

EFFECTO DEL TAMAÑO Y COLOR DE LA SEMILLA EN LA GERMINACIÓN DE *Cecropia obtusifolia* Bertol (Cecropiaceae)

EFFECT OF SEED SIZE AND COLOR ON GERMINATION OF *Cecropia obtusifolia* Bertol (Cecropiaceae)

Gabriela Tenorio-Galindo, Dante A. Rodríguez-Trejo* y Georgina López-Ríos

División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. 56230. Chapingo, Estado de México (dantearturo@yahoo.com)

RESUMEN

Se estudió el efecto de tamaño y color de la semilla de *Cecropia obtusifolia* Bertol en su germinación. Hubo dos tamaños: semillas chicas (1.3 mm longitud) y grandes (1.7 mm longitud); tres colores de la cubierta seminal: negro, café claro y café oscuro; dos temperaturas en cámara de ambiente controlado: 30 °C en el día y 25 °C en la noche, 25 °C en el día y 20 °C en la noche. El diseño experimental fue de bloques completos al azar, con los bloques anidados dentro del factor temperatura. El color y el tamaño influyeron significativamente ($p \leq 0.05$) en la capacidad germinativa, al igual que las interacciones temperatura $\times$ color, tamaño $\times$ color, y la interacción triple: temperatura $\times$ tamaño $\times$ color. Las semillas grandes germinaron casi el doble que las pequeñas; las de color café oscuro germinaron bien en ambos regímenes de temperatura. Con temperatura alta la mayor germinación fue en semillas grandes color café claro; con temperatura baja, las semillas grandes color café oscuro germinaron más. Así, las variantes en tamaño y color de las semillas les permiten germinar en distintas condiciones ambientales.

Palabras clave: Chancarro, ecofisiología de semillas, guarumbo.

INTRODUCCIÓN

El guarumbo, *Cecropia obtusifolia* Bertol, se distribuye a lo largo de las costas del Pacífico (desde el sur de Sinaloa y Durango hasta Chiapas) y el Atlántico (del sur de Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Chiapas) en México, y en las selvas de Centroamérica; se encuentra de 0 a 800 m (Pennington y Sarukhán, 2005). Típicamente coloniza áreas perturbadas en los trópicos (Álvarez y Martínez, 1992; Álvarez, 1997), por lo que es una especie pionera en la sucesión ecológica.

Un árbol de guarumbo puede producir semillas casi todo el año; la tasa de fecundidad anual varía de 1.4×10^4 a 1.4×10^7 semillas por árbol, y aumenta con el diámetro y el número de ramas (Álvarez y

ABSTRACT

The effect of seed size and color on germination was studied in *Cecropia obtusifolia* Bertol. Tested were two seed sizes: small (1.3 mm long) and large (1.7 mm long); three seed coat colors: black, light brown and dark brown; two day and nighttime temperatures in a controlled environment chamber: 30 °C during the day and 25 °C at night and 25 °C during the day and 20 °C at night. The experimental design was randomized complete blocks, with blocks nested within the factor temperature. Color and size had a significant ($p \leq 0.05$) effect on germinative capacity, as did the interactions temperature $\times$ color and size $\times$ color, and the triple interaction temperature $\times$ size $\times$ color. The number of large seeds that germinated was almost double that of small seeds. Dark brown seeds germinated well under both temperature regimes. At the higher temperatures, the highest rate of germination was that of large light brown seeds; at the lower temperatures, more large dark brown seeds germinated. Thus, the varying seed sizes and colors allow them to germinate in different environmental conditions.

Key words: Chancarro, seed ecophysiology, guarumbo.

INTRODUCTION

Cecropia obtusifolia Bertol, locally called guarumbo, is distributed along the coasts of the Pacific (from southern Sinaloa and Durango to Chiapas) and the Atlantic (from southern Tamaulipas and San Luis Potosí to Chiapas) in México, and in the rain forests of Central América at altitudes of 0 to 800 m (Pennington and Sarukhán, 2005). Typically, it colonizes disturbed areas in the tropics (Álvarez and Martínez, 1992; Álvarez, 1997), and so is one of the pioneer species in ecological succession.

A guarumbo tree can produce seeds almost all year round; the yearly rate of fecundity varies between 1.4×10^4 to 1.4×10^7 seeds per tree and increases with the diameter and number of branches (Álvarez and Martínez, 1992). The seeds are photoblastic, sensitive to changes in light quality (proportion of red and far red) and intensity. Greatest germination occurs at full

*Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: Mayo, 2007. Aprobado: Abril, 2008.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 42: 585-593. 2008.

Martínez, 1992). Las semillas son fotoblásticas, sensibles a cambios en la calidad de la luz (proporción de rojo y rojo lejano) y a su intensidad; la mayor germinación es con luz plena, semejante a la de claros grandes en la selva (Vázquez y Smith, 1982).

El tamaño de las semillas en una especie varía hasta en 50% (Leishman *et al.*, 2000), lo cual puede tener repercusiones importantes. En condiciones naturales y simuladas, las semillas grandes germinan más y con mayor vigor que las pequeñas (van Molken *et al.*, 2005). Además, el color de la simiente puede influenciar la capacidad germinativa, como en *Atriplex inflata* F. Muell., donde las semillas claras no requieren tratamientos pregerminativos, a diferencia de las oscuras (Baskin y Baskin, 2001).

Por tanto, el objetivo para el presente trabajo fue evaluar el efecto de temperaturas en la germinación y su relación con el tamaño y color de las semillas. La hipótesis fue que la germinación de las semillas con distinto tamaño y color varía según la temperatura. Además se hizo un análisis físico para describir las características principales de la semilla en esta especie.

