

Germinación y latencia de semillas de *Miconia chartacea* (Melastomataceae), en respuesta a luz, temperatura y hormonas vegetales

Diego F. Escobar Escobar & Victor J. M. Cardoso

Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista (Unesp), Av. 24-A, 1515, Bela Vista, Rio Claro (SP), Brasil; barescoesco@gmail.com, victorjmc@rc.unesp.br

Recibido 26-I-2015. Corregido 15-VI-2015. Aceptado 17-VII-2015.

Abstract: Seed germination and dormancy of *Miconia chartacea* (Melastomataceae) in response to light, temperature and plant hormones. *Miconia chartacea* is a widely distributed tree along both altitudinal and latitudinal gradients in Brazil, and it can be found in seasonal xerophytic vegetation, e.g. Caatinga and Cerrado, and tropical rainforest (e.g. Mata Atlântica), from grassland with scattered trees to mature forest. We studied the germination response of *M. chartacea* seeds to light, temperature, plant hormones and after-ripening at low temperature. Seeds were collected from a Cerrado reserve located in Corumbataí, Sao Paulo State, which characterizes to have a cool dry season from April to September, and a warm wet season from October to March. *M. chartacea* seeds are dispersed in the dry season and exhibited a photoblastic behavior both at constant and alternating temperatures. The germination was decreased at irradiances below 17 $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}$, whereas R: FR ratios below 0.4 reduced the germination rate, but not the germination capacity. The germination-permissive temperatures range from 15 to 35 °C, with an optimum interval from 20 to 25 °C. Germination is not improved by alternating temperature regimes as compared to isothermal treatments. The seeds have a non-deep physiological dormancy, which can be partially overcome either by dry after-ripening at 7 °C for 93 days, or by the 2-chloroethylphosphonic acid treatment. The thermal window within which the seeds germinate was narrower for seeds matured in the rainy to dry season transition period, under warmer conditions, than in the dry season. Cold requirement for dormancy break in seeds of *M. chartacea* can prevent the germination in the winter, allowing the seeds to germinate in the summer under more favorable conditions. The results suggest that seed response to temperature accounts for temporal distribution of germination, of *M. chartacea*, while light predominantly influences the spatial distribution of seedlings, precluding the germination of buried seeds and affecting the germination response to gap size. Rev. Biol. Trop. 63 (4): 1169-1184. Epub 2015 December 01.

Key words: non-pioneer species, photoblastism, Red/far-red, physiological dormancy, after-ripening, ethylene.

El Cerrado es un conjunto de fisionomías de sabana brasilera distribuido principalmente en el centro de Brasil, con áreas periféricas distribuidas al norte, noreste, sur y sureste, extendiéndose a Bolivia y Paraguay (Ferri, 1977; Ratter, Ribeiro, & Bridgewater, 1997). El Cerrado cubre cerca de dos millones de km² del territorio brasilero, representando alrededor del 23 % de la superficie de dicho país (Oliveira-Filho & Ratter, 2002), y presenta una gran variación fisionómica desde pastizales con pocos arbustos hasta bosques con doseles de 12 - 15 m de altura (Ratter et al., 1997). El clima

de esta región es marcadamente estacional, con inviernos secos y fríos de abril a septiembre, y veranos lluviosos y calientes de octubre a marzo (Ratter et al., 1997). Los suelos son profundos, bien drenados, ácidos y pobres en nutrientes (Franco, 2002). Esta combinación de inviernos secos y suelos bien drenados promueve un déficit hídrico en la superficie del suelo (Ratter et al., 1997; Franco, 2002). En sabanas y bosques secos tropicales, el establecimiento y crecimiento de plántulas está limitado principalmente por la disponibilidad de agua en el suelo, restringiendo la germinación

al comienzo de la estación lluviosa (Ray & Brown, 1995; Khurana & Singh, 2001; Franco, 2002; Oliveira, 2008; Silveira, Fernandes, & Lemos-Filho, 2013).

A pesar de las restricciones a la germinación, la reproducción sexual y el establecimiento de plántulas en el Cerrado, así como en otras fisionomías estacionalmente secas, son comunes y envuelven mecanismos adaptados a la estacionalidad climática como latencia y formación de bancos de semillas en el suelo (Labouriau, Valio, & Heringer, 1964; Garwood, 1983; Blakesley et al., 2002; Franco, 2002; Oliveira, 2008). Garwood (1983) encontró una relación entre período de disseminación y latencia en el bosque húmedo tropical de Panamá, responsable por la sincronía de la germinación con el comienzo de la estación lluviosa. En general, semillas dispersadas durante períodos desfavorables para el establecimiento de plántulas, como en la estación seca o tarde en la estación lluviosa, tienden a presentar latencia y germinar al comienzo de la próxima estación lluviosa, mientras que semillas dispersadas en la transición de la estación seca a lluviosa, o en los primeros meses de la estación lluviosa no presentan latencia y germinan en esa estación (Garwood, 1983). Dicha relación entre período de disseminación y latencia también ha sido encontrada en el Cerrado (Oliveira, 2008; Salazar, Goldstein, Franco, & Miralles-Wilhelm, 2011; Silveira et al., 2013), sincronizando la germinación con el comienzo de la estación lluviosa, lo cual permite que las plántulas maximicen el periodo con condiciones ambientales favorables para su establecimiento durante la primera estación de crecimiento.

La selección natural favorece mecanismos que permitan a las semillas percibir condiciones ambientales favorables para la germinación y el establecimiento de plántulas, lo que disminuye la probabilidad de encontrar condiciones desfavorables después de germinadas (Probert, 2000). El momento en el cual germinan las semillas en campo está controlado principalmente por la respuesta de las semillas a la temperatura, lo que sincroniza la germinación con condiciones adecuadas para

el establecimiento de plántulas (Karszen, 1995; Probert, 2000; Allen, Benech-Arnold, Batlla, & Bradford, 2007). La temperatura controla la germinación en campo al regular la latencia primaria, así como la tasa de germinación de semillas sin latencia (Probert, 2000). Los cambios estacionales de temperatura son los principales determinantes de la pérdida de latencia primaria (Bradford, 2002), con la ruptura de latencia por estratificación o posmaduración en seco, dependientes de la temperatura (Baskin & Baskin, 1998; Batlla & Benech-Arnold, 2003). Mientras que la tasa de germinación de semillas no latentes aumenta con la temperatura, desde la temperatura mínima de germinación hasta la óptima, y disminuye de la temperatura óptima hasta la máxima, con umbrales especie específicos (García-Huidobro, Monteith, & Squire, 1982).

