomento/Banco Mundial, Washington DC.
- Dickie, J.B., Pritchard, H.W. 2002. Systematic and evolutionary aspects of dessication tolerance in seeds. En: Black, M., Pritchard, H.W. (eds.), *Desiccation and Survival in Plants: Drying without Dying*, pp 239–259. CAB International, Wallingford.
- Espinosa, C.I., Cabrera, O., Luzuriaga, A.L., Escudero, A. 2011. What factors affect diversity and species composition of endangered Tumbesian dry forests in southern Ecuador? *Biotropica* 43:15–22.
- Espinosa, C.I., de la Cruz, M., L. Luzuriaga, A. Escudero, A. 2012. Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 21:167–179.

- Fenner, M. (ed.) 2000. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, (2nd ed). CAB International, Oxford.
- Forbis, T.A., Diggle, P.K. 2001. Subnivean embryo development in the alpine herb *Caltha leptosepala* (Ranunculaceae). *Canadian Journal of Botany* 79:635–642.
- Forbis, T.A., Floyd, S.K., De Queiroz, A. 2002. The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution* 56:2112–2125.
- Gerhardt, K., 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4:95–102.
- Gleiser, G., Picher, M.C., Veintimilla, P., Martinez, J., Verdú, M. 2004. Seed dormancy in relation to seed storage behaviour in Acer. *Botanical Journal of the Linnean Society* 145:203–208. doi:10.1111/j.1095-8339.2003.00276.x
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, UK.
- Hong, T.D., Ellis, R.H. 1996. *Ex situ* biodiversity conservation by seed storage: multiple-criteria to estimate seed storage behaviour. *Seed Science and Technology* 25:157–161.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 1995. *Climate Change. The Supplementary Report to the IPCC Scientific Assessment*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Ibarra-Manríquez, G., Ramos, M.M., Oyama, K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* 88:1801–1812.
- Jara-Guerrero, A., Romero-Saritama, J.M. Caracterización física y fisiológica de ocho especies leñosas del bosque seco de la provincia de Loja, Ecuador. En: Rodríguez, G.M., Guerra, G.E., Reyes, B.S., Banda, R.K. (eds.), III Congreso Internacional de Ecosistemas Secos; “*Experiencias y Estrategias para su Conservación y Manejo*”. Fundación Ecosistemas Secos. Colombia.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75:105–116.
- Kitajima, K., Fenner, M. 2000. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp. 331–359, (2nd ed). CAB Publishing, Londres.

- Khurana, E., Sagar, R., Singh, J.S. 2006. Seed size: a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. *Acta Oecologica* 29:196–204. doi:10.1016/j.actao.2005.10.003
- Kröber, W., Böhnke, M., Welk, E., Wirth, C., Bruehlheide, H. 2012. Leaf Trait-Environment Relationships in a Subtropical Broadleaved Forest in South-East China. *PLoS ONE* 7: e35742.
- Khurana, E., Singh, J.S. 2001. Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science* 80:748–757.
- Lavorel, S., Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J., Poorter, L., Bongers, F. 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PLoS ONE* 10(4): e0123741. doi:10.1371/journal.pone.0123741
- Linares-Palomino, R., Kvist, L.P., Aguirre-Mendoza, Z., Gonzales-Inca, C. 2010. Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation* 19:169–185.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A.T., Pennington, R.T. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism and biogeography of woody plants. En: Dirzo, R., Mooney, H., Ceballos, G., Young, H., (eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and conservation*. Washington: Island Press.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S., Lumb, K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81:1065–1076.
- Martin, A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist* 36:513–660.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491–505.
- Murphy, P.G., A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and Caribbean islands. En: Bullock S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (eds.), *Seasonally dry tropical forests*, pp 9–34. Cambridge University Press, New York.

- Mcintyre, S., S. Lavorel, J., Landsber., Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation – towards global perspective on functional traits. *Journal of vegetation Science* 10:603–762.
- Nikolaeva, M.G. 1999. Patterns of seed dormancy and germination as related to plant phylogeny and ecological and geographical conditions of their habitats. *Russian Journal of Plant Physiology* 46:432–437.
- Parker, K.C. 1987. Seed crop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 34:294–303
- Parker, T.A., J.L. Carr (eds.). 1992. *Status of the forest remnants in the Cordillera de la Costa and Adjacent areas of Southwestern Ecuador*. Rapid Assessment Program Working Paper 2. Conservation International, Washington D.C.
- Pritchard, H.W., Daws, M.I., Fletcher, B.J., Gaméné, C.S., Msanga, H.P., Omondi, W. 2004. Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical African dryland trees. *American Journal of Botany* 91:863–870.
- Rees, M. 1995. Community structure in sand dune annuals: is seed size weight a key quantity?. *Journal Ecology*. 83:857–863.
- Rocha, J.M., Van Lammeren, A.M., Hilhorst, W.M. 2004. Desiccation sensitivity and cell cycle aspects in seeds of *Inga vera* subsp. *affinis*. *Seed Science Research* 14:165–178. doi:10.1079/SSR2004166.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A. 2012. Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PLoS ONE* 7: 1–11.
- Romero-Saritama, J.M. 2008. Caracterización morfológica de semillas y embriones de especies forestales de bosque seco del sur del Ecuador. En: Rodríguez, G.M., Guerra, G.E., Reyes, B.S., Banda, R.K. (eds.), III Congreso Internacional de Ecosistemas Secos; “*Experiencias y Estrategias para su Conservación y Manejo*”. Fundación Ecosistemas Secos. Colombia.
- Sánchez-Azofeifa, A., Kalácska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J., Nassar, J., Rodríguez, J. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:285–286.
- Sánchez, A.M., Azcárate, F., Arqueros, L., Peco, B. 2002. Volumen y dimensiones como predictores del peso de semilla de especies herbáceas del Centro de la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59:249–262.

- Sayer, J., Wegge, P. 1995 Aspectos de la conservación de la biodiversidad biológica en el contexto de la ordenación de los bosques tropicales en UICN (1992-1995). *Conservación de la diversidad biológica en los bosques tropicales bajo el régimen de ordenación*. pp. 1-5. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- Simons, A.M., Johnston, M.O. 2000. Variation in seed traits of *lobelia inflata* (campanulaceae): sources and fitness consequences. *American Journal of Botany* 87:124–132.
- Spitz, J., Ridoux, V., Brind'Amour, A. 2014. Let's go beyond taxonomy in diet description: testing a trait-based approach to prey-predator relationships. *The Journal of Animal Ecology* 83:1137–1148.
- Scholze, M., Knorr, W., Arnell, N.W., Prentice, I.C. 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. *The National Academy of Sciences of the USA* 103:13116–13120.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., De la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B. 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science* 310: 1333–1337.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 27 de Agosto 2015.
- Varela, R.O., Albornoz, P.L. 2013. Morpho-anatomy, imbibition, viability and germination of the seed of *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae). *Revista de Biología Tropical*, 61:1109–1118.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69–88.
- Venable, D.L., Brown, J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131:360–384.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, E., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116:882–892.

- Vivrette, N.J. 1995. Distribution and ecological significance of seed-embryo types En: Arroyo, M.K.T., Zedler, P.H., Fox, M.D. (eds.), *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. pp 274–288. New York: Springer Verlag, EEUU.
- Yates, M.L., Andrew, N.R., Binns, M., Gibb, H. 2014. Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ*, 2, e271. doi:10.7717/peerj.271

CAPÍTULO 1. Análisis de rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas de un bosque seco tropical tumbesino

Análisis de rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas de un bosque seco tropical Tumbesino²

José Miguel Romero–Saritama^{1*} & César Pérez–Rúiz²

(1). Departamento de Ciencias Naturales. Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto, Marcelino Champagnat, 1101608, Loja, Ecuador; jmromero@utpl.edu.ec *
Correspondencia.

(2). Departamento de Biotecnología y Biología Vegetal. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos Universidad Politécnica de Madrid; España cesar.perez@upm.es

Resumen

El estudio de rasgos morfológicos funcionales nos permite conocer muchos aspectos fundamentales de la dinámica de las comunidades vegetales en hábitats particulares y a nivel mundial, los rasgos morfológicos regenerativos cumplen un rol importante en la ecología e historia de las plantas por estar relacionados con la dispersión, germinación, colonización y establecimiento de las plántulas en determinados hábitats, sin embargo, estos rasgos no han sido debidamente estudiados a nivel de toda una comunidad de especies leñosas en los bosques secos neotropicales. Los objetivos del presente estudio fueron; a) evaluar rasgos morfológicos funcionales en frutos, semillas y embriones de especies leñosas, b) determinar que patrones morfológicos caracterizan a las semillas de la comunidad de especies leñosas y c) analizar la masa de la semilla con respecto a otros bosques tropicales. Durante el 2010 al 2014 se colectaron en un bosque seco tumbesino ubicado sur occidente del Ecuador frutos con semillas maduras de 79 especies pertenecientes a 42 árboles y 37 arbustos de 31 familias más representativas de los bosques secos tumbesinos. Se midió y describió un total de 18 rasgos morfológicos, 7 cuantitativos y 11 cualitativos en frutos, semillas y embriones. La descripción y análisis de los rasgos se realizaron en el Banco de Germoplasma de la UTPL. Los resultados mostraron gran heterogeneidad en los rasgos cuantitativos medidos, el tamaño de las semillas varió de 1.3 a 39 mm de largo x 0.6 a 25 mm de ancho, mientras que el promedio del largo de los embriones fue de 8.1 mm. El volumen, masa y número de semillas por fruto fueron los rasgos con mayor variabilidad presentaron. La mayoría de especies de bosque seco se caracterizaron por presentar frutos secos dispersados por animales, con semillas ovaladas sin areola, lisas y de testa dura. Encontramos solamente 6 tipos de embriones en las semillas, el 40 % de las especies se caracterizó por presentar embriones invertidos bien desarrollados con cotiledones grandes y gruesos que ocupan todo el interior de las semillas y cumplen la función de almacenamiento de reservas nutritivas. En conclusión, existe gran variabilidad y heterogeneidad en los rasgos morfológicos de las semillas de especies leñosas del bosque seco, lo que les permitiría tener un amplio rango de mecanismos y

²Manuscrito enviado a Revista de Biología Tropical (en edición final)

comportamiento para soportar condiciones de estrés ambiental en zonas áridas. Las implicaciones ecológicas que podrían tener los rasgos que caracterizan a los frutos, semillas y embriones de la comunidad de especies leñosas posiblemente les permitan estar mejor preparadas para soportar los cambios climáticos globales pronosticados para los próximos años.

Palabras clave: bosque seco tropical, árboles, arbustos, embriones vegetales, frutos, Ecuador.

INTRODUCCIÓN

El estudio de rasgos funcionales en las plantas se vuelve cada día más importante en la ecología de las comunidades (Kröber, Böhnke, Welk, Wirth, & Bruelheide, 2012). Estos pueden predecir el resultado de ensamble de la comunidad (Shipley, Vile, & Garnier, 2006; Laughlin, Joshi, Van, Bastow, & Fulé, 2012), la dinámica de la vegetación mundial (Scholze, Knorr, Arnell, & Prentice, 2006) y el ritmo de los procesos de las especies dentro de los ecosistemas (Garnier et al., 2004). Sin embargo, todavía muchas especies vegetales faltan por describir taxonómicamente a nivel mundial, especialmente en hábitat biodiversos como son las zonas tropicales. Trabajos recientes sugieren que nuestra comprensión de las comunidades ecológicas puede progresar más rápidamente a través de un enfoque en los rasgos funcionales de los organismos (Bihn, Gebauer, & Brandl, 2010; Yates, Andrew, Binns, & Gibb, 2014).

Las comunidades vegetales de los bosques tropicales poseen una gran diversidad de rasgos morfológicos que forman parte de la historia de vida de las plantas (Andrew, Hart, Jung, hemmings, & Terblanche, 2013). La variación encontrada en cada uno de los componentes de las especies incluyendo frutos y semillas posiblemente sea una respuesta al ambiente donde evolucionaron (Westoby, Falster, Moles, Vesk, & Wright, 2002), sin embargo todavía no se han estudiado todos los hábitat. El estudio de rasgos regenerativos (frutos y semillas) son un elemento importante y crítico en la ecología, evolución e historia de las comunidades vegetales (Vandelook, Verdu, & Honnay, 2012a) debido a que afectan directamente a procesos de adaptación, dispersión, germinación, colonización y establecimiento de las plántulas (Vandelook, Janssens, & Probert, 2012b) a los diferentes ecosistemas. Formando parte de los ecosistemas tropicales se encuentran los bosques secos que comprenden el 42 % de los bosques tropicales (Chaturvedi, Raghubanshi, & Singh,

2011), estos constituyen comunidades de árboles que crecen en climas cálidos a calientes con una marcada estacionalidad en lluvia y entre dos y seis meses de sequía cada año durante el cual la proporción de evaporación potencial para lluvia es mayor que uno (Pennington, Lewis, & Ratter, 2006). La estacionalidad pronunciada en los bosques secos controla la estructura de la vegetación (Gritti et al., 2010) afectando los patrones de producción de semillas, germinación, supervivencia y desarrollo de las plántulas, por lo tanto, el período de crecimiento favorable en zonas áridas suele estar restringida a la corta temporada de lluvias cuando se espera que las semillas germinen y se establezcan las plántulas (Donohue, Rubio de Casas, Burghardt, Kovach, & Willis, 2010; Metz, Liancourt, Kigel, Sternberg, & Tielbörger, 2010).

Lamentablemente los bosques secos tropicales a pesar de su importancia se han reducido a menos del 0.1% de su extensión original y en América del Sur se encuentran en un estado crítico, están más amenazados, menos estudiados y protegidos (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010) que los bosques húmedos y muy húmedos (Aide et al., 2012). Además, muchos de los bosques secos se han convertido en pastizales, bosques secundarios abiertos, sabanas, han sido quemados y convertidos en ranchos de ganado o tierras agrícolas (Aide et al., 2012; Blackie et al., 2014). Actualmente podemos encontrar bosques secos en un mosaico de parches cercanos con dosel abierto, relativamente inalterados y perturbados en varias escalas espaciales que constituyen una marcada heterogeneidad en términos de irradiación, temperatura, humedad y velocidad de liberación de nutrientes a partir de la descomposición de la hojarasca (Quesada & Stoner, 2004).

En Ecuador, los bosques secos están restringidos a lo largo de la costa desde el norte hasta el sur de la provincia de Loja y hacia los valles secos interandinos (Aguirre, Linares-Palomino, & Kvist, 2006). Los bosques secos de la costa forman parte de la región tumbesina compartida entre Ecuador y Perú con una extensión de 135 000 km², caracterizados por poseer una alta diversidad y gran cantidad de especies endémicas (Aguirre & Kvist, 2005; Linares-Palomino, Oliveira – Filho, & Pennington, 2011). Al sur occidente del Ecuador se encuentra la mayor superficie bosques secos del país que ha sido relativamente bien conservados que no sufrieron grandes procesos de deforestación (Espinosa, Cabrera, Luzuriaga, & Escudero, 2011). El área es conocida por su alto nivel de

endemismo de especies de flora (Aguirre et al., 2006) e incluye tierras bajas, estribaciones occidentales bajas de la cordillera de los andes y los valles interandinos del sur (Aguirre & Kvist, 2005). Sin embargo actualmente los bosques secos tumbesinos presentes en el sur del Ecuador también han sido expuestos a grandes presiones antropogénicas y es evidente observar la transformación de estos ecosistemas en zonas de pastizales y áreas destinadas para la agricultura y el turismo generado con el florecimiento de los guayacanes (*Tabebuia chrysantha*), siendo fundamental realizar investigación y conservación de las especies en este ecosistema frágil. Si bien en cierto en los últimos años se han realizado algunos estudios florísticos en la región tumbesina donde se destacan los trabajos realizados por Linares-Palomino, Aguirre-Mendoza, & Gonzales-Inca (2010), Espinosa et al. (2011), Jara-Guerrero, De la Cruz, & Méndez (2011) y Espinosa, De la Cruz, Luzuriaga, & Escudero (2012) para mejorar el conocimiento de la estructura y funcionamiento de los bosques secos así como los patrones de dispersión de semillas, todavía es necesario e importante identificar y conocer los diferentes rasgos morfológicos de semillas presentes en los bosques secos tumbesinos.

Partiendo de la premisa que los rasgos regenerativos cumplen un rol fundamental en la ecología de las especies y que han sido poco o casi nada estudiados en zonas áridas (Metz et al., 2010), mas aún en los bosque secos tumbesinos, los objetivo de nuestro estudio fueron; a) explorar aspectos de la ecología de semillas a nivel de una comunidad de especies leñosas mediante la descripción y evaluación de rasgos morfológicos funcionales en frutos, semillas y embriones, b) determinar que patrones morfológicos caracterizan a las semillas de especies leñosas distribuidas en uno de los remanentes de bosque seco más importantes de la región tumbesina, c) analizar la masa de la semillas con respecto a otros bosques tropicales. Los resultados generados en la presente investigación son una base fundamental para contribuir al conocimiento de la dinámica de los bosques secos tumbesinos y a la generación de pautas para conservación de sus especies, basado en rasgos morfológicos regenerativos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se realizó en la provincia de Loja al Sur Occidente del Ecuador (4°19'39" - 4°01'40" S y 80°19'00" - 79°41'40" W) a una altitud de 250 a 1 200 m s.n.m. La zona comprende remanentes de bosques secos tropicales deciduos y semideciduos con mayor superficie en el Ecuador y con vegetación poco alterada (Espinosa et al., 2011). El clima del lugar es bien marcado, se caracteriza por una estación lluviosa desde diciembre a abril y una estación seca de mayo a noviembre, precipitación media anual de 500 mm con una temperatura media anual de 20° a 26 °C. (Espinosa et al., 2011).

La vegetación en la zona se caracteriza por una alta diversidad de plantas vasculares endémicas con árboles y arbustos dispersos por toda el área de estudio, algunas especies pierden sus hojas exponiendo solamente sus frutos en época seca, como por ejemplo; *Ceiba trichistandra* (A. Gray) Bakh., *Eriotheca ruizii* (K.Schum.) A.Robyns, (Bombacaceae), *Cochlospermum vitifolium* Spreng. (Cochlospermaceae). En cambio especies como *Juglans neotropica* Diels (Juglandaceae) y *Siparuna eggersii* Hieron. (Monimiaceae) se encuentran en peligro, *Cavanillesia platanifolia* Kunth se encuentra casi amenazada y *Cedrela odorata* L., *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) en estado vulnerable (UICN, 2015).

Colección de semillas: Del 2010 al 2014 se colectaron frutos con semillas maduras (durante el proceso de dispersión natural) de entre ocho a diez individuos de 79 especies leñosas (ver anexo 1) correspondientes a 31 familias representativas de los bosques secos, 42 especies de árboles y 37 correspondieron a arbustos. Su colección se restringió a aquellas especies más abundantes y de interés especial por su uso. La nomenclatura para la identificación familias, especies y nombres científicos fue en base a The International Plant Names Index (disponible en <http://www.ipni.org/>). Los frutos y semillas colectadas de todas las especies fueron llevados al laboratorio del Banco de Germoplasma de la Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) para su procesamiento y análisis.

Rasgos de semillas: Utilizamos un total de 18 rasgos morfológicos regenerativos entre cuantitativos y cualitativos, tres en frutos, 13 en semillas, y dos características generales de las especies (**Cuadro 1**) en una muestra de 50 frutos y semillas por especie. Los frutos fueron clasificados en dos categorías según su consistencia; secos y carnosos. Durante la

extracción de semillas determinamos el número de semillas por fruto. El tipo de dispersión nos basamos en Jara-Guerrero et al. (2011) y se clasificó en tres tipos generales; zoocoria, autocoria y anemocoria.

CUADRO 1

Tipo y escala de rasgos morfológicos regenerativos en especies de bosque seco

Rasgo	Escala	Número de especies
Largo (mm)	continua	79
Ancho (mm)	continua	79
Volumen (mm ³)	continua	79
Masa (g)	continua	79
Largo embrión (mm)	continua	75
Apéndice	dicotómica	79
Forma	nominal	79
Areola	dicotómica	79
Tipo testa	dicotómica	79
Textura testa	dicotómica	79
Tipo embrión	nominal	78
Función embrión	dicotómica	77
Endospermo	dicotómica	77
Hábito	dicotómica	79
Tamaño especie (m)	continua	79
Tipo fruto	dicotómica	79
Tipo dispersión	nominal	79
Número semillas/fruto	discreta	71

Para determinar el tamaño de las semillas se midió el largo, ancho y grosor en mm usando un escalímetro digital de dos dígitos. En semillas demasiado pequeñas así como para los embriones se tomaron fotografías y se procedió a medir mediante el software

imagen J (disponible en <http://imagej.nih.gov/ij/>), usado además para medir el área foliar (Newton et al., 2013). Además, calculamos el volumen y la masa de cada semilla para todas las especies. La testa de las semillas se clasificó como lisa o rugosa en función de la superficie de la testa. La textura de la testa fue catalogada como; dura o blanda de acuerdo a si esta se rompía o no manualmente. Para identificar rasgos internos se realizaron cortes transversales y longitudinales a las semillas y se determinó la presencia o ausencia de endospermo, así como el tipo de embrión en base a Martin (1946), clasificación que hasta la actualidad se sigue utilizando como una referencia en estudios de evolución, morfología y dormancia de semillas (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). La función del embrión se evaluó de acuerdo a los cotiledones siguiendo la metodología de Kitajima (1996) y se determinó solamente en cotiledones de almacenamiento si estos eran gruesos carnosos, o como foliares si eran finos o pequeños dando la apariencia a ser órganos fotosintéticos (finas hojas) más que de almacenamiento. El tamaño de la especie representa la altura de la planta en metros, esta medida fue tomada de diferentes referencias bibliográficas de estudios realizados en la zona. La determinación de árbol y arbusto fue de acuerdo a Aguirre et al. (2006).

Comparaciones entre diferentes tipos de bosque: El promedio de la masa de las semillas de las especies del bosque seco en estudio, la comparamos con información bibliográfica disponible para la masa de semillas de especies presentes en otros tipos de bosques, tres bosques neotropicales y un bosque seco tropical presente en la India (Cuadro 2). La denominación del tipo de bosque y la condición en el momento de la medición de las semillas ya sea seca o fresca se mantuvo de acuerdo a la clasificación original donde se realizó el estudio y se seleccionaron solamente especies que correspondan a árboles o arbusto, en algunos casos donde la medida de las semillas era en miligramos fueron convertidos a gramos para tener una sola medida.

CUADRO 2

Tipos de bosques tropicales donde se obtuvo información de la masa de las semillas

Tipo de bosque	Sitio	Número de especies	Referencia
Bosque semidecíduo (BSD)	Panamá	104	Daws, Garwood, & Pritchard (2006)
Bosque siempre verde (BSV)	Cuba	40	Sanchez, Munoz, & Montejo (2009)
Bosque húmedo tropical (BHT)	Perú	165	Foster & Janson (1985)
Bosque seco (BS)	India	37	Khurana, Sagar, & Singh(2006)

Análisis de datos: Se realizó un análisis descriptivo en todos los rasgos medidos y determinamos la distribución de los valores cualitativos mediante histogramas. Utilizamos la prueba de chi cuadrado [$\chi^2 = \sum (fo-fe)^2/fe$], donde fo= significa frecuencia observada y fe= frecuencia esperada, para comparar atributos dentro de rasgos cualitativos. Para determinar si existen diferencias en la media de la masa de las semillas entre los tipos de bosque usamos la prueba de kruskal Wallis y se realizó un análisis de comparación multiple mediante el test de Tunkey ($p < 0.05$) para identificar en que tipos de bosque se presentó diferencia significativa en la masa de las semillas. Todos los análisis fueron realizados con el software R (R environment Core Team, 2013).

RESULTADOS

Rasgos morfológicos cuantitativos: Existió gran heterogeneidad en los resultados de rasgos cuantitativos medidos (**Fig. 1**). Sin embargo, existen patrones morfológicos que caracterizan a las semillas de las 79 especies de bosque seco (**Fig. 2**). Se encontró semillas muy pequeñas desde 1.3 mm (ej. *Acnistus arborencens* Schltdl.) a 39 mm de largo (ej. *Cavanillesia platanifolia*), obteniendo como promedio final 10.8 mm con una alta variación (± 7.7). En cambio el promedio del ancho de las semillas correspondió a 6.18 mm (± 4.3), con anchos entre 0.6 (ej. *Chromolaena odorata* (L.) R.M.King & H.Rob.) a 25 mm (*Hura crepitans* L.). El volumen fue uno de los rasgos que presentó alta distribución y variabilidad, determinando valores desde 0.28 mm³ en *A. arborencens* a 5 900 mm³ en

semillas de *Geoffroea spinosa* Jacq. La masa de las semillas también presentó gran dispersión en sus resultados variando desde 0.0001 a más de 5 g por semilla. La gran diversidad de semillas por fruto también fue evidente, el 30 % de las especies tienden a producir una sola semilla (ej. *Bursera graveolens* Triana & Planch., *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken, *Ziziphus thyrsoiflora* Benth. *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, entre otras), el 25 % de las especies produce entre 3 y 10 semillas por fruto, pocas especies como *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. alcanzaron hasta 500 semillas por fruto. El promedio del largo del embrión fue 8.10 ± 6.3 mm. Las semillas de *Randia armata* (Sw.) DC. tuvieron el embrión más pequeño, mientras que *C. platanifolia* presentó uno de los embrión más grande alcanzado un tamaño de 29.3 mm de largo.

Fig. 1. Distribución de frecuencias de rasgos cuantitativos en las semillas de una comunidad de especies leñosas de bosque seco tumbesino.

Fig. 2. Rasgos morfológicos característicos en una comunidad de especies leñosas de bosque seco. Significado de # s/f= número de semillas por fruto; aus= ausente. El asterisco (*) representa estadísticamente significativo ($p < 0.05$).

Rasgos cualitativos: Siete de los 11 rasgos cualitativos medidos mostraron diferencias significativas en sus frecuencias (Cuadro 3). La mayoría de las especies (80 %) de bosque secos no presentó algún tipo de apéndices o areola en sus semillas (Fig. 3). La mayoría de las especies se caracterizaron por tener semillas ovaladas y sin endospermo, la reserva nutritiva se encuentra en los cotiledones de los embriones, sin embargo al analizar la función de embriones ya sea como de almacenamiento o fotosintéticos (foliares) no se encontró diferencias significativas entre estos dos rasgos. De igual manera con respecto a la textura y tipo de testa de las semillas, no existieron diferencias significativas entre sus frecuencias, pero la tendencia de las especies es producir semillas con testa dura y lisa.

CUADRO 3

Análisis Chi cuadrado de frecuencias en rasgos morfológicos cualitativos

Rasgo cualitativo	X ²	gl	p valor
Apéndice	7.91	1	0.005
Areola	32.92	1	0.001
Forma	148.34	7	0.001
Endospermo	8.12	1	0.004
tipo de embrión	41.99	5	0.001
tipo dispersión	7.92	2	0.019
tipo de fruto	13.79	1	0.001

gl = grados de libertad

En las semillas encontramos solamente 6 tipos de embriones (doblado, espatulado, invertido, linear, periférico y plegado) de los 12 clasificados por Martin (1946), el 40 % de las especies posee semillas con embriones invertidos (ej. *Caesalpinia spinosa*, *Geoffroea spinosa*, *Hura crepitans*, *Cercidium praecox*, *Pithecelobium excelsum*, *Ziziphus thyrsoflora* entre otras especies), seguido del 25 % de las especies con embriones espatulados en la que se destacan especies como; *Carica parviflora*, *Cedrela odorata*, *Lafoencia acuminata*, *Erythroxylum galucum*, *Ochroma pyramidale* entre otras. La dispersión de semillas está dominada por zoocoria (Fig. 3) en un 38 % con relación a anemocoria (22 %) y autocoria (19 %). Sin embargo encontramos que el 70 % de las especies posee frutos secos como por ejemplo en *Coccoloba ruiziana*, *Cochlospermum vitifolium*, *Erythrina velutina*, *Gallesia integrifolia*. En cambio, especies como *Acnistus arborescens*, *Bursera graveolens*, *Carica parviflora*, *Celtis iguanaea*, *Geogroea spinosa*, *Psidium guayava* tuvieron frutos carnosos.

Fig. 3. Distribución de Frecuencias de rasgos cualitativos en semillas de especies de bosque seco. Formas de semillas: a = alada; b = elíptica; c = linear; d = ovalada; e = redonda; f = reniforme; h = triangular. Tipo de embrión: dob = doblado; esp = espatulado;

inv = invertido; per = periférico; ple = plegado. Tipo de dispersión: An = anemocoria; Au = Autocoria; Z= zoocoria; aus = ausente; pre = presente.

Diferencia de masa con otros bosques: La distribución de los valores de la masa en las semillas de los diferentes bosques mostró gran variabilidad, encontrando especies con semillas desde 0.1 g a mas de 35 g. Al comparar la masa de las semillas de bosque seco con respecto a los otros tipos de bosques tropicales, los análisis mostraron que estas especies poseen menor peso que las especies de los otros bosques (**Fig. 4**), el BHT presentó especies con las semillas de mayor peso (**Fig. 5**), llegando a tener especies con semillas hasta de 35 g. Las diferencias significativa (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$) de la masa entre las especies de los diferentes bosque muestran en el cuadro 4.

Fig. 4. Distribución de frecuencias de la masa de las semillas en cinco bosques tropicales.

Fig. 5. Diferencia de medias ($\pm$ error típica) de la masa de las semillas entre bosques: BHTmf = Bosque Húmedo tropical masa fresca, BSDms = Bosque Semi Deciduo masa seca, BSms= Bosque seco masa seca, BSVmf = Bosque siempre verde masa fresca.

Fig. 5. Mean Difference ($\pm$ standard error) of seed mass between forest: BHTmf = Tropical Rainforest, fresh mass; BSDms = SemiDeciduous Forest, dry mass; BSms = Dry forest, dry mass; BSVmf= Evergreen forest, fresh mass.

CUADRO 4

Análisis de comparación multiple entre la masa de semillas en diferentes tipos de bosques

Tipos de bosque	Valor observado	Valor crítico	Diferencia
BHT-BSD	49.25	43.19	sig
BHT-BS*	91.72	47.06	sig
BHT-BS	77.09	62.57	sig
BHT- BSV	61.87	60.62	sig
BSD-BS	42.47	51.44	ns
BSD-BS	27.84	65.92	ns
BSD-BS	12.61	64.92	ns
BS-BS	14.62	68.52	ns
BS-BSV	29.85	66.75	ns
BS-BSV	15.22	78.46	ns

Significado de BHT = Bosque Húmedo tropical; BSD = Bosque Semi Deciduo; BS = Bosque seco; BSV = Bosque siempre verde. sig representa diferencias significativas ($p < 0.05$) y ns no significativo, el asterico (*) representa bosque seco en estudio.

DISCUSIÓN

Los estudios de rasgos funcionales de los bosques secos neotropicales se han limitado a la diversidad de especies, estatura, complejidad, productividad primaria neta entre otros rasgos (Sánchez-Azofeifa et al. 2014), pocos estudios se han realizado sobre rasgos regenerativos para toda una comunidad de especies leñosas. Nuestros resultados mostraron que existe gran heterogeneidad en la mayoría de los rasgos, lo que podría determinar una variedad de comportamientos y características en semillas de las especies de bosque seco. La variación en el tamaño, masa y volumen de las semillas de las especies en estudio, puede indicar que estas especies manifiesten una buena permanencia en el suelo y al hábitat donde se desarrollan (Yu, Sternberg, Kutiel & Chen 2007), además de una respuesta adaptativa a las condiciones ambientales de ambientes áridos. Sin embargo encontramos que la tendencia de la mayoría de especies es producir semillas mas pequeñas con respecto a la masa encontrada en otros bosques del trópico, contrario a la percepción general que se tiene que las especies de zonas tropicales poseen semillas grandes, por lo tanto la evidencia de una asociación entre semillas grandes y hábitats secos sigue siendo limitada (Leishman, Wright, Moles, & Westoby 2000). El tamaño pequeño de las semillas

encontrado en las especies, puede otorgar ciertas ventajas ecológicas en los bosques secos, ya que las semillas pequeñas tienen mejor oportunidad para penetrar en el suelo fácilmente y formar bancos de semillas (Narayan & Pandey 2014), permitiéndoles sobrevivir a una mayor cantidad de micrositios, crucial para la regeneración de las especies luego de una perturbación (Khurana & Singh 2001). Además, un tamaño pequeño reduce la superficie de contacto con factores ambientales, lo que podría significar que las semillas de las especies de bosque seco al ser pequeñas podrían reducir su muerte por deshidratación en ambientes áridos.

Si bien las especies de bosque seco mostraron un amplio rango en el número de semillas por fruto, la tendencia de la mayoría de especies es producir entre uno a diez semillas/fruto. En ambientes secos las plantas podrían destinar mayor cantidad de energía a la producción de una sola o pocas semillas para que pudiesen tener mayor probabilidad de tolerar las condiciones de aridez de estos ambientes. En cambio la producción elevada de semillas en algunas especies se justifica como una estrategia reproductiva, debido a que si existe una gran mayor cantidad de semillas hay mayor probabilidad de que alguna se establezca en sitios favorables para su germinación y crecimiento cuando las condiciones climáticas sean propicias para ello (Ayala-Cordero, Terraza, López-Mata, & Trejo 2004).

Nuestros resultados mostraron que las especies leñosas de bosque seco presentan rasgos morfológicos cualitativos dominantes en las semillas, encontramos que la mayoría de especies presentan dispersión por animales, resultados similares a los encontrados por Du, Mi, Liu, Chen, & Ma (2009) y Jara-Gerrero et al. (2011) en especies tropicales. Encontrar más especies dispersadas por zoocoría se convertiría en un patrón para los bosques secos neotropicales y tumbesinos sin embargo en especies presentes en una zona semiárida del Noreste de Brasil solo encontraron el 22% de las especies dispersada por animales (Silva, Lopes, & Miranda de Melo 2015). En zonas áridas la zoocoría podría ayudar a las semillas a tener más opciones para alejarse de la planta madre, evitar la alta mortalidad (Griz & Machado 2001) y buscar nuevos ambientes para sobrevivir y germinar. Sin embargo en contraste con el tipo de dispersión nuestro estudio determinó que la mayor cantidad de especies posee frutos secos, cuando la norma dicta que la dispersión por animales se da en los frutos carnosos (Seidler & Plotkin 2006). La escasez de frutos carnosos durante la estación seca en este tipo de vegetación podría forzar una amplia gama de animales a

alimentarse de cualquier tipo de fruta que está disponible (Griz & Machado 2001), razón por la cual encontramos la mayor cantidad de especies zoocoras.

La mayoría de especies también se caracterizaron por no presentar algún tipo de apéndice, areola o endospermo, siendo los cotiledones quienes cumplen la función de almacenamiento de reservas, estos rasgos pudiesen tener grandes connotaciones ecológicas en el bosque secos, un embrión desarrollado y sin endospermo en la mayoría de semillas podría ayudar a acelerar la germinación en los cortos periodo de lluvias que tienen estos bosques. El endospermo no se constituiría en barrera para el crecimiento del embrión como sucede en otras especies (Baskin & Baskin 2005; Yan, Duermeyer, Leoveanu, & Nambara 2014). La relación entre el embrión y la germinación ya ha sido probado en otros estudios, existiendo un aumento de la tasa de germinación y disminución de la latencia al aumentar la longitud del embrión (Baskin & Baskin 2004; Vandelook, Janssens, & Probert 2012b) a diferencia de las especies con una menor longitud del embrión que poseen una latencia superior y necesitan más tiempo para desarrollarse y germinar (Vandelook et al. 2012b). Como sabemos el desarrollo embrionario varía considerablemente entre las especies y con frecuencia ofrece caracteres taxonómicos valiosos, lo que se traduce en una amplia variación en el tamaño, forma y disposición del embrión en la madurez de la semilla (Dickie & Stuppy, 2003). Nosotros identificamos que la mayor cantidad de especies en bosque seco poseen embriones grandes, gruesos e invertidos que ocupan casi todo el interior de las semillas, considerados como mas avanzados y desarrollados evolutivamente con respecto a otros tipos de embriones (Forbis, Floyd & De Queiroz 2002; Vandelook et al. 2012b), en cambio embriones subdesarrollados podría generar algun tipo de dormancia y retrasar la germinación (Baskin & Baskin 2005; Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006), sin embargo en especies de bosque seco los diferentes tipos de dormancia posiblemente se una estrategia favorable que les permite a las especies sobrevivir como semillas hasta cuando las condiciones ambientales sean favorables para germinar.

En este estudio se encontró que la producción de semillas lisas y rugosas en las especies de bosque seco se da en igual proporción, resultamos similares se dieron entre semillas de testa dura y blanda, pero la tendencia ligera de la mayoría de especies es tener semillas con testa lisa y dura. Estas características, junto con el tamaño de las semillas, sería fundamental para protegerse de la deshidratación generada por las altas

temperaturas en los bosques secos, una testa dura impediría la pérdida de agua en las semillas. Sin embargo la presencia de testa dura también puede provocar dormancia física en semillas de algunas especies (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). El tipo de dormancia ocasionada por la cubierta de la semilla en zonas áridas es parte de una de las estrategias de supervivencia de semillas de muchas especies (Baskin & Baskin, 2014) al actuar como un controlador de la germinación (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). Esto sería importante en las semillas al momento de enfrentar condiciones ambientales adversas presentes en los bosques secos y germinar solo cuando se crean las condiciones ambientales necesarias para hacerlo, por lo tanto la producción de semilla dura es un mecanismo de supervivencia y un rasgo para explicar la persistencia de semillas en el suelo (Gardarin, Durr, Mannino, Busset & Colbach 2010). Con respecto a la forma de las semillas la tendencia de las especies de bosque seco es producir semillas ovaladas y redondas, esto podría influir en las posibilidades de colonización de un determinado micro sitio (Khurana & Singh, 2001; Fenner & Thompson 2005) y en la longevidad que pueden alcanzar las semillas en el suelo luego de haber sido dispersadas (Khurana & Singh 2001), al parecer las semillas más redondas sobreviven más tiempo que las angulares (Dalling, 2002). Sin embargo esto difiere con otros estudios donde la forma de la semilla parece no tener tan buen valor predictivo en relación con la persistencia y su efecto sobre el entierro es presumiblemente dependiente sobre todo del tamaño (Peco, Traba, Levassor, Sanchez, & Azcarate 2003). Una desventaja de las especies del bosque seco al tener semillas ovaladas o redondas, es que pueden correr el riesgo de influir de manera indirecta a la infestación por algunos insectos, como ocurren con ciertas especies de fabaceae (Johnson & Romero 2004). En conclusión, nuestros resultados mostraron que existe gran variabilidad en los rasgos morfológicos regenerativos de las especies leñosas del bosque seco, lo que les permitirá tener un amplio rango de mecanismos para soportar condiciones de estrés ambiental en las zonas áridas. Además, encontramos que existen determinados rasgos morfológicos en las semillas con grandes implicaciones ecológicas, que les significaría a las especies estar mejor preparadas para soportar los cambios ambientales globales pronosticados para los próximos años. Finalmente nuestros resultados permiten mejorar el conocimiento del rol ecológico de las semillas en la dinámica de los bosques secos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo contó con el apoyo financiero del programa de becas SENESCYT-Ecuador 2008-2 y por proyectos internos de la Universidad Técnica Particular de Loja. Gracias por el apoyo al personal que ha formado parte del Banco de Germoplasma de la UTPL durante la colección de semillas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D.,...Muñiz, M. (2012). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45(2), 262-71.
- Andrew, N. R., Hart, R. A., Jung, M. P., Hemmings, Z., & Terblanche, J. S. (2013). Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. *Journal of Insect Physiology* 59, 870-880.
- Aguirre, Z., & Kvist, L. P. (2005). Composición florística y estado de conservación de los bosques secos del sur-occidente del Ecuador. *Lyonia* 8, 41-67.
- Aguirre, Z., Linares-Palomino, R., & Kvist, L. (2006). Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Arnaldoa* 13, 324-350.
- Ayala-Cordero, G., Terrazas, T., López-Mata, L., & Trejo, C. (2004). Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia* 29, 692-697.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14, 1-16.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (2005). Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Science Research* 15, 357-360.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, biogeography and evolution of Dormancy and Germination (second edi.). Kentucky, USA: Elsevier.
- Bihn, J. H., Gebauer, G., Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91, 782-792. DOI 10.1890/08-1276.1.

- Blackie, R., Baldauf, C., Gautier, D., Gumbo, D., Kassa, H., Parthasarathy, N.,...Sunderland, T. (2014). Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research. Discussion Paper. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Chaturvedi, R. K., Raghubanshi, A. S., & Singh, J. S. (2011). Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 22(5), 917-931.
- Dalling, J. W. (2002). Ecología de semillas. En M. Guariguata, G. Kattan, (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, pp. 346-375, Costa Rica: Ediciones LUR.
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (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, 667-74.
- Dickie, J. B. & Stuppy, W. H. (2003). Seed and Fruit Structure: significance in seed conservation operations. En: R. D. Smith, J. B. Dickie, S. H. Linington, H. W. Pritchard, & R. J. Probert, (Eds.). *Seed conservation: turning science into practice*. London: The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K., & Willis, C. G. (2010). Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41, 293-319.
- Du, Y., Mi, X., Liu, X., Chen, L., & Ma, K. (2009). Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China. *Forest Ecology and Management* 258, 1147-1152.
- Espinosa, C. I., Cabrera, O., Luzuriaga, A., & Escudero, A. (2011). What Factors Affect Diversity and Species Composition of Endangered Tumbesian Dry Forests in Southern Ecuador? *Biotropica* 43, 15-22.
- Espinosa, C., De la Cruz, M., Luzuriaga, A., & Escudero, A. (2012). Escudero Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 21, 167-179.
- Fenner, M. & Thompson, K. (2005). The ecology of seeds. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171, 501-523.
- Forbis, T. A., Floyd, S. A., & De Queiroz, A. (2002). The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution* 56, 2112-2125.

- Foster, S., & Janson, C. H. (1985). The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66, 773-780.
- Gardarin, A., Durr, C., Mannino, M. R., Busset, H., & Colbach, N. (2010). Seed mortality in the soil is related to seed coat thickness. *Seed Science Research* 20, 243-256.
- Garnier, E., Cortez, J., Billés, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M.,...Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9), 2630-2637.
- Griz, L. M. & Machado, I. C. (2001). Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17, 303-321.
- Gritti, E. S., Cassignat, C., Flores, O., Bonnefille, R., Chalié, F., Guiot, J., & Jolly, D. (2010). Simulated effects of a seasonal precipitation change on the vegetation in tropical Africa. *Climate of the Past* 6, 169-178 doi:10.5194/cp-6-169-2010
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., & Méndez, M. (2011). Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests: Environmental Correlates and the Effect of Considering Species Abundance. *Biotropica* 43, 722-730.
- Johnson, C., & Romero, J. (2004). A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia* 48(3), 401-408. doi:10.1590/S0085-56262004000300017
- Kitajima, K. (1996). Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. En M. D. Swaine (Eds.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Paris, France: Parthenon Publishing Group.
- Khurana, E., & Singh, J. S. (2001). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28(1), 39-52.
- Khurana, E., Sagar, R., & Singh, J. S. (2006). Seed size: a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. *Acta Oecologica* 29, 196-204.
- Kröber, W., Böhnke, M., Welk, E., Wirth, C., & Bruehlheide, H. (2012). Leaf trait-environment relationships in a subtropical broadleaved forest in South-East China. *PLoS ONE* 7(4), 1-11

- Laughlin, D. C., Joshi, C., Van, P. M., Bastow, Z. A., & Fulé, P. Z. (2012). A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecology Letters* 15(11), 1291-1299.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., & Westoby, M. (2000). The Evolutionary Ecology of Seed Size. En: M. Fenner, (Eds.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. (2011). Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism and biogeography of woody plants. En: R. Dirzo, H. Mooney, G. Ceballos & H. Young, (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and conservation*. Washington: Island Press.
- Linares-Palomino, R., Kvist, L. P., Aguirre-Mendoza, Z., & Gonzales-Inca, C. (2010). Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation* 19, 169-185.
- Narayan, D., & Pandey, N. (2014). Tropical Dry Forest Restoration: Science and Practice of Direct Seeding in a Nutshell. Occasional paper. *Rajasthan State Pollution Control Board* 7, 2-19.
- Newton, T. Marchese, J. A., Fernandes de Sousa, A. K., Curti, G. L., Fogolari, H., & Vinicius, S. (2013). Uso do software ImageJ na estimativa de área foliar para a cultura do feijão. *Interciencia* 38, 843-848.
- Martin, A. C. (1946). The comparative internal morphology of seeds. *American Midland Naturalist* 36, 513-660.
- Metz, J., Liancourt, P., Kigel, J., Harel, D., Sternberg, M., & Tielborger, K. (2010). Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology* 98, 697-704.
- Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sanchez, A. M., & Azcarate, F. M. (2003). Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research* 13(1), 87-95.
- Pennington, T., Lewis, G., & Ratter, J. (2006) Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. Florida: CRC Press
- Portillo-Quintero, C., & Sánchez-Azofeifa, G. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143(1), 144-155.

- Quesada, M., & Stoner, K. E. (2004). Threats to the conservation of tropical dry forest in Costa Rica. En: G. W. Frankie, A. Mata & V. S. Brandleigh, (Eds.), *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest*. Berkeley: University of California Press.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. online <http://www.R-project.org/>.
- Sánchez-Azofeifa, A., Powers, J., Fernandes, G., & Quesada, M. (Eds.). (2014). *Tropical Dry Forests in the Americas. Ecology, Conservation, and Management*. New York: CRC Press.
- Sanchez, J .A., Munoz, B., & Montejó, L. (2009). Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes* 32, 1-20.
- Seidler, T. G., & Plotkin, J. B. (2006). Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology* 4(11), 2132-2137.
- Silva, E. C., Lopes, S. D., & Miranda de Melo, J. I. (2015). Floristic similarity and dispersal syndromes in a rocky outcrop in semi-arid Northeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 63(3), 827-843.
- Scholze, M., Knorr, W., Arnell, N. W., & Prentice, I. C. (2006). A climate-change risk analysis for world ecosystems. *The National Academy of Sciences of the USA* 103(35), 13116-13120.
- Shipley, B., Vile, D., & Garnier, E. (2006). From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314, 812-814.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 27 de Agosto 2015.
- Vandelook, F., Verdu, M., & Honnay, O., (2012a). The role of seed traits in determining the phylogenetic structure of temperate plant communities. *Annals of Botany* 110(3), 629-636.
- Vandelook, F., Janssens, S. B., & Probert, R. J., (2012b) Relative embryo length as an adaptation to habitat and life cycle in Apiaceae. *New Phytologist* 195(2), 479-487.

- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, evolution and Systematics*, 33, 125-59.
- Yan, D., Duermeyer, L., Leoveanu, C., & Nambara, E. (2014). The Functions of the Endosperm During Seed Germination. *Plant & Cell Physiology* 9, 1521-33.
- Yates, M. L., Andrew, N. R., Binns, M., & Gibb, H. (2014). Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ* 2, e271. doi:10.7717/peerj.271
- Yu, S., Sternberg, M., Kutiel, P., & Chen, H. (2007). Seed mass, shape, and persistence in the soil seed bank of Israeli coastal sand dune flora. *Evolutionary Ecology Research* 9(2), 325-340.

ARCHIVO SUPLEMENTARIO

Promedio de rasgos cuantitativos medidos en especies leñosas estudiadas en un bosque seco tumbesino al sur occidente del Ecuador

Familia	Especie	hábito	Largo (mm)	Ancho (mm)	Volumen (mm ³)	Masa (g)	Largo embrión (mm)	# s/f
Mimosaceae	<i>Acacia macracantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	árbol	5.56	4.49	44.16	0.0628	4.9	6
Mimosaceae	<i>Acacia sp</i>	árbol	6.36	3.58	34.09	0.0275	6.02	8
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus pubescens</i> C.H. Wright	arbusto	3.2	2.93	14.52	0.014	4.661	1
Solanaceae	<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltdl.	arbusto	1.32	1.13	0.28	0.0001	1.23	115
Mimosaceae	<i>Albizia multiflora</i> (Kunth) Barneby & J.W. Grimes	árbol	10.31	6.94	128.41	0.1265	8.99	13
Mimosaceae	<i>Albizia sp</i>	árbol	7.34	5.5	49.12	0.0512	7.01	15
Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	árbol	15.92	12.31	209.77	0.228	15.68	13
Burseraceae	<i>Bursera graveolens</i> Triana & Planch.	árbol	4.76	2.61	50.32	0.0857	4.14	1
Caesalpiniaceae	<i>Caesalpinia glabrata</i> Kunth	árbol	9.22	6.58	142.58	0.1758	7.97	9
Caesalpiniaceae	<i>Caesalpinia spinosa</i> (Feuillée ex MoliSD) Kuntze	árbol	10.53	6.75	184.42	0.236	10.15	14
Capparaceae	<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.	arbusto	8.63	5.08	101.58	0.1056	5.88	12
Capparaceae	<i>Capparis scabrida</i> Kunth	arbusto	11.78	10.66	498.63	0.6662	10.16	27
Caricaceae	<i>Carica candicans</i> A. Gray	arbusto	8.09	4.11	52.49	0.0299	6.2	SD
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	arbusto	6.13	4.29	52.81	0.025	5.01	400
Caricaceae	<i>Carica parviflora</i> (A. DC.) Solms	arbusto	4.77	3.00	22.48	0.0141	3.09	10
Caesalpiniaceae	<i>Cassia grandis</i> L.f.	árbol	14.7	8.74	356.08	0.52	13.36	60
Bombacaceae	<i>Cavanillesia platanifolia</i> (Bonpl.) Kunth	árbol	39.33	9.06	1437.72	0.8618	38.18	1
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	árbol	25.58	8.12	108.82	0.0512	5.00	25
Bombacaceae	<i>Ceiba trischistandra</i> (A. Gray) Bakh.	árbol	8.98	6.88	210.4	0.1857	8.01	55
Ulmaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	arbusto	8.54	7.33	223.89	0.2862	7.34	1
Caesalpiniaceae	<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms	arbusto	8.13	4.13	28.66	0.037	6.83	SD
Solanaceae	<i>Cestrum sendmerianum</i> Mart.	arbusto	6.57	4.53	61.53	0.063	SD	5
Mimosaceae	<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	árbol	6.08	3.83	34.24	0.0662	5	15
Asteraceae	<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M. King & H. Rob.	arbusto	5.48	0.63	0.74	0.0015	4.8	30
Verbeceae	<i>Citharexylum sp.</i>	árbol	5.99	4.17	31.74	0.2752	5.4	1
Polygonaceae	<i>Coccoloba ruiziana</i> Lindau	árbol	4.42	4.31	40.68	0.0278	3.86	1
Cochlospermaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	árbol	15.79	2.16	40.34	0.0351	12.97	130
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	árbol	7.59	4.89	88.48	0.045	7	1
Boraginaceae	<i>Cordia lutea</i> Lam.	arbusto	13.53	7.00	347.15	0.2536	5.25	1

Boraginaceae	<i>Cordia macrocephala</i> (Desv.) Kunth	arbusto	4.33	2.4	11.88	0.0129	SD	1
Euphorbiaceae	<i>Croton sp</i>	arbusto	4.43	2.41	4.43	0.0078	2.76	3
Fabaceae	<i>Cyathostegia mathewsii</i> (Benth.) Schery	arbusto	9.35	5.29	77.39	0.1188	8.98	1
Caesalpiniaceae	<i>Delonix regia</i> (Bojer ex Hook.) Raf.	árbol	18.97	5.96	256.65	0.437	17.75	25
Bignoniaceae	<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	arbusto	14.76	10.52	42.79	0.0704	8.475	12
Bombacaceae	<i>Eriotheca ruizii</i> (K. Schum.) A. Robyns	árbol	5.34	4.01	41.82	0.029	4.92	13
Fabaceae	<i>ErythriSD sp</i>	arbusto	12.37	11.07	717.67	0.9452	11.97	10
Fabaceae	<i>ErythriSD velutiSD Willd.</i>	árbol	14.45	9.18	646.43	0.289	13.15	7
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum glaucum</i> O.E. Schulz	arbusto	8.23	2.92	8.23	0.0334	7.48	1
Asteraceae	<i>Fulcaldea laurifolia</i> (Bonpl.) Poir.	árbol	4.8	4.39	44.11	0.04	4.1	1
Phytolaccaceae	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	árbol	31.24	11.37	576.04	0.06	27.38	1
Fabaceae	<i>Geoffroea spinosa</i> Jacq.	árbol	31.06	23.25	5939.75	5939.75	27.38	1
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	árbol	3.32	2.01	5.37	0.0073	2.37	54
Euphorbiaceae	<i>Hura crepitans</i> L.	árbol	27.22	25.29	2716.70	2716.70	22.99	15
Convolvulaceae	<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	arbusto	10.97	7.72	206.91	0.1256	10.94	4
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	arbusto	8.95	5.18	80.79	0.0891	7.86	4
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i> L.	arbusto	18.12	11.79	984.04	0.7808	16.6	3
Lythraceae	<i>Lafoensia acumiSDta</i> (Ruiz & Pav.) DC.	árbol	15.73	6.42	70.26	0.0347	9.2	SD
Mimosaceae	<i>LeucaSD leucocephala</i> (Lam.) de Wit	árbol	8.43	5.34	42.15	0.0522	7.03	17
Mimosaceae	<i>LeucaSD trichodes</i> (Jacq.) Benth.	árbol	6.56	5.24	23.07	0.0159	5.57	15
ASDcardiaceae	<i>Loxopterygium huasango</i> Spruce ex Engl.	árbol	15,00	5.2	9.93	0.0087	3.36	1
Malpighiaceae	<i>Malpigia sp.</i>	arbusto	7.75	6.97	125.63	0.0352	SD	3
Mimosaceae	<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir.	arbusto	4.76	3.86	15.7	0.0156	3.86	6
Bombacaceae	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	árbol	3.58	2.49	10.29	0.0153	2.02	500
Solanaceae	<i>Physalis peruviana</i> L.	arbusto	1.72	1.55	1.19	0.0011	3.18	SD
Fabaceae	<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	árbol	9.35	4.85	76.58	0.0721	9.03	7
NyctagiSDceae	<i>Pisonia aculeata</i> L.	arbusto	12.12	3.03	1.02	0.0557	11.99	1
Mimosaceae	<i>Pithecellobium excelsum</i> (Kunth) Mart.	arbusto	6.8	6.11	108.5	0.1286	6.11	5
Mimosaceae	<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	árbol	4.7	3.31	13.01	0.0186	3.9	15
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	arbusto	3.55	2.64	8.16	0.0089	3.2	350
Rubiaceae	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	arbusto	7.77	4.44	80.3	0.102	1.18	SD
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i> L.	arbusto	8.96	6.36	139.06	0.1494	7.98	3
Sapindaceae	<i>Sapindus saposDria</i> L.	árbol	13.77	12.99	1345.94	1345.94	13.55	1
ASDcardiaceae	<i>Schinus molle</i> L.	árbol	4.42	3.44	65.61	0.0376	4.07	1
Caesalpiniaceae	<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	arbusto	8.95	4.85	53.33	0.0718	6.6	29

Caesalpinaceae	<i>Senna incarnata</i> (Pav. ex Benth.) H.S. Irwin & Barneby	arbusto	3.54	2.65	5.59	0.0081	2.34	15
Caesalpinaceae	<i>Senna mollissima</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S. Irwin & Barneby	árbol	6.89	4.16	36.18	0.074	6.07	41
Caesalpinaceae	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S. Irwin & Barneby	árbol	6.03	4.09	19.83	0.06	5.49	60
Rubiaceae	<i>Simira ecuadorensis</i> (Standl.) Steyerm.	arbusto	24.35	9.06	2.31	0.0672	4.16	48
Solanaceae	<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.	arbusto	3.51	4.04	8.1	0.003	4.5	SD
Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i> King	árbol	29.18	15.98	1431.28	0.378	SD	50
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G. Nicholson	árbol	24.18	7.89	59.79	0.0238	7.86	SD
Bignoniaceae	<i>Tecoma castaneifolia</i> (D. Don) Melch.	arbusto	13.65	5.24	7.62	0.0152	5.8	18
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	arbusto	16.09	5.63	23.13	0.0152	5.22	SD
Combretaceae	<i>Terminalia valverdeae</i> A.H. Gentry	árbol	24.76	14.07	1954.24	0.7806	11.02	1
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	árbol	3.44	2.36	4.81	0.0047	2.9	1
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i> L.	arbusto	7.22	6.09	118.01	0.122	6.55	4
Meliaceae	<i>Trichilia sp.</i>	arbusto	7.41	4.31	52.89	0.0538	7.01	4
Polygonaceae	<i>Triplaris cumingiana</i> Fisch. & C.A. Mey.	árbol	12.4	2.57	43.51	0.143	9.52	1
Rhamnaceae	<i>Ziziphus thyrsoflora</i> Benth.	árbol	13.7	10.5	746.94	0.7948	8.65	1

SD= Sin dato, # s/f= número de semillas por fruto

CAPÍTULO 2. Relaciones entre rasgos morfológicos de semillas y factores ambientales en especies leñosas presentes en un bosque seco al sur occidente del Ecuador

Rasgos morfológicos de semillas y factores ambientales en especies leñosas presentes en un bosque seco al sur occidente del Ecuador

José Miguel Romero-Saritama¹, Marcos Méndez², Adrián Escudero², César Pérez-Ruíz³

¹ Departamento de Ciencias Naturales. Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto, Marcelino Champagnat, 1101608, Loja, Ecuador; jmromero@utpl.edu.ec * Correspondencia.

² Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, E-28933 Móstoles, España

³ Departamento de Biotecnología y Biología Vegetal. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos Universidad Politécnica de Madrid; España

Resumen

Actualmente el estudio de rasgos morfológicos funcionales en las especies vegetales ha tomado gran relevancia como una importante estrategia para mejorar nuestra comprensión de la dinámica y procesos de adaptación de las comunidades vegetales ante diferentes cambios ambientales. El estudio de rasgos morfológicos en semillas se han considerado rara vez a nivel de comunidades de bosques secos, a pesar de su importancia fundamental en la ecología e historia evolutiva de las plantas. El objetivo de estudio fue determinar el grado de relación entre rasgos morfológicos funcionales de semillas, frutos y atributos de la planta de una comunidad de especies leñosas con variables físicas presentes en un bosque seco tropical del sur occidente del Ecuador. Se colectaron semillas maduras previamente a su dispersión natural de 46 especies (árboles y arbustos) de importancia ecológica correspondientes a 27 familias. Se describió, evaluó y correlacionó un total de 10 rasgos morfológicos en semillas, tres de frutos, además se incluyó porcentaje de germinación y dos características generales de las especies y cinco variables físicas del hábitat; Altitud, precipitación, temperatura, nitrógeno y pH del suelo. Los resultados mostraron que existieron relaciones significativas entre los mismos rasgos morfológicos de las semillas y de estos con caracteres de los frutos y los atributos de la especie. Rasgos cualitativos internos y externos de las semillas tuvieron mayores relaciones significativas con todos los rasgos medidos. Encontramos que la superficie de la testa y apéndices de las semillas mostraron relación significativa solamente con el pH y temperatura media anual del suelo. Los análisis fourth corner-RLQ no mostraron relaciones consistentes entre todos los rasgos evaluados y las variables ambientales del hábitat. Las relaciones encontradas entre los rasgos morfológicos de las semillas reflejaron una red de interacciones múltiples y complejas entre rasgos continuos y anatómicos, sobre todo en rasgos como endospermo, tipo y función del embrión que pudiesen jugar un rol predominante y clave en las interacciones morfológicas en semillas de las especies de bosque seco.

Palabras claves:

Rasgos semillas, bosque seco, especies leñosas, morfología de semillas, rasgos de embriones. Analisis Fourth corner.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales se caracterizan por una alta diversidad morfológica en cada uno de sus componentes incluyendo frutos y semillas (Hammond y Brown 1995; Metcalfe and Grubb, 1995; Romero-Saritama y Pérez en prensa). Caracteres en las semillas como tamaño, peso y masa (Díaz y Cabido 2001; Pywell et al. 2003; Chaturvedi et al. 2011) así como, la germinación tipo y producción de frutos (Pywell et al. 2003; Galetti et al. 2011), han forman parte importante en la historia de vida de las plantas (Andrew et al. 2013).

El conocimiento de la variación morfológica de frutos y semillas en las especies y entre especies, cada vez toma mayor relevancia desde un enfoque de rasgos funcionales (Bihn et al. 2010; Yates et al. 2014), debido a que estos permiten predecir el resultado de ensamble de la comunidad (Shipley et al. 2006; Laughlin et al. 2012), la dinámica de la vegetación mundial (Scholze et al. 2006) y el ritmo de los procesos de las especies dentro de los ecosistemas (Garnier et al. 2004). No obstante, el estudio de rasgos morfológicos en semillas se han considerado rara vez a nivel de comunidades, a pesar de su importancia fundamental en la ecología e historia evolutiva de las plantas (Thompson, 1987; Fenner y Thompson, 2005). Estudios anteriores han determinado que rasgos de semillas influyen en la regeneración de hábitats particulares (Kitajima y Fenner, 2000; Leishman et al. 2000), le permiten a la planta sobrevivir y transmitir sus genes a la siguiente generación (Fenner y Thompson, 2005) y desarrollar estrategias de dispersión (Moles et al. 2005). Así mismo, los rasgos son una medida integradora de la aptitud de plantas en diferentes ambientes y

afectan fuertemente los procesos del ecosistema tales como la productividad primaria, la descomposición y el ciclo de nutrientes (Díaz et al. 2004).

Dentro de los rasgos de semillas, el tamaño juega un rol fundamental, por ser el atributo más constante de rendimiento reproductivo de las plantas (Harper et al. 1970, Susko y Lovett-Doust 2000). El tamaño de las semillas ha sido muy estudiado en ecología (Eriksson, 2005) en relación con la capacidad de dispersión de las especies y establecimiento de plántulas (Leishman et al. 2000; Coomes y Grubb, 2003), así como con diferentes características de la planta, de hecho, se ha propuesto (Alexander et al. 2001), que las especies leñosas con semillas más grandes poseen atributos tales como una mayor longevidad foliar y área foliar específica más baja, que confieren tolerancia a la sombra (Kitajima, 1994; Walters y Reich, 1999). Además, las semillas grandes toleran tanto infestación de insectos de las reservas de semillas, así como daños en el transporte (Dalling y Harms 1999; Hammond et al. 1999; Green y Juniper 2004). En contraste, las especies de semilla más pequeñas poseen pocas reservas y por lo tanto tienden a reaccionar más negativamente a la intensa de herbivoría posterior a la dispersión (Howe et al, 1985; Molofsky y Fisher 1993). No obstante, las especies de semilla más pequeñas generalmente crecen más rápido que las especies con semillas más grandes y por lo tanto puede superar el problema del tamaño inicial (Baraloto et al., 2005; Baraloto y Forget 2007). La ventaja del tamaño de la semilla para el establecimiento de plántulas ha sido ampliamente estudiado en ambientes sombreados (Poorter y Rose 2005), la relación entre el tamaño de las semillas con la supervivencia de las especies en ambientes áridos tropicales sigue en estudio (Leishman y Westoby, 1994). Sin embargo, se conoce que en condiciones adversas o con alta presión de la competencia, las semillas más grandes pueden tener un éxito

mayor, al proporcionan más reservas nutritivas para las plántulas (Westoby et al. 1992; Moles y Westoby 2004;).

La variación interespecífica encontrada en el tamaño de la semilla en muchas comunidades de plantas terrestres (Leishman et al. 2000; Moles et al. 2005), ha permitido que el tamaño forma parte de un complejo coevolutivo de rasgos en las semillas (Venable y Brown 1988; Rees 1997) y, conjuntamente con la masa, la composición y la ubicación de las reservas de alimentos en semillas, desempeña un papel importante en el momento de la germinación, la tasa decrecimiento de las plántulas y la competitividad de las plántulas (Hanley et al., 2004, Soriano et al. 2011). El tamaño de las semillas también ha sido relacionado con la producción del número de semillas. Si los recursos son limitados en la planta y en la naturaleza, una planta puede producir pocas semillas grandes o muchas semillas pequeñas (Venable 1992; Jakobsson y Eriksson 2000). No obstante, en algunas investigaciones han determinado que ante la fluctuaciones en la disponibilidad de recursos las plantas optarían por modificar el número de semillas antes que su tamaño (Haig y Westoby 1988). Sin embargo, dado que el número de semillas se traduce directamente en aptitud, siempre existe la presión de selección para la producción de más semillas (Westoby et al. 1992, Leishman et al. 2000). La presión de selección para aumentar el tamaño de la semilla en algunas especies puede surgir por la necesidad de sobrevivir a los peligros de establecimiento, como la defoliación (Harms y Dalling, 1997; Bonfil, 1998), la sequía (Leishman y Westoby 1994), sombra (Saverimuttu y Westoby 1996, Walters y Reich 1999), o la competencia de la vegetación establecida (McConnaughay y Bazzaz 1987; Reader 1993).

La masa de la semilla es otro rasgo que varía entre especies en diferentes hábitats y en diferentes etapas de la sucesión (Kelly 1996). La variación en la masa de la semilla podría ser el resultado de las restricciones arquitectónicas y fisiológicas (Diggle 1995) de las plantas, los efectos maternos (Luzuriaga et al. 2005), o la reducción de la disponibilidad de recursos en toda la temporada de crecimiento (Winn 1991). La masa de la semilla está relacionada con la capacidad de penetración y permanencia en el suelo (Bekker et al., 1998), con el tamaño y capacidad competitiva de la plántula (Haig, 1996; Turnbull 1999). Así mismo, otros rasgos morfológicos en las semillas tienen gran importancia potencial en la ecología de semillas, pero se han estudiado poco desde una óptica de los rasgos funcionales a nivel de comunidad, por ejemplo; la variedad de formas de las semillas que hacen gala las diferentes especies, es en buena parte el resultado de una serie de adaptaciones para lograr una exitosa dispersión (Harper et al. 1970), colonización y longevidad de las semillas un determinado micro sitio (Khurana y Singh 2001; Fenner y Thompson 2005). En cambio, rasgos como el arilo, que puede estar presente o no en las semillas, en algunas especies cumple la función de proteger a las semillas a medida que pasan a través del tracto digestivo de aves (Rojas-Arechiga y Vásquez-Yanes 2000). La areola presente en algunas especies con semillas latentes, puede desempeñar un papel importante en el secado de las semillas durante la maduración (Gunn 1981), mas no en la absorción de agua durante la germinación de las semillas en algunas especies (Rodrigues-Junior et al. 2014).

Rasgos internos en las semillas también han sido correlacionados como dormancia y germinación de las especies (Baskin y Baskin 2014) y se han desarrollado en respuesta a los cambios en las estrategias de especies a diferentes ambientes (Zanne et al. 2005). En general, existe una fuerte correlación interespecífica negativa entre el tamaño de la semilla

y el inverso del espesor de los cotiledones, que indica el grado de diferenciación fotosintética (Kitajima 1996). El tamaño, la composición y la ubicación (en los cotiledones o en tejidos extra-embriónicos) de las reservas de alimentos en las semillas desempeñan un papel importante en el momento de la germinación de las semillas, la tasa de crecimiento de las plántulas y la competitividad de las plántulas (Hanley et al. 2004; Soriano et al. 2011).

Diferentes factores ambientales (Milberg et al. 1996), también han sido correlacionados y tienen grandes implicaciones en diferentes rasgos de las semillas, especialmente con la masa, germinación y dormancia (Luzuriaga et al. 2005; Fenner y Thompson, 2005). La germinación es un proceso crucial en el ciclo de vida de una planta, porque el tiempo de germinación determina el entorno en el que la planta va a desarrollar (Luzuriaga et al. 2005), por lo tanto, la germinación de las semillas en un entorno natural a menudo se limita a lugares que cumplan con las condiciones ambientales específicas (Vandelook et al. 2008). Estudios han mostrado que las especies con semillas grandes tienen una ventaja de germinación y crecimiento en condiciones de poca luz (Hodkinson et al. 1998; Thompson y Hodkinson, 1998; Bruun y Ten 2008). A mismo, muchas especies para estimular su germinación necesitan niveles de dióxido de carbono de 2 - 5%, pero mayores a ese nivel causa inhibición (Baskin y Baskin, 1998). En cambio se ha encontrado que los picos más altos de germinación en algunas especies coinciden con los niveles más altos de nitrógeno en el suelo (Fenner y Thompson 2005). La masa de la semilla y la disponibilidad de nutrientes dependen de las diferencias y características de las especies y del hábitat específico (Hanley et al. 2007), en especies de semilla pequeña por ejemplo, se ha encontrado, que son más dependientes de la absorción de nutrientes del suelo que especies de semillas grandes (Fenner y Thompson 2005). En climas estacionales, la temperatura

juega un rol importante, por supuesto, un buen indicador de la época del año y que puede determinar el momento de la germinación (Fermen y Thompson 2005). Sin embargo la temperatura de germinación depende de cada especie y la tasa de germinación de las especies tropicales disminuye drásticamente cuando baja la temperatura y por debajo de los 10 °C pudiendo cesar la germinación (Morbeck et al. 2013)

Los bosques secos tropicales se caracterizan por una estacionalidad pronunciada en las precipitaciones (Hulshof et al. 2014), dando lugar a condiciones ambientales extremas, lo que genera en las plantas, rasgos adaptativos asociados con la prevención, resistencia o tolerancia del estrés hídrico (Olivares y Medina, 1992). En los bosques secos existen rasgos funcionales que pueden influir en los procesos del ecosistema (Chattervedi et al. 2011). Sin embargo, sorprendentemente existen pocos estudios que abordan la diversidad de rasgos funcionales en los bosques secos (Hulshof et al. 2014) y, los estudios se han direccionado a conocer las características fotosintéticas de las especies y rasgos asociados a ello, al uso eficiente del agua por parte de las especies (Kitajima et al 1997; Chattervedi et al. 2011) y a la relación de la altura de la planta con el vigor competitivo y fecundidad de toda la planta (Cornelissen et al., 2003). El conocimiento de los diferentes rasgos presentes en frutos, semillas y embriones es muy escaso, los estudios se han limitado al tamaño de las semillas (Chattervedi et al 2011). Por lo tanto, existe un amplio espectro de estudio en los rasgos morfológicos de semillas de este tipo de ecosistemas tropicales. El objetivo de este estudio fue determinar el grado de relación entre rasgos morfológicos semillas de especies leñosas en un bosque seco tropical, así como con caracteres de frutos, atributos de la planta y variables ambientales. Específicamente nos preguntamos: 1) ¿existe asociación entre los diferentes rasgos morfológicos identificados en las semillas, frutos y

especie?, 2) ¿Los rasgos morfológicos de semillas de las especies leñosas están relacionados con variables físicas de bosque seco?

MÉTODOS

Zona de estudio.- El lugar de estudio comprende uno de los remanentes de bosque seco tropical con mayor superficie en el Ecuador (Aguirre y Kvist 2005) y mejor conservado de la región biogeográfica Tumbesina (Best y Kessler 1995), considerado como Centro de Endemismo Tumbesino (Kessler 1992). La zona se ubica al suroccidente del Ecuador, en la provincia de Loja, entre las latitudes 4°19'39" y 4°01'40" y entre las longitudes 80°19'00 y 79°41'40" W a una altitud comprendida entre 250 a 1500 m s.n.m.

La vegetación de la zona se caracteriza por una alta diversidad de plantas vasculares, donde especies de las familias Mimosaceae, Caesalpinaceae, Fabaceae, Euphobiaceae y Bignoniaceae son las más numerosas (Aguirre et al. 2006a). Sin embargo, también podemos encontrar algunas especies que se encuentran en algún grado de amenaza (UICN, 2015). El clima de la zona se caracteriza por una estación seca desde diciembre a abril y una estación lluviosa de mayo a noviembre (Aguirre y Kvist 2005). La precipitación media anual es de 500 mm y la temperatura media anual de 20° a 26 °C (Espinosa et al. 2011).

Colección de semillas.- Se colectaron entre 100 y 1000 frutos con semillas maduras previamente a su dispersión natural de 46 especie leñosas (árboles y arbustos), correspondientes a 27 familias (Anexo 1). La nomenclatura de especie y familia sigue a Jeorgensen y León-Yáñez (1999). Dado el alto número de especies leñosas en el bosque seco Tumbesino (Aguirre et al. 2006b), la colección de especies se limitó a aquellas más

abundante y de interés especial por su uso y categoría de amenaza dentro de la zona de estudio.

Los frutos y semillas colectadas fueron llevados al banco de Banco de Germoplasma de la Universidad Técnica Particular de Loja para su correspondiente procesamiento y análisis.

Rasgos de semillas, frutos y especies.- Se evaluó un total de 15 rasgos morfológicos en semillas y frutos, y se incluyó además el porcentaje de germinación y dos características generales de las especies (**Tabla 1**). Se usaron al azar 50 semillas por especie y se midió la longitud, la anchura y el grosor de cada semilla. En aquellas semillas muy pequeñas sólo se midió la longitud y la anchura. El volumen (V) de las semillas se lo obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$V = (4/3)\pi abc$$

Donde: a= longitud, b= anchura y c= grosor.

Se pesaron las semillas individualmente en una balanza analítica de cinco dígitos y se calculó el peso promedio para cada especie. La superficie de la testa se clasificó como lisa o rugosa. La textura de la testa fue catalogada como dura o blanda dependiendo si esta se rompía o no manualmente. Identificamos seis tipos de forma en las semillas, así como la presencia o ausencia de arilo y areola. Para identificar rasgos internos se realizaron cortes longitudinales y transversales en las semillas y se determinó la presencia o ausencia de endospermo. El tipo de embrión se clasificó en seis categorías (Martin 1946): linear, espatulado, doblado, plegado, invertido o periférico. La función del embrión se evaluó en dos clases (Kitajima 1994, 1996): cotiledones de reserva, si estos eran gruesos carnosos, o cotiledones foliares, si eran finos o pequeños y apariencia de ser órganos fotosintéticos más que de almacenamiento. Excepcionalmente cuando los embriones eran finos pero

ocupaban todo el interior de la semilla se los determinó como foliares (p. ej. *Celtis iguanaea*, *Cavanillesia platanifolia*). La longitud del embrión se midió mediante fotografías usando el software ImagenJ. El porcentaje de germinación se lo obtuvo mediante diferentes fuentes bibliográficas y de información no publicada del banco de germoplasma de la Universidad Técnica Particular Loja. Durante la extracción de semillas, se identificaron dos categorías generales de frutos según su consistencia - secos y carnosos- y se determinó el número de semillas por fruto. El tipo de dispersión de semillas se clasificó en tres tipos generales siguiendo a Jara-Guerrero et al. (2011): zoocoria, autocoria y anemocoria. Se estimó la altura de la planta en metros. El hábito de la especie se clasificó en dos categorías (Aguirre et al. 2006a): árbol o arbusto.

Tabla 1. Rasgos morfológicos medidos en las semillas y frutos y atributos de las especies.

Variables estudiadas	Escala	Nº especies
Semillas		
Longitud (mm)	Continua	46
Volumen (mm ³)	Continua	46
Peso (g)	Continua	45
Superficie de la testa	Nominal (2)	44
Textura de testa	Nominal (2)	45
Forma	Nominal (5)	46
Arilo	Nominal (2)	46
Presencia de endospermo	Nominal (2)	43
Tipo de embrión	Nominal (2)	43
Función del embrión	Nominal (2)	43

Longitud embrión (mm)	Continua	41
Germinación (%)	Discreta	30
Frutos		
Tipo de fruto	Nominal (3)	46
Nº semillas/fruto	Discreta	41
Tipo dispersión	Nominal (3)	46
Especie		
Altura (m)	Continua	46
Hábito	Nominal	46

Valores entre paréntesis () se refieren al número de atributos de cada variable nominal.

Variables ambientales.- Se tomaron los datos ambientales de las 109 parcelas de 10 x 50 m establecidas en el área de estudio que cubren un área total de 5,45 ha y 48 zonas forestales que representan a los bosques secos presentes en el sur del Ecuador (Espinosa et al. 2011). Se seleccionaron cinco variables ambientales (**Tabla 2**) de las 15 utilizadas por Espinosa et al. (2011), por su mayor representatividad en un análisis de componentes principales (PCA) previamente realizado con todas las variables para el área de estudio. .

Tabla 2. Características de variables ambientales utilizadas presentes en la zona de estudio de bosque seco.

Variable	Rango (min – máx)
Altitud m s.n.m.	200 - 1580
Precipitación media anual mm	270 - 1285
Temperatura suelo	19 - 29,17

Nitrógeno suelo (%)	0,01 - 1,09
pH suelo	4,7 - 6,9

Análisis de datos.- Se examinó la relación entre los rasgos identificados de frutos y semillas, así como la relación de estos con los rasgos de la especie y con las variables ambientales medidas en la zona de estudio. Los rasgos cuantitativos fueron transformados logarítmicamente. Para determinar la relación entre rasgos cuantitativos se utilizó la correlación de Spearman. La relación entre variables continuas y categóricas se examinó mediante el Test de Mann-Whitney (dicotómicas) o de Kruskal-Wallis (más de dos categorías). Si las diferencias resultaron significativas para el test de Kruskal-Wallis, se utilizó el test a posteriori de Nemenyi. La asociación entre rasgos categóricos se examinó mediante el test de chi cuadrado.

Además se realizó la prueba de "fourth corner-RLQ" como un análisis complementario para comprobar la relación de los rasgos de las semillas con las variables ambientales de la zona. La prueba de "fourth corner-RLQ" es un estadístico multivariado global que se basa en el análisis de información contenida en tres matrices (Yates et al. 2014). En este caso se trabajó con una tabla L (abundancia de las especies por parcela), una tabla R (variables ambientales) y una tabla Q (rasgos de las semillas). El análisis estima las relaciones rasgos-ambiente en una matriz de cuatro esquinas que cruza los rasgos y las variables ambientales ponderados por abundancia de especies (Day et al. 2008). Todos los análisis fueron realizados en el software R 3.2.1 (R environment Core Team 2013).

RESULTADOS

Relaciones entre rasgos de semillas.- Existieron relaciones significativamente positivas entre varios rasgos morfológicos de las semillas y embriones relacionados con el tamaño, aunque en algunos casos con coeficientes de correlación bajos (**Tabla 3**).

Tabla 3. Análisis de correlación de Spearman entre rasgos cuantitativos de semillas.

Rasgos		P	R_s
Longitud semillas	Volumen semillas	0,001	0,48
Longitud semillas	Longitud embrión	< 0,001	0,73
Peso semillas	Volumen semillas	< 0,001	0,83
Peso semillas	Longitud embrión	< 0,001	0,64
Longitud embrión	Volumen semillas	0,015	0,61
R _s = grado de relación			

El peso y el volumen de las semillas y la longitud del embrión fueron significativamente mayores en las semillas sin endospermo (**Figura 1 y Tabla 4**). La longitud del embrión fue significativamente mayor en embriones que cumplen la función de almacenamiento (**Figura 1 y Tabla 4**). La altura de la planta fue mayor en aquellas plantas con presencia de apéndices en las semillas (**Figura 1 y Tabla 4**). El número de semillas por fruto fue mayor en los frutos secos cuando las semillas presentaban areola (**Figura 1 y Tabla 4**).

Tabla 4. Análisis del test de Mann Whitney para variables cuantitativos y cualitativas ($p \leq 0.05$)

Rasgos cuantitativos	Rasgos cualitativos	Wilcoxon	P
Volumen	Endospermo	293	0,019

Peso	Endospermo	277	0,050
Longitud embrión	Endospermo	272	0,024
Longitud embrión	Función embrión	316	0,019
Altura planta	Apéndice	132	0,027
Número semillas/fruto	Areola	79	0,013
Número semillas/fruto	Tipo de fruto	76	0,005

Figura 1. Boxplot, diferencias entre los atributos de los rasgos cualitativos con relación a rasgos cuantitativos.

La altura de las plantas fue mayor para las especies con embriones doblados, con respecto a los demás tipos de embriones, y para las especies anemócoras, en comparación con las zoócoras ($p = 0,01$) (**Figura 2 y Tabla 5**). El número de semillas por fruto fue mayor para las especies autócoras con respecto a las zoócoras ($p= 0.01$) y para las especies con embriones invertidos con respecto al resto (**Figura 2 y Tabla 5**). La longitud de las semillas fue significativamente mayor para las semillas con alas, con respecto a las semillas ovaladas ($p= 0.006$) (**Figura 2 y Tabla 5**).

Tabla 5. Análisis de Kruskal Wallis ($p < 0.05$) entre rasgos cuantitativos y rasgos cualitativos múltiples

Rasgo	Rasgo cualitativo	X ²	gl	P
cuantitativo	No dicotómico			
Altura planta	Tipo embrión	14,32	5	0,014
Altura planta	Tipo dispersión	8,85	2	0,012
Longitud semillas	Forma embrión	14,70	5	0,012

Número semillas	Tipo dispersión	8,76	2	0,012
Número semillas	Tipo embrión	11,32	5	0,044

Figura 2. Diagramas de cajas de: (a) altura de la planta en función del tipo de embrión, (b) altura de la planta en función del tipo de dispersión, (c) Largo de las semillas en función de la forma de las semillas (d) entre atributos de rasgos cualitativos con rasgos cuantitativos.

Los resultados del análisis entre los mismos rasgos morfológicos cualitativos determinaron relaciones significativas entre rasgos (**Tabla 6**), siendo el tipo y función del embrión, quienes más se relacionaron con otros rasgos. Los seis tipos de embriones identificados estuvieron presentes en todas las especies con semillas sin areola, sin embargo, embriones espatulados se evidenció en la mayoría de las especies (21%). No obstante, cuando las especies presentaron semillas con areola solo se identificó un solo tipo de embrión (invertido) en el 23 % de las especies. Se encontró cuatro tipos de embriones (doblado, espatulado, invertido y plegado) cuando las especies no presentaron endospermo, siendo más frecuentes los embriones invertidos en el 42 % de las especies. Cuando se evidenció endospermo en las semillas, la mayoría de las especies (16 %) produjeron semillas con embriones espatulados, seguido de especies con embriones plegados, lineares y doblados. Todos los tipos de embriones estuvieron presentes cuando las especies produjeron semillas ovaladas, sin embargo, la proporción de especies fue diferente, el 32 % de las especies con embriones invertidos generaron semillas ovaladas, mientras que el 9 % de las especies con embriones espatulados produjeron semillas ovaladas. El tipo de embrión invertido también representó en 30 % de las especies con semillas de testa dura y el 37 % en especies con testa lisa, solo el 11 y 19 % de las especies tuvieron embriones invertidos con testa blanda y superficie rugosa respectivamente.

Tabla 6. Análisis de chi cuadrado para determinar relaciones entre variables cualitativas.

Rasgos		X²	gl	P valor
Tipo embrión	Areola	18,70	5	0,002
Tipo embrión	Endospermo	35	5	0,001
Tipo embrión	Función embrión	22,942	5	0,001
Tipo embrión	Forma	44,86	25	0,001
Tipo embrión	Textura testa	12,43	5	0,029
Tipo embrión	Superficie de testa	20,69	5	0,001
Función embrión	Apéndice	4,055	1	0,044
Función embrión	Areola	9,40	1	0,002
Función embrión	Textura testa	5,66	1	0,017
Función embrión	Superficie de testa	10,10	1	0,001
Función embrión	Tipo dispersión	8,62	2	0,013
Función embrión	Endospermo	15,14	1	0,001
Endospermo	Areola	6,04	1	0,014
Endospermo	Textura testa	9,313	1	0,002
Endospermo	Tipo testa	12,58	1	0,001
Tipo testa	Areola	8,57	1	0,003
Tipo testa	Tipo dispersión	6,91	2	0,031
Tipo testa	Tipo fruto	4,10	1	0,025
Tipo fruto	Apéndice	5,16	1	0,023
Tipo fruto	Tipo dispersión	14,63	2	0,001
Apéndice	Tipo dispersión	26,16	2	0,002
Areola	Textura testa	3,98	1	0,046
Areola	Tipo dispersión	16,05	2	0,0003

Forma semillas	Tipo dispersión	20,47	10	0,025
Forma semillas	Apéndice	17,88	4	0,003
gl= grados de libertad				

La mayoría de las especies presentaron embriones de almacenamiento en semillas sin apéndice (48 %), testa tura (44 %), testa lisa (48 %), frutos dispersados por animales (24 %) y cuando no se evidenció endospermo en las semillas (52 %). Sin embargo, el porcentaje de especies con embriones foliares fue mayor (42 %) solamente cuando estuvo ausente la areola en las semillas. Cuando no existió endospermo en las semillas, el 46 % de las especies presentó semillas sin areola, el 52 % de las especies mostraron testa dura, mientras que el 56 % de las especies presentaron testa lisa. En cambio, cuando se determinó endospermo en las semillas, el 23 % de las especies exhibieron testa blanda y rugosa. No obstante, se identificó semillas rugosas en el 40 % de las especies con areola, cuando las semillas fueron dispersadas por el viento (20 %) y cuando presentaron tanto frutos carnosos como secos. Los frutos secos fueron evidentes en el 41 % de las especies que no presentaron apéndices en las semillas y en el 30 % de las especies anecorias. A diferencia de frutos carnosos que se relacionaron con el 26 % de las especies sin apéndice y dispersadas por animales. Este tipo de dispersión también fue mayor (37 %) en especies con semillas sin areola y en el 26 % de las especies con semillas de forma ovalada (26 %). Sin embargo, el porcentaje de especies con semillas ovaladas aumentó (44 %) en especie con semillas sin algún tipo de apéndice.

Rasgos de semillas y variables ambientales.- Hubo pocas relaciones entre los rasgos morfológicos de las semillas con las variables ambientales registradas. Solamente el tipo de testa y la presencia de apéndices en las semillas mostraron relación con algunas

variables ambientales (**Tabla 7**). La presencia de testa rugosa fue mayor en suelos con mayor pH y la presencia de algún tipo de apéndices aumentó en parcelas con temperatura más alta (**Figura 3**). En cambio, usando el modelo fourth corner-RLQ, no se encontró asociaciones claras ni significativas entre rasgos morfológicos de semillas y frutos con variables ambientales.

Tabla 7. Resultados del análisis de Mann-Withney para rasgos de semillas con variables ambientales $p < 0.05$

Rasgo semillas	Variables ambientales	W	p	N
Superficie de testa	pH medio	155,5	0,041	44
Apéndice	T° media suelo	127,5	0,021	46

Figura 3. Diferencias entre atributos de rasgos cualitativos con características físicas ambientales.

DISCUSIÓN

Relación entre rasgos morfológicos.- El presente estudio mostró una red compleja de correlaciones y relaciones significativas entre los diferentes rasgos morfológicos cuantitativos y cualitativos evaluados en las semillas, frutos y atributos de las especies leñosas presentes en un bosque seco. Sin embargo, nuestra comprensión de los patrones de los rasgos ecológicos que determinan el funcionamiento de los ecosistemas secos todavía sigue siendo muy débil (Moles et al. 2007) sobre todo en rasgos involucrados en los componentes regenerativos de las especies como son los frutos y semillas. El presente estudio es uno de los primeros en utilizar un enfoque de evaluación y asociación de múltiples rasgos de semillas a nivel de una comunidad de especie leñosas sobre rasgos regenerativos de las especies, que conjuntamente con otras características reproductivas son importantes para el éxito de las especies leñosas en el bosque seco tropical (Chaturvedi et al. 2011).

Basados en el número de interacciones identificadas en el estudio, rasgos anatómicos como la presencia-ausencia de endospermo o el tipo y función de embrión podrían jugar un rol importante en la red de interacciones morfológicas en las semillas de las especies leñosas de bosque seco. Varios estudios han evaluado las ventajas ecológicas de los rasgos en las semillas. Por ejemplo, la evolución hacia el almacenamiento de las reservas de alimentos en el embrión y no en el endospermo, se ha traducido en un aumento en la tasa de germinación para algunas especies (Vandelook et al. 2012) y a significado apoyo con los recursos necesarios en las demandas de energía de las plántulas durante momentos de estrés (Ibarra-Manríquez et al. 2001). En este estudio, aunque no se encontraron asociaciones significativas de los rasgos morfológicos con la germinación, la presencia y/o

ausencia del endospermo fue el rasgo que más se relacionó con otros rasgos morfológicos. La tendencia encontrada en la mayoría de las especies de bosque seco fue producir semillas sin endospermo, con embriones que ocupan todo el interior de las semillas, lo que podría involucrar que la energía para procesos germinativos y crecimiento de la plántula está determinado específicamente por el embrión. Algunos estudios han argumentado que un gran tamaño del embrión sin endospermo es especialmente beneficioso en hábitats secos, donde la germinación rápida durante los períodos húmedos cortos es ventajosa (Hodgson y Mackey 1986; Vivrette 1995). En cambio, la ausencia de endospermo puede ser ventajosa al no poner barreras para el crecimiento del embrión (Baskin y Baskin, 2005; Yan et al., 2014).

El tamaño y tipo de embrión también ha sido ya documentado y se lo ha relacionado con otros rasgos, por ejemplo embriones pequeños subdesarrollados pueden provocar dormancia morfológica y morfofisiológica en las semillas (Baskin y Baskin 2014) y se ha encontrado relaciones positivas entre la germinación y la longitud relativa del embrión en las especies de Apiaceae (Vandelook et al. 2012). Así mismo, embriones grandes sin endospermo se consideran embriones más desarrollados evolutivamente (Vandelook et al. 2012). En las especies de bosque seco la mayoría de las especies presentaron embriones invertidos y grandes que ocupaban todo el interior de las semillas, rasgo considerado más avanzado con respecto a otros tipos de embriones (Baskin y Baskin, 2005), lo que podría mejorar la germinación en ambientes áridos. No obstante, el tipo embrión en las especies de bosque seco conjuntamente con otros rasgos podría provocar algún tipo de dormición en las semillas, (ver capítulo 2) que aparte de ser un control de la germinación, podría generar un sistema de protección frente a condiciones ambientales desfavorables (Baskin y Baskin 2014; Romero-Saritama et al. en revisión) de los bosques secos. Estudios previos en otro

tipo de especies han encontrado relaciones entre el tipo de dormición con rasgos morfológicos y las condiciones ambientales (Mattana et al. 2014).

Los rasgos morfológicos como tipo y superficie de testa, así como la presencia o ausencia de apéndices y areola también mostraron gran interacción con los demás rasgos evaluados. En los bosques secos donde las altas temperaturas juegan un rol importante, el tipo de testa podría actuar como un controlador de la germinación (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006) en momentos desfavorables, e impedir la deshidratación de las semillas en la temporada más seca. En cambio rasgos como forma de las semillas, areola y arilo pudiese estar involucradas en las posibilidades de colonización de un determinado micrositio (Khurana y Singh, 2001; Fenner y Thompson, 2005). La conjugación de todos estos rasgos cualitativos externos en las semillas pudiese generar mecanismos de protección mecánica ante la estacionalidad de los bosques secos.

Sorprendentemente no hubo muchas relaciones entre rasgos continuos con los demás rasgos. Sin embargo en la mayoría de las especies de bosque seco el aumento del tamaño del embrión, se encontró que la mayoría de las especies poseen embriones grandes sin endospermo que ocupan todo el interior de las semillas, lo que implica que al aumentar el tamaño de las semillas, el embrión tiene más lugar para crecer y desarrollarse hasta el punto de llenar toda la semilla (Forbis et al. 2002). Estudios anteriores han sugerido que el aumento en el tamaño de los embriones en las semillas, pudiese ser una evidencia de adaptación a ecosistemas particulares (Forbis et al. 2002). La tendencia evolutiva hacia la producción de semillas sin endospermo en las especies de bosque seco ha permitido en algunos casos un aumento en el volumen de las semillas y longitud del embrión, apoyando la tesis que estos rasgos contribuyen a una mejor adaptación a las condiciones de bosque

seco. Nuestros resultados mostraron que los frutos secos tuvieron mayor número de semillas que los frutos carnosos. El aumento en el número de semillas en las especies podría ser una ventaja al momento de dispersar y establecerse en un nuevo sitio (Westoby et al. 2002).

Las relaciones encontradas en todos los rasgos evaluados nos hace pensar que el éxito de establecimiento de las especies leñosas de bosque seco está determinado por múltiples rasgos reproductivos. Por lo tanto procesos específicos podrían verse afectados por una combinación de rasgos, mientras que determinados rasgos clave podrían controlar simultáneamente múltiples procesos (de Bello et al. 2010). Las correlaciones pueden ser el resultado de adaptación a condiciones del ambiente, donde la selección natural favorece combinaciones particulares de características sobre otras, en cuyo caso el conjunto de rasgos se describe a menudo como formando parte de una dimensión estratégica ecológica (Westoby et al., 2002; Wright et al., 2007).

Relaciones entre rasgos morfológicos y variables ambientales.- El medio ambiente puede inducir cambios morfológicos y/o fisiológicos en los individuos (Price et al, 2003). Las semillas son capaces de detectar y responder a los factores ambientales como la luz (Oh et al. 2007), la temperatura (Toh et al. 2012), los nutrientes (Matakiadis et al. 2009) y el agua (Bai et al. 2012). En bosques secos, que se caracterizan por una pronunciada estacionalidad en la distribución de las precipitaciones y temperaturas (Mooney et al. 1995), se esperan relaciones significativas entre caracteres de las semillas y las variables ambientales. Sin embargo, solamente se encontraron relaciones significativas entre la superficie de testa con el pH y entre la presencia de apéndice con la temperatura media del suelo. Si bien es cierto muchas especies producen semillas con estrictas especificaciones

fisiológicas relativas al pH y temperatura del suelo (Desk et al. 2011; Santana et al. 2010), estos factores generalmente han sido asociados a procesos germinativos, y se conoce que altas temperaturas pueden ayudar a romper la dormancia en las semillas (Santana et al. 2010), pero también puede afectar a la germinación (Dübbern y Marcos-Filho, 2001), No obstante en los bosques secos los efectos de la temperatura así como del pH, puede estar mediada por el tipo de testa en las semillas (Lacey et al. 1997) y por rasgos asociados a la testa como algún tipo de apéndice y superficie de la testa.

Sorprendentemente, el análisis de "fourth corner-RLQ" no reveló relaciones significativas entre los rasgos de las semillas y las variables ambientales. Las asociaciones significativas desaparecieron al ajustar los valores de significación mediante Bonferroni o FDR (método de la tasa de falso descubrimiento; Benjamini y Hochberg, 1995) para así controlar la tasa de error global. El aumento en el número de permutaciones a 50000 (Dray et al., 2014) tampoco condujo a ninguna relación de consideración. Resultados similares se encontraron en otro grupo diferente de especies (hormigas) donde no encontraron relaciones entre rasgos morfológicos con variables de microhábitat (Yates et al. 2014). Yates et al. (2014) concluyeron que las variables de microhábitat pueden haber sido demasiado groseras como para mostrar influencias sobre las hormigas (Suggitt et al. 2011; Yates et al. 2014). Esta razón también puede haber influido en este caso.

En conclusión, los mecanismos de adaptación ecológica de las semillas de las especies leñosas de bosque seco pueden verse reflejados en una red de correlaciones complejas entre los propios rasgos continuos y cuantitativos, sobre todo en rasgos internos de las semillas quienes ejercerían una mayor influencia en las demás interacciones. Si bien los rasgos de las semillas no mostraron fuertes relaciones con las variables ambientales,

posiblemente las asociaciones presentes entre rasgos morfológicos pudiesen predecir en cambio interacciones entre especies y comportamientos y procesos relacionados con la tolerancia a la deshidratación y dormición de las semillas. Sería necesario profundizar aún más este tipo de investigaciones en las especies de bosques secos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Carlos I. Espinosa y Omar Cabrera por el acceso a la información de variables ambientales del área de estudio, a David Sánchez Pescador por la colaboración en la interpretación de los análisis Fourth corner-RLQ, al personal de Banco de germoplasma que apoyó en la ardua colección del material vegetal, al Universidad Técnica Particular de Loja y a la Secretaria Nacional de Educación Superior Ciencia, Tecnología e Innovaciónn – SENESCYT, (www.senescyt.gob.ec), en su programa de becas 2008–2.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrew, N.R., Hart, R.A., Jung, M-P., Hemmings, Z., Terblanche, J.S. 2013. Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. *Journal of Insect Physiology* 59, 870–880. DOI 10.1016/j.jinsphys.2013.06.003.
- Aguirre, Z., L.P. Kvist. 2005. Composición florística y estado de conservación de los bosques secos del sur-occidente del Ecuador. *Lyonia* 8, 41–67.
- Aguirre, M.Z., Kvist, L.P., Sánchez, T.O., 2006a. Bosques secos en Ecuador y su diversidad. *Botánica Económica de Los Andes Centrales* 8, 162–187.
- Aguirre, Z., Linares-Palomino, R., Kvist, L. 2006b. Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Arnaldoa* 13, 324–350.

- Alexander, H.M., Cummings, C.L., Kahn, L., Snow, A.A. 2001. Seed size variation and predation of seeds produced by wild and crop-wild sunflowers. *American Journal of Botany* 88, 623- 627.
- Baraloto, C., Forget, P.-M., Goldberg, D.E. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93, 1156–1166.
- Baraloto, C., Forget, P.M. 2007. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 94, 901–911.
- Bai, B., Sikron, N., Gendler, T., Kazachkova, Y., Barak, S., Grafi, G., Khozin-Goldberg, I., Fait, A. 2012. Ecotypic variability in the metabolic response of seeds to diurnal hydration–dehydration cycles and its relationship to seed vigor. *Plant Cell Physiology*. 53, 38–52.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2005. Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Science Research* 15, 357–360.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2014. *Seeds: Ecology, biogeography and evolution of Dormancy and Germination* (second edi.). Kentucky, USA: Elsevier.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., Willems, J.H., 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* 12, 834–842.
- Benjamini, Y., Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society B* 57, 289–300.
- Best, B. J., M. Kessler. 1995. *Biodiversity and Conservation in Tumbesian Ecuador and Peru*. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Bihn, J.H., Gebauer, G., Brandl, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91, 782–792. DOI 10.1890/08-1276.1.
- Bonfil, C., 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85, 79–87.

- Bruun, H.H., Ten, D-J. 2008. Recruitment advantage of large seeds is greater in shaded habitats. *Ecoscience* 15, 498–507.
- Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A., Singh, J.S. 2011. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review. *Journal of Biosciences*, 36, 963–981. doi:10.1007/s12038-011-9159-1
- Coomes, D.A., Grubb, P.J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 283–291.
- Dalling, J.W., Harms, K.E. 1999. Damage tolerance and cotyledonary resource use in the tropical tree *Gustavia superba*. *Oikos* 85: 257–264.
- De Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld C.K., Hering, D., da Silva, P. M., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., Harrison, P. A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity Conservation* 19, 2873–2893.
- Deska, J., Jankowski, K., Bombik, A., Jankowska, J. 2011. Effect of growing medium pH on germination and initial development of some grassland plants. *Acta Scientiarum Polonorum Seria Agricultura* 10, 45–56.
- Díaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes; *Trends in Ecology and Evolution* 16, 646–655.
- Díaz, M., Pulido, F.J., Moller, A.P. 2004. Herbivore effects on developmental instability and fecundity of Holm oaks. *Oecologia* 139, 224–234.
- Diggle, P.K. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, 531–552.
- Dubbern, F.H., Marcos-Filho, J. 2001. The seed coat as a modulator of seed-environment relationships in Fabaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 24, 365–375. doi:10.1590/S0100-84042001000400002
- Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400–3412.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S., Ter Braak, C. J.F. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95, 14–21. doi:10.1890/13-0196.1

- Eriksson, O. 2005. Game theory provides no explanation for seed size variation in grasslands. *Oecologia*, 144, 98–105.
- Espinosa, C.I., Cabrera, O., Luzuriaga, A.L., Escudero, A. 2010. What Factors Affect Diversity and Species Composition of Endangered Tumbesian Dry Forests in Southern Ecuador? *Biotropica* 43, 15–22.
- Fenner, M., Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171, 501–523.
- Forbis, T.A., Floyd, S.K., de Queiroz, A. 2002. The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: Implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution* 56, 2112–2125.
- Galetti, M., Pizo, M.A., Morellato, L.P.C. 2011. Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotropica*, 11, 181–193. doi:10.1590/S1676-06032011000100019
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard., Aubry, D., Bellmann, A., Cathy, N., Toussaint, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <http://dx.doi.org/10.1890/03-0799>
- Gunn, C.R., 1981. Seeds of Leguminosae. pp. 913–915 in Polhill, R.M., Raven, P.H. (Eds) *Advances in legume systematics, part 2*. International Legume Conference Proceedings 1978, Kew, England, Richmond, UK, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- Gunn, C.R. 1984. *Fruits and seeds of genera in subfamily Mimosoideae (Fabaceae)*. United States Department of Agriculture Technical Bulletin Number 1681. Washington, DC, United States Department of Agriculture.
- Green, P.T., Juniper, P.A. 2004. Seed-seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patterns of resource allocation and the “reserve effect.” *Journal of Ecology* 92: 397–408.
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., Méndez, M. 2011. Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests: Environmental Correlates and the Effect of Considering Species Abundance. *Biotropica* 43, 722–730. doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00754.x

- Jakobsson, A., Eriksson, O. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88, 494–502.
- Joergensen, P.M., León-Yáñez, S. 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 75, 1–1182.
- Haig, D., 1996. The pea and the coconut: seed size in safe sites. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 1– 2. doi:10.1016/0169-5347(96)81052-4
- Hammond, D.S., Brown, V.K. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, and soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76, 2544–2561.
- Hanley, M.E., Fenner, M., Whibley, H., Darvill, B. 2004. Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. *New Phytologist* 163, 61–66.
- Hanley, M.E., Cordier, P.K., May, O.C., Kelly, C.K. 2007. Seed size and seedling growth: differential response of Australian and British Fabaceae to nutrient limitation. *New Phytologist* 174, 381–388.
- Harper, J.L., Lovell, P.H., Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 327– 356.
- Harms, K.E., Dalling, J.I. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13: 617–621.
- Hodgson, J.G., Mackey, J.M.L. 1986. The ecological specialization of dicotyledonous families within a local flora: some factors constraining optimization of seed size. *New Phytologist* 104, 497–515.
- Hodkinson, D.J., Askew, A.P., Thompson, K., Hodgson, J.G., Bakker, J.P. and Bekker, R.M. 1998. Ecological correlates of seed size in the British flora. *Functional Ecology* 12, 762–766.
- Howe, H.F., Schupp, E.W., Westley, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66, 781–791.
- Hulshof, C. M., Martínez-Yrizar, Angelina., Burquez, A., Boyle, B., Enquist, B. J. 2014. Plant Functional Trait Variation in Tropical Dry Forests: A Review and Synthesis. En Sánchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Espírito-Santo, M. M. Do, Fernandes, G., Powers, J. *Tropical Dry Forests in the Americas. Tropical Dry Forests in the Americas*. doi:doi:10.1201/b15417-2

- Ibarra-Manríquez, G., Ramos, M.M., Oyama, K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *Am. J. Bot.* 88, 1801–1812.
- Kessler, M. 1992. The vegetation of South-west Ecuador. Pp. 79-100 En B. Best (ed.). *The threatened Forests of South-West Ecuador*. Biosphere Publications, Leeds.
- Kelly, C.K. 1996. Seed mass, habitat conditions and taxonomic relatedness: a re-analysis of Salisbury (1974). *New Phytologist* 135, 169–174.
- Kitajima, K., 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98, 419-428.
- Kitajima, K., 1996. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In M. D. Swaine [ed.], *The ecology of tropical forest tree seedlings*, 193–210. Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- Kitajima, K., Fenner, M. 2000. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp. 331-359, (2nd ed). CAB Publishing, Londres.
- Khurana, E., Singh, J.S., 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28, 39–52.
- Khurana, E., Sagar, R., Singh, J.S. 2006. Seed size: a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. *Acta Oecologica* 29, 196–204.
- Lacey, E.P., Smith, S., Case, A.L. 1997. Parental effects on seed mass: seed coat but not embryo/endosperm effects. *American Journal of Botany* 84, 1617–1620.
- Laughlin, D.C., Joshi, C., Van, P.M., Bastow, Z.A., Fulé, P. Z. 2012. A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecology Letter* 15, 1291-1299.
- Leishman, M.R., Westoby, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions – experimental evidence. *Functional Ecology* 8, 205–214.
- Leishman, M.R., Masters, G.J., Clarke, I.P., Brown, V.K. 2000. Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change. *Functional Ecology* 14, 293-299.
- Luzuriaga, A.L., Escudero, A., Pérez-García, F., 2006. Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, 46, 163–174. doi:10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x

- Mattana, E., Stuppy, W.H., Fraser, R., Waller, J., Pritchard, H.W. 2014. Dependency of seed dormancy types on embryo traits and environmental conditions in *Ribes* species. *Plant Biology* 164, 740–747. doi:10.1111/plb.12115
- Matakiadis, T., Alboresi, A., Jukumar, Y., Tatematsu, K., Pichon, O., Renou, J.-P., Kamiya Y, Nambara, E., Truong, H.N. 2009. The Arabidopsis abscisic acid catabolic gene CYP707A2 plays a key role in nitrate control of seed dormancy. *Plant Physiology*. 149, 949–960.
- Martin, A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. *American Midland Naturalist* 36, 513–660.
- Metcalf, D.J., Grubb, P.J. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in southeast Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany* 73, 817–826.
- Milberg, P., Andersson, L., Elfverson, C., Regner, S., 1996. Germination characteristics of seeds differing in mass. *Seed Science Research* 6, 191–197.
- Moles, A.T., Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92, 372–383.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C. O., Tweddle, J. C., Dickie, J.B., Pitman, A.J., Westoby, M. 2005. Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102, 10540–10544.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Smith, R., Leishman, M.R., Mayfield, M.M., Pitman, A., Wood, Jeff, T., Westoby, M. 2007. Global patterns in seed size, 109–116. doi:10.1111/j.1466-822x.2006.00259.x
- Molofsky, J., Fisher, B.L. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology* 74, 261–265.
- Mooney, H.A, Bullock, S.H., Medina, E. 1995. Introduction; in *Seasonally dry tropical forests* (eds) SH Bullock, HA Mooney and E Medina (Cambridge: Cambridge University Press) pp 146–194.
- Oliveira, A.K.M., Ribeiro, J.W.F., Pereira, K.C.L., Silva, C.A.A. 2013. Effects of temperature on the germination of *Diptychandra aurantiaca* (Fabaceae) seeds. *Acta Scientiarum. Agronomy* 35, 203–208. doi:10.4025/actasciagron.v35i2.15977
- McConnaughay, K.D.M., Bazzaz, F.A. 1987. The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. – *Ecology* 68, 411–416.
- Olivares, E., Medina, E., 1992. Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science* 3, 383–92.

- Oh, E., Yamaguchi, S., Hu, J., Yusuke, J., Jung, B., Paik, I., Lee, H.S., Sun, T.P., Kamiya, Y., Choi, G. 2007. PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the GAI and RGA promoters in Arabidopsis seeds. *Plant Cell* 19, 1192–1208.
- Poorter, L., Rose, S. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a metaanalysis for rain forest tree species. *Oecologia* 14, 378–387.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L., Walker, K.J., Rothery, P. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 40, 65–77. doi:10.1046/j.1365-2664.2003.00762.x
- Price, J., Li, T.C., Kang, S.G., Na, J.K., Jang, J.C. 2003. Mechanisms of glucose signaling during germination of Arabidopsis. *Plant Physiology* 132, 1424–1438.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. Version R 2.15.1. Available at <http://www.R-project.org/>.
- Reader, R.J., 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. – *Journal Ecology*. 81, 169–175.
- Rees, M. 1997. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size In: Silvertown J, Franco M, Harper JL (eds) *Plant life histories – ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge, pp 121 -142.
- Rodrigues-Junior, A.G., Rocha, J.M., Afonso, T.A., Anderson, C.J. 2014. Loss of desiccation tolerance and storage behavior in germinating seeds of *Senna multijuga*: implications for seed germination and conservation. *New Forests* 46, 283–291. doi:10.1007/s11056-014-9461-5
- Rojas-Arechiga, M., C. Vasquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: A review. *Journal of Arid Environments* 44:85–104.
- Santana, V., Bradstock, R.A., Ooi, M., Denham, A. J., Auld, T.D., Baeza, M. 2010. Effects of soil temperature regimes after fire on seed dormancy and germination in six Australian Fabaceae species. *Australian Journal of Botany* 58, 539-545.
- Saverimuttu, T., Westoby, M., 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* 84, 681–689.
- Soriano, D., Orozco-Segovia, A., Márquez-Guzmán, J., Kitajima, K., Gamboa-De Buen, A., Huante, P. 2011. Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical

- deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Annals of Botany* 107, 939–951.
- Susko, D.J., Lovett-Doust, L. 2000. Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 87, 56–66.
- Suggitt, A.J., Gillingham, P.K., Hill, J.K., Huntley, B., Kunin, W.E, Roy, D.B, Thomas, C.D. 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120, 1–8 DOI 10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x.
- Shipley, B., Vile, D., Garnier, E. 2006. From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314, 812–814.
- Scholze, M., Knorr, W., Arnell, N.W., Prentice, I.C. 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. *The National Academy of Sciences of the USA* 103, 13116–13120.
- Toh, S., Kamiya, Y., Kawakami, N., Nambara, E., McCourt, P., Tsuchiya, Y. 2012. Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Cell Physiology*. 53, 107–117.
- Turnbull, L.A., Rees, M., Crawley, M.J. 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87, 899–912.
- Thompson, K., 1987. Seeds and seed banks. *Frontiers of Comparative Plant Ecology* (eds I.H. Rorison, J.P. Grime, R. Hunt, G.A.F. Hendry & D.H. Lewis), pp. 23–24. *New Phytologist* 106 (Suppl.), Academic Press, London.
- Thompson, K., Hodkinson, D.J. 1998. Seed mass, habitat and life history: a re-analysis of Salisbury (1942, 1974). *New Phytologist* 138, 163–167.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 27 de Agosto 2015.
- Vandelook F., Bolle N., Van Assche J.A. 2007a. Multiple environmental signals required for embryo growth and germination of seeds of *Selinum carvifolia* (L.) L. and *Angelica sylvestris* L. (Apiaceae). *Seed Science Research*, 17, 283–291.
- Vandelook, F., Van de Moer, D., Van Assche, J.A. 2008. Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. *Functional Ecology* 22(3), 470–478. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01385.x

- Vandelook, F., Janssens, S.B., Probert, R.J. 2012. Relative embryo length as an adaptation to habitat and life cycle in Apiaceae. *New Phytologist* 195, 479–87. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04172.x
- Venable, L., Brown, J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131, 360–384.
- Venable, D.L., 1992. Size–number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist* 140, 287–304.
- Vivrette NJ. 1995. Distribution and ecological significance of seed-embryo types in Mediterranean climates in California, Chile, and Australia. In: Arroyo MKT, Zedler PH, Fox MD. eds. *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. New York: Springer Verlag, 274–288.
- Walters, M.B., Reich, P.B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143, 143–154.
- Westoby, M., Jurado, E., Leishman, M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 368–372.
- Westoby, M., Falsteet, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, L.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125–159 DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.
- Winn, A.A. 1991. Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). *American Journal of Botany* 78, 838–844.
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K.E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitmal, N.C., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M., Wright, S.J., 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 99, 1003–1015.
- Yates, M.L., Andrew, N.R., Binns, M., Gibb, H. 2014. Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ* 2, e271. doi:10.7717/peerj.271
- Yan, D., Duermeyer, L., Leoveanu, C., Nambara, E. 2014. The Functions of the Endosperm During Seed Germination. *Plant & Cell Physiology* 9, 1521–33.

Zanne, A.E., Chapman, C.A., Kitajima, K. 2005. Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in east African trees and shrubs. *American Journal of Botany* 92, 972–978.

Anexo 1. Lista de especies en estudio. Los nombres científicos y la familia fue tomada en base a Jorgensen & León-Yáñez (1999).

Especie	Familia	Habito
<i>Achatocarpus pubescens</i> C.H. Wright	Achatocarpaceae	Árbol
<i>Loxopterygium huasango</i> Spruce ex Engl.	Anacardiaceae	Árbol
<i>Fulcaldea laurifolia</i> (Bonpl.) Poir.	Asteraceae	Árbol
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G. Nicholson	Bignoniaceae	Árbol
<i>Tecoma castaneifolia</i> (D. Don) Melch.	Bignoniaceae	Árbol
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae	Árbol
<i>Cavanillesia platanifolia</i> (Bonpl.) Kunth	Bombacaceae	Árbol
<i>Ceiba trischistandra</i> (A. Gray) Bakh.	Bombacaceae	Árbol
<i>Eriotheca ruizii</i> (K. Schum.) A. Robyns	Bombacaceae	Árbol
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Bombacaceae	Árbol
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae	Árbol
<i>Cordia lutea</i> Lam.	Boraginaceae	Arbusto
<i>Bursera graveolens</i> (Kunth) Triana & Planch.	Burseraceae	Árbol
<i>Caesalpinia glabrata</i> Kunth	Caesalpinaceae	Árbol
<i>Senna mollissima</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S.	Caesalpinaceae	Árbol
Irwin & Barneby		

<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S. Irwin & Barneby	Caesalpinaceae	Árbol
<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.	Capparaceae	Árbol
<i>Terminalia valverdeae</i> A.H. Gentry	Combretaceae	Árbol
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	Convolvulaceae	Arbusto
<i>Erythroxylum glaucum</i> O.E. Schulz	Erythroxylaceae	Árbol
<i>Croton</i> .sp	Euphorbiaceae	Arbusto
<i>Albizia multiflora</i> (Kunth) Barneby & J.W. Grimes	Fabaceae	Árbol
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Fabaceae	Árbol
<i>Erythrina velutina</i> Willd.	Fabaceae	Árbol
<i>Erithrina</i> .sp	Fabaceae	Árbol
<i>Geoffroea spinosa</i> Jacq.	Fabaceae	Árbol
<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	Fabaceae	Árbol
<i>Trichilla</i> .sp	Meliaceae	Arbusto
<i>Acacia macracantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Mimosaceae	Árbol
<i>Leucaena trichodes</i> (Jacq.) Benth.	Mimosaceae	Árbol
<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir.	Mimosaceae	Arbusto
<i>Pithecellobium excelsum</i> (Kunth) Mart.	Mimosaceae	Arbusto
<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	Mimosaceae	Árbol
<i>Acacia</i> sp	Mimosaceae	Árbol
<i>Psidium</i> sp	Myrtaceae	Árbol
<i>Pisonia aculeata</i> L.	Nyctaginaceae	Arbusto
<i>Coccoloba ruiziana</i> Lindau	Polygonaceae	Árbol
<i>Triplaris cumingiana</i> Fisch. & C.A. Mey.	Polygonaceae	Árbol

<i>Ziziphus thyrsoiflora</i> Benth.	Rhamnaceae	Árbol
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	Rubiaceae	Arbusto
<i>Simira ecuadorensis</i> (Standl.) Steyerf.	Rubiaceae	Arbusto
<i>Sapindus saponaria</i> L.	Sapindaceae	Arbol
<i>Cestrum sendtnerianum</i> Mart.	Solanaceae	Arbusto
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Sterculiaceae	Árbol
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Ulmaceae	Arbusto
<i>Cytharexylum</i> sp.	Verbenaceae	Árbol

CAPÍTULO 3. Relación entre rasgos morfológicos internos de semillas con la dormición en especies leñosas de un bosque seco al occidente del Ecuador

Rasgos morfológicos internos de semillas y su relación con la dormición en especies leñosas de un bosque seco al sur del Ecuador ³

José Miguel Romero–Saritama*¹ & César Pérez–Ruiz²

1. Departamento de Ciencias Naturales. Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto, Marcelino Champagnat, 1101608, Loja, Ecuador; jmromero@utpl.edu.ec * Correspondencia.

2. Departamento de Biotecnología y Biología Vegetal. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agronomos Universidad Politécnica de Madrid; España cesar.perez@upm.es

Resumen

Los bosques secos tropicales son los hábitats más amenazados, menos estudiados y conservados a nivel mundial. El conocimiento de la morfología de semillas y dormición de las especies en los diferentes hábitats de la zona tropical es fundamental al momento restaurar áreas degradadas mediante semillas. No obstante, muchos procesos y rasgos morfológicos de semillas de los ecosistemas secos aún no se conocen bien. EL objetivo del presente trabajo es aportar al conocimiento del estado de dormición de semillas de una comunidad de especies leñosas de un bosque seco tropical al sur occidente del Ecuador, basado en rasgos morfológico internos de las semillas. Nos preguntamos: (i) que tipo de dormición es más frecuente en especies de bosque seco, (ii) que rasgos morfológicos internos de las semillas están relacionados con el tipo de dormición y, (iii) existe un patrón de dormición en las familias de las especies de bosque seco. Se colectaron semillas de 80 especies representativas del bosque seco y se midió el tipo y función de embrión, longitud de embrión y presencia de endospermo en las semillas, y se correlacionó con el tipo de dormición de las especies. Se encontraron relaciones significativas entre los rasgos morfológicos medidos y el tipo de dormición. El 60 % de las especies presentó semillas durmientes, el 40 % especies con semillas no durmientes. La dormición física prevaleció en la mayoría de las especies (44 %), seguido de dormición fisiológica (15 %), solamente una especie presentó semillas con dormición morfológica. La dormición física estuvo presente cuando los embriones fueron invertidos con función de almacenamiento y sin endospermo y en la mayoría de las familias estudiadas, mientras que especies con semillas no durmientes se presentan en todos los tipos de embriones. Encontramos que los rasgos morfológicos internos de las semillas son buenos predictores para el conocimiento del estado durmiente de las especies leñosas en los bosques secos.

Palabras claves: Bosque seco tropical, Ecuador, tipos de dormición, rasgos morfológicos, especies leñosas

³ Manuscrito enviado a la Revista Caldasia.

INTRODUCCIÓN

La necesidad de conocer la morfología de las semillas y el comportamiento germinativo de árboles tropicales aumenta cada año, no solo por la creciente demanda por los esfuerzos de restauración en muchos lugares de las zonas tropicales (Nansen et al. 2001, Baskin & Baskin 2005), sino, por la importancia de la germinación en el ciclo de vida de las plantas (Wagmann et al. 2012). No obstante, los estudios han sido insuficientes para conocer los rasgos morfológicos presentes en las semillas (Romero-Saritama 2015) y comprender el proceso germinativo y establecimiento de plántulas en muchas especies y hábitats secos tropicales sudamericanos. Todavía una gran proporción de especies vegetales aún no se han descrito morfológicamente, taxonómicamente o ecológicamente (Cardoso et al. 2011). Trabajos recientes sugieren que nuestra comprensión de las comunidades ecológicas puede progresar más rápidamente mediante el estudio de rasgos (traits) funcionales en los organismos (Bihn et al. 2010, Yates et al. 2014) o de estructuras que forman parte de los mismos, como por ejemplo: frutos y semillas (Romero-Saritama & Pérez datos no publ.).

Anteriormente, se tenía la percepción de que la mayoría de las especies leñosas de la zona tropical producían semillas no durmientes, es decir semillas sin ningún impedimento para que germinen normalmente durante cuatro semanas o menos (Baskin & Baskin 1998). Sin embargo, estos datos eran referidos solamente desde los bosques lluviosos tropicales. Proyecciones actuales han determinado que en algunos bosques secos tropicales, el porcentaje de especies forestales con semillas durmientes (semillas que a pesar de tener todas las condiciones ambientales favorables no germinan normalmente) pueden superar el 70 % (Baskin & Baskin 2014). No obstante, para muchos árboles tropicales sudamericanos con semillas durmientes, los estudios son insuficientes para determinar la causa de la

latencia y sus consecuencias (Baskin & Baskin 2014). Lo que se conoce, es que la proporción relativa de las especies tropicales con semillas latentes versus no durmientes, varía según la zona de vegetación y tiende a aumentar con la disminución de la temperatura y la precipitación (Baskin & Baskin 1998). Por lo tanto, una amplia gama de mecanismos de latencia han evolucionado de acuerdo con la diversidad de climas y áreas de las zonas tropicales (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006).

La dormición de las semillas ha sido clasificada históricamente en base de rasgos morfológicos y fisiológicos de la semilla (Nikolaeva 2004, Baskin & Baskin 1998, 2004) e incluye cinco clases de latencia: Fisiológica (DF), morfológica (DM), morfofisiológica (DMF), física (DFy) y combinada morfológica-fisiológica (DFy+DF) (Finch-Savage et al. 2006). No obstante en los árboles de bosques secos, la dormición física que es causada por una testa dura e impermeable es la más frecuente, representando más del 60 % de las especies (Khurana y Singh 2000).

La dormición de semillas tiene un rol ecológico importante en la dinámica de la germinación y establecimiento de las especies. La dormición asegura la persistencia de una especie en ambientes o tiempos desfavorables (Forbis et al. 2002) al permitir la formación de un banco de semillas en el suelo (Cohen 1966), el control de germinación para favorecer el establecimiento de plántulas (Silvertown 1988); y aliviar la competencia entre individuos de la misma especie (Ellner 1986). El tipo de dormición puede ser originada por diferentes factores ambientales o diferentes características morfológicas de las semillas como: tipo de testa, tipo de embrión y la presencia de endospermo (Baskin & Baskin 2014). Estudios anteriores han determinado que embriones subdesarrollados que constituyen una pequeña parte del volumen de la semilla madura (Forbis et al. 2002) y que

requieren un intervalo de tiempo de maduración antes de la germinación (Nikolaeva 1999), confieren latencia morfológica (Baskin & Baskin 2014). En cambio, especies con embriones bien desarrollados pueden tener dormición física o fisiológica (Baskin & Baskin 2014), no obstante, el embrión está completamente desarrollado y listo para germinar cuando existan las condiciones necesarias en las semillas para la ruptura de la dormición (Forbis et al. 2002).

Los bosques secos tropicales que inicialmente representaban el 42 % de la vegetación tropical en todo el mundo (Murphy & Lugo 1995), se han reducido drásticamente a menos del 0.1 % de su extensión original (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010) siendo considerados como uno de los biomas tropicales más amenazados (Janzen 1988). Dentro de la región del Neotrópico, Sudamérica es la zona con mayor proporción de bosque seco a nivel mundial, caracterizada por una temperatura media anual mayor a 17 grados Celsius, precipitación entre 250 a 2000 milímetros al año y entre dos a seis meses secos (Dirzo et al. 2011). En estas condiciones las plantas necesitan crear mecanismos de adaptación que les permita sobrevivir de una generación a otra. Por ello, la regeneración de las comunidades de plantas a partir de semillas depende del estado en que se encuentran las semillas para germinar en el lugar correcto en el momento adecuado (Murdoch 2014). En bosques secos, para evitar la germinación en condiciones de mayor aridez y la consecuente muerte de las plántulas, las semillas de las diferentes especies pueden entrar a diferentes estados de dormición, siendo la dormición física la que más prevalece en este tipo de hábitats (Khurana & Singh 2000, Baskin & Baskin 2014). Por lo tanto, se ha considerado a la dormición de semillas como un rasgo de adaptación y potencialmente costoso para algunas especies (Rees 1994, Fenner & Thompson 2005). No obstante, el costo se podría

compensar con el éxito al momento del establecimiento de las especies en los ecosistemas secos.

En Ecuador, los bosques secos se encuentran continuos en la costa y aislados en los valles secos del callejón interandino, formando parte de la región tumbesina compartida con Perú (Aguirre et al. 2006). Los bosques secos de Ecuador albergan aproximadamente unas 275 especies leñosas (árboles y arbustos) de las cuales el 25% pertenecen a las familias Mimosaceae, Caesalpinaceae, Fabaceae (Aguirre et al. 2006). Originalmente, Ecuador occidental estaba cubierto por el 35 % de bosque seco, actualmente se estima que el 50 % habría desaparecido (Sierra et al. 1999).

La importancia de estudiar, recuperar y conservar las especies forestales de los bosques secos es indiscutible. Conocer los rasgos morfológicos funcionales involucrados en la biología reproductiva y procesos regenerativos de las especies se vuelve fundamental para comprender la dinámica de las comunidades y así evitar un sinnúmero de inconvenientes al momento de recuperar y restaurar los bosques secos mediante semillas. EL objetivo del presente trabajo fue aportar al conocimiento del estado de dormición de semillas de una comunidad de especies leñosas de un bosque seco tropical, en base a rasgos morfológicos internos de las semillas. Nos preguntamos (i) que tipo de dormición es más frecuente en las especies leñosas de bosque seco, (ii) que rasgos morfológicos internos de las semillas están relacionados con el tipo de dormición y, (iii) existe un patrón de dormición en las familias de las especies de bosque seco.

METODOS

Lugar de estudio y especies

El estudio se desarrolló al sur occidente del Ecuador, en la provincia de Loja entre las latitudes 4°19' - 4°01' Sur y entre las longitudes 80°19' y 79°41' Oeste, a una altitud de 250 a 1200 m s.n.m. La zona comprende remanentes de bosques secos tropicales con mayor superficie en el Ecuador (Aguirre & Kvist 2005) y mejor conservados en la región tumbesina (Best & Kessler 1995) ubicada entre Ecuador y Perú. El clima se caracteriza por una estación lluviosa desde diciembre a abril y una estación seca de mayo a noviembre, la precipitación media anual oscila entre 300 and 700 mm con una temperatura media anual de 20° a 26 °C. (Aguirre & Kvist 2005). Lamentablemente los bosques secos del sur-occidente del Ecuador están ubicados en áreas donde vive aproximadamente el 60 % de la población rural de la provincia de Loja (Aguirre & Kvist 2005) implicando una fuerte presión antrópica para estos bosques frágiles.

Se colectó semillas madura de 80 especies más representativas del bosque seco, pertenecientes a 43 árboles y 37 arbustos (ver material complementario). Lamentablemente entre las especies del bosque seco se encuentran alguna en cierto grado de amenaza, p. ej *Cavanillesia platanifolia* (Bonpl.) Kunth (Bombacaceae) en estado casi amenazada (UICN 2015), *Fulcaldea laurifolia* (Bonpl.) Poir. (Asteraceae), *Cedrela odorata* L. y *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) vulnerables (Valencia et al. 2000, UICN 2015). En cambio especies como; *C. platanifolia*, *Ceiba trischistandra* (A. Gray) Bakh., *Eriotheca ruizii* (K. Schum.) A. Robyns (Bombacaceae), *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. (Cochlospermaceae), *Ipomoea pausiflora* M. Martens & Galeotti (Convolvulaceae), *Piscidia carthagenensis* Jacq. (Fabaceae) entre otras, pierden sus hojas en época más seca exponiendo solamente sus frutos (Romero-Saritama y Pérez en revisión). Especies como:

C. tichistandra, *Simira ecuadorensis*, (Standl.) Steyerm. *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson *Eriotheca ruizii* (K. Schum.) A. Robyns y *Terminalia valverdeae* A.H. Gentry, por su diámetro y abundancia son las especies ecológicamente importantes dentro de los bosques secos de la Provincia de Loja (Aguirre et al. 2013). La nomenclatura para el nombre y familia de las especies fue de acuerdo a Jorgensen & León-Yáñez (1999).

Rasgos morfológicos internos

Se identificaron y evaluaron tres rasgos morfológicos cualitativos en las semillas: Tipo de embrión, función de embrión y endospermo, y uno continuo: largo de embrión (Tabla 1). Para facilitar la evaluación de los rasgos internos, se usó un estereomicroscopio y se realizaron cortes transversales y longitudinales en las semillas, se fotografiaron los cortes y se identificó la posición del embrión en las semillas y se determinó la presencia o ausencia de endospermo. En semillas donde la testa fue dura, se las colocó en agua hasta ablandar la cubierta sin embeber las semillas, para luego realizar los cortes (Romero-Saritama y Pérez, datos no publ.). Se aislaron los embriones y se determinó su tipo basado en la nomenclatura de Martin (1946). La función del embrión se la clasificó en dos atributos siguiendo la metodología y criterios de Kitajima (1994, 1996); de almacenamiento si los cotiledones eran grandes y gruesos ocupando todo el interior de las semillas, o como foliares si los cotiledones eran pequeños o finos dando la apariencia de una hoja, en algunos casos cuando los embriones eran finos pero que ocupaban todo el interior de la semillas, se los determinó como foliares (Romero - Saritama y Pérez, datos no publ.). Para determinar el largo del embrión se tomaron fotografías de 10 embriones por especie y mediante el software “imagen J” disponible en la web (<http://imagej.nih.gov/ij/>) se procedió a medir el largo.

Tabla 1. Rasgos y atributos internos medidos en las semillas y tipo de dormición evaluada.

Rasgo	Atributo
Tipo de embrión	Doblado
	Espatulado
	Invertido
	Linear
	Periférico
	Plegado
Función embrión	Almacenamiento
	Foliar
Endospermo	Presente
	Ausente
Tipo de dormición	Física
	Fisiológica
	Morfológica
	No durmientes

Dormición de semillas

El tipo de dormición de las especies en estudio, se obtuvo de diferentes fuentes bibliográficas (Baskin & Baskin 1998, 2014; Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006) y de datos no publicados del Banco de Germoplasma de la Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL). Identificamos solamente tres tipos de dormición general: Física (DFy),

fisiológica (DF) y morfológica (DM) (Tabla 1) de los cinco tipos determinados por Baskin & Baskin (1998, 2004) para todas las especies, he incluimos la proporción de especies con semillas no durmientes. En algunas especies donde no existió información sobre la dormición, inferimos su tipo de acuerdo a las características físicas de las semillas y de acuerdo a géneros similares, basándonos en criterios usados por Nikolaeva (1977) y Baskin & Baskin (2004; 2014).

Análisis de datos

Determinamos la proporción de especies con semillas con dormición y sin dormición, y se procedió a obtener las proporciones de especies con diferente tipo de dormición y se comparó mediante la prueba de Chi cuadrado. Los análisis de asociación entre los rasgos internos de las semillas con la dormición se realizaron de acuerdo a la naturaleza de los datos. La relación entre el largo del embrión con el tipo de dormición se evaluó mediante el test de Kruskal Wallis. Usamos la prueba de Chi cuadrado para terminar la asociación entre rasgos cualitativos de las semillas con el tipo de dormición. Finalmente identificamos grupos de especies y familias similares de acuerdo al tipo dormición mediante el análisis de conglomerados jerárquico utilizando el método Ward y la distancia euclidiana. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el entorno R environment (R Core Team, 2013).

RESULTADOS

Los análisis mostraron diferencias significativa entre la proporción de especies con semillas durmientes y especies con semillas no latentes ($\chi^2 = 39.7$, $df = 3$, $p\text{-valor} = <$

0.001) en el bosque seco. El 60 % de las especies presentaron semillas con dormición, mientras que el 40 % de las especies no presentó algún tipo de dormición en sus semillas. Dentro de las especies con semillas durmientes, la dormición física (DFy) constituyó el 43.8 % (Figura 1), seguido de dormición fisiológica (DF), con el 15%, mientras que solamente una especie (*Simira ecuadorensis*) tuvo dormición morfológica (DM).

Figura 1. Frecuencia del tipo de dormición en las especies de bosque seco: DF= dormición fisiológica, DFy= Dormición física, DM= dormición morfológica ND = no durmiente.

No se encontró relación significativa entre el largo del embrión con el tipo de dormición (Kruskal-Wallis = 4.9538, gl = 3, p-valor = 0.1752), sin embargo la tendencia de las especies de bosque seco es presentar mayor dormición física cuando el embrión es más largo en las semillas (**Fig. 2**)

Figura 2. Box plot. Tipo de dormición de acuerdo al tamaño del embrión. DF= Dormición fisiológica, DFy= dormición física, DM= dormición morfológica, ND= no durmientes.

Encontramos relaciones significativas ($p < 0.05$) entre el tipo de dormición y el endospermo, tipo y función del embrión (**Tabla 2**).

Tabla 2. Análisis de Chi cuadrado. Relación entre rasgos internos de las semillas ($p < 0.05$) con el tipo de dormición

rasgo 1	rasgo 2	X ²	gl	P valor
Tipo embrión	Hábito	10.19	5	ns
Tipo embrión	Tipo dormición	28.27	15	0.019
Endospermo	Tipo dormición	17.45	3	0.001
Función embrión	Tipo dormición	12.27	3	0.007

ns= no significativo, gl= grados de libertad

Como podemos observar en la Figura 3, la mayor cantidad de especies (38 %) presentaron DFy cuando las semillas no poseen endospermo, mientras que la DF fue más evidente (11 %) cuando existió endospermo en las semillas. El 23 % y 17 % de las especies no durmientes correspondió a semillas con ausencia y presencia de endospermo respectivamente. La DFy también fue mayor (32 %) en especies con embriones con cotiledones que cumplen la función de almacenamiento, en cambio, la DF se presentó en el 18 % de las especies cuando los cotiledones fueron foliares.

Figura 3. Barplot. Relaciones significativas entre rasgos internos de las semillas con el tipo de dormición (DF= Dormición fisiológica, DFy= Dormición física, ND= No durmiente). El recuadro representa el atributo del rasgo; endospermo: aus= ausente, pre= presente. Función del embrión: alm= almacenamiento, fol= foliar. Tipo de embrión: dob = doblado, esp= espatulado, inv= invertido, lin= linear, per= periférico, ple = plegado

Los análisis entre el tipo de embrión y tipo de dormición, determinaron que la dormición física se presentó en el 24, 9, 5 % de las especies con embriones más desarrollados; invertidos, espatulados y doblados respectivamente (**Figura 4**). El 5 % de las especies evidenció DF ya sea cuando las semillas presentan embriones espatulados o lineares. Especies con semillas no durmientes se encontraron en casi todos los tipos de embriones, mayormente cuando el embrión fue invertido (16 %).

Figura 4. Representación de la relación entre los 6 tipos de embrión encontrados en las especies de bosque seco con el tipo de dormición, basándonos en el árbol filogenético de

semillas y sus tendencias evolutivas propuesto Martin (1946), Baskin & Baskin (1998; 2004), Forbiset al, (2002) y Nikolaeva (2004) de acuerdo a la morfología de embrión y evolución de los diferentes tipo de dormición. El color negro dentro de las semillas indica la presencia del embrión y el color naranja la presencia de endospermo, representación tomada de Finch-Savage & Leubner-Metzger (2006). El tipo de embrión se indica con letras de color rojo (A= Invertido; B= foliado; C= doblado; E= Espatulado; E= Periférico; F= Lineal). El tipo de dormición está representada por letras (DFy= dormición física; DFg= Dormición fisiológica; DM; dormición morfológica y ND= no durmiente), los números entre paréntesis indican la proporción de especies con dormición.

Los análisis entre grupos taxonómicos mostraron una mayor cantidad de familias con especies con algún tipo de dormición; trece familias con dormición física, doce familias con fisiológica y una con dormición morfológica. 17 familias presentaron especies con semillas sin dormición (Figura 5).

Todas las especies pertenecientes a las familias Mimosaceae, Caesalpiniaceae presentaron especies con semillas con DFy a diferencia de las familias Caricaceae, Bignoniaceae y Meliaceae que presentaron especies con semillas no durmientes. Las especies de las familias Fabaceae, Bombacaceae, Asteraceae, Solanaceae, Euphorbiaceae presentaron especies con semillas no durmientes y con algún tipo de dormición (**Figura 5**). Sin embargo hay que considerar que las familias estuvieron representadas por pocas especies y catorce familias estuvieron representadas por una sola especie.

DISCUSIÓN

La estacionalidad ambiental que presentan los bosques secos tropicales, tiene como consecuencia una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas en las plantas (Dirzo et al 2011) y de los componentes de los organismos relacionado con la germinación y dormición de semillas (Romero-Saritama & Pérez Ruiz datos no publ.). Los resultados del estudio mostraron que la mayoría de las especies de bosque seco posee semillas con algún tipo de dormición, apoyando la tesis que, en comunidades que experimentan estacionalidad ambiental es más probable encontrar especies con dormición (Mattana et al. 2014). Sin embargo, la proporción de especies con dormición del bosque seco en estudio, es menor a la encontrada en especies hábitats como montañas, sabanas y bosques deciduos tropicales, pero mayor al de especies de bosque perenne y selva lluviosa tropical según datos calculados de Baskin & Baskin (2014) para especies leñosas (árboles y arbustos) (Fig. 5).

Figura 5.- porcentajes de especies con semillas con dormición y sin dormición en diferentes zonas tropicales calculados desde Basakin y Baskin (2014). EM= especies en montaña, BdT= Bosque deciduo tropical, SB= Sabana, BS* = Bosque seco (en este estudio), BsP= Bosque semiprerne, SL= Selva lluviosa.

La posición intermedia de la proporción de especies con semillas con dormición y no durmientes del bosque seco con respecto al de otros ambientes tropicales, les permitiría a especies que; ante eventuales cambios ambientales provocados por el calentamiento global, tener un mayor rango de adaptación para persistir en estos ecosistemas y mantener a futuro la estructura de la comunidad más estable. A diferencia de especies de montaña, considerada como una comunidad con especies altamente durmientes, o como en el caso de las especies de selva lluviosa, que la mayoría de las especies no presentan dormición y que posiblemente ante cambios y aumentos de temperaturas, este tipo de especies tengan problemas de adaptación y sobrevivencia, por lo tanto, un cambio en la composición de la vegetación.

Los resultados mostraron que la dormición física prevalece en la mayoría de las especies leñosas del bosque seco, a pesar, que en la literatura se menciona que la dormición fisiológica (PD) es la forma más abundante en la mayoría de los hábitats estudiados (Baskin & Baskin 2014) y se encuentra en semillas de gimnospermas y angiospermas de todos los principales clados (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). La existencia de mayor cantidad de especies con dormición física en bosque seco tropical, se deba principalmente la adaptación de las semillas a la estacionalidad ambiental y a las altas temperaturas que predomina en estos bosques. Las especies con DFy que se caracterizan por tener la testa dura impermeable (Baskin & Baskin 2005), no solo impediría la germinación en condiciones desfavorables de mayor estrés ambiental, también, podría actuar como un mecanismos para impedir la pérdida de humedad dentro de las semillas. Por lo tanto, la DFy ayudaría a las semillas a permanecer viables durante largos períodos de tiempo, así como la formación de bancos de semillas en el suelo, pudiendo las especies persistir como semillas durante condiciones desfavorables antes del establecimiento de las plántulas (Baskin & Baskin 1998). No obstante, ante esta situación la pregunta que surge es; ¿cómo este tipo de especies con dormición física germinan en el bosque seco?. La respuesta estaría en las mismas condiciones ambientales que rodean a las semillas. En algunas especies de ambientes áridos, las semillas pueden rompen la latencia física durante el periodo de altas temperaturas que preceden a las lluvias donde se crean brechas en la testa que permiten la entrada del agua (Fenner & Thompson 2005). En otros casos, el paso de las semillas a través del tracto digestivo puede mejorar la germinación de las semillas en diversas especies tropicales secos (Miller 1995, Khurana & Singh 2000). Además, en el suelo del bosque, la latencia de la semilla puede ser reducida por la acción de hongos y bacterias que degradan el tegumento de la semilla (Fowler & Bianchetti 2.000). No

obstante, las especies con dormición física a nivel de laboratorio necesitan pasar por diferentes tratamientos de escarificación para romper su dormición y lograr germinar.

Dormición de semillas con relación a otros rasgos interno.

El presente estudio es uno de los pocos trabajos que realiza un enfoque de evaluación de diferentes rasgos internos en las semillas con el tipo de dormición a nivel de una comunidad de especies leñosas de bosque seco tropical sudamericano. El estudio demostró que el estado durmiente de las semillas de las especies leñosas de bosque seco se relaciona significativamente con el tipo, función del embrión y el endospermo, apoyando las evidencias de otros estudios que sugieren que la morfología del embrión juega un papel importante en la dormición de las semillas (Forbis et al. 2002, Baskin & Baskin 2014) y que su tamaño ha sido un factor determinante en la evolución de la latencia en las semillas (Forbis et al. 2002).

Los resultados mostraron que la dormición física predominante en la mayoría de las especie del bosque seco se relacionó con semillas con grandes y gruesos embriones, y sin la presencia de endospermo. Forbis et al. (2002) menciona, que embriones con esas características han sido considerados un carácter más evolucionado en las especies, que, conjuntamente con una testa impermeable podrían generar el complemento de adaptación para la sobrevivencia de las semillas y plántulas a las condiciones de aridez de bosque seco. Por un lado, un embrión grande que ocupa todo el interior de la semilla estaría listo para germinar, sin embargo, al presentar la semilla dormición física no lo podría hacer en cualquier momento, porque correría el riesgo de perecer por deshidratación si la semilla germinara en la época más árida del bosque seco. Por lo tanto, al ser la germinación un momento crucial en la vida de las plantas (Wagmann et al. 2012), las especies de bosque seco producirían semillas con testa dura como una estrategia para el control de la germinación (Baskin & Baskin 2014) en condiciones estacionales desfavorables presente en el bosque seco tropical.

Los análisis también mostraron que existe relación entre el tipo de dormición y la ausencia del endospermo en las semillas. Sin embargo, esta relación también está relacionada a la

función y tipo de embrión. Se encontró que semillas con embriones grandes y con función de almacenamiento de reservas, no presentan endospermo, mientras que en semillas con presencia de endospermo los embriones son más pequeños y foliares. La evolución hacia el almacenamiento de las reservas de alimentos en el embrión y no en el endospermo, en algunas especies se ha traducido en un aumento en la tasa de germinación (Vandelook et al. 2012), debido a la eliminación de una barrera de control ejercida por el endospermo (Yan et al. 2014) y la generación de otros tipos de dormición producida por el endospermo (p. ej. Dormición fisiológica) (Vanderlook et al. 2012). Por lo tanto, en semillas de bosque seco con ausencia de endospermo, las plantas destinarían mayor energía en la generación de una testa dura (dormición física) que garantice la protección del embrión desarrollado durante la estación más árida.

En el bosque seco también se encontró algunas especies sin dormición, que podrían germinar sin mayor problema cuando las condiciones ambientales son adecuadas (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006), no obstante, en el bosque seco la mayor parte del tiempo las condiciones ambientales para el desarrollo normal de las especies no son las óptimas y las especies al no presentar ningún tipo de dormición que controle el tiempo y velocidad de germinación, se podría pensar que estarían destinadas a no sobrevivir. Sin embargo, una especie con semillas con testa blanda, embrión desarrollado y sin endospermo (p. ej. *Cavanillesia platanifolia*) que posiblemente pudiese morir por deshidratación en las épocas secas, la estrategia de sobrevivencia no estaría en los rasgos morfológicos propios de la semilla, sino en el época de producción de semillas y en tipo de frutos que las contienen. Producir semillas antes de época de lluvia con frutos frondosos que reducen la incidencia directa de factores ambientales con las semillas sería una de las posibles estrategias de adaptación y sobrevivencia a condiciones de aridez ambiental en los bosques secos. Este comportamiento disminuye el riesgo de depredación posterior a la dispersión y hace innecesaria la dormición debido a la proximidad de la temporada de lluvias (Garwood 1983).

La presencia de dormición en diferentes grupos taxonómicos ya ha sido analizada para diferentes hábitats (Mattana et al. 2013, Baskin & Baskin 2014). No obstante, en la actualidad, hay muchas familias de plantas de las que no se dispone de información (ni siquiera para una sola especie) sobre el tipo de embrión y/o clase de latencia en las

semillas (Baskin & Baskin 2014). El estudio identificó una gran proporción de familias con especies durmientes. Entre las principales familias estuvieron Caesalpiniaceae, Mimosaceae y Fabaceae, en esta última, por el tipo de embrión y testa es frecuente la dormición física (Rodrigues–Junior et al. 2014). Sin embargo, también se encontró que especies de esta familia con semillas no durmientes. Finalmente, encontrar muchas familias con especies con dormición, nuestros resultados apoyan la tesis de que hay un aumento global de la latencia en las familias conforme disminuye la precipitación a través de gradientes altitudinales (Baskin & Baskin 2005).

En general, determinamos que existe una relación directa entre rasgos morfológicos internos de las semillas con el tipo de dormición de la comunidad de especies leñosas del bosque seco. Por lo tanto, estos rasgos son buenos predictores para el conocimiento del estado de dormición de la comunidad de especies leñosas en estudio. La dormición física, la que prevalece mayormente con las especies, conjuntamente los rasgos internos de las semillas podrían actuar como mecanismos de adaptación y sobrevivencia a las condiciones de mayor estrés ambiental generadas en los bosques secos. Además, el conocimiento de rasgos internos y la dormición de las semillas nos permitirían determinar diferentes comportamientos fisiológicos que tendrían las semillas para el mejoramiento de la conservación de las especies leñosas de los bosques secos tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores queremos agradecer al personal y estudiantes que han formado del Banco de semillas de la Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) por su colaboración en la ardua colección y limpieza de las semillas de las especies en estudio.

BIBLIOGRAFIA

- Aguirre, Z., Kvist, L. 2005. Floristic composition and conservation status of the dry forests in Ecuador. *Lyonia* 8, 41–67.
- Aguirre, Z., Kvist, L., Sánchez O. 2006b. Bosques secos en Ecuador y su diversidad. In: Moraes, R. M., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius, and H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*, pp. 162–187. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.

- Aguirre, Z., Betancourt, Y., Geada, G. 2013. Composición florística y estructura de los bosques secos de la Provincia de Loja, Ecuador Composition floristic and structure of the dry forests of the Province of Loja, Ecuador. *Arnaldia*, 20(1), 117–128.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 1998. Seeds – ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., Li, X. 2000. Taxonomy, ecology, and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* 15, 139–152.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14, 1–16.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2005. Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Science Research* 15, 357–360.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2014. Seeds: Ecology, biogeography and evolution of Dormancy and Germination (second edi.). Kentucky, USA: Elsevier.
- Best, B.J., Kessler, M. 1995. Biodiversity and conservation in Tumbesian Ecuador and Peru. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Bewley, J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell* 9, 1055–1066.
- Bihn, J.H., Gebauer, G., Brandl, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91:782–792 DOI 10.1890/08-1276.1
- Cardoso, P., Erwin, T.L., Borges, P.A.V., New, T.R. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144:2647–2655 DOI 10.1016/j.biocon.2011.07.024.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12, 119–129.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally Dry Tropical Forests: ecology and conservation*. (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos, Eds.). Washington, DC, USA: Island Press.
- Engel, V.L., Parrotta, J.A. 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central Sao Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management* 152: 169–181.
- Ellner, S. 1986. Germination dimorphisms and parent-offspring conflict in seed germination. *Journal of Theoretical Biology* 123, 173–185.

- Fenner M, Thompson K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge: Cambridge University Press.
- Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171, 501–523.
- Forbis, T.A., Floyd S.K., de Queiroz, A. 2002. The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: Implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution* 56, 2112–2125.
- Janzen, D. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. In Wilson EO and Peter FM, eds. *Biodiversity*. Washington, DC: National Academy Press. 130–37.
- Joergensen, P.M., León-Yáñez, S. 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 75, 1–1182.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98, 419–428.
- Kitajima, K. 1996. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In M. D. Swaine [ed.], *The ecology of tropical forest tree seedlings*, 193–210. Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- Khurana, E., Singh, J.S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28; 39–52.
- Martin, A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist* 36, 513–660.
- Mattana, E., Stuppy, W.H., Fraser, R., Waller, J., Pritchard, H.W. 2014. Dependency of seed dormancy types on embryo traits and environmental conditions in *Ribes* species. *Plant Biology* 16(4), 740–747. doi:10.1111/plb.12115
- Murphy, P. G., Lugo, A. E. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally tropical dry forest* (pp. 9-34). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press
- Murdoch, A. 2014. Seed Dormancy. In R. S. Gallagher (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 3rd (3 rd., pp. 151–177). WallingfordUnited Kingdom: CABI Publishing. doi:10.1007/978-1-61779-231-1

- Nansen, C., Tchabi, A., Meikle, W.G. 2001. Successional sequence of forest types in a disturbed dry forest reserve in southern Benin, West Africa. *Journal of Tropical Ecology* 17, 529-539.
- Nikolaeva, M.G. 1977. Factors affecting the seed dormancy pattern. In: Khan, A.A. (ed.): *Physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*. North-Holland Publ. Co. pp. 51-76.
- Nikolaeva, M. G. 2004. On criteria to use in studies on seed evolution. *Seed Science Research* 14, 315–320.
- Portillo-Quintero, C. and Sánchez-Azofeifa, G. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143(1), 144–155.
- Rees M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. *Nature* 366: 150–152.
- Rodrigues-Junior, A.G., Faria, J.M.R., Vaz, T.A.A., Nakamura, A.T., José, A.C. 2014. Physical dormancy in *Senna multijuga* (Fabaceae: Caesalpinioideae) seeds: the role of seed structures in water uptake. *Seed Science Research*, 24(02), 147–157. doi:10.1017/S0960258514000087
- Romero-Saritama, J.M. 2015. Rasgos morfológicos Rasgos morfológicos de frutos, semillas y embriones de *Cinchona officinalis* L. (RUBIACEAE) en el sur del Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas* 36(2): 27-35.
- R core team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Sierra, T. 1999. Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN, GEFBIRG y EcoCiencia, Quito, Ecuador.
- Santos, H.P., Buckeridge, M.S. 2004. The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* under different light conditions. *Annals of Botany* 94(6), 819–30. doi:10.1093/aob/mch209.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015. 2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 15 July 2015.
- Valencia, R., Pitman, N.S., León-Yáñez, S., Joergensen, P.M. 2000. Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador. Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

- 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(3), 629–636. doi:10.1093/aob/mcs121
- Wagmann, K., Hautekèete, N. C., Piquot, Y., Meunier, C., Schmitt, S. E., Van Dijk, H. 2012. Seed dormancy distribution: Explanatory ecological factors. *Annals of Botany* 110(6), 1205–1219. doi:10.1093/aob/mcs194
- Yan Dawei., Duermeyer L., Leoveanu C., Nambara E. 2014. The Functions of the Endosperm During Seed Germination. *Plant Cell Physiol.* 55(9), 152–133
- Yates, M.L., Andrew, N.R., Binns, M., Gibb, H. 2014. Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ*, 2, e271. doi:10.7717/peerj.271

CAPÍTULO 4. Efecto de la deshidratación en el comportamiento germinativo de semillas de nueve especies leñosas de dos comunidades secas tropicales.

Efecto de la deshidratación en el comportamiento germinativo de semillas de nueve especies leñosas de dos comunidades secas tropicales

José Miguel Romero-Saritama¹, Arantzazu L. Luzuriaga², César Pérez-Ruiz³

(¹) Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Técnica Particular del Loja, San Cayetano alto Loja – Ecuador Mail. jmromero@utpl.edu.ec - 07 370 1444.

(²) Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, c/Tulipán s/n Móstoles, 28933; España

(³) Departamento de Biotecnología y Biología Vegetal. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos Universidad Politécnica de Madrid; España

Resumen

El objetivo del estudio fue determinar y comparar el comportamiento de la germinación cuando las semillas fueron expuestas a diferentes niveles de deshidratación en nueve especies leñosas nativas presentes en dos ecosistemas secos: Bosque seco tropical (*Cavanillesia platanifolia*, *Coccoloba ruiziana*, *Ipomoea carnea*, *Ipomoea pauciflora*, *Senna alata*, *mollissima Senna*, *Tabebuia chrysantha*) y matorral seco tropical (*Caesalpinia spinosa*, *Capparis flexuosa*) del sur de Ecuador. La hipótesis de trabajo era que la sensibilidad a la desecación de las semillas disminuiría entre las especies que habitan ambientes con mayor aridez. Así, esperamos que las especies de sistemas más áridos (matorral seco) mostraran semillas que toleran mejor la deshidratación que las de los sistemas menos áridos (bosque seco tropical). Los resultados mostraron que las dos especies de matorral seco tuvieron los porcentajes de humedad y germinación inicial más altos, mientras que *T. chrysantha* y *S. alata* presentaron contenido de humedad por debajo de 0.1 gH₂O y germinación menor al 60 %. El mayor grado de deshidratación tuvo un efecto significativo en la germinación de la mayoría de las especies. Sin embargo, todas las especies germinaron aunque en menor porcentaje cuando fueron expuesta a contenidos de humedad menores a 0.1 gH₂O. La velocidad de germinación varió significativamente entre tratamientos en cada especie, con la excepción de *C. platanifolia* y *S. mollissima* (bosque seco), que mostraron las curvas de germinación similares entre tratamientos. En general, La mayoría de las especies germinaron más rápido en los tratamientos de mayor deshidratación. Una especie de matorral (*C. flexuosa*) y en dos de bosque seco (*C. platanifolia*, *T. chrysantha*), el tiempo de germinación fue menor en todos los niveles de deshidratación. La diferencia en la afectación de la deshidratación en las semillas de las especies en estudio, pudo deberse a los diferentes mecanismos morfo-fisiológicos que presentan las semillas al momento de dispersarse y a comportamientos poco frecuentes encontrados en especies para zonas áridas. En conclusión, las semillas de las especies leñosas de los ambientes más áridos como el matorral seco están en mayor medida pre-adaptadas a la desecación que las especies de ambientes menos áridos como el bosque seco.

Palabras claves: Bosque seco, Matorral seco. Especies leñosas tropicales. Deshidratación de semillas. Velocidad de germinación. Curvas de supervivencia.

INTRODUCCIÓN

La tolerancia a la desecación es la capacidad de los organismos para sobrevivir a la deshidratación con contenidos de agua igual, o menor que 0.1 gramos de agua por cada gramo de masa seca ($0.1 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$), o igual, o menor al 10 % del contenido de agua absoluto (Sun 1999; Albert 2005; Berjak 2006). La capacidad de las semillas para sobrevivir y germinar durante la desecación es un rasgo funcional importante y es una parte integral de la ecología regeneracional de las plantas. (Tweddle et al. 2003). En la naturaleza podemos encontrar ya sea plantas que producen semillas tolerantes a la desecación (Alpert y Oliver 2002) y especies que crecen en diferentes hábitats que producen semillas que no pueden sobrevivir secadas a bajos contenidos de humedad (Kermode y Finch-Savage 2002). No obstante, el conocimiento de la variación en la tolerancia a la desecación en semillas de especies leñosas de zonas secas tropicales aún sigue siendo poco estudiado.

En general, la mayoría de las semillas pierden agua naturalmente durante la fase de desarrollo (Kermode 1990). Después de su maduración, su tolerancia a la deshidratación puede variar notablemente entre especies del mismo género (Kermode and Finch-Savage 2002; Alpert y Oliver 2002) y entre individuos de la misma especie (Alpert y Oliver 2002), por lo tanto, especies relacionadas genéticamente pueden producir semillas con una amplia variación en la tolerancia a la desecación (Dickie et al. 1991; Kermode y Finch-Savage 2002). Según la capacidad de tolerar la desecación, las semillas se han clasificado en tres tipos: 1) ortodoxas que pueden llegar a tolerar la deshidratación hasta contener entre el 5 y 2 % de contenido de humedad en sus semillas lo que permite que sean secadas artificialmente (Roberts 1973, Berjak y Pammenter 2008); 2) semillas recalcitrantes que no sobreviven cuando se les reduce la humedad entre el 50 y el 15 % y no se someten a secado durante la maduración, se desprenden de la planta con contenidos de humedad relativamente altos y no pueden ser conservadas en periodos largos (Roberts 1973; Farrant et al. 1993; Pritchard 2004) y 3) intermedias: entre semillas recalcitrantes y ortodoxas

existe la categoría de intermedias que toleran ser deshidratadas hasta el 10 y el 12.5 % (Ellis et al.1990; Makeen et al. 2007). A pesar del sinnúmero de investigaciones en este tema, la sobrevivencia a la deshidratación en semillas todavía sigue siendo muy compleja por un continuo cambio en los rangos de tolerancia entre ortodoxas y recalcitrantes (Kermode y Finch-Savage 2002). Algunos estudios han determinado asociación entre el grado de desecación que toleran algunas especies con el grado de aridez del hábitat donde habitan (Hong et al. 1998). Conocer profundamente la fisiología de la deshidratación y el grado o los límites de tolerancia de las semillas en diferentes ecosistemas ayudará a entender mejor el papel que este rasgo tiene en la ecología de las semillas y en la regeneración de las especies (Hong et al. 1998), así mismo, podría ayudar a predecir la ocurrencia de la sensibilidad a la desecación en los diferentes taxones (Dickie y Pritchard 2002) y permitiría conocer el tiempo que se podrían conservar las semillas (Berjak y Pammenter 2013).

En Zonas tropicales, los estudios se han centrado en conocer la sobrevivencia de semillas a la deshidratación en áreas húmedas, especialmente de especies presentes en bosques lluviosos que poseen semillas con altos contenidos de humedad (Hong y Ellis 1998) existiendo una percepción general de que las especies sensibles a la desecación no están presentes en hábitats áridos (Pritchard et al. 2004) de zonas tropicales, ya que la deshidratación de las semillas en ambientes secos se presenta de forma natural durante la fase final de maduración de las semillas (Bewley y Black 1994). Algunas investigaciones han encontrado que en las zonas tropicales y subtropicales la proporción de especies con semillas sensibles a la desecación disminuye a medida que el hábitat se vuelve más seco, pasando del 46,6 % en la selva tropical, al 12 % de las especies en una sabana hasta el 2.2 % en el desierto y semidesierto (Tweddle et al. 2003), por lo tanto no podemos obviar la presencia de especies sensibles a la desecación en zonas secas a pesar de que son poco frecuentes o exista poca probabilidad de que en ambientes secos las plantas produzcan este tipo de semillas (Tweddle et al. 2003; Pritchard et al. 2004), lamentablemente se conoce poco sobre este tipo de especies y los niveles de contenido de agua al cual las semillas pueden llegar a sobrevivir y germinar en ambientes secos tropicales. Varios estudios han propuesto que la capacidad de tolerar la desecación de las semillas después de la dispersión es claramente ventajosa para las especies (Joët et al. 2013), les permite a las semillas persistir y sobrevivir a duras condiciones ambientales (Rajjou y Debeaujon 2008). En este

sentido, el principal objetivo de este estudio fue profundizar nuestro conocimiento acerca de la respuesta de la germinación a la deshidratación en varias especies provenientes de dos comunidades secas tropicales. Nuestra hipótesis es que la sensibilidad a la desecación disminuiría a medida que la aridez de las condiciones ambientales de las especies aumentó. Así, esperamos que las especies de sistemas más áridos (matorral seco tropical en nuestro caso) mostrarán semillas que toleran mejor la deshidratación que las de los sistemas menos áridos (bosque seco tropical). Con el fin de evaluar la tolerancia a la desecación se considera no sólo porcentaje final de germinación como la mayoría de los estudios sobre la germinación (***), sino también la tasa de germinación, ya que es bien conocido que el tiempo de germinación tiene una contribución crucial en la fenología y la reproducción de la planta (Stratton 1992; Donohue, 2002; Luzuriaga y Escudero 2008), y finalmente, sobre el establecimiento de jerarquías competitivas en la comunidad de plantas (Luzuriaga y Escudero 2008).

MATERIALES Y MÉTODOS

Colección de semillas

Entre 2010 y 2013 se colectaron frutos con semillas maduras (cuando ya había empezado su dispersión natural) de 8 a 10 individuos de 9 especies leñosas nativas de dos ecosistemas áridos presentes en el Sur del Ecuador (**Tabla 1**). Siete especies de bosque seco ubicado al suroccidental de la provincia de Loja (4°19'51.01"S – 80°17'25.66"O), caracterizado por una precipitación media anual de entre 600 mm con una temporada seca de al menos cinco a seis meses (Pennington et al. 2004) y una temperatura media anual de 24° a 26 °C. (Aguirre y Kvist 2005) con una altitud de 200 a 300 m snm, y dos especies presentes en el matorral seco, zona ubicada en al centro de la provincia de Loja (3°59'33.97"S – 79°25'27.01"O). El área corresponde a los valles secos interandinos en el rango altitudinal 1400–1700 m s.n.m. (Lozano 2002), el 80 % de las precipitaciones se registran en febrero y marzo llegando a una precipitación total anual de 383 mm (Espinosa et al. 2013b). La temperatura media anual es de 27.4 °C en la zona (Espinosa et al. 2013). En este ecosistema la media anual de temperatura media disminuye conforme aumenta la altitud haciendo que las condiciones de estrés ambiental disminuyan (Espinosa et al. 2013), siendo menos drásticas que en los bosques secos.

Entre las especies colectadas cabe resaltar a *Cavanillesia platanifolia* (Bombacaceae) un árbol nativo de 25 metros de altura, es una de las especies más representativas en la zona de estudio del bosque seco (Espinosa et al. 2011), sin embargo que se encuentra amenazada (Mitré 1998). La extracción de semillas de los frutos se realizó en el laboratorio de semillas del Banco de Germoplasma de la Universidad Técnica Particular de Loja. Se mezclaron las semillas de todos los individuos de cada especie para hacer un solo lote de trabajo y se escogieron al azar semillas para las diferentes pruebas de germinación.

Tabla 1. Características de las especies colectadas en las dos comunidades secas.

Especie	Familia	Hábito	Tipo de comunidad	Mes de colección
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G. Nicholson	Bignoniaceae	Árbol	Bosque seco	Enero
<i>Cavanillesia platanifolia</i> (Bonpl.) Kunth	Bombacaceae	Árbol	Bosque seco	Octubre
<i>Caesalpinia spinosa</i> (Feuillée ex Molina) Kuntze	Caesalpiniaceae	Árbol	Matorral seco	julio
<i>Senna alata</i> (L.) Roxb	Caesalpiniaceae	Arbusto	Bosque seco	Noviembre
<i>Senna mollissima</i> . (Humb. and Bonpl. ex Willd.) H.S. Irwin and Barneby	Caesalpiniaceae	Árbol	Bosque seco	Octubre
<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.	Capparaceae	Árbol	Matorral seco	Marzo
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	Convolvulaceae	Arbusto	Bosque seco	Octubre
<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens and Galeotti	Convolvulaceae	Árbol	Bosque seco	Octubre
<i>Coccoloba ruiziana</i> (L.) L.	Polygonaceae	Árbol	Bosque seco	Septiembre

Contenido de humedad inicial y desecación de semillas

A los dos días de la colección de semilla, se separó una muestra de semillas por cada especie y se determinó el contenido de humedad inicial (antes de los tratamientos de desecación) de las semillas. Se utilizaron dos muestras frescas (de 10 a 20 semillas por muestra) por cada especie, se las pesó y colocó en estufa a $103 \pm 1^\circ\text{C}$ por 17 ± 1 horas (ISTA 2005). Finalizado el secado se pesaron nuevamente las muestras y se determinó el

porcentaje del contenido de humedad (% CH) de las semillas utilizando la siguiente fórmula: % CH= [(peso fresco– peso seco)/peso fresco] x 100 (ISTA 2005). Los resultados de las dos muestras se promediaron para obtener un solo valor del porcentaje del contenido de humedad inicial de las semillas, sin embargo para efectos de conocer la pérdida real de agua en las semilla se transformó el promedio de porcentaje de peso fresco (pf) en peso seco (ps) expresado por gramos de agua por gramos peso seco (i.e. g g⁻¹ ps) usando la siguiente ecuación:

$$CH(gH_2O \text{ g}^{-1}ps) = \frac{Ch(\% p.f)}{100-CH(\% p.f)}$$

Donde: CH: contenido de humedad en las semillas, ps: peso seco, pf: peso fresco.

En base al porcentaje de humedad determinado en las semillas antes de la deshidratación para cada especie (**Tabla 2**), se estimó el número de tratamiento a deshidratar (**Tabla 2**) y el contenido de humedad (Denominado contenido de humedad objetivo) al cual las semillas deben llegar durante los tratamientos de deshidratación (Thomsen 2000). Pesamos (considerado peso inicial de las semillas) y separamos las semillas antes de cada tratamiento. Para conocer si el contenido de humedad ha llegado al determinado, nos basamos en el peso al cual las semillas deben alcanzar después del secado (Denominado peso objetivo), calculado de acuerdo a la siguiente formula (Thomsen, 2000);

$$PO (g) \text{ para CHO} = \frac{100 - CHi}{100 - CHO} \times \text{peso inicial semillas (g)}$$

Donde: PO = Peso objetivo al cual las semillas deben llegar luego de la deshidratación, CHO= contenido de humedad objetivo para cada tratamiento, CHi= contenido de humedad inicial antes de la deshidratación.

Determinado el contenido de humedad a deshidratar y el peso al cual deben llegar las semillas durante la deshidratación (Para más detalles del protocolo de deshidratación revisar Thomsen 2000). Se procedió a realizar el secado en forma continua utilizando gel

de sílice en frascos tapados herméticamente. El gel de sílice fue regenerado y cambiado de las semillas cuando fue necesario realizarlo para cada nivel y en cada especie.

Respuesta germinativa a diferentes grados de desecación de las semillas

En cada especie se evaluó la germinación antes (considerado control) y durante los tratamientos de deshidratación. Se determinó la velocidad y porcentaje de germinación acumulada ($\pm$ error estándar). Se utilizaron dos réplicas de 25 semillas (excepto en *Cavanillesia platanifolia* por su tamaño (ver tabla 2) y la poca disponibilidad de semillas se utilizaron 2 réplicas de 10 semillas) sembradas sobre papel absorbente en cajas Petri de vidrio con 12 horas luz y 12 de oscuridad colocadas en una incubadora (Lab-Line™ Imperial III Standard Incubators) a una temperatura de 25°C, durante el ensayo se humedeció el papel absorbente siempre que fue necesario para mantener las condiciones de humedad durante la germinación. La emergencia de 2mm de la radícula (Pritchard et al. 2004) fue el criterio que se utilizó para determinar una semilla como germinada, se dio por finalizado el ensayo luego que las semillas no germinaron durante 4 semanas seguidas. El tiempo de inicio y finalización de germinación varió de acuerdo a cada especie entre 2 a 90 días.

Análisis de datos

Se calculó el porcentaje de germinación acumulado para cada nivel de deshidratación de las semillas y dado que estos datos son porcentajes cuyo rango siempre estará entre valores de 0 y 100 se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) con la distribución de errores binomial con el fin de ajustar los modelos a nuestros datos. Con el objetivo de testar el efecto de la deshidratación de las semillas en el porcentaje total de germinación se aplicaron Modelos Lineales Generalizados (GLMs) para cada especie, utilizando la función de enlace logit. Los tratamientos se establecieron como factores fijos. Para estimar cuánta variabilidad explicaba cada modelo, calculamos D-cuadrado (D^2) para cada GLM como: (desviación nula - desviación residual) / desviación nula. Los análisis estadísticos se realizaron en el entorno R (R Core Team, 2013).

Las diferencias estadísticas en la velocidad de germinación entre los tratamientos dentro de cada especie, se determinaron usando la herramienta estadística Análisis de Supervivencia, disponible en el paquete estadístico Survival en R (Therneau y Grambsch 2000). Se generaron curvas de supervivencia mediante la aproximación no paramétrica de Kaplan Meier (1958) utilizando la función de R survfit. Diferencias por parejas en las curvas de germinación fueron evaluadas mediante el estadístico o paramétrico log-rank.

RESULTADOS

El contenido de humedad antes de la deshidratación varió de $0.05 \text{ gH}_2\text{O g}^{-1}$ peso seco (ps) en *Tabebuia chrysantha* (bosque seco) a $0.82 \text{ gH}_2\text{O g}^{-1}$ de peso seco en *Capparis flexuosa* (matorral seco) (**Tabla 2**). Las dos especies de matorral seco (*Caesalpinia spinosa*, *Capparis flexuosa*) mostraron los porcentajes de humedad inicial más altos, mientras que *T. chrysantha* y *S. alata* presentaron contenido de humedad por debajo de $0.1 \text{ gH}_2\text{O}$ (**Tabla 2**). El porcentaje de germinación en el control (Semillas sin deshidratación) varió entre $48 \% \pm 0.6$ a $94 \% \pm 0.3$. Cuatro especies de bosque seco germinaron por debajo del 60 % cuando su contenido humedad estuvo entre 0.1 a $0.27 \text{ gH}_2\text{O g}^{-1}$ y, las dos especies de matorral seco presentaron los mayores porcentajes de germinación superando el 85 %, en contenidos de humedad entre 0, 2 a $0.8 \text{ gH}_2\text{O g}^{-1}$ (**Tabla 2**). *Coccoloba ruiziana* fue la especie de bosque seco que presentó germinación más baja (48 ± 0.6) cuando su contenido de humedad fue de con $0.27 \text{ gH}_2\text{O g}^{-1}$.

Tabla 2. Características iniciales de las semillas de las especies en estudio, rangos de contenidos de agua en los que se llevaron a cabo los tratamientos de germinación, así como el número de niveles al que se deshidrataron las semillas por especie, el orden de las especies de acuerdo a la familia.

Especie	Contenido de humedad inicial (g g ⁻¹ ps)*	N° Tratamientos	Rango de niveles de contenido humedad (g g ⁻¹ dw) **	Germinación inicial (%) ***	Tamaño semillas (mm)	Textura testa
<i>Tabebuia chrysantha</i>	0.054	3	0.05 - 0.20	74 ± 0.3	24,2 x 7,9	blanda
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	0.328	5	0.25 - 0.06	65 ± 0.9	39,4 x 9,1	blanda
<i>Caesalpinia spinosa</i>	0.357	5	0.33 - 0.05	94 ± 0.3	10,5 x 6,8	dura
<i>Senna alata</i>	0.143	5	0.14 - 0.03	54 ± 0.3	8,9 x 4,9	dura
<i>Senna mollissima</i>	0.075	3	0.06 - 0.02	50 ± 0.3	6,8 x 4,2	dura
<i>Capparis flexuosa</i>	0.818	7	0.67 - 0.02	88 ± 0.6	8,6 x 5,1	blanda
<i>Ipomoea carnea</i>	0.139	4	0.14 - 0.03	52 ± 0.0	10,9 x 7,8	dura
<i>Ipomoea pauciflora</i>	0.202	5	0.18 - 0.03	76 ± 0.0	8,9 x 5,2	dura
<i>Coccoloba ruiziana</i>	0.266	7	0.27 - 0.02	48 ± 0.6	4,4 x 4,3	blanda

* Valor promedio de contenido de humedad inicial de las semillas luego de ser colectadas

**Valores máximos y mínimos de los tratamientos de deshidratación medidos en gramos de agua por gramos de masa seca (gH₂O g⁻¹ ps) para cada una de las especie.

*** Porcentaje promedio de germinación durante el contenido de agua inicial y ± error estándar.

Los modelos GLM para porcentajes de germinación por especie que incluían todos los tratamientos de deshidratación, explicaron una gran proporción de la varianza (> 84%, a excepción de *C. platanifolia* con el 63 %). Esto pone de relieve el hecho de que nuestros tratamientos experimentales fueron la principal fuente de variabilidad (**Tabla 3**), es decir que la respuesta germinativa de las especies de estudio estuvo muy estrechamente ligada a los tratamientos de deshidratación impuestos excepto para *C. platanifolia*.

Tabla 3. Resultados de los GLM binomiales de la germinación final de las semillas incluyendo todos los tratamientos de deshidratación. D- cuadrado (D^2), La cantidad de desviación que representó para cada modelo, también se presenta.

Especie	X ²	gl	P valor	Desviación	Desviación	D ²
				Nula	residual	
<i>T. chrysantha</i>	25.78	3	<0.0001 ***	27.10	1.33	0,95
<i>C. platanifolia</i>	60.14	5	0.305	9.51	3.49	0,63
<i>C. spinosa</i>	27.03	5	<0.0001 ***	29.79	2.76	0,91
<i>S. alata</i>	88.22	5	< 0.001 ***	92.64	4,42	0,95
<i>S. mollisima</i>	17.93	3	0.001 ***	18.26	0.33	0,98
<i>C. flexuosa</i>	119.47	7	< 0.001 ***	122.29	2.82	0,98
<i>I. carnea</i>	17.61	4	0.001 ***	18.97	1.36	0,93
<i>I. pauciflora</i>	29.78	5	<0.001 ***	32.12	2.34	0,93
<i>C. ivufera</i>	19.01	7	0.008 **	22.61	3.60	0,84

Códigos de significancia estadística ***p<0.001; ** p<0.01; *p< 0.05

X² = Chi cuadrado, gl = grados de libertad.

Los tratamientos de deshidratación ejercieron un efecto negativo en los porcentajes de germinación en todas las especies (**Fig 1 y 2**). No obstante, las semillas tuvieron la capacidad de germinar, en contenidos de agua igual o por debajo de 0,10 g H₂O g¹ peso seco (**Tabla 4**).

Figura 1. Germinación en bajos contenidos de agua en las semillas por debajo de los límites permitidos. El color plomo oscuro representa la germinación en un contenido de humedad igual a 0,10 g H₂O g⁻¹ peso seco, y el color plomo claro cuando la germinación fue menor a un contenido de 0,10 g H₂O g⁻¹ peso seco.

Los resultados más sorprendentes se registraron para *Senna alata* que mostró porcentajes de germinación extremadamente bajos, o incluso ausencia total de germinación en contenidos hidratación de las semillas por debajo de 0,10 g H₂O g⁻¹ peso seco. Cuatro especies (*T. chrysantha*, *I. pauciflora*, *C. spinosa*) mostraron los más altos porcentajes de germinación hasta los tratamientos de deshidratación más extremos (> 50%; ver **Fig. 1 y 2**).

Fig 2. Porcentaje de germinación final en los diferentes niveles de deshidratación para cada una de las especies en estudio.

Los * representan los códigos de significancia estadística *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$. de acuerdo a los resultados de los análisis de GLM. Líneas color rojo = $\pm$ SE

Especies como *C. flexuosa*, mantuvo una germinación relativamente alta hasta valores de deshidratación en torno a 0,11 gH₂O g y una reducción drástica en los tratamientos de deshidratación más extremos (0,05 – 0,02 gH₂O). Las curvas de germinación difirieron significativamente entre los tratamientos de deshidratación dentro de cada especie ($p <$

0,001). Nuestros resultados mostraron que la velocidad en que germinaron las especies estuvo significativamente determinada por el grado de deshidratación de las semillas, a excepción de dos especies de bosque seco; *C. platanifolia* y *S. mollisima* (**Tabla 4**).

Tabla 4. Resultados de curvas de germinación para los diferentes tratamientos de deshidratación.

Especie	X ²	gl	P valor
<i>Tabebuia chrysantha</i>	32.2	3	< 0,001
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	7.2	5	0.205
<i>Caesalpinia spinosa</i>	33.3	5	< 0,001
<i>Senna mollisima</i>	4.7	3	0.193
<i>Senna alata</i>	35.3	4	< 0,001
<i>Ipomoea carnea</i>	75.6	4	< 0,001
<i>Ipomoea pauciflora</i>	60.0	5	< 0,001
<i>Capparis flexuosa</i>	122.0	7	0
<i>Cocoloba ruizisana</i>	31.9	7	< 0,001

P < 0.001, gl = grados de libertad

X² = Chi cuadrado, gl = grados de libertad.

El tiempo medio de duración de la germinación fue mayor en especies de bosque seco (*S. alata*, *S. mollisima*, *I. carnea*, *C. ruiziana*) A diferencia, de *T. chrysantha*, *C. platanifolia* y las especies de matorral seco, que su germinación fue menor a 30 días. En general, en los tratamientos con mayor deshidratación, las semillas germinaron más rápido, aunque el porcentaje de germinación final fue inferior (**Fig. 3**).

Continúa...

Fig 3. Curvas de germinación (Kaplan-Meier) en diferentes tratamientos de deshidratación. El comportamiento de germinación y tiempo de sobrevivencia medido en días. Las leyendas de los recuadros muestran los valores de contenido de agua de las semillas en cada tratamiento de deshidratación.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados apoyan la hipótesis que tanto las semillas de las especies leñosas de los ambientes más áridos, así como el matorral seco, están en gran medida pre-adaptadas a la desecación que las especies de ambientes menos áridos como el bosque seco. Esto se basa en los resultados que muestran que semillas de las especies de las dos comunidades germinan por debajo del límite de tolerancia a la desecación determinado para algunas especies. Esta mayor plasticidad germinativa se vería favorecida en ambientes estresantes

para una alta probabilidad de éxito reproductivo de las especies (Sanchez et al. 2014). Si bien, en las especies en estudio no determinamos que la sensibilidad a la desecación disminuyera en condiciones de mayor aridez, las condiciones de sequedad mayor a seis meses tanto en bosque como matorral (Espinosa et al. 2013b), serían un factor importante de selección de las especies para soportar las condiciones de aridez estacional, por lo tanto, sobrevivencia y tolerancia a la deshidratación de las semillas. A diferencia de hábitats donde la lluvia se distribuye durante todo el año, las semillas poseen un alto grado de sensibilidad a la desecación. (Pritchard et al. 2003).

Nuestros resultados revelaron que las dos especies de matorral seco desprenden sus semillas de la planta madre con altos porcentajes de humedad, contrario a lo que se espera en zonas áridas, donde existe una disminución de agua en las semillas durante su proceso maduración, por lo tanto, un contenido bajo de agua durante la dispersión (Kermode y Finch-Savage 2002). Las ventajas ecológicas de un alto contenido de humedad en las semillas de las especies de matorral seco, aún no ha sido estudiadas, y en otros ambientes áridos este tipo de especies han sido poco común (Khurana y Singh 2001; Pritchard et al 2004). La mayoría de las especies de zonas áridas suelen producir semillas pequeñas con bajos contenido de humedad al momento de dispersarse (Kermode y Fisch-Savage 2002). No obstante, la estrategia de *C. flexuosa* para evitar la muerte de las semillas en condiciones de sequedad ambiental, es derramar sus semillas en la época de mayor presencia de lluvias en el matorral seco, este acontecimiento, permitiría una germinación rápida reduciendo la probabilidad de la deshidratación de la semilla (Pritchard et al. 2004). En cambio, generar una testa dura sería la estrategia de *C. spinosa* para evitar la deshidratación en las semillas, ya que esta especie se dispersa en época seca. Una testa dura evitaría la deshidratación del embrión y un estado de latencia en la semilla, permitiéndole soportar condiciones de mayor estrés en ambientes áridos (Baskin y Baskin 2014).

Las mayoría de las especies de bosque seco (*T. chrysantha*, *I. carnea*, *I. pauciflora*, *S. mollissima* y *S. alata*) presentaron bajo contenido de humedad al momento de dispersarse, inclusive *S. mollissima* y *T. chrysantha* estuvieron por debajo del límite de agua considerado para las semillas ortodoxas. Este comportamiento es más frecuente en especies de ambientes secos tropicales (Danthu et al., 2000; Tweddle et al, 2003), lo que les permite a las semillas tener mayor capacidad para tolerar la desecación (Robert 1973; Berjak

y Pammenter 2002) producida por altas temperaturas en los bosques secos. No obstante, en bosque seco, también se encontró especies con alto contenido de humedad, testa blanda y mayor tamaño (p. ej. *C. platanifolia*) que posiblemente pudiesen ser consideradas como recalcitrantes, ya que estos rasgos concuerdan con estudios previos en especies de árboles que se han encontrado que las especies de sensibles desecación tienen típicamente semillas grandes (Dickie y Pritchard 2002; Pritchard et al 2004). Sin embargo, para algunas especies el tamaño de la semilla ha sido un pobre predictor de la respuesta de semillas a la desecación (Pritchard et al 2004), y posiblemente sea el caso en esta especie. Para evitar la muerte por deshidratación durante la etapa seca, las semillas de la especie *C. platanifolia* se producen pocos meses antes de la presencia de lluvias en bosque seco protegidas de un fruto esponjoso. Además, en este tipo de semillas, un tamaño grande podría reducir la velocidad de secado.

El comportamiento germinativo varió en cada especie, no obstante, las especies de matorral seco presentaron mayor germinación antes de los tratamientos. Sin embargo, durante los tratamientos de deshidratación, nuestros resultados revelaron que las especies de bosque seco mostraron mejor germinación que las especies presentes de condiciones ambientales más áridas. Por lo tanto, nuestros resultados concuerdan que cuando menos estresante es el hábitat (bosque seco) mejor es la germinación. Esto demuestra que las condiciones de mayor aridez ambiental podría modular la respuesta germinativa de las especies en estudio (Sanchez et al. 2014). A pesar de esto, Ferreira y Barbedo (2012) mencionan que la sensibilidad a la desecación no es una situación de todo o nada. En su lugar, hay diferentes niveles entre las especies, en función de las condiciones ambientales en las que se desarrollan las semillas (Walters 2000; Daws et al. 2004) y las características presentes en las semillas. La afectación de la deshidratación en la germinación de las semillas de las especies de matorral seco fue diferente y pudo deberse no solo a la falta de agua en las semillas durante los tratamientos de deshidratación, sino, a la diferencia en las características morfológicas propias de las semillas, mientras *C. espinosa* presentó una testa dura y mayor germinación, *C. flexuosa* tuvo testa blanda, que pudo influir en una mayor velocidad de deshidratación y por lo tanto menor germinación (Baskin y Baskin 2014). Es así, que podríamos pensar que la testa en las semillas de matorral seco actuaría más como una protección a la deshidratación antes que un impedimento a la germinación, por eso el resultado de una mayor afectación de la deshidratación en *C. flexuosa*. Otros

estudios han demostrado que el componente físico de las semillas brinda tolerancia a la desecación de las semillas (Tweddlet et al. 2003)

La germinación en las especies de bosque seco también se afectó significativamente durante los tratamientos de deshidratación, y en algunos casos no se evidenció germinación cuando las semillas fueron deshidratadas a contenidos de humedad de 0,1 gH₂O g⁻¹ peso seco. No obstante, al momento de deshidratarlas aún más las semillas, estas especies germinaron aunque en porcentajes relativamente bajos. Este comportamiento en las especies de bosque seco, podría evidenciar por un lado, una mayor plasticidad de germinación ante eventos de mayor estrés ambiental, así como la generación de algún tipo de dormición (Baskin y Baskin 2015) cuando las semillas son deshidratadas a 0,1 gH₂O g⁻¹ peso seco.

Si bien, nuestros resultados apoyan la tesis que las semillas de bosque seco toleran mejor la deshidratación, también hay que tomar en cuenta las estrategias que utilizan las semillas de las especies de bosque seco para defenderse de la desecación, por ejemplo, otros estudios han determinado que características morfológicas de las semillas como una cubierta dura pueden contribuir a la protección de los embriones para mantenerlos viables durante el estrés biótico y abiótico (Rajjou y Debeaujon 2008), en nuestro estudio, encontramos que las especies de bosque seco (a excepción de *T. chrysantha* y *C. platanifolia*) presentaron testa dura, pudiendo reducir la velocidad de secado, por lo tanto menos daño y mayor protección a la semillas. Sin embargo, Baskin y Baskin (2014) mencionan que una testa dura también puede provocar latencia física en las semillas y no permitir la germinación normal y en altos porcentajes, este comportamiento sería común en las especies de áreas áridas tropicales (Smith et al. 2002) como parte de los rasgos adaptativos a la tolerancia a la desecación en árboles y arbustos (Tweddlet et al. 2003).

El comportamiento temporal de germinación varió durante los diferentes tratamientos dentro de cada especie. Un especie de matorral seco (*C. flexuosa*) y dos de bosque seco (*C. platanifolia*, *T. chrysantha*) germinaron más rápido durante la deshidratación que algunas especies de bosque seco. Sin embargo, en ambas comunidades se encontró que las semillas germinaron más rápido cuando fueron más deshidratadas aunque en un menor porcentaje. El conocimiento del momento de la germinación, es un proceso crucial en el ciclo de vida de una planta, porque el tiempo de germinación determina el entorno en el que la planta va

a desarrollar, y, finalmente, la aptitud de la planta (Luzuriaga et al. 2006). Una rápida germinación en una pequeña proporción de semillas con mayor deshidratación, puede deberse a que las especies apuesten a germinar un pequeño grupo de semillas lo más rápido posible ante una eventual muerte por alta deshidratación. Según Fenner (2000) en semillas secas, la necesidad de agua es más evidente, por ello las semillas aprovechan la presencia de poca humedad que se produce de manera puntual para germinar y crecer como una adaptación a la escasa y nula presencia de lluvias en zonas secas. Por lo tanto, la germinación rápida contribuye a un rápido acceso del agua de suelo (Pritchard et al. 2004). En semillas de bosque seco (*S. mollissima*, *S. alata*, *I. carnea*, *I. pauciflora*) donde la germinación duro más tiempo, también presentaron mecanismos físicos que pudo retardar el proceso de germinación. El tipo de testa es un elemento de control de la velocidad de germinación (Daws et al. 2006), que ocasiona interferencias con el intercambio gaseoso y de agua, provocando latencia física en las semillas (Baskin y Baskin 2004). En ecosistemas secos, la latencia física podría ser una adaptación favorable a condiciones de estrés o desecación, permitiendo a las semillas forman bancos en el suelo (Pritchard et al. 2004) y así, mantenerse vivas en condiciones desfavorables del ambiente, cosa que ocurre en ecosistemas secos donde la estacionalidad pronunciada afecta los patrones de germinación, supervivencia y el desarrollo de las plántulas (Khurana y Singh 2001).

La variación encontrada en los patrones temporales de germinación de las semillas de las especies en estudio de matorral y bosque seco en condiciones de estrés hídrico, podría resultar una respuesta adaptativa de las plantas superiores para tolerar la extrema desecación (Leprince et al. 1993). Por lo tanto es común que en ambientes áridos y semiáridos se presenten inconvenientes en la germinación, pues las semillas están sometidas a fuertes restricciones de agua (Harper 1997) y condiciones de temperatura extremas, donde además, del origen y régimen termosensible al que están sujetas, regulan y determinan la efectividad, velocidad y calidad de la germinación (Arredondo et al. 1995). Donohue (2005) además menciona, que los patrones temporales de germinación también influyen fuertemente en la distribución de las especies y juegan un papel importante en la determinación de la supervivencia o extinción de ellas durante el cambio climático.

CONCLUSIÓN

En los bosques y matorrales secos tropicales, las semillas utilizan diferentes estrategias para hacer frente las condiciones de estrés ambiental generado por la falta de lluvias y altas temperaturas durante la mayor parte del año. Si bien es cierto, algunos estudios han determinado ciertas tendencias físicas y fisiológicas para las semillas de ambientes áridos. Nuestro estudio determinó que las especies leñosas de los ambientes más áridos como el matorral seco están en mayor medida pre-adaptadas a la desecación que las de ambientes menos áridos como el bosque seco. Se determinó comportamientos poco frecuentes en algunas especies para hacer frente a condiciones de mayor estrés ambiental. Determinamos que al sufrir procesos de deshidratación, las semillas de especies leñosas presentes en zonas menos áridas (bosque seco), son menos sensibles a la desecación y más pre-adaptadas para soportar la deshidratación que las semillas de matorral seco, que tienen en cambio, mayor capacidad para germinar en menor tiempo. Si bien, nuestros resultados determinaron diferencias en la afectación de la deshidratación en las semillas para cada especie, la mayoría de las especies lograron germinar cuando fueron expuestas a una deshidratación extrema. Por lo tanto, la flexibilidad para germinar en condiciones de mayor estrés les permite a las semillas de las especies de ecosistemas áridos, y en especial en los bosques secos, una mejor adaptación no solo a condiciones ambientales actuales, sino a cambios y aumentos en la temperatura predicho por investigadores para las próximas décadas. Sin embargo, creemos que, aún falta investigar mucho más el comportamiento germinativo durante procesos de deshidratación para la mayoría de especies presentes en zonas áridas tropicales para tener un amplio espectro de la comunidad.

Agradecimientos. Este trabajo fue parcialmente financiado por Secretaría Nacional de Educación Superior Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT, www.senescyt.gob.ec), SENESCYT en su programa de becas 2008-2. Y por proyectos internos de la Universidad Técnica Particular de Loja UTPL. Los autores también agradecen al personal del Banco de Germoplasma de la UTPL que colaboraron en la ardua colección de semillas.

BIBLIOGRAFIA

- Aguirre Z, Kvist LP (2005) Composición florística y estado de conservación de los bosques secos del sur-occidente del Ecuador. *Lyonia* 8:41-67
- Alpert P, Oliver MJ (2002) Drying without dying. In: Black M, Prichard HW (eds) *Desiccation and survival in plants: Drying without dying*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 3–43
- Alpert P (2005) The limits and frontiers of desiccation- tolerant life. *Integr Comp Biol* 45:685–695
- Arredondo GA, Camacho MF (1995) *Germinación de *Astrophytum myriostigma* (Lemaire)* en relación con la procedencia de las semillas y temperatura de incubación. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, México, pp 34-38
- Baskin JM, Baskin CC (2004) A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14:1-16
- Baskin CC, Baskin JM (2014). *Seeds: Ecology, biogeography and evolution of Dormancy and Germination* (second edi.). Kentucky, USA: Elsevier
- Berjak P (2006) Unifying perspectives of some mechanisms basic to desiccation tolerance across life forms. *Seed Sci Res* 16:1-15
- Berjak P, Pammenter NW (2002) Orthodox and recalcitrant seed in Vozzo JA(eds) *Tropical tree seed manual*. Washington DC: USDA Forest Service, Agriculture Handbook 721. 899 pp.
- Berjak P, Pammenter NW (2008) From Avicennia to Zizania: seed recalcitrance in perspective. *Ann Bot Lond* 101:213–228
- Berjak, P., Pammenter, NW (2013) Implications of the lack of desiccation tolerance in recalcitrant seeds. *Frontiers in Plant Science*, 4:1–9. doi:10.3389/fpls.2013.00478
- Bewley JD, Black M (1994) *Seeds: physiology of development and germination*. Plenum Press, New York. 445 pp.
- Daws MI, Lydall E, Chmielarz P, Leprince O, Matthews S, Thanos CA, Pritchard H (2004) Developmental heat sum influences recalcitrant seed traits in *Aesaculus hippocastaneum* across Europe. *New Phytol* 162:157-166
- Daws M, Garwood N, Pritchard H. 2006. Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species. *Ann. Bot.* 97, 667- 674.

- Danthu, P., Gueye, A., Boye, A. Bauwens, D., Sarr. A. (2000). Seed storage of four Sahelian and Sudanian tree species (*Boscia senegalensis*, *Butyrospermum parkii*, *Cordyla pinnata* and *Saba senegalensis*). *Seed Science Research* 10: 183–187.
- Dickie JB, May K, Morris SV, Titley SE (1991) The effects of desiccation on seed survival in *Acer platanoides* L. and *Acer pseudoplatanus* L. *Seed Science Research* 1:149–162
- Dickie JB, Pritchard HW (2002) Systematic and evolutionary aspects of desiccation tolerance. In: Black M, Pritchard HW (eds) *Desiccation and Survival in Plants: Drying Without Dying* CAB International, Wallingford, pp 239–259
- Donohue K (2002) Germination timing influences natural selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology* 83; 1006–1016.
- Donohue K (2005) Seeds and seasons: interpreting germination timing in the field. *Seed Science Research* 15;175–187
- Espinosa CI, Cabrera O, Luzuriaga AL, Escudero A (2011) What factors affect diversity and species composition of endangered Tumbesian dry forests in southern Ecuador? *Biotropica* 43:15-22
- Espinosa CI, Luzuriaga AL, De la Cruz M, Montero M, Escudero A (2013). Co-occurring grazing and climate stressors have different effects on the total seed bank when compared to the persistent seed bank. *Journal of Vegetation Science* 24:1098–1107
- Espinosa CI, Luzuriaga AL, De la Cruz, M., Escudero A (2013b). Climate and grazing control nurse effects in an Ecuadorian dry shrubby community. *Journal of Tropical Ecology*, 30(01), 23–32. doi:10.1017/S0266467413000692
- Ellis RH, Hong TD, Roberts EH (1990) An intermediate category of seed storage behaviour? I. Coffee. *Journal of Experimental Botany* 41:1167–1174
- Farrant JM, Pammenter NW, Berjak P (1993) Seed development in relation to desiccation tolerance: a comparison between desiccation sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina* and desiccation tolerant types. *Seed Sci. Res* 3:1-13
- Fenner M (2000) *Seed: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. British Library. New York.
- Harper JL (1997) *The Population Biology of Plants*. 892 pp. Academic Press. New York. USA.
- Hellmann ME, Mello JI, Figueiredo-Ribeiro RC, Barbedo CJ (2006) Tolerância ao congelamento de sementes de pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lam.) influenciada pelo teor de água inicial. *Revista Brasileira de Botânica* 29:93–101

- Hong TD, Ellis RH (1998) Contrasting seed storage behavior among different species of Meliaceae. *Seed Science and Technology* 26:77–95
- Hong TD, Linington SH, Ellis RH (1998) *Compendium of Information on Seed Storage Behaviour*, Vols 1 and 2. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, 901 pp.
- ISTA (International Seed Testing Association) (2005) *International rules for seed testing* edition. International Seed Testing Association, Bassersdorf Suiza
- Joët, T, Ourcival JM, Dussert S (2013) Ecological significance of seed desiccation sensitivity in *Quercus ilex*. *Annals of Botany*, 111:693–701. doi:10.1093/aob/mct025
- Kermode AR, Finch-Savage BE (2002) Desiccation sensitivity in Orthodox and recalcitrant seed in relation to development. In: Black M, Prichard HW (eds), *Desiccation and survival in plants: Drying without dying*, CAB International, Wallingford, UK. pp. 3–43.
- Kaplan EL, Meier P (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. *J Am Stat Assoc* 53:457–481
- Khurana E, Singh JS (2001) Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environ Conserv* 28:39–52
- Leprince O, Hendry GAF, Mckersie BD (1993) The mechanism of desiccation tolerance in developing seeds. *Plant, Cell and Environment* 13: 539–546
- Lozano P (2002) Los tipos de bosque en el sur de Ecuador. In: Aguirre Z, Madsen JE, Cotton E, Balslev H (Eds) *Botánica Austroecuatorialiana*. Editorial Aya Yala, Quito, Ecuador, pp. 29–49
- Luzuriaga AL, Escudero A (2008) What determines emergence and net recruitment in an early succession plant community? Disentangling biotic and abiotic effects *Journal of Vegetation Science* 19: 445–456.
- Luzuriaga, A.L., Escudero, A., Pérez-García, F. (2006). Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, 46: 163–174. doi:10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x
- Makeen MA, Normah MN, Dussert S, Clyde MM (2007) The influence of desiccation and rehydration on the survival of polyembryonic seed of *Citrus suhuiensis* cv. limau madu. *Scientia Horticulturae* 112: 376–381
- Mitré M (1998) *Cavanillesia platanifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 21 July 2015.
- Pacheco MV, Ferrari CD, Bruno RD, Araújo FDS, Da Silva GZ, Arruda AD (2012) Germinação e vigor de sementes de *Capparis flexuosa* L. submetidas ao estresse

salino. Revista Brasileirade Ciencias Agrarias 7:301–305.
doi:10.5039/agraria.v7i2a1314

- Pennington RT, Cronk QC, Richardson JA (2004) Introduction and synthesis: plant phylogeny and the origin of major biomes. *Phil. Trans. Royal Soc (B)* 359:1455–1464
- Porembski S, Barthlott W (2000) Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecol* 151:19–28
- Pritchard HW (2004) Classification of seed storage ‘types’ for *ex situ* conservation in relation to temperature and moisture. In: Guerrant E O, Havens K, Maunder M (eds), *Ex situ* plant conservation: supporting species survival in the wild. Island Press, Washington, D.C., USA. pp 139–161
- Pritchard HW, Daws MI, Fletcher BJ, Gaméné CS, Msanga HP, Omondi W (2004) Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical African dryland trees. *American Journal of Botany* 91:393–403
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Rajjou L, Debeaujon I (2008) Seed longevity: survival and maintenance of high germination ability of dry seeds. *Compte Rendues Biologiques* 33: 796–805
- Roberts EH (1973) Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology* 1: 499–514.
- Sánchez, A.M., Luzuriaga, A.L., Peralta, A.L., Escudero, A. (2014). Environmental control of germination in semi-arid Mediterranean systems: the case of annuals on gypsum soils. *Seed Science Research*, 1–10. doi:10.1017/S0960258514000154
- Sun WQ (1999) Desiccation sensitivity of recalcitrant seeds and germinated orthodox seeds: can germinated orthodox seeds serve as a model system for studies of recalcitrance? In: *Proceedings of IUFRO Seed Symposium 1998: Recalcitrant Seeds*. Kuala Lumpur, Malaysia: FRIM, Malaysia, pp 29–42
- Smith MT, Wang BS, Msanga HP (2002) in Vozzo JA(eds) *Tropical tree seed manual*. Washington DC: USDA Forest Service, Agriculture Handbook 721. 899 pp
- Stratton DA (1992) Life-cycle components of selection in *Erigeron annuus*: I. Phenotypic selection. *Evolution* 46: 92–106.
- Tompsett, PB (1987) Desiccation and storage studies on *Dipterocarpus* seeds. *Annals of Applied Biology* 110:371–379

- Thomsen K (2000) Handling of Desiccation and Temperature Sensitive Tree Seeds.DFSC Series of Technical Notes. TN56. Danida Forest Seed Centre, Humlebaek, Denmark.
- Therneau TM, Grambsch PM (2000) Modeling Survival Data: Extending the Cox Model. N.Y.: Springer-Verlag.
- Tweddle JC, Dickie JB, Baskin CC, Baskin JM (2003) Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. J. Ecol. 91:294-304. doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00760.x
- Walters C (2000) Levels of recalcitrance in seeds.Revista Brasileira de Fisiología Vegetal 12:7-21

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados del presente trabajo investigativo, permitieron identificar patrones de conocimiento sobre rasgos morfológicos de frutos y semillas de las especies leñosas presentes en zonas secas tropicales, obteniéndose las siguientes conclusiones generales:

Existe gran variabilidad y heterogeneidad en los rasgos morfológicos de las semillas de especies leñosas del bosque seco, lo que les permitiría tener un amplio rango de mecanismos y comportamiento de adaptación a condiciones de estrés ambiental en zonas áridas. Los rasgos que caracterizan a los frutos, semillas y embriones de la comunidad de especies leñosas, posiblemente les permitan a las especies estar mejor preparadas para soportar los cambios climáticos globales pronosticados para los próximos años.

La comunidad de especies leñosas de zonas secas, se caracteriza por presentar una mayor cantidad de familias y especies con semillas en estado durmiente, siendo la dormición física la que está representada en la mayoría especies de bosque seco. Este tipo de dormición, está relacionado á rasgos internos en las semillas que podrían actúan juntos como mecanismos de adaptación y sobrevivencia a las condiciones estacionales de las zonas secas tropicales. El conocimiento de la dormición y rasgos internos de las semillas cumplen un rol fundamental al momento de regenerar o recuperar comunidades de especies leñosas mediante semillas.

Los mecanismos de adaptación ecológica de las semillas de las especies leñosas pueden verse reflejados en una red de correlaciones complejas entre los propios rasgos continuos y cuantitativos, sobre todo en rasgos internos de las semillas, quienes ejercerían una mayor influencia en las demás interacciones. Si bien los rasgos de las semillas no mostraron fuertes relaciones con las variables ambientales, posiblemente las asociaciones presentes entre rasgos morfológicos pudiesen predecir en cambio, interacciones entre especies y comportamientos y procesos relacionados con la tolerancia a la deshidratación y dormición de las semillas.

En los bosques y matorrales secos tropicales, las semillas utilizan diferentes estrategias para hacer frente las condiciones de estrés ambiental generado por la falta de lluvias y altas temperaturas durante la mayor parte del año. Si bien es cierto, algunos estudios han determinado ciertas tendencias físicas y fisiológicas para las semillas de ambientes áridos. Nuestro estudio determinó comportamientos poco frecuentes en algunas especies para hacer frente a condiciones de mayor estrés ambiental. Determinamos que al sufrir procesos de deshidratación, las semillas de especies leñosas presentes en zonas menos áridas (bosque seco), son menos sensibles a la desecación y más pre-adaptadas para soportar la deshidratación que las semillas de matorral seco, que tienen en cambio, mayor capacidad para germinar en menor tiempo. Si bien, nuestros resultados determinaron diferencias en la afectación de la deshidratación en las semillas para cada especie, la mayoría de las especies lograron germinar cuando fueron expuestas a una deshidratación extrema. Por lo tanto, la flexibilidad para germinar en condiciones de mayor estrés les permite a las semillas de las especies de ecosistemas áridos, y en especial en los bosques secos, una mejor adaptación no solo a condiciones ambientales actuales, sino a cambios y aumentos en la temperatura predicho por investigadores para las próximas décadas.

Los rasgos morfológicos y fisiológicos en las semillas, son buenos predictores para el conocimiento de aspectos de la biología y ecología de semillas de especies tropicales, que nos permite mejorar nuestro conocimiento sobre la dinámica de comunidades leñosas de zonas secas y sobre la conservación de las especies.