METODOLOGÍA

Las semillas se recolectaron en noviembre de 2004 en una zona de transición entre selva alta perennifolia y bosque mesófilo de montaña en la localidad de San Antonio, Mpio. de Huehuetla, Hidalgo. Los frutos de 10 árboles fueron procesados en laboratorio, obteniéndose 0.6 kg de semilla.

Se hizo el análisis de semillas con las normas de AOSA (Bonner *et al.*, 1994), excepto por el número de semillas en las pruebas de germinación, debido a limitaciones en la cantidad y espacio requerido para todos los tratamientos. El peso de las semillas se calculó mediante el conteo y obtención de peso de seis muestras de 100 semillas cada una. La viabilidad se determinó con la prueba de tetrazolio, colocando 100 semillas en una solución de cloruro de 2,3,5, trifenil tetrazolio al 1%, a 30 °C por 24 h.

Las pruebas de germinación se hicieron en una cámara de ambiente controlado marca Conviron®. Se consideró germinada una semilla cuando la radícula duplicaba su longitud. Se estableció un experimento en bloques completos al azar, con los bloques anidados dentro del factor temperatura, para analizar su efecto y de el tamaño de semilla y color. El factor temperatura tuvo dos regímenes basados en fotoperiodo de 12 h: 30/25 °C: 30 °C (luz) y 25 °C (oscuridad); 25/20 °C: 25 °C (luz) y 20 °C (oscuridad). Se usó luz incandescente y fluorescente ($RFA = 124.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), medida con un sistema portátil LCi (Bio Scientific Ltd.). Se empleó luz directa en todos los tratamientos con base en el carácter fotoblástico para la semilla de la especie estudiada con mayor germinación bajo luz plena (Vázquez y Smith, 1982). Para el factor tamaño hubo semillas chicas (<1.5 mm; media 1.3 mm) y semillas grandes (>1.5 mm; media 1.7 mm). Para el factor

light, similar to that in large clearings in the jungle (Vázquez and Smith, 1982).

Seed size in a species can vary up to 50% (Leishman *et al.*, 2000). This can have major repercussions. Under natural and simulated conditions, large seeds germinate more vigorously than small seeds (van Molken *et al.*, 2005). In addition, seed coat color can have an influence in germinative capacity, such as in *Atriplex inflata* F. Muell., whose light-colored seeds do not require pregerminative treatments, unlike the dark seeds (Baskin and Baskin, 2001).

Therefore, this study was conducted to evaluate the effect of temperatures on germination and their relationship with seed size and color. The hypothesis was that germination of seeds of different sizes and colors would vary with temperature. In addition, a physical analysis was done to describe the principal characteristics of the seeds of this species.

METHODOLOGY

Seeds were collected in November 2004 in a zone of transition between evergreen jungle and mountain mesophyll forest in San Antonio, municipality of Huehuetla, Hidalgo. Fruits from 10 trees were processed in laboratory and 0.6 kg seed was obtained.

Seeds were analyzed following the AOSA norms (Bonner *et al.*, 1994), with the exception of the seeds used in the germination tests because of limitations in number of seeds and in the space required for all of the treatments. Seed weight was calculated by weighing six samples of 100 seeds each. Viability was determined with the tetrazolium test, placing 100 seeds in a 1% solution of 2,3,5, triphenyl tetrazolium chloride at 30 °C for 24 h.

Germination tests were conducted in a Conviron® controlled environment chamber. A seed was considered germinated when the radicle doubled its length. The experiment was established in complete random blocks with blocks nested within the factor temperature to analyze its effects and those of seed color and size. The factor temperature had two regimes based on a photoperiod of 12 h: 30/25 °C (30° light and 25 °C darkness) and 25/20 °C (25 °C light and 20 °C darkness). Incandescent and fluorescent light ($RFA = 124.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was used and measured with an LCi Bio Scientific Ltd. portable system. Direct light was used in all of the treatments because of the photoblastic characteristic of the seed of this species with greater germination under full light (Vázquez and Smith 1982). For the factor size there were small (<1.5; mean 1.3 mm) and large seed (>1.5; mean 1.7 mm). For the seed color factor there were light brown, dark brown and black. Twelve treatments with five replications (blocks) were generated with 20 seeds per experimental unit. The germination test was conducted in Petri dishes with filter paper soaked with a solution of Captán (3 g L^{-1}) as often as necessary to maintain the substrate saturated. Germination was recorded every day until a final 7 d period in which germination no longer occurred, 30 d after sowing.

color de las semillas hubo café claro, café oscuro y negro. Se generaron 12 tratamientos, con cinco repeticiones (bloques) y 20 semillas por unidad experimental. El ensayo de germinación se realizó en cajas de Petri con papel filtro. Se regó con una solución de Captán (3 g L^{-1}) con la frecuencia necesaria para mantener saturado el sustrato. La germinación se registró cada día hasta un periodo final de 7 d sin germinación alguna, 30 d después de la siembra.

Para el análisis estadístico se usó un modelo mixto:

$$y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j(\alpha_i) + \gamma_k + \delta_l + (\alpha\gamma)_{ik} + (\alpha\delta)_{il} + (\gamma\delta)_{kl} + (\alpha\gamma\delta)_{ikl} + \varepsilon_{ijkl} \quad (1)$$

donde: μ = media general; α_i = efecto del i -ésimo nivel del factor temperatura; $\beta_j(\alpha_i)$ = efecto del j -ésimo bloque anidado dentro del i -ésimo nivel del factor temperatura; γ_k = efecto del k -ésimo nivel del factor tamaño de semilla; δ_l = efecto del l -ésimo nivel del factor color de la semilla; ε_{ijkl} = error experimental. Las combinaciones de letras representan interacciones. Los tratamientos y sus interacciones se consideraron efectos fijos; los bloques efectos aleatorios.