La capacidad de las semillas para detectar y responder a diferentes aspectos del ambiente lumínico permite controlar el momento y lugar de la germinación en campo (Pons, 2000; Fenner & Thompson, 2005). La presencia o ausencia de luz indica a las semillas si están próximas a la superficie o enterradas, por otro lado la razón rojo/rojo lejano (R / RL) es un indicador de presencia y tamaño de claros de bosque, i.e. de la densidad del dosel (Milberg, Andersson, & Thompson, 2000; Pons, 2000; Fenner & Thompson, 2005). La respuesta de las semillas a la calidad lumínica (R / RL) varía según el genotipo, razón (R / RL), fotoperiodo y régimen de temperaturas experimentadas durante la maduración y germinación, así como del nivel de latencia (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1990; Orozco-Segovia, Sanchez-Coronado, & Vázquez-Yanes, 1993; Pons, 2000), independientemente del peso de las semillas (Pearson, Burslem, Mullins, & Dalling, 2003). Por otro lado, la respuesta a la presencia/ausencia de luz (fotoblastismo) está relacionada con el peso de las semillas y la capacidad de emergencia bajo enterramiento, con una menor dependencia a la luz a medida que aumenta el peso de las semillas (Grime et al., 1981; Pearson, Burslem, Mullins, & Dalling, 2002), independientemente del nivel

de latencia y posición filogenética (Milberg et al., 2000).

Especies con semillas livianas (< 3 mg, bosques semidecíduos tropicales) tienden a tener su germinación inhibida por enterramiento (Souza & Válio, 2001; Pearson et al., 2002), requiriendo de luz (con umbrales especie específicos de razones R / RL bajos, 0.12-0.27) para germinar (Souza & Válio, 2001; Pearson et al., 2003), independientemente de la alternancia de temperatura (Pearson et al., 2003). Por otro lado, especies heliófilas germinan en el sotobosque únicamente cuando se forman claros que aumentan la razón R / RL y tiempo de exposición lumínica, bajo umbrales especie específicos (Vázquez-Yáñez & Orozco-Segovia, 1990; Orozco-Segovia et al., 1993). También hay especies no fotoblásticas, capaces de germinar en la oscuridad y de establecerse en el sotobosque (baja razón R/RL, irradiación solar y fluctuación de temperatura) y son denominadas especies no pioneras (Swaine & Whitmore, 1988). En estas especies, factores intrínsecos como semillas mayores, más pesadas y susceptibles a desecación dificultan o impiden que las semillas sean dispersadas fuera de la comunidad. Mientras que en las especies fotoblásticas, la sobrevivencia del germoplasma durante períodos desfavorables es fundamental para el establecimiento de plántulas y colonización de nuevos territorios (Vázquez-Yáñez & Orozco-Segovia, 1990; Orozco-Segovia et al., 1993).

La posmaduración es un método de ruptura de latencia en el cual semillas maduras son almacenadas en seco bajo temperaturas y períodos especie específicos, que incrementa la sensibilidad de las semillas a factores que promueven la germinación, como luz y giberelinas, amplía la ventana térmica de germinación y aumentan la velocidad del proceso (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006; Iglesias-Fernández, Rodríguez-Gacio, & Matilla, 2011). El requerimiento de posmaduración evita que las semillas germinen bajo condiciones desfavorables para el establecimiento de plántulas, principalmente la baja disponibilidad hídrica (Iglesias-Fernández et al., 2011). En general,

las condiciones que facilitan la posmaduración dependen de las estaciones de dispersión y germinación de la especie. Así, en especies dispersadas en invierno y que germinan en verano, el almacenamiento en seco a baja temperatura tiende a romper la latencia (Batlla & Benech-Arnold, 2003).

La transición de latencia a germinación es controlada por factores ambientales (*e.g.* temperatura, luz, entre otras) y, a nivel endógeno, por hormonas vegetales, como giberelinas, ácido abscísico y etileno. Las giberelinas y el etileno están involucrados en la inducción de la germinación y la ruptura de latencia de numerosas especies (Peng & Harberd, 2002; Corbineau, Xia, Bailly, & El-Maarouf-Bouteau, 2014). La aplicación exógena de giberelinas y/o etileno estimula la germinación de semillas sin latencia, incubadas bajo condiciones no óptimas, y también rompe la latencia primaria (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006; Corbineau et al., 2014). Giberelinas y etileno interactúan en la ruptura de la latencia de semillas, sugiriéndose que el etileno aumenta la producción y sensibilidad a giberelina, lo cual estimula la germinación (Corbineau et al., 2014).

Melastomataceae es la séptima familia más diversa del planeta, con 180 géneros y cerca de 4400 especies distribuidas en todos los países intertropicales y subtropicales (Mendoza & Ramírez, 2006), es la quinta familia más rica en especies y una de la más abundantes en el Cerrado (Jacobi, Carmo, Vincent & Stehmann, 2007; Mendonça et al., 2008). El género *Miconia* es el más diversificado de la familia y se encuentra restringido a la región Neotropical (Mendoza & Ramírez, 2006), y hay unas 250 especies registradas en Brasil (Martins, Semir, Goldenberg, & Martins, 1996). Las semillas maduras de *Miconia* spp. son pequeñas (< 1 mg), presentan relación embrión: semilla cercana a uno, cotiledones foliáceos y carecen de endospermo (Baumgratz, 1985; Forbis, Floyd, & de Queiroz, 2002; Carreira & Zaidan, 2007). Además, presentan fotoblastismo positivo y su germinación es estimulada por el aumento de calidad y cantidad de luz, con umbrales altos de fotoperiodo (1 a 8 h), irradiancia

(> 25 $\mu\text{mol} / \text{m}^2 \cdot \text{s}$) y razón R / RL (> 0.54 fotoequilibrio del fitocromo) (Carreira & Zaidan, 2007; Godoi, Grandis, & Takaki, 2009; Silveira et al., 2013). Además, las especies de *Miconia* difieren en los requerimientos luminosos (Carreira & Zaidan, 2007), pudiéndose presentar partición de nicho regulada por la respuesta a la luz. En la familia Melastomataceae, el porcentaje de emergencia, sobrevivencia y crecimiento de plántulas es mayor en las condiciones luminosas de claros que en las condiciones de sotobosque (Ellison, Denslow, Loiselle, & Brenés, 1993). En relación a la temperatura, la germinación de semillas de *Miconia* spp. ocurre principalmente entre 20 y 30 °C, y las fluctuaciones de temperatura no aumentan el porcentaje ni la velocidad de germinación respecto a temperaturas constantes (Carreira & Zaidan, 2007; Silveira et al., 2013).

Miconia chartacea Triana (Melastomataceae) es un árbol de amplia distribución en Brasil, encontrándose en las regiones noreste, centro-oeste, sureste y sur, de 300 a 1 900 m de altitud, en las formaciones vegetales *Caatinga*, *Cerrado* y *Mata Atlántica* (Goldenberg, 2010), desde pastizales con árboles aislados hasta el interior de bosques en estados avanzados de sucesión (GBIF, 2013; Specieslink, 2013). *M. chartacea* presenta semillas grandes para el género (peso fresco 16 ± 5 mg, $n = 702$), forman bancos de semillas transitorios en el suelo y son dispersadas durante la estación seca en el Cerrado (Escobar, 2014). Esta especie presenta el mayor índice de valor de importancia (IVI = 11.69) para el género en el sitio de estudio (Pinheiro, 2006). Además, es un recurso importante para la avifauna frugívora, debido a que fructifica durante la estación seca, en la cual la disponibilidad de frutos carnosos es baja (Oliveira, 2008).

A pesar de su abundancia, amplia distribución e importancia ecológica, no hay estudios sobre el efecto de la temperatura, condiciones lumínicas y hormonas vegetales en la germinación de esta especie. Por lo tanto, en este trabajo se describe la respuesta germinativa de semillas de *Miconia chartacea* a la luz (fotoperiodo, irradiancia y razón R / RL), temperatura,

posmaduración y reguladores de crecimiento (ácido giberélico y ácido 2-cloroetilfosfónico), con el fin de discutir el papel de estos factores en el control de la germinación de la especie en el ambiente natural y, en el caso de las gibberelinas y el etileno, en la atenuación de la posible latencia y mediación en la respuesta de las semillas a los factores ambientales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio: Los frutos de *Miconia chartacea* se recolectaron en la reserva de Cerrado “Prof. Karl Arens”, municipio Corumbataí, Estado de São Paulo, Brasil (22°15' S - 47° 00' W). La reserva es un remanente de Cerrado con un área de 38.7 ha que incluye una formación de sabana (*cerrado sensu stricto*) y principalmente una formación boscosa (*cerradão*). Desde 1962 no se han registrado incendios en este lugar (Pinheiro, Azevedo, & Monteiro, 2010). El clima es tropical húmedo, con un período seco y frío desde abril hasta septiembre y un período lluvioso y cálido de octubre a marzo. Presenta temperatura y precipitación medias de 22 °C y 1 342 mm, respectivamente, para el período comprendido entre 1941 y 1970 (Pinheiro, 2006). Se recolectó un número indeterminado frutos maduros (morado oscuro y blandos) por árbol, de varios árboles (> 20) a lo largo de un camino que atraviesa la reserva en sentido este-oeste, al final del periodo de colecta se mezclaron los frutos. Los frutos se almacenaron por máximo tres días, a 25 °C bajo luz tenue, hasta extraer las semillas, las cuales fueron extraídas mecánicamente con cedazos de metal bajo luz tenue.

Sensibilidad de las semillas a la luz: Se realizaron tres ensayos, en cada uno fueron utilizadas cinco cajas de Petri de vidrio de 9 cm por tratamiento, y a las que les fueron incluidas 30 semillas cada una; se usó una capa doble de papel filtro como substrato, humedecido con agua destilada. Para determinar si las semillas de *M. chartacea* son fotoblásticas positivas, negativas o indiferentes, se realizó un ensayo donde se evaluó la germinación de semillas

frescas (*i.e.* menos de 7 días de extraídas) colectadas el 15 de abril del 2013, en sala climatizada a temperatura constante de 25 ± 2 °C, y bajo tres condiciones luminosas: fotoperiodo de 12 horas de luz blanca; luz blanca constante y; oscuridad constante. Se usó 25 °C constante, ya que ésta temperatura está en la gama de temperaturas óptimas para especies de *Miconia* en el Cerrado (Carreira & Zaidan, 2007; Silveira et al., 2013), y porque corresponde a la temperatura promedio de la estación lluviosa del área de estudio (CEAPLA/IGCE/UNESP datos climáticos del 2012-2013). La luz blanca se obtuvo con dos lámparas fluorescentes (40 W) con densidad de flujo radiante PAR $\cong 34.4$ $\mu\text{mol} / \text{m}^2\cdot\text{s}$; y la oscuridad, fue conseguida colocando las cajas de Petri dentro de cajas de poliestireno negras (Gerbox). La germinación se registró cada cuatro días en los tratamientos de luz y cada 15 días en el tratamiento de oscuridad, hasta la estabilización de la curva de germinación (90 días). El conteo de semillas germinadas en oscuridad fue realizado con luz verde de seguridad de baja irradiancia. Las semillas que no germinaron bajo oscuridad se transfirieron a luz blanca a 25 °C, y se registró su germinación por 40 días más.

En el segundo ensayo, se sometieron semillas de *M. chartacea* a las irradiancias de 33.7; 29; 24.5; 17; 11 y 6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$, obtenidas conforme el método descrito por Godoi et al. (2009). Como referencia se usó un tratamiento de irradiancia cero (*i.e.* oscuridad). Este ensayo fue hecho en sala climatizada a 25 ± 2 °C, con semillas frescas colectadas el 19 de junio del 2012.

En el tercer ensayo, se evaluó la respuesta germinativa de las semillas bajo las razones R/RL de 1.26; 0.82; 0.4; 0.2; 0.11 y oscuridad, usándose una mesa de gradiente de luz descrita por Godoi et al. (2009) a 20 °C. Las semillas fueron incubadas a 20 °C puesto que en los experimentos de respuesta a la temperatura, descritos a continuación, a 20 °C el porcentaje de germinación tiende a ser el más alto. La razón R/RL fue determinada con espectro-radiómetro (Li-1800, LI-COR). Se usaron semillas frescas colectadas el 15 de mayo 2013,

extraídas bajo luz difusa. Las semillas que no germinaron después de 90 días en la oscuridad, fueron transferidas a luz blanca a 20 °C, para luego registrar su germinación por 40 días más.

Respuesta germinativa de las semillas a la temperatura e interacción luz-temperatura:

Los ensayos se realizaron en germinadoras (Fanem), utilizándose cinco cajas de Petri de vidrio de 9cm por tratamiento, con 30 semillas cada una. Se usó como sustrato una capa doble de papel filtro humedecido con agua destilada. En el primer ensayo, semillas frescas de *M. chartacea* recolectadas el 19 de junio 2012 fueron sometidas a temperaturas constantes de 15, 20, 25, 30, y 35 °C, y dos regímenes de temperaturas alternadas $-15 / 25$ y $20 / 30$ °C– 12 h en cada temperatura, bajo luz blanca constante PAR $\cong 34.4$ $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$.

En el segundo ensayo, semillas de *M. chartacea* se colocaron a germinar en cuatro temperaturas constantes (15, 20, 25 y 35 °C) y tres alternadas (15/30, 15/35 y 20/35 °C) bajo luz blanca (PAR $\cong 34.4$ $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$) y oscuridad constantes. En las temperaturas alternadas las semillas se sometieron por 10 horas a la temperatura más alta, y por 14 h a la temperatura más baja. Este ensayo fue hecho con semillas frescas colectadas el 21 de mayo del 2013.

Respuesta germinativa de las semillas ante hormonas vegetales y posmaduración:

Considerándose el bajo porcentaje de germinación descrito en los anteriores experimentos, se evaluó la respuesta de las semillas a los siguientes tratamientos: agua destilada (control); solución de GA₃ 72.1 $\mu\text{mol}/\text{L}$; solución de GA₃ 144.35 $\mu\text{mol}/\text{L}$; solución de ácido 2-cloroetilfosfónico (CEPA) a 1 730 $\mu\text{mol}/\text{L}$ y solución de ácido 2-cloroetilfosfónico (CEPA) a 3 460 $\mu\text{mol}/\text{L}$. Se probaron dos métodos en todos los tratamientos, (1) semillas inmersas por seis días en las soluciones, tiempo necesario para la estabilización de la curva de imbibición (Escobar, 2014), y (2) semillas irrigadas cada cuatro días con las respectivas soluciones durante todo el experimento. Los ensayos se realizaron en sala climatizada a 25 ± 2 °C, con

luz blanca constante ($PAR \cong 34.4 \mu\text{mol}/\text{m}^2.\text{s}$), en cajas de Petri de vidrio 9 cm, usándose como sustrato capa doble de papel de filtro. Se usaron semillas colectadas el 19 de junio 2012 y almacenadas por 37 días a 25 °C.

Para evaluar la ocurrencia de posmaduración en seco, semillas colectadas el 21 de mayo 2013 y almacenadas por 0, 60, 90 y 120 días, a 25 °C y 7 °C, fueron colocadas para germinar bajo luz blanca constante ($PAR \cong 34.4 \mu\text{mol}/\text{m}^2.\text{s}$) a 25 °C, con cinco repeticiones de 30 semillas cada una, en cajas de Petri de vidrio de 9cm y doble capa de papel filtro como sustrato. Al momento de almacenar las semillas tenían un contenido de humedad ca. de 37 % y fueron almacenadas en frascos herméticos de vidrio que evitan intercambio de humedad con el medio. Para las semillas frescas sin almacenar (día 0) y para aquellas almacenadas a 7 °C por 120 días, se realizaron ensayos de germinación adicionales en las temperaturas de 15, 20, 25, 30, 35 °C, 15/30 °C, 15/35 °C y 20/35 °C bajo luz blanca y oscuridad constantes, en las temperaturas alternadas se usaron ciclos de 12 h para cada temperatura. Además de las pruebas de germinación, fue hecha una prueba de tetrazólio (2, 3, 5 trifenil tetrazolium al 1 %) a 30 °C por 24 h en cada combinación de tiempo y temperatura de almacenamiento, así como en el control, con cuatro repeticiones de 30 semillas cada una.

En todos los ensayos de germinación se utilizaron cinco repeticiones de 30 semillas cada una por tratamiento. El criterio de germinación fue la protrusión de la raíz primaria, seguida de curvatura geotrópica. Los conteos de germinación se hicieron periódicamente, hasta aproximadamente 90 días después de poner las semillas a embeber, cuando la curva de germinación tendía a estabilizarse. A partir del número de semillas germinadas se calculó el porcentaje de germinación (G) a partir de la fórmula $G = (n/N.100) / v.100$, donde: n = número de semillas germinadas; N = número total de semillas; v = porcentaje máximo de semillas viables del lote; el tiempo medio de germinación (T_m) de acuerdo con la ecuación $T_m = \sum n_i t_i / \sum n_i$, donde n_i es el número de

semillas germinado en el intervalo de tiempo t_i ; y velocidad media de germinación (V_m) como $V_m = 1 / T_m$ (Labouriau, 1983). Los porcentajes de germinación fueron transformados a grados con la función arcoseno. Los ensayos con un factor y varios niveles se analizaron con análisis de varianza de una vía (ANOVA) o con Kruskal-Wallis conforme la naturaleza de los datos; ensayos con dos factores se analizaron con ANOVA de dos vías. Se usó prueba Tukey o Dunnet para comparación post-hoc con $\alpha = 0.05$, cuando los ANOVA detectaron diferencias significativas ($p \leq 0.05$). La variación del porcentaje y velocidad de germinación en función del tiempo y condiciones de almacenamiento también se analizó con la prueba F de comparación de rectas (Sokal & Rohlf, 1995). La variación del porcentaje de germinación conforme la irradiancia fue descrita por regresión probit (Finney, 1952). Además de las pruebas ANOVA, se hizo un test de Scheffé para comparar los tiempos medios de germinación agrupando las razones R/RL en tres condiciones luminosas: lugar abierto, que incluye las razones R/RL 1.26 y 0.8; lugar intermedio, para la razón 0.4; y lugar con dosel denso, englobando las razones 0.2 y 0.11.

RESULTADOS

Sensibilidad de las semillas a la luz: Los porcentajes de germinación de las semillas incubadas a 25 °C bajo luz blanca constante y fotoperiodo 12/12h no difirieron significativamente (Mann-Whitney, $p = 0.28$), mientras que las semillas incubadas bajo oscuridad germinaron en porcentaje significativamente menor (Mann-Whitney, $p = 0.004$); esto sugiere que *M. chartacea* presenta fotoblastismo positivo a 25°C. La velocidad media de germinación no difirió entre semillas incubadas bajo luz blanca constante y fotoperiodo 12 h/12 h (T - Student, $p = 0.402$, Cuadro 1). Las semillas embebidas en oscuridad a 25 °C por 90 días y transferidas para luz blanca constante germinaron en porcentajes altos como las semillas incubadas directamente bajo luz blanca constante o fotoperiodo 12/12 h (Kruskal - Wallis, $p = 0.162$,

CUADRO 1

Respuesta germinativa de semillas de *M. chartacea* incubadas por 90 días a 25 °C en diferentes condiciones luminosas (Media ± desviación estándar)

TABLE 1

Germination response of *Miconia chartacea* seeds incubed for 90 days at 25 °C under different light conditions (mean ± SD)

Condición luminosa	Germinación (%)	Velocidad media de germinación (1/día)
Luz blanca constante	72.7 ± 23.18 a	0.028 ± 0.004 a
12h luz/12h oscuro	60 ± 8.13 a	0.026 ± 0.004 a
Oscuro	3.64 ± 4.98 b	n.e.
Oscuro* luz blanca	55.23 ± 11.11 a	0.076 ± 0.034 b

Letras diferentes indican diferencias altamente significativas ($p < 0.01$). n.e.= no estimado. *90 días en oscuridad y después transferidas a luz blanca.

Different letters indicate highly significant differences ($p < 0.01$). n.e.= not estimated. *90 days in the dark and then transferred to white light.

Cuadro 1). La velocidad media de germinación fue mayor en las semillas embebidas en oscuridad y transferidas a luz blanca que en los tratamientos con luz blanca constante y fotoperiodo 12 h/12 h (ANOVA, $p = 0.001$; Tukey, $p < 0.05$, Cuadro 1).

La cantidad de luz afectó significativamente el porcentaje de germinación (regresión probit, $p < 0.001$, $R^2 = 0.861$, Fig. 1). De tal forma, que el porcentaje de germinación aumentó desde la irradiancia cero (oscuro) hasta 24.5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, en la cual se estabilizó

(Fig. 1). La velocidad media de germinación no difirió con relación a la irradiancia (ANOVA, $p = 0.082$) y varió en torno a $0.026 \pm 0.007/\text{día}$ (promedio ± desviación estándar).

La razón R/RL no afectó de forma significativa el porcentaje de germinación (ANOVA, $p=0.476$), que varió alrededor de $46.3 \pm 17.6\%$ (Fig. 2). Por otro lado, las semillas incubadas en oscuridad germinaron en porcentajes mucho menores ($1.25 \pm 2.8\%$) que en cualquier razón R/RL probada (ANOVA, $p < 0.001$, Tukey, $p < 0.05$). La velocidad media de germinación

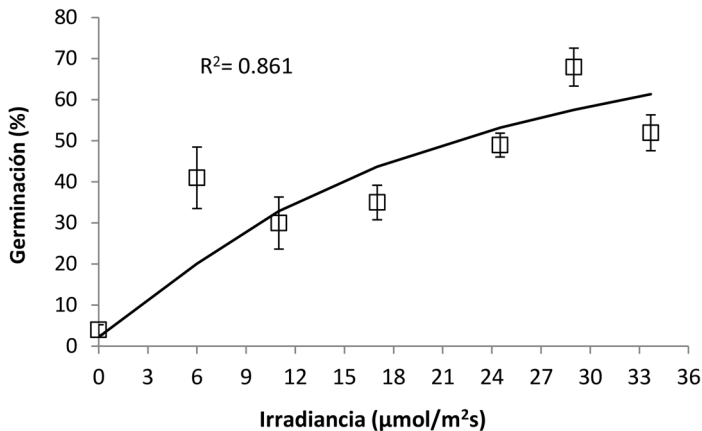


Fig. 1. Porcentaje de germinación de semillas de *M. chartacea*, incubadas a 25 °C en diferentes irradiancias. Cuadros blancos representan la media, líneas verticales el error estándar y línea continua representa el modelo probit = $5 + (\log \text{Irradiancia} - 1.34) / 0.66$.

Fig. 1. Germinability of *M. chartacea* seeds incubated at 25 °C under different irradiancies. Vertical lines represent standard error. Solid line represents the model: probit = $5 + (\log \text{Irradiance} - 1.34) / 0.66$.

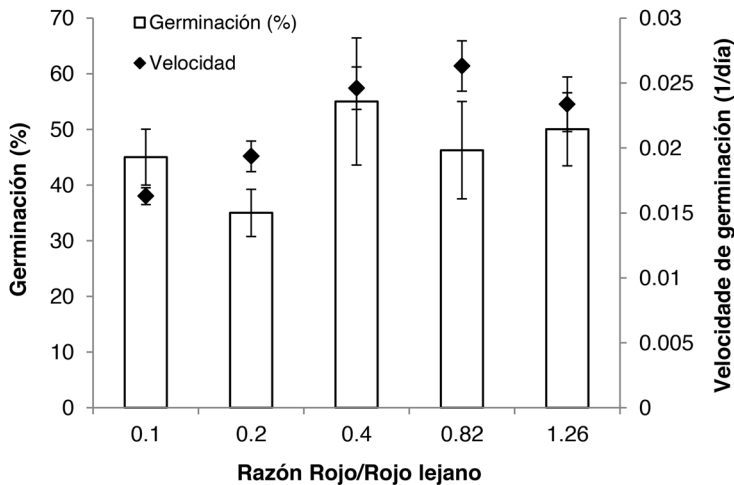


Fig. 2. Porcentaje y velocidad media de germinación de semillas de *M. chartacea* incubadas a 20 °C durante 90 días bajo diferentes razones R/RL. Líneas verticales error estándar.

Fig. 2. Germinability and germination rate of *M. chartacea* seeds incubated at 20 °C for 90 days under different Red/far-red ratios. Vertical lines represent standard error.

aumentó significativamente con la razón R/RL (ANOVA, $p < 0.001$, Tukey, $p < 0.05$, Fig. 2). Así, la velocidad de germinación aumentó de 0.0159 /día en la razón R / RL 0.11 hasta 0.0246 / día en la razón 0.4, y quedó relativamente estable hasta llegar a condiciones luminosas similares a las de lugares abiertos (1.26 R/RL) (Fig. 2). Conforme al test de Scheffé, en la condición luminosa “dosel denso” la velocidad media de germinación fue significativamente menor ($p < 0.01$) que en las condiciones “abierto” e “intermedio”, y entre estas últimas no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$).

Al transferir las semillas incubadas en oscuridad a luz blanca a 20°C, el porcentaje de germinación fue similar (41.41 ± 15.47 %) al de las semillas incubadas en las diferentes razones R/RL (ANOVA, $p = 0.541$). Por otro lado, la velocidad media de germinación (0.044 ± 0.004 /día) fue significativamente mayor en las semillas incubadas en oscuridad y transferidas a luz que en las semillas mantenidas en las diferentes razones R/RL (ANOVA, $p < 0.001$, Tukey, $p < 0.05$).

Respuesta germinativa de las semillas a la temperatura e interacción luz-temperatura: El porcentaje de germinación a 20°C fue

significativamente mayor en comparación con las temperaturas 15 y 35 °C (Mann-Whitney, $p = 0.027$, Fig. 3A), mas no difirió significativamente de las semillas incubadas a 25, 30, 15/25 e 20/30°C. La velocidad media de germinación tendió a aumentar con la temperatura en la faja de 15 a 25 °C, con valores máximos a 25, 30 y 35 °C constantes, que no difieren del régimen térmico alternante (15/25 y 20/30 °C). Además de la temperatura (ANOVA de dos vías, $p < 0.001$), la luz (ANOVA de dos vías, $p < 0.001$), y la interacción entre la luz y la temperatura (ANOVA de dos vías, $p < 0.001$) controlan la germinación de las semillas de *M. chartacea*. Así, las semillas incubadas en oscuridad, germinaron en porcentajes muy bajos (2.2 ± 3 %), que no difieren de cero, tanto en temperaturas constantes como en alternantes (Fig. 3B). Por otro lado, los mayores porcentajes de germinación fueron alcanzados en semillas incubadas bajo luz blanca constante a 20 y 25 °C (Fig. 3B).

Respuesta germinativa de las semillas ante hormonas vegetales y posmaduración: Método de aplicación de hormonas (ANOVA de dos vías, $p > 0.16$) e interacción entre método y hormonas (ANOVA de dos vías, $p > 0.17$)

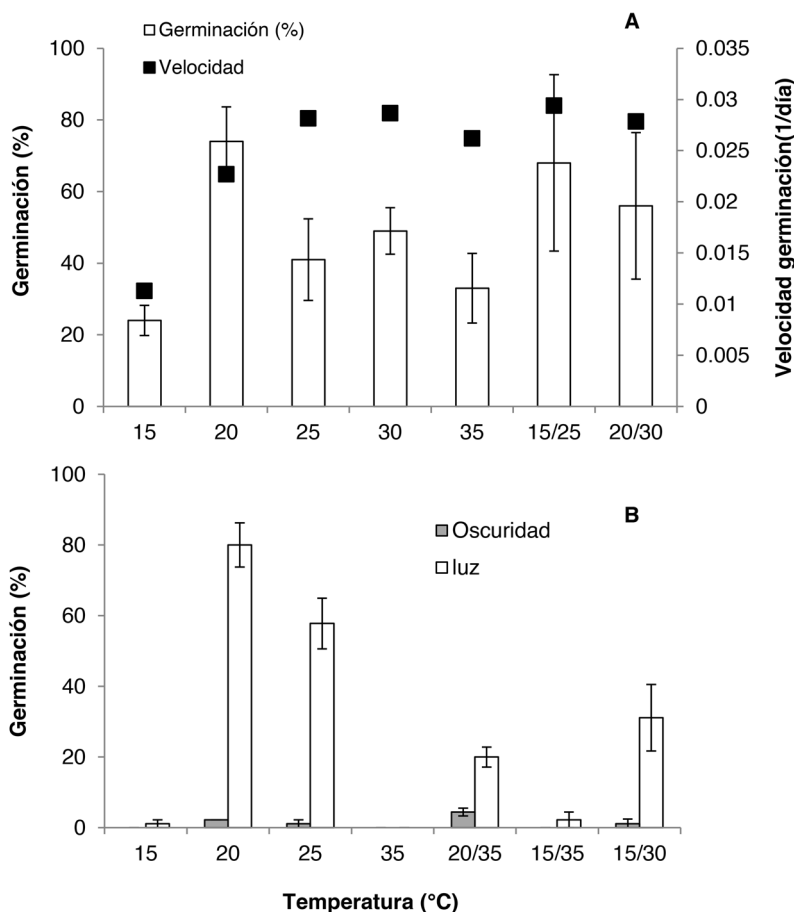


Fig. 3. Dependencia de la temperatura en el porcentaje y velocidad de germinación de semillas de *M. chartacea* recolectadas en junio 2012 incubadas bajo luz blanca constante por 90 días (A). Porcentaje de germinación de semillas recolectadas en mayo 2013 incubadas por 90 días bajo luz blanca y oscuridad constantes (B). Líneas verticales indican el error estándar.

Fig. 3. Temperature dependence on the germinability and germination rate of *M. chartacea* seeds collected in June, 2012 (A). Germinability of seeds collected in May, 2013 incubated for 90 days under white light and darkness (B). Vertical lines indicate standard error.

no afectaron significativamente el porcentaje ni la velocidad media de germinación. Únicamente el etileno a 1 730 $\mu\text{mol/L}$ y 3 460 $\mu\text{mol/L}$ promovió el porcentaje de germinación con relación al control en agua destilada (Dunnett, $p < 0.001$, Fig. 4), mientras que la velocidad media de germinación no fue afectada significativamente por las hormonas (ANOVA de dos vías, $p = 0.237$) y varió entorno de 0.024 ± 0.004 día.

Viabilidad, porcentaje y velocidad de germinación de las semillas fueron afectados por el tiempo y la temperatura de almacenamiento,

de tal forma que el almacenamiento a 25 °C lleva a una disminución en estas variables (Regresión lineal, $p < 0.01$, Cuadro 2), mientras que estas variables no se afectaron en las semillas almacenadas a 7 °C (Regresión lineal, $p > 0.28$, Cuadro 2).

El almacenamiento de las semillas por 120 días a 7 °C aumentó significativamente porcentaje y velocidad media de germinación a 15 °C, y la velocidad media de germinación a 20 °C en relación a semillas frescas (Tukey, $p < 0.001$, Fig. 5). Los datos de las semillas frescas (no almacenadas) incubadas a 30 °C

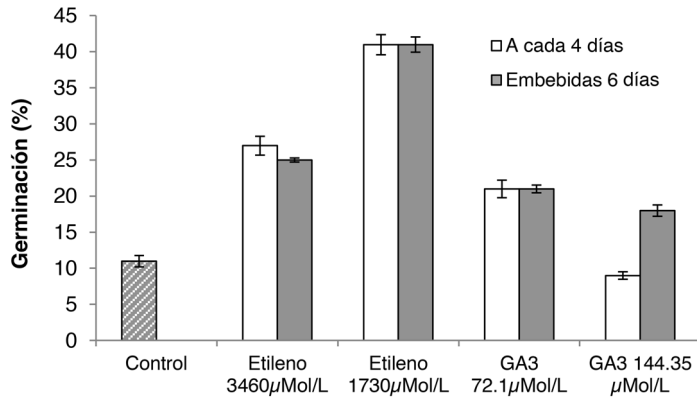


Fig. 4. Porcentaje de germinación de semillas de *M. chartacea* conforme diferentes hormonas vegetales, aplicados cada cuatro días, una única vez por 6 días directos y semillas sin tratar (control). Semillas sin tratar. Líneas verticales error estándar.

Fig. 4. Germinability of *M. chartacea* seeds under different plant hormones, applied to every four days or over six days, and untreated seeds (control). The vertical lines indicate the standard error.

se perdieron por fallas en la incubadora; por otro lado a 35 °C, la germinación fue nula en semillas almacenadas y frescas. El porcentaje de germinación en los regímenes de temperatura alternada analizados, no se afectó significativamente por el almacenamiento (Tukey, $p > 0.279$), mientras que la velocidad de germinación fue mayor en semillas almacenadas (Tukey, $p < 0.01$, Fig. 5).

El porcentaje de germinación en la oscuridad fue muy bajo ($< 5\%$) tanto para las semillas almacenadas en seco a 7 °C por 120

días, como para las semillas sin almacenar, en las temperaturas de incubación constantes y alternantes, y no difirieron significativamente (Kruskal - Wallis, $p = 0.277$). Por tanto, el almacenamiento en seco a 7 °C no alteró el requerimiento luminoso de las semillas de *M. chartacea* (datos no presentados).

DISCUSIÓN

Las semillas de *Miconia chartacea*, así como las de otras especies dentro de la familia

CUADRO 2

Viabilidad, porcentaje y velocidad de germinación de semillas de *M. chartacea* conforme temperatura y tiempo de almacenamiento (Media \pm desviación estándar)

TABLE 2

Viability, germinability and germination rate of *M. chartacea* seeds in response to temperature and storage time (Mean \pm SD)

Temperatura	Tiempo (meses)	Viabilidad (%)	Germinación (%)	Velocidad (1/día)
Control	0	55 \pm 7.9 a	57.78 \pm 7.2 a	0.030 \pm 0.001 a
25 °C	2	53.33 \pm 9.8 a	34.44 \pm 6.2 b	0.024 \pm 0.004 b
	3	44.17 \pm 8.8 b	31.11 \pm 4.2 b	0.023 \pm 0.007 b
	4	16.72 \pm 16.72 c	12.22 \pm 3.2 c	0.017 \pm 0.002 c
	7 °C	2	41 \pm 7.2 a	61.11 \pm 8.4 a
7 °C	3	54.17 \pm 8.3 a	46.67 \pm 7.2 a	0.031 \pm 0.006 a
	4	44.43 \pm 18.9 a	65.56 \pm 4.1 a	0.028 \pm 0.006 a

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Different letters indicate highly significant differences ($p < 0.05$).

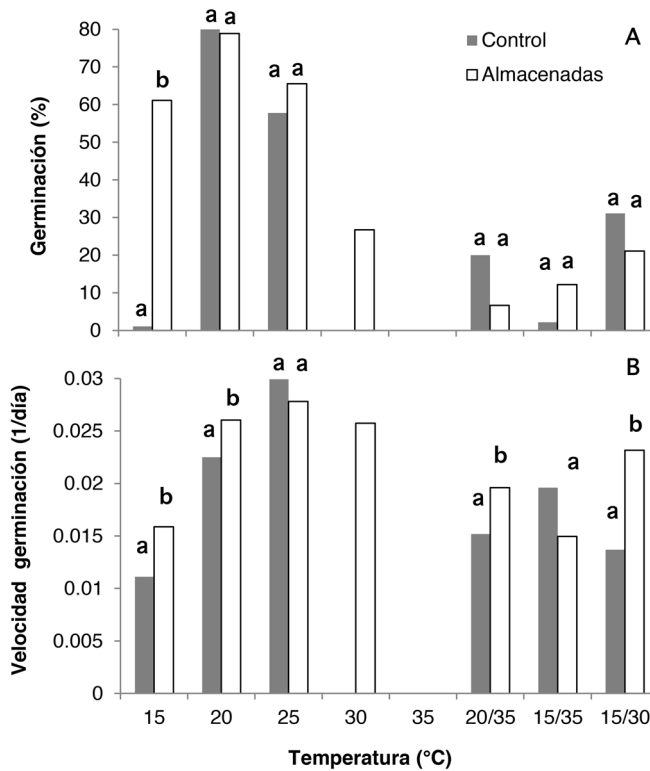


Fig. 5. Porcentajes (A) y velocidades de germinación (B) de semillas de *M. chartacea* almacenadas en seco a 7 °C por 120 días y sin almacenar (control) incubadas bajo diferentes temperaturas. Líneas indican error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey, $p < 0.01$). Los datos de las semillas frescas (control) incubadas a 30 °C se perdieron por fallas de la incubadora.

Fig. 5. Germinability (A) and germination rate (B) of *M. chartacea* dry seeds stored at 7 °C for 120 days and non-stored (control) incubated at different temperatures. Lines indicate standard error. Different letters indicate significant differences (Tukey, $p < 0.01$). Data from fresh seeds (control) incubated at 30 °C were lost due to failures of the incubator.

Melastomataceae, requieren luz para germinar (Ellison et al., 1993; Silveira et al., 2013). En esta especie, el comportamiento fotoblástico puede evitar que las semillas enterradas germinen, ya que, en el caso de semillas pequeñas, la germinación bajo enterramiento podría causar la muerte de las plántulas por insuficiencia de energía metabólica para alcanzar la superficie del suelo (Fenner & Thompson, 2005). Respecto al grupo ecológico (*sensu* Swaine & Whitmore, 1988), *M. chartacea* no se comporta como una especie pionera, puesto que sus semillas consiguen germinar desde condiciones luminosas típicas de sotobosque (0.11 R / RL), hasta condiciones de lugares abiertos (1.26 R / RL). Lo anterior fue corroborado por el patrón

de distribución espacial de *M. chartacea*, pues su índice de valor de importancia aumentó de 5.62 a 16.16 en hábitats con doseles abiertos a hábitats con doseles más densos (*Cerrado s.s.* para *Cerradão*), y la densidad de individuos aumentó con la cantidad de materia orgánica del suelo (Pinheiro, 2006). Además, los individuos de *M. chartacea* se distribuyen de forma aleatoria respecto a la disponibilidad de luz (*i.e.* sotobosque, claros y bordes), siendo capaces de desarrollarse en condiciones de baja disponibilidad de luz solar directa (Higuchi, Silva, van den Berg & Pifano, 2011). Las respuestas de las semillas de *M. chartacea* a la luz confirman que el fotoblastismo está relacionado con la capacidad de germinar bajo enterramiento y no

con el grupo ecológico (Souza & Válio, 2001, Pearson et al., 2003).

La respuesta de las semillas de *M. chartacea* a diferentes irradiancias y razones R / RL, indican que las mismas son capaces de germinar bajo una amplia gama de condiciones luminosas, desde sotobosque con dosel denso (0.11-0.22 R/RL) y pequeños claros de bosque (0.4 R / RL), hasta lugares abiertos (0.8-1.12 R/RL). Estos resultados difieren de los encontrados en las especies pioneras *Miconia albicans*, *M. rubiginosa*, *M. theaezans* en el Cerrado, así como pioneras en otras formaciones vegetales *Piper auritum* Kunth, *Cecropia obtusifolia* Bertol., *Piper umbellatum* L., cuya germinación es baja (20 - 50 %) en condiciones luminosas de sotobosque (Vazquez-Yanes & Smith 1982; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1990; Orozco-Segovia et al., 1993; Carreira & Zaidan, 2007; Godoi et al., 2009). Por otro lado, *Miconia argentea* (Sw.) DC, una especie que se establece en el sotobosque y pequeños claros del bosque lluvioso tropical, presenta un umbral de razón R / RL bajo (0.12) similar a *M. chartacea* (Pearson et al., 2003).

Aunque las semillas de *M. chartacea* germinan bajo una amplia gama de condiciones luminosas, el porcentaje de germinación disminuye a partir de irradiancias inferiores a 17 $\mu\text{mol} / \text{m}^2 \cdot \text{s}$, así como de la velocidad media de germinación en las razones 0.11 y 0.2 R / RL, lo que indica que estas semillas son sensibles a variaciones de cantidad y calidad de luz. Si bien pueden germinar en porcentajes relativamente altos bajo condiciones luminosas de sotobosque, la germinación es favorecida con la apertura del dosel. Este aumento de la germinación en condiciones luminosas de claros es una característica común en la familia Melastomataceae (Ellison et al., 1993; Carreira & Zaidan, 2007; Godoi et al., 2009; Silveira et al., 2013).

La sensibilidad de las semillas de *M. chartacea* al ambiente luminoso permite que la germinación ocurra en lugares favorables para el establecimiento de las plántulas, lo que evita la germinación cuando las semillas están enterradas, y la favorece a medida que

aumenta la abertura de dosel, lo que posibilita la germinación desde sotobosque (razones R/RL bajas) hasta lugares abiertos (razones R/RL altas). La sensibilidad de las semillas a la calidad (razón R/RL) y cantidad de la luz es especie-específica, observándose una amplia gama de requerimientos luminosos para la germinación en el género *Miconia* (Ellison et al., 1993; Carreira & Zaidan, 2007; Godoi et al., 2009). Lo anterior indica que la respuesta de las semillas a la luz puede tener un papel importante en la diferenciación de nicho en el género, y permite la coexistencia de especies de *Miconia*.

Las semillas de *M. chartacea* germinan a temperaturas constantes de 15 a 35 °C, con el mayor porcentaje de germinación a 20 °C y la mayor velocidad media de germinación en las temperaturas de 25 a 30 °C, respuesta similar a la registrada para el género (Carreira & Zaidan, 2007; Silveira et al., 2013). La exposición a dos regímenes de alternancia térmica (15/25 °C y 20/30 °C) no alteró la velocidad de germinación, pero puede tener efecto aditivo sobre la germinación en relación con las temperaturas constantes del mismo par térmico, lo cual diferencia esta especie de las congéneres, en las que fluctuaciones de temperatura no favorecen la germinación en comparación con temperaturas constantes (Carreira & Zaidan, 2007; Silveira et al., 2013).

La amplitud térmica de germinación de las semillas varió conforme el lote, ya que semillas recolectadas el 21 de mayo 2013 no germinaron a 35 °C y la germinación a 15 °C fue de 1.1 %, mientras que semillas colectadas el 19 de junio 2012 germinaron a 35 °C y alcanzaron un 23 % de germinación a 15 °C. Lo anterior sugiere que la respuesta de las semillas de *M. chartacea* a la temperatura está influenciada por las condiciones ambientales experimentadas durante la maduración y, aunque sean necesarios más datos experimentales, sugiere también que el intervalo térmico en el cual las semillas son capaces de germinar es menor en semillas maduras en las condiciones más calientes de la transición de la estación lluviosa a la seca, que en semillas maduras en invierno.

El requerimiento de luz para que germine *M. chartacea*, así como otras especies del género (Silveira et al., 2013), no es substituido por ninguna temperatura constante o alternada. Este comportamiento disminuiría la probabilidad de mortalidad de plántulas por germinar bajo enterramiento, aún con fluctuaciones diarias de temperatura (Carreira & Zaidan, 2007).

Las semillas de *M. chartacea* presentan latencia fisiológica no profunda (*sensu* Baskin & Baskin, 2005), puesto que las semillas maduras presentan tegumento permeable al agua (Escobar, 2014), embrión bien desarrollado, alta relación entre el tamaño del embrión y la semilla (Escobar, 2014), y, finalmente, la latencia puede romperse con almacenamiento en seco (posmaduración) a baja temperatura y, probablemente con etileno. Silveira et al. (2013) reporta latencia fisiológica en cuatro especies de la familia Melastomataceae del *Campo rupestre*, mientras que en hábitats boscosos no hay registros de especies de esta familia con latencia. Sin embargo, Ellison et al. (1993) sugieren que especies de hábitats boscosos de esta familia pueden presentar latencia debido a los bajos porcentajes de germinación de algunas especies.

La relación entre diseminación durante la estación seca y latencia en hábitats estacionales propuesta por Garwood (1983) es común en especies leñosas del *Cerrado* (Salazar et al., 2011), y también aplica para *M. chartacea*. La ruptura de latencia causada por posmaduración a baja temperatura (7 °C), y el aumento de la germinación de semillas de *M. chartacea* almacenadas en el suelo durante el invierno (Escobar & Cardoso, en prep.), sugieren que la temperatura actúa como señal ambiental de la estación. De esta forma, las semillas deben pasar por un período frío (invierno) antes de alcanzar su máxima capacidad germinativa, lo cual disminuiría la probabilidad de que la germinación ocurriera en la transición de la estación lluviosa a seca y durante el invierno, lo cual redundaría en aumento de mortalidad de plántulas debido a desecación y bajas temperaturas.

La germinación de *M. chartacea* bajo luz blanca es promovida por etileno exógeno,

sin embargo, este efecto fue probado en una única temperatura, impidiendo concluir que esta hormona actúe rompiendo la latencia o estimulando la propia germinación, puesto que el etileno está involucrado en ambos procesos en varias especies (Falleri, Muller, & Laroppe, 1997; Feurtado & Kermodé, 2007). En el caso de *M. chartacea*, el etileno podría actuar como mediador de la respuesta positiva de las semillas a posmaduración a temperatura baja (7 °C), ya que la producción de etileno aumenta cuando semillas sometidas a bajas temperaturas son transferidas a temperaturas más calientes (Petruzzelli & Harren, 1997). Consecuentemente, un posible acúmulo de etileno en semillas de *M. chartacea* podría actuar como un indicador fisiológico de que la semilla pasó por un período frío (*i.e.* invierno), permitiendo que germine en el verano bajo temperaturas más calientes y favorables.

El comportamiento fotoblástico de las semillas se mantuvo independientemente de la época de diseminación, posmaduración y régimen térmico durante la germinación, lo cual indica que la temperatura controla cuando ocurre la germinación en campo, es decir, la distribución temporal de emergencia de las plántulas, