

Efecto de la calidad de la luz sobre la germinación de semillas en el árbol pionero tropical *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae)

Javier A. Figueroa¹ y Carlos Vázquez-Yanes

Centro de Ecología, UNAM, Ciudad Universitaria, México, D. F.

¹ Dirección actual: Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile. Fax: 56-2-6862621; jfiguero@genes.bio.puc.cl

Recibido 11-X-2000. Corregido 26-I-2001. Aceptado 18-VI-2001.

Abstract: The objective of this study was to determine whether seeds of the pioneer tree *Heliocarpus appendiculatus* possess photoblastic dormancy. Seeds from nine trees were collected in Los Tuxtlas, Mexico. In order to test for the presence of photoblastic dormancy, germination experiments were carried out separately on seeds of each individual tree. The seeds from each tree were sown and subjected to four light treatments: fluorescent white light, red light (660 nm), far red light (730 nm), and darkness. A total of 50 seeds were sown in each plastic Petri dish (three replicates per treatment) on an agar solution. Experiments were carried out at a constant temperature of 20°C, and a 12:12 hr (L:D) photoperiod. In addition, seeds of three individuals were sown on agar and subjected to a light quality gradient from red to far red (1.1 - 0.2). Results show that final germination percentages of seeds were unaffected by light quality in all individuals. Nevertheless, germination was delayed by 24 hr in the seeds of four individuals under the far red light treatment. By the end of fourth day, final germination did not differ among treatments. Further, germination of the three individuals under the red/far red gradient was unaffected. Seeds of *H. appendiculatus* lack photoblastic dormancy and germination behavior can not be used to explain the absence of seedlings below the canopy. We propose that this absence is due to the failure of the seedlings to establish themselves under the canopy.

Key words: Germination, dormancy, light quality, pioneer tree, *Heliocarpus*, tropical forest.

El fotoblastismo se define como la germinación dependiente de fitocromo. Cuando este último se desactiva en un ambiente con baja proporción lumínica roja/roja lejana (R/RL), proporción que predomina bajo el dosel arbóreo, la semilla no germina y permanece latente. Por el contrario, la germinación se inicia cuando el fitocromo es activado bajo un ambiente de alta relación R/RL, característico de los claros de luz (Smith 1972). La germinación fotoblástica permite a los árboles pioneros colonizar rápidamente los claros del dosel (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987, 1990a, b, Vázquez-Yanes *et al.* 1990). Además, el fotoblastismo positivo es el principal rasgo de la germinación relacionada con la formación de la reserva natural de semillas bajo el dosel y la

hojarasca de la selva y es el mecanismo fisiológico por el cual las semillas detectarían la calidad de la luz en el ambiente necesaria para el establecimiento exitoso de las plántulas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990a).

En la selva tropical de los Tuxtlas, se ha registrado que una buena parte de los árboles pioneros presentan germinación fotocontrolada (Vázquez-Yanes 1976, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987). Sin embargo, durante los últimos años han aumentado los registros de germinación de especies pioneras que producen semillas insensibles a la luz (Kennedy y Swaine 1992, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992, Li *et al.* 1996, Kyereh *et al.* 1999). Asimismo, el árbol pionero *H. appendiculatus*, presente en la reserva natural de semillas de la

selva tropical de los Tuxtlas (Salmerón 1984), produce semillas que germinan en la oscuridad. Aunque la germinación de las semillas de esta especie disminuye con la luz difusa de baja relación R/RL, el porcentaje final no fue significativamente diferente al porcentaje bajo la luz blanca debido a la gran variabilidad entre las repeticiones dentro de cada tratamiento (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992). Nosotros sugerimos que las semillas de *H. appendiculatus* presentan polimorfismo entre individuos (de acuerdo a Smith 1972), es decir solo algunos individuos presentan semillas con germinación fotoblástica. Esto explicaría los resultados en los experimentos mencionados anteriormente debido a que las semillas de distintos individuos fueron mezcladas en un solo lote, y, por lo tanto, aquellas con fotoblastismo habrían quedado encubiertas. El objetivo de este estudio es poner a prueba esta hipótesis y de esta manera explicar la presencia de semillas de *H. appendiculatus* latentes en el suelo de la selva y en parte explicar la ausencia de sus plántulas bajo el dosel.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las semillas de *H. appendiculatus* fueron colectadas en los alrededores de la Estación Biológica de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Esta especie presenta semillas pequeñas de peso promedio de 0.0014 g. El fruto es una cápsula compuesta de dos valvas, cada una con una semilla. Las semillas indehiscentes son diseminadas por el viento durante la época seca entre marzo y abril y germinan dentro de las valvas.

Los frutos de nueve individuos fueron cosechados directamente de las plantas madres. Los árboles elegidos aleatoriamente para las recolecciones estaban separados entre sí a lo menos por 100 m de distancia. Las semillas recolectadas de cada individuo elegido se mantuvieron siempre en lotes o muestras separadas. En todos los experimentos realizados, las semillas fueron sembradas en platos de Petri de plástico que contenían agar puro al 1% en agua destilada.

Para detectar la presencia de fotoblastismo se realizó un experimento con cuatro tratamientos a cada una de las nueve muestras: luz blanca fluorescente, luz roja (660 nm), luz roja lejana (730 nm) y oscuridad. En cada tratamiento se sembraron 50 semillas y se hicieron tres repeticiones. Los experimentos se realizaron en cámaras de germinación Conviron Ltda., Winnipeg, Man., a temperatura constante de 20°C y un fotoperíodo de 12:12 hr luz:oscuridad. La metodología utilizada para reproducir las diferentes condiciones lumínicas puede ser revisada en Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes (1989). Además, se sembraron semillas de tres individuos separadamente sobre una placa que estaba sometida a un gradiente de calidad de luz R/RL (1.1 - 0.2). El gradiente R/RL utilizado sobre la placa es similar al gradiente lumínico encontrado en selvas tropicales (Lee 1987). El método para generar el gradiente puede ser revisado en Toledo *et al.* (1990).

Para determinar si las semillas de *H. appendiculatus* presentan algún tipo de latencia innata, los nueve individuos fueron sometidos separadamente a un tratamiento de KNO₃ (0.2%). El KNO₃ fue disuelto en el agar líquido durante su preparación. El tratamiento con KNO₃ (50 semillas por repetición y tres repeticiones) fue comparado con un control sin KNO₃ (igual número de semillas y repeticiones). El ensayo fue realizado bajo luz blanca y 20°C.

Para determinar si había diferencias significativas entre la germinación final de los cuatro tratamientos ensayados y en el gradiente R/RL se realizaron ANDEVAs de una vía. En estos análisis se aplicó la transformación angular a los porcentajes de germinación. Para determinar si las funciones de distribuciones de la germinación en el tiempo en cada individuo eran afectadas por la calidad de la luz se realizó un "análisis de espera" que calcula el estadístico de χ^2 (Fox 1993).

RESULTADOS

La germinación de las semillas de todos los individuos ensayados de *H. appendiculatus*

fue explosiva y sincrónica en todos los tratamientos aplicados a las semillas. Los porcentajes finales de germinación se alcanzaron antes del quinto día posterior a la siembra en todos los individuos elegidos. El porcentaje final de germinación no fue significativamente diferente (ANDEVA $p > 0.05$) entre tratamientos de luz blanca, roja, roja lejana y oscuridad para ninguno de los individuos ensayados (Cuadro 1). La función de distribución de la germinación en el tiempo fue afectada por la calidad de la luz en los individuos 1, 2,

8 y 9 (“análisis de espera” $p < 0.01$). Las semillas de estos individuos sometidas a la luz roja lejana presentaron un retraso significativamente mayor en el inicio de la germinación que las semillas sometidas al resto de los tratamientos (Fig. 1). Sin embargo, los individuos 3, 4, 5, 6 y 7 no presentaron diferencias significativas en las tasas de germinación entre semillas expuestas a distinta calidad de luz. El gradiente R/RL no afectó significativamente la germinación final (ANDEVA $p > 0.05$) en ninguno de los tres individuos

CUADRO 1

Porcentaje final de germinación de semillas ($\pm E.E.$) sembradas bajo luz blanca, roja, roja lejana y oscuridad de nueve individuos de *H. appendiculatus*

TABLE 1

Final germination percentages of seeds ($\pm S.E.$) of nine *H. appendiculatus* individuals sown under white, red, far-red light, and darkness

Individuo	Luz			
	Blanca	Roja	Roja lejana	Oscuridad
1	80 \pm 5	77 \pm 7	81 \pm 6	84 \pm 2
2	86 \pm 5	87 \pm 3	79 \pm 6	78 \pm 1
3	6 \pm 2	7 \pm 3	9 \pm 3	2 \pm 2
4	56 \pm 7	54 \pm 3	41 \pm 6	47 \pm 8
5	28 \pm 8	42 \pm 5	34 \pm 5	37 \pm 7
6	41 \pm 6	43 \pm 7	30 \pm 9	47 \pm 3
7	41 \pm 5	48 \pm 8	37 \pm 2	37 \pm 0
8	52 \pm 6	69 \pm 6	63 \pm 5	64 \pm 5
9	78 \pm 8	84 \pm 4	83 \pm 6	79 \pm 6

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de los nueve individuos.

CUADRO 2

Porcentaje final de germinación de semillas ($\pm E.E.$) sembradas en un gradiente de luz roja/roja lejana (R/RL) en tres individuos de *H. appendiculatus*

TABLE 2

Final germination percentages of seeds ($\pm S.E.$) of three *H. appendiculatus* individuals sown under a red/far-red (R/FR) light gradient

Gradiente R/RL	Individuo		
	4	5	6
1.1	50 \pm 2	37 \pm 6	41 \pm 4
1.0	42 \pm 4	46 \pm 7	29 \pm 1
0.8	53 \pm 5	46 \pm 5	25 \pm 8
0.6	40 \pm 4	46 \pm 7	32 \pm 5
0.4	36 \pm 3	41 \pm 11	30 \pm 4
0.3	55 \pm 8	41 \pm 2	36 \pm 7
0.2	39 \pm 6	42 \pm 3	31 \pm 4

No se encontraron diferencias significativas en el gradiente R/RL en ninguno de los tres individuos ensayados.

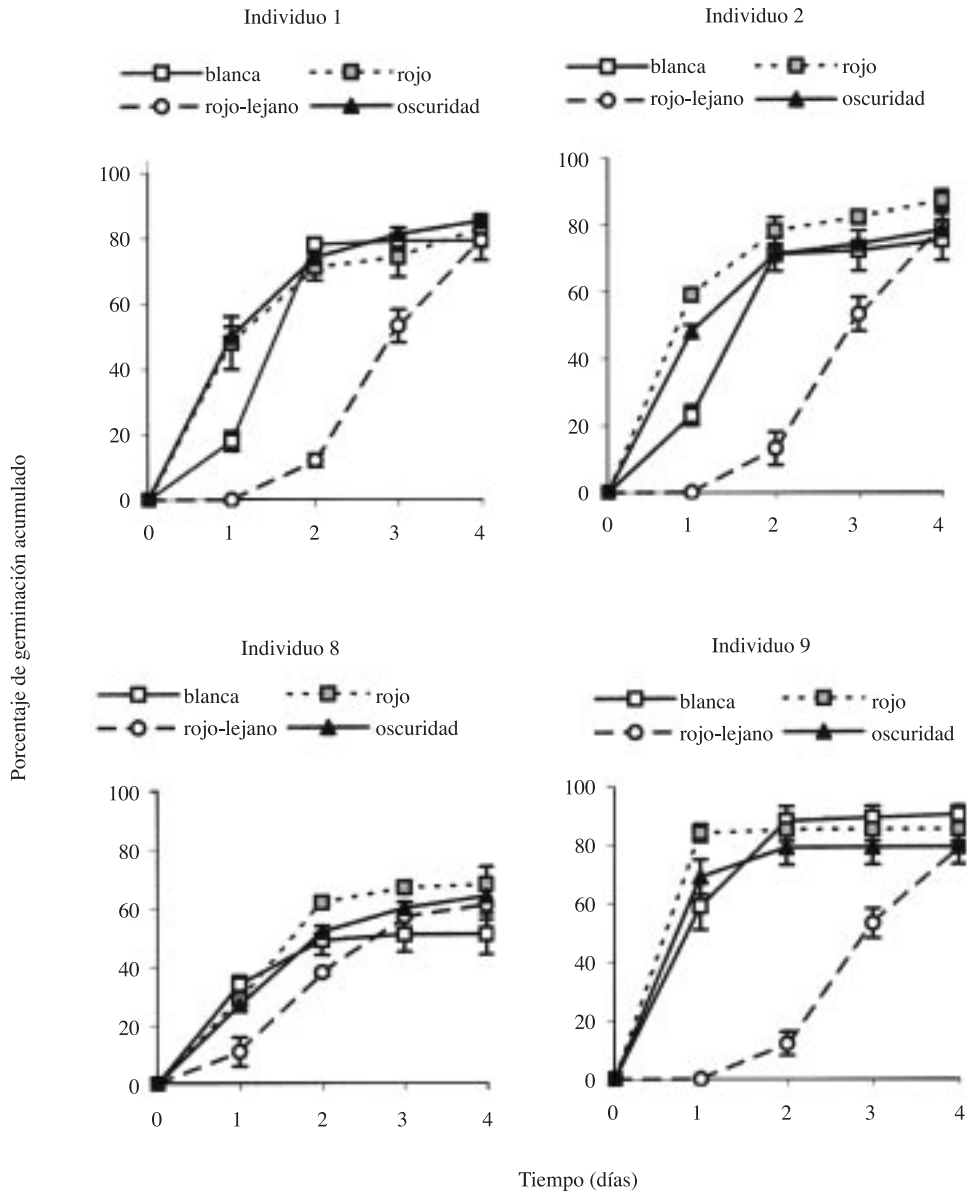


Fig. 1. Dinámica de germinación en semillas sometidas a tratamientos de luz blanca, roja, roja lejana y oscuridad en los individuos 1, 2, 8 y 9. Las semillas de los cuatro individuos sometidas a luz roja lejana sufren un leve retraso en el inicio de la germinación ($p < 0.05$).

Fig. 1. Germination dynamics of seeds subjected to white, red, far-red light, and darkness of individuals numbered 1, 2, 8, and 9. A brief delay in initiation of seed germination of the four individuals under far-red light conditions occurred ($p < 0.05$).

ensayados (Cuadro 2). Finalmente, el tratamiento con KNO_3 incrementó significativamente (ANDEVA $p < 0.05$) la germinación

solamente en el individuo 8 (de 52 a 77%). En el resto de los individuos, el KNO_3 no incrementó la proporción de semillas germinadas.

DISCUSIÓN

En este estudio no surgieron evidencias para aceptar la hipótesis de la presencia de fotoblastismo polimórfico entre individuos de *H. appendiculatus*. Ningún individuo estudiado presentó latencia fotoblástica y las semillas en todos los tratamientos lumínicos germinaron de manera explosiva. Aunque, tres individuos presentaron un leve retraso en el inicio de la germinación cuando las semillas fueron sembradas bajo luz RL, este tratamiento lumínico no inhibió la germinación. Este retraso de la germinación en estos tres individuos no es suficiente para explicar la presencia de un reservorio de semillas de *H. appendiculatus*, en el suelo de los Tuxtlas (descrito por Guevara-Sada y Gómez-Pompa 1976 y Salmerón 1984). El retraso detectado fue de solo 24 hr, y al cuarto día los porcentajes de germinación entre los distintos tratamientos no fueron significativamente diferentes en ninguno de los individuos.

Las especies pioneras de la selva también pueden formar una reserva de semillas debido a la presencia de latencia termorregulada (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990b). Esta latencia es interrumpida cuando las semillas son sometidas a fluctuaciones más o menos drásticas de temperatura, condición que es frecuente en los claros del bosque. Por el contrario, la latencia se mantiene cuando la temperatura es estable, condición habitual bajo el dosel. Sin embargo, algunas evidencias publicadas (Vázquez-Yanes 1976) y otras no publicadas (por los autores) sugieren que la germinación termosensible, por lo menos en semillas almacenadas por más de seis meses, no está presente en esta especie.

Sin embargo, la germinación de *H. appendiculatus* fue inhibida bajo la hojarasca (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992). El conocimiento actual sobre esta especie sugiere que esta inhibición y la formación de un reservorio de semillas de *H. appendiculatus* no se deberían a una latencia fotocontrolada ni termorregulada, sino a la presencia de alguna latencia aún no bien conocida. Está última proposición se apoya en los resultados obtenidos en el indi-

viduo 8, que presentó una proporción significativa de semillas con latencia innata que interrumpimos en parte con el tratamiento de KNO_3 . Además, se apoya en evidencias de que una proporción significativa de las semillas no germinadas de *H. appendiculatus* durante estos experimentos permaneció viable después de que finalizaron los ensayos (Figueroa y Vázquez-Yanes sin publicar).

Finalmente, aunque las plántulas de *H. appendiculatus* sean capaces de crecer sobre la hojarasca en una proporción mayor a otros árboles pioneros como *Cecropia obtusifolia* Bertol y *Piper auritum* H.B.K. (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992), sus plántulas emergentes son incapaces de establecerse bajo el dosel de la selva. Sugerimos que la falta de reclutamiento de *H. appendiculatus* bajo el dosel no se debe a una germinación dependiente de claros sino a una reducida germinación bajo la hojarasca y probablemente a alguna deficiencia de las plántulas para establecerse bajo la sombra. Estos requerimientos de postgerminación fueron también sugeridos para otras especies pioneras tropicales que germinan del mismo modo bajo el dosel (Kennedy y Swaine 1992, Li *et al.* 1996, Kyereh *et al.* 1999).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a María E. Sánchez-Coronado por su colaboración en el laboratorio, a S. Oberbauer, M. Cabrera y tres revisores anónimos por los comentarios que mejoraron la versión final del manuscrito. La estadía de J. Figueroa en el Centro de Ecología de la UNAM fue financiada por la R.L.B. y la elaboración del manuscrito por FONDECYT No. 3890020. Este trabajo está dedicado a la memoria de C. Vázquez-Yanes. J.A.F. es respaldado actualmente por la Fundación A.W. Mellon.

RESUMEN

El objetivo del estudio fue determinar si las semillas del árbol pionero *Heliocarpus appendiculatus* presentan fotoblastismo. Semillas de nueve individuos fueron

recolectadas en los Tuxtlas, México. Para detectar fotoblastismo, en cada uno de los individuos, se realizaron ensayos de germinación con cuatro tratamientos: luz blanca fluorescente, luz roja (660 nm), luz roja lejana (730 nm) y oscuridad. En cada tratamiento se sembraron 50 semillas y se hicieron tres repeticiones. Las semillas fueron sembradas sobre una solución de agar en platos de Petri. Los experimentos se realizaron a una temperatura constante de 20°C y un fotoperíodo de 12:12 hr (L:O). Además, las semillas de tres individuos fueron sembradas separadamente en agar sobre una placa con gradiente lumínico rojo/rojo lejano (1.1 - 0.2). Los resultados mostraron que la germinación final no fue afectada por la calidad de la luz en ninguno de los individuos. No obstante, las semillas de cuatro individuos sometidas a la luz roja lejana presentaron un retraso de 24 hr de la germinación. Sin embargo, al cuarto día la germinación no fue diferente entre tratamientos. Además, la germinación en tres individuos no fue afectada por el gradiente rojo/rojo lejano. Las semillas de *H. appendiculatus* no presentan fotoblastismo y aún más, su comportamiento de germinación no es suficiente para explicar la ausencia de sus plántulas bajo la selva. Proponemos que esta ausencia se debería a su deficiencia para establecerse bajo el dosel.

REFERENCIAS

- Fox, G.A. 1993. Failure-time analyses: Emergence, flowering, survivorship, and other waiting times, p. 253-289. *In* S.M. Scheiner and J. Gurevitch (eds.). Design and analysis of ecological experiments. Chapman, Nueva York.
- Guevara-Sada, S. & A. Gómez-Pompa. 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México, p. 203-232. *En* A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo & A. Butanda (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Continental, México, D.F.
- Kennedy, D.K. & M.D. Swaine. 1992. Germination and growth of colonizing species in artificial gaps of different sizes in dipterocarp rain forest. *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B* 335: 357-367.
- Kyereh, B., M.D. Swaine & J. Thompson. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *J. Ecol.* 87: 772-783.
- Lee, D.W. 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforest. *Biotropica* 19: 161-166.
- Li, M., M. Lieberman & D. Lieberman. 1996. Seedling demography in undisturbed tropical wet forest in Costa Rica, p. 285-314. *In* M.D. Swaine (ed.). Ecology of tropical forest tree seedling. UNESCO, París.
- Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. *Acta Oecol. Oecol. Plantar.* 10: 123-146.
- Salmerón, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical, "Los Tuxtlas" Veracruz, México. Tesis Profesional, UNAM, México, D.F. 89 p.
- Smith, H. 1972. Light quality and germination: Ecological implications, p. 219-231. *In* W. Heydecker (ed.). Seed ecology. Butterworths, Londres.
- Toledo, J.R., E. Rincón & C. Vázquez-Yanes 1990. A light quality gradient for the study of red: Far red ratios on seed germination. *Seed Sci. Technol.* 18: 23-31.
- Vázquez-Yanes, C. 1976. Estudio sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de Veracruz, p. 279-387. *In* A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo & A. Butanda (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Continental, México, D.F.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 35: 85-96.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1990a. Seed dormancy in the tropical rain forest, p. 247-259. *In* M. Hadley (ed.). Reproductive biology of tropical plants. UNESCO, París.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1990b. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia* 83: 171-175.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1992. Effect of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiol.* 11: 391-400.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M.E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J.R. Toledo & V.L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.