Para el análisis estadístico la variable germinación fue transformada mediante la función arco seno. Se usó el procedimiento Mixed (SAS, v. 8.00 para microcomputadoras) y se aplicó la prueba de diferencia mínima significativa ($p \leq 0.05$).

RESULTADOS

Análisis de semillas

Con base en el peso de las muestras se calculó un peso de mil semillas de 0.71 g, así como 1 408 451 semillas kg^{-1} . Su contenido de humedad, con base en peso seco, fue 12%. La pureza fue 99%; las impurezas fueron semillas rotas, restos del fruto y ramillas principalmente. La viabilidad de la semilla fue 53.5%. La semilla de *C. obtusifolia* es oblonga-ovoide y su longitud de 1.1 a 2 mm. En el presente trabajo la variación en la longitud de la semilla fue el doble que la reportada por Leishman *et al.* (2000).

Germinación

Hubo un efecto significativo del tamaño de la semilla y del color, así como de las interacciones temperatura $\times$ color, tamaño $\times$ color, y temperatura $\times$ tamaño $\times$ color ($p < 0.05$), sobre la capacidad germinativa de las semillas (Cuadro 1).

No hubo efecto significativo de la temperatura sola, y las semillas germinaron con valores semejantes en ambos regímenes de temperatura: 33.5% en promedio para 30/25 °C y 31.3% para 25/20 °C. Las semillas grandes germinaron aproximadamente

For the statistical analysis, a mixed model was used:

$$y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j(\alpha_i) + \gamma_k + \delta_l + (\alpha\gamma)_{ik} + (\alpha\delta)_{il} + (\gamma\delta)_{kl} + (\alpha\gamma\delta)_{ikl} + \varepsilon_{ijkl} \quad (1)$$

where μ = general mean; α_i = effect of the i^{th} level of the temperature factor; $\beta_j(\alpha_i)$ = the effect of the j^{th} block nested within the i^{th} level of the temperature factor; γ_k = effect of the k^{th} level of the seed size factor; δ_l = effect of the l^{th} level of the seed color factor; ε_{ijkl} = experimental error. The combinations of letters represent interactions. The treatments and their interactions were considered fixed effects; blocks were random effects.

For its statistical analysis the variable germination was transformed with the arc sine function. The Mixed procedure (SAS, v. 8.00 for microcomputers) and the least significant difference ($p \leq 0.05$) test were applied.

RESULTS

Seed analysis

Based on the weight of the samples, weight of a thousand seeds was calculated at 0.71 g; thus, there were 1 408 451 seeds kg^{-1} . Moisture content, based on dry weight, was 12%. Purity was 99%; impurities were broken seeds and remains of fruits and twigs, mainly. Seed viability was 53.5%. *C. obtusifolia* seed is oblong-ovoid, and length was 1.1 to 2 mm. In this study variation in seed length was double that reported by Leishman *et al.* (2000).

Germination

Seed size and color had significant effects, as did the interactions temperature $\times$ color, size $\times$ color, and temperature $\times$ size $\times$ color ($p < 0.05$), on the germinative capacity of the seeds (Table 1).

There was no significant effect of temperature alone, and the seed germination values were similar under both temperature regimes: 33.5% average for 30/25 °C and 31.3% for 25/20 °C. Large seed germination percentage was approximately double that of small seeds, and dark brown seeds germinated better (Figure 1). In the higher temperature regime there were no differences between dark and light brown seeds, although these surpassed black seeds. In the lower temperature regime, dark brown seed germination was higher than that of light brown and black seeds, between which there were no significant differences (Figure 2).

In the interaction between seed size and color (Figure 3), it is noteworthy that large brown (either

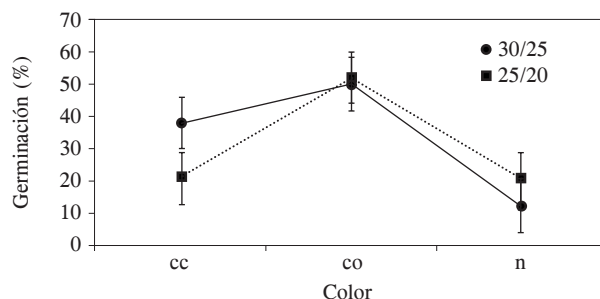
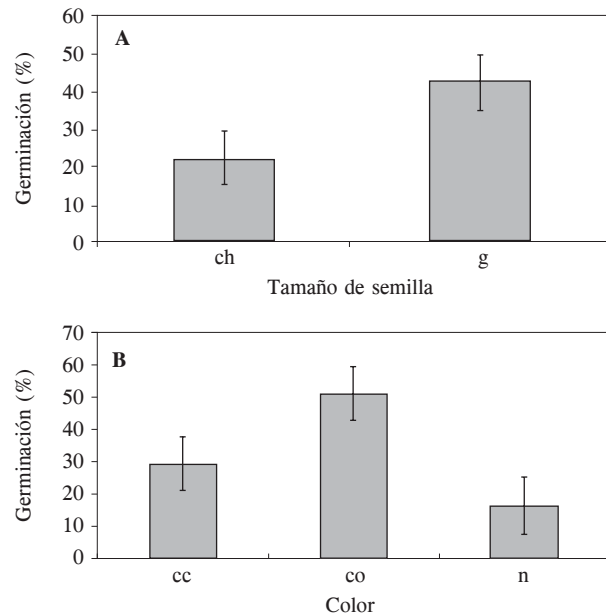
Cuadro 1. Análisis de varianza para los factores individuales e interacciones en la germinación de la semilla de *C. obtusifolia*.**Table 1. Analysis of variance for individual factors and interactions in the germination of *C. obtusifolia* seeds.**

Factor o interacción de factores	F	p
Temperatura	0.02	0.876
Tamaño	18.12	<0.001
Color	23.69	<0.001
Temperatura×tamaño	1.65	0.206
Temperatura×color	3.29	0.048
Tamaño×color	6.21	0.005
Temperatura×tamaño×color	12.94	<0.001

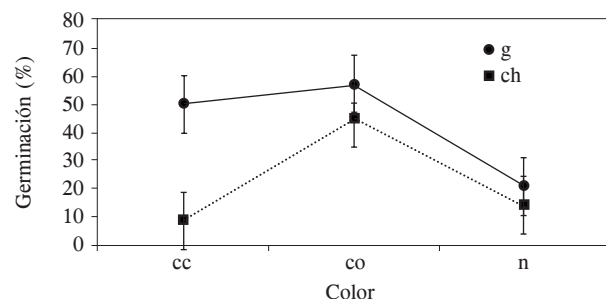
el doble que las semillas pequeñas, mientras que las semillas café oscuro tuvieron mayor germinación (Figura 1). En el régimen de temperaturas más alto no hubo diferencia entre las semillas café oscuro y café claro, pero ambas superaron a las negras. En el régimen de temperatura más bajo, las semillas café oscuro superan a las café claro y negras, estas dos últimas sin diferencias entre sí (Figura 2).

En la interacción entre tamaño y color de la semilla (Figura 3) destaca que las semillas grandes y cafés (en cualquier tonalidad) y las semillas chicas café oscuro, superan a las semillas negras de cualquier tamaño y a las chicas café claro.

La interacción entre los tres factores muestra que en el ambiente más cálido las semillas grandes café claro germinan más, en tanto que para el ambiente más fresco las semillas grandes café oscuro tuvieron mayor germinación (Figura 4). En el ambiente cálido, después de las semillas grandes café claro, las café oscuro de cualquier tamaño superaron al resto. En la temperatura alta, las semillas chicas café claro o negro germinaron menos que las del mismo tamaño y color café oscuro.

**Figura 2. Efecto de la interacción color de la semilla×régimen de temperatura en la germinación de *C. obtusifolia*. cc=café claro; co=café oscuro; n=negro.****Figure 2. Effect of the interaction seed color×temperature regime on germination of *C. obtusifolia*. cc=light brown; co=dark brown; n=black.****Figura 1. A) Efecto del tamaño (g=semilla grande; ch=semilla chica). B) Efecto del color (cc=café claro; co=café oscuro; n=negro) en la germinación de la semilla de *C. obtusifolia*. Las barras de error representan diferencia mínima significativa ($p \leq 0.05$).****Figure 1. A) Effect of size (g=large seed; ch=small seed). B) Effect of color (cc=light brown; co=dark brown; n=black) on germination of *C. obtusifolia*. Error bars represent the least significant difference ($p \leq 0.05$).**

tone) seeds and small dark brown seeds surpassed both black seeds of either size and small light brown seeds. The interaction between the three factors shows that in the hotter environment large light brown seeds germinated better, while in the cooler environment large dark brown seeds had better germination (Figure 4). In the hotter environment, second to large light brown seeds, dark brown seeds surpassed the others. In higher temperatures, small light brown and black

**Figura 3. Efecto de la interacción tamaño×color de la semilla en la germinación. g=grande; ch=chica; cc=café claro; co=café oscuro; n=negro.****Figure 3. Effect of the interaction seed size×seed color on germination. g=large; ch=small; cc=light brown; co=dark brown; n=black.**

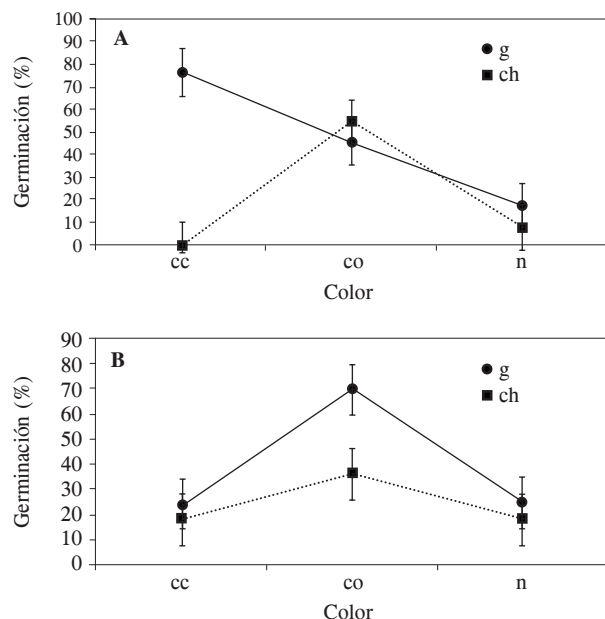


Figura 4. Efecto de la interacción tamaño×color de la semilla×régimen de temperatura en la germinación del guarumbo. A) Régimen de temperatura 30/25 °C. B) Régimen 25/20 °C. g=grande; ch=chica; cc=café claro; co=café oscuro; n=negro.

Figure 4. Effect of the interaction seed size×seed color×temperature regime on germination of *C. obtusifolia*. A) 30/25 °C temperature regime. B) 25/20 °C temperature regime. g=large; ch=small; cc=light brown; co=dark brown, n=black.

DISCUSIÓN

La variación en tamaños, colores y formas de las semillas es controlada por el ambiente, la genética y su interacción, interviniendo en el primer caso factores como nutrientes, luz, sombra, época del año, defoliación, temperatura y humedad, así como la posición en el fruto. Tal variación se relaciona con diferencias en los requerimientos para germinar y en el rompimiento de la latencia (Baskin y Baskin, 2001).

Tamaño de la semilla

En *Raphanus raphanistrum* L. hay variación en el tamaño de las semillas en la silicua. Las semillas distales son más pequeñas que aquéllas en otras posiciones porque los óvulos distales son fertilizados después de los de porciones centrales; así, las semillas distales no tienen mucho tiempo para desarrollarse como las otras (Mazer *et al.*, 1986). Garrido *et al.* (2005) señalan que la variación en el tamaño de semillas de *Helloborus foetidus* L. obedece a diferencias en la adjudicación de recursos. La variación en el tamaño de la semilla de *C. obtusifolia* se puede deber a la posición de la

seeds had a lower germination percentage than small dark brown seeds.

DISCUSSION

Variation in size, color and shape of seeds is controlled by environment, genetics and the interaction between the two. In the first case, factors such as nutrients, light, shade, season, defoliation, temperature and moisture, as well as the position of the fruit on the tree, intervene. This variation is related to differences in requirements for germination and for ending dormancy (Baskin and Baskin, 2001).

Seed size

Raphanus raphanistrum L. seeds in the silique vary in size. Distal seeds are smaller than those in other positions because the distal ovules are fecundated after those of the central parts. Thus, distal seeds have less time for development than the others (Mazer *et al.*, 1986). Garrido *et al.* (2005) state that variation in *Helloborus foetidus* L. seed size obeys differences in resource allocation. The variation in *C. obtusifolia* seed size could be due to the position of the seed in the infructescence. During formation, competition among achenes for resources can occur resulting in different sizes of fruit and seed, as reported by Méndez (1997) for *Arum italicum* L., which bears berries in racemes.

Seed mass is an important biological factor that affects germination and seedling growth and development (Cordazzo, 2002). Seed size has also been positively related to initial plant size (Moegenburg, 1996). Thus, a large seed will produce a larger seedling which is more likely to survive than a small one. According to Leishmann *et al.* (2000), seedling survival is directly related to seed size. In sunflower (*Helianthus annuus* L.) large seeds (4 mm) had greater germinative capacity than smaller seeds (Krishnaveni and Sivasubramanian, 2001). A similar trend was found by van Mölken *et al.* (2005) for *Tragopogon partensis* sbsp. *pratensis*. Hendrix (1984) stated that large seeds frequently have higher germination or emergence percentage than small seeds, coinciding with the results of our study. Cordazzo (2002) found similar results in tests on the effect of seed mass on germination and on seedling growth of *Blutaparon protulacoides* (St. Hill) Mears, *Panicum racemosum* (P. Beauv.) Springel, and *Spartina ciliata* Brongn., with significant effects in all three species. The ability to elongate was greater in seedlings grown from large seeds. This advantage in initial seedling size can persist into maturity (Weis, 1982) or be lost over time (Zimmerman and Weis, 1983).

semilla en la infrutescencia. Durante su formación los aquenios pueden competir por recursos entre sí y tener diferentes tamaños de fruto y semilla, como señala Méndez (1997) para *Arum italicum* L., cuyos frutos son bayas agrupadas en racimos.

La masa de la semilla es un factor biológico importante que afecta la germinación, el alargamiento y crecimiento de las plántulas (Cordazzo, 2002). El tamaño también está positivamente relacionado con el tamaño inicial de la planta (Moegenburg, 1996). Así, una semilla grande resultará en una plántula más grande y con mayores probabilidades de sobrevivir que una pequeña. Según Leishmann *et al.* (2000), la supervivencia de plántulas está directamente relacionada con el tamaño de la semilla. En girasol (*Helianthus annuus* L.), las semillas grandes (4 mm) tuvieron mayor capacidad germinativa que las semillas de menores tamaños (Krishnaveni y Sivasubramanian, 2001). Una tendencia similar fue encontrada por van Mölken *et al.* (2005) para *Tragopogon pratensis* sbsp. *pratensis*. Hendrix (1984) indica que las semillas grandes frecuentemente tienen mayor porcentaje de germinación o emergencia que las semillas pequeñas, lo cual ocurrió en nuestro trabajo. Cordazzo (2002) encontró resultados similares al probar el efecto de la masa de la semilla en la germinación y el crecimiento de plántulas de *Blutaparon portulacoides* (St. Hill) Mears, *Panicum racemosum* (P. Beauv.) Sprengel y *Spartina ciliata* Brongn., con efectos significativos en todas las especies. La capacidad de alargamiento de las plántulas fue mayor en las provenientes de semillas grandes. Esta ventaja de tamaño inicial de la plántula puede persistir hasta la madurez (Weis, 1982) o perderse con el tiempo (Zimmerman y Weis, 1983).

Un tamaño grande en semillas tiene otras ventajas, como la mayor capacidad para emerger desde mayores profundidades del suelo, en comparación con las simientes pequeñas (Radford, 1977) o una mayor concentración de nitrógeno, como en la semilla de *Pericopsis elata* Harms van Meeuwen, árbol del bosque tropical subcaducifolio de Ghana (Burslem y Miller, 2001). Con deficiencia de nutrientes, una plántula de una semilla grande tiene más probabilidad de sobrevivir que una plántula de una semilla pequeña porque tiene más reservas (Jurado y Westoby, 1992). Sin embargo, cuando las plantas crecen en ambientes limitativos tienden a mostrar mayor variación en el tamaño de las simientes que producen, como Halpern (2005) señala para *Lupinus perennis* L. Otro factor importante es la herbivoría, pues las plántulas pueden sufrir daños por remoción de hojas en sus primeras etapas de vida. En *C. obtusifolia* la colonización por hormigas que defienden contra depredadores se da hasta que las plantas tienen una altura de unos 80 cm.

Large seed size has other advantages, such as greater capacity to emerge from greater soil depth, compared with small seeds (Radford, 1977), or higher nitrogen concentration, as in seeds of *Pericopsis elata* Harms van Meeuwen, a tree of the Ghanaian tropical semi-evergreen forest (Burslem and Miller, 2001). When nutrients are deficient, a seedling from a large seed has higher probabilities of survival than a seedling from a small seed which has smaller reserves (Jurado and Westoby, 1992). However, when the plants grow in limited environments, they tend to exhibit greater variation in seed size, as Halpern (2005) reported for *Lupinus perennis* L. Another important factor is attack by herbivores since seedlings can suffer damage from loss of leaves in their first stages of life. In *C. obtusifolia* ants, which defend it against predators, do not colonize the plant until it is about 80 cm tall. The ability for a seedling to survive when part of its foliage has been removed is positively associated with seed size (Armstrong and Westoby, 1993; Bonfil, 1998).

Seed color

Seed color has been positively correlated with inhibition of germination due to the phenolic compounds contained in the seed coat (Debeajun *et al.*, 2002). In some species, such as *Sinapis arvensis* L., dormancy of red seeds is shorter than that of black seeds (Duran and Retamal, 1989). White legume seeds soak up water more rapidly than those of other colors and germinate faster. In wheat, dormancy is associated with red seed coats, while white seeds do not undergo dormancy or it is easily ended (Mares, 1994). Dark millet seeds (*Panicum miliaceum* L.) have a heavier seed coat and absorb water and germinate more slowly; therefore, they persist longer in the soil than light colored seeds (Khan *et al.*, 1996).

Variation in seed color may be due to composition and distribution of pigments, anthocyanins, for example, in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) (Todd and Vadkin, 1996). Bean seed coat color is determined by the presence and quantity of glycosides, flavonoids, anthocyanins and condensed tannins. Condensed tannins are contained in the seed coat of *C. obtusa* Trecul, *C. palmata* (Willd.) Kuntze, and *C. sciadophylla* Mart. (Lobova *et al.*, 2003). The quantity and distribution of flavonoids can affect the color of the *C. obtusifolia* seed coat, as occurs in other species. Thus, black seeds may contain higher concentrations of these agents, reducing germination regardless of size. Variation in seed coat color can be

La capacidad de una plántula para sobrevivir cuando se ha removido parte de su follaje, está positivamente asociada con el tamaño de la semilla (Armstrong y Westoby, 1993; Bonfil, 1998).

Color de la semilla

El color de la semilla está correlacionado positivamente con restricción a la germinación, debido a los componentes fenólicos en la cubierta seminal (Debeajun *et al.*, 2002). En algunas especies como *Sinapis arvensis* L., se reduce la latencia en semillas rojas, comparadas con semillas negras (Duran y Retamal, 1989). Las semillas blancas de leguminosas se embeben más rápidamente que las de otro color y germinan primero. En el trigo, la latencia está asociada con una cubierta seminal roja, mientras que en las semillas blancas no hay latencia o es débil (Mares, 1994). Las semillas oscuras del mijo (*Panicum miliaceum* L.) tienen la cubierta de la semilla más pesada, se embeben y germinan más lentamente; por tanto, persisten más tiempo en el suelo que las semillas claras (Khan *et al.*, 1996).

La variación en el color de la semilla se puede deber al contenido y distribución de pigmentos, por ejemplo antocianinas, como en la soja (*Glycine max* (L.) Merr.) (Todd y Vadkin, 1996). En semillas de frijol el color de la cubierta está determinado por la presencia y cantidad de glicósidos, flavonoides, antocianinas y taninos condensados. Estos últimos están en la cubierta de la semilla de *C. obtusa* Trécul, *C. palmata* (Willd.) Kuntze y *C. sciadophylla* Mart. (Lobova *et al.*, 2003). La cantidad y distribución de flavonoides puede afectar el color de la cubierta de *C. obtusifolia* como sucede con otras especies. Así, las semillas negras pueden tener mayores concentraciones de estos agentes, menguando la germinación, independientemente de su tamaño. La variación en color de la cubierta de la semilla se interpreta como una estrategia adaptativa para producir semillas que pueden germinar en un intervalo más amplio de condiciones ambientales.

Temperatura × color de la semilla

Los distintos colores de la semilla aquí estudiados pueden implicar mejores aptitudes para germinar a diferentes temperaturas; es decir, puede ser una estrategia adaptativa ante las variaciones en temperatura, por las siguientes razones. Primero, la especie coloniza áreas perturbadas, requiere de radiación solar directa. Segundo, los colores oscuros absorben más radiación infrarroja, y se calientan más. Entonces se supone que en presencia de luz y a temperaturas menores (dentro

interpreted as an adaptive strategy to produce seed that can germinate across a broader range of environmental conditions.

Temperature × seed color

The different seed colors studied here may implicate a better aptitude for germinating at different temperatures; that is, it could be a strategy for adapting to variations in temperature. The following may be evidence of this affirmation. First, the species colonizes disturbed areas, requiring direct solar radiation. Second, dark colors absorb more infrared light and they get hotter. It is then assumed that in the presence of light and lower temperatures (within the range of temperatures suitable for germination of the seeds of the species), dark seeds will tend to have better germination, while light colored seeds will germinate less. At high temperatures, fewer dark seeds germinate because of the pigments, while light brown seeds, besides having fewer pigments, absorb less heat and can maintain a more optimal temperature and germinate better.

The interaction temperature × seed color, in part, exhibits this tendency: germination of light brown seeds was affected by temperature; almost double the number of seeds germinated in the warmer temperature regime than in the cooler regime. Also, more dark brown seeds germinated than light brown seeds a cooler temperature. The dark brown seeds were more stable and had a higher percentage of germination across temperature regimes, since they are intermediate between the two extremes, one of which (light brown) germinates better at high temperatures, and the other (black) germinates little at any temperature.

Seed size × seed color

Only in light brown seeds was there a difference in germinative capacity between large and small sizes. Small light brown seeds did not germinate well because of the influence of seed size and possibly of temperature that was lower than optimal.

Temperature × seed size × seed color

With the interaction temperature × seed size × seed color, the highest germination percentage was found for large light brown seeds at the higher temperatures. This could be due to absorption of less radiation, to a lower concentration of germination inhibiting substances, to greater seed vigor, and to optimal or nearly optimal temperature. The small light brown

del intervalo de germinación de las temperaturas adecuadas para las semillas de la especie), las semillas oscuras tenderán a presentar una mayor germinación, y las claras una menor. Con temperaturas altas las semillas negras germinan poco debido a los pigmentos; mientras que las semillas café claro, además de tener menos pigmentos, absorben menos calor, se pueden mantener a una temperatura más cercana a la óptima y germinar mejor.

La tendencia anterior se cumple en parte en la presente interacción: la germinación de semillas café claro cambió por la temperatura, pues germinaron casi al doble en el régimen cálido que en el régimen más fresco. A su vez, a bajas temperaturas las semillas café oscuro germinaron más que las café claro. Las semillas café oscuro resultaron más estables y con mayor germinación ante los regímenes de temperatura porque están más cerca de uno u otro de los extremos de color (café claro y negro), ya que las primeras germinan mejor a alta temperatura y las segundas germinan poco a cualquier temperatura.

Tamaño×color de la semilla

Sólo en las semillas café claro hubo diferencias en la capacidad germinativa entre semillas grandes y pequeñas. Las semillas café claro pequeñas no germinaron bien por la influencia del tamaño de la semilla y posiblemente por una temperatura menor a la óptima.

Temperatura×tamaño×color de la semilla

En la interacción temperatura×tamaño×color la mayor germinación en las semillas café claro grandes en la temperatura alta, pudo deberse a la menor absorción de radiación y la menor concentración de sustancias inhibitoras de la germinación, al mayor vigor de las semillas y a una temperatura óptima o cercana a ésta. Las semillas café claro y pequeñas no germinaron en altas temperaturas por la influencia del tamaño de la semilla.

Con temperatura alta las semillas grandes y chicas café oscuro no tuvieron diferencias entre sí, pero con temperatura baja las semillas café oscuro pequeñas tuvieron menor germinación que las semillas café oscuro grandes, debido a la influencia del tamaño de la semilla. Las semillas café oscuro grandes germinaron más con temperaturas bajas que con temperaturas altas.

Con temperaturas altas las semillas café claro grandes responderán mejor, pero con menores temperaturas las semillas café oscuro y grandes tendrán mayor capacidad germinativa. La escasa germinación de las semillas negras en todos los tamaños y temperaturas,

seeds did not germinate at high temperatures as an effect of seed size.

At the higher temperatures, there were no differences between large and small dark brown seeds, but at the lower temperatures, the small dark brown seeds had a lower percentage of germination than large dark brown seeds, as an effect of seed size. Large dark brown seeds germinated better at cooler temperatures than at higher temperatures.

At higher temperatures large light brown seeds will respond better, but at lower temperatures large dark brown seeds will have greater germinative capacity. The scant germination of black seeds of both sizes under both temperature regimes can be related to the presence of inhibiting substances in the seed coat.

CONCLUSIONS

C. obtusifolia is a species that produces seeds of different sizes and colors. As in other species, large seeds exhibited greater germinative capacity than small seeds. In terms of color, dark brown seeds germinated well in both temperature regimes, while germination of light brown seeds decreased to half in the cooler temperature regime. Given that dark brown seeds are more abundant, most of the seeds that the trees produce are stable under temperature variations, and it is expected that these dominate the seed bank of the species.

In the warmer environment, large light brown seeds exhibited better germination than those of the other categories. However, in the cooler environment, large dark brown seeds were superior. This evidences differential germinative aptitudes of seeds of different sizes and colors under different temperature regimes.

—End of the English version—



puede relacionarse con la presencia de sustancias inhibitoras en la cubierta seminal.

CONCLUSIONES

C. obtusifolia es una especie que produce semillas de diferentes tamaños y tonalidades. Como en otras especies, las semillas grandes exhibieron una mayor germinación que las pequeñas. En cuanto al color, las café oscuro germinaron bien en ambos regímenes de temperatura, mientras que las café claro redujeron su germinación a la mitad en el régimen de temperatura

más fresco. Dado que las semillas café oscuro son las más abundantes, la mayor parte de las semillas que producen los árboles son estables ante variaciones de temperatura, y se espera que dominen el banco de semillas de la especie.

En el ambiente más cálido las semillas grandes café claro mostraron mayor germinación que las de más categorías. Sin embargo, en el ambiente más fresco, las semillas grandes café oscuro fueron superiores, evidenciando aptitudes diferenciales entre las combinaciones de tamaño y color de semilla para germinar a distintas temperaturas.

LITERATURA CITADA

- Álvarez B., E. 1997. *Cecropia obtusifolia* (Chancarro). In: González S., E., R. Dirzo, y R. C. Vogt (eds). Historia Natural de los Tuxtlas. CONABIO. Instituto de Biología. Instituto de Ecología. México, D. F. pp: 109-114.
- Álvarez B., E., and M. Martínez R. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia* Neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical forest. *J. Ecol.* 80: 275-290.
- Armstrong D. P., and M. Westoby. 1993. Seedling from large seed tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrast. *Ecology* 74: 1092-1100.
- Baskin, C. C., and J. M. Baskin. 2001. Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press. San Diego. 666 p.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedlings survival and growth in *Quercus rugosa* and *Quercus laurina* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* 85: 79-87.
- Bonner, F. T., J. A. Vozzo, W. W. Elam, and S. B. Land Jr. 1994. Tree Seed Technology Training Course. Instructor's Manual. USDA, FS. General Technical Report SO-106. New Orleans, Louisiana, USA. 160 p.
- Burslem, D. F. R. P., and J. Miller. 2001. Seed size, germination and seedling growth rates in three tropical tree species. *J. Trop. For. Sci.* 13: 148-161.
- Cordazzo, C. V. 2002. Effect of seed mass on germination and growth in three dominant species in southern Brazilian coastal dunes. *Braz. J. Bot.* 62: 427-435.
- Debeajun, I., L. Kloosterziel M., and M. Koorneef. 2002. Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 122: 304-414.
- Duran, J. M., and N. Retamal. 1989. Coat structure and regulation of dormancy in *Sinapis arvensis* L. seeds. *J. Plant Physiol.* 135: 218-222.
- Garrido, J. L., P. J. Rey, y C. M. Herrera. 2005. Fuentes de variación en el tamaño de la semilla de la herbácea perenne *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae). *Ann. Jardín Bot. Madrid* 62: 115-125.
- Halpern, S. L. 2005. Sources and consequences of seed size variation in *Lupinus perennis* (Fabaceae): adaptive and non-adaptive hypothesis. *Am. J. Bot.* 92: 205-213.
- Hendrix, S. D. 1984. Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). *Am. J. Bot.* 71: 795-802.
- Jurado, E., and M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Aust. *J. Ecology* 80: 407-416.
- Khan M., P. B. Cavers, M. Kane, and K. Thompson. 1996. Role of the pigmented seed coat of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) in imbibition, germination and seed persistence. *Seed Sci. Res.* 7: 21-25.
- Krishnaveni, K., and K. Sivasubramanian. 2001. Effect of seed size on seed quality in sunflower cv. Morden. *Madras Agr. J.* 88: 133-134.
- Leishman, M. R., I. J. Wright, A. T. Moles, and M. Westoby. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner, M. (ed). The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CABI Pub. London. pp: 31-57.
- Lobova, A., L. Mori A., S. F. Blanchard, H. Peckham, and C. Dominique P. 2003. *Cecropia* as food resource for bats in French Guiana and the significance of fruits structure in seed dispersal and longevity. *Am. J. Bot.* 90: 388-403.
- Mares D., J. 1994. Mechanism and genetic control of dormancy in wheat. In: Proceedings 1st International Symposium on Plant Dormancy. August 4-6, 1994. Corvallis, OR. pp: 39.
- Mazer, S. J., A. A. Snow, and M. L. Stanton. 1986. Fertilization dynamics and parental effects upon fruit development in *Raphanus raphanistrum*: Consequences for seed size variation. *Am. J. Bot.* 73: 500-511.
- Méndez, M. 1997. Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*. *Int. J. Plant Sci.* 158: 298-305.
- Moegenburg, S. M. 1996. Sabal palmetto seed size-causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- Pennington, T. D., y J. Sarukhán K. 2005. Árboles Tropicales de México. Manual para la Identificación de las Principales Especies. 3ª ed. UNAM-FCE. México, D. F. 523 p.
- Radford, B. J. 1977. Influence of size of achenes sown and depth of mowing on growth and yield of dryland oilseed sunflowers (*Helianthus annuus*) on the Darling Downs. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 17: 489-494.
- Todd, J., and L. O. Vadkin. 1996. Duplications that suppress and deletions that restore expression from a Chalcone synthase multigene family. *Plant Cel.* 8: 687-699.
- van Mólken, T., L. D. Jorritsma-Wienk, P. H. W. van Hoek, and H. de Kroon. 2005. Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis* subsp. *pratensis* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 92: 432-437.
- Vázquez Y., C., and H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytol.* 92: 477-485.
- Weis, M. I. 1982. The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Can. J. Bot.* 60: 1868-1874.
- Zimmerman, J. K., and M. I. Weis. 1983. Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Can. J. Bot.* 61: 2309-2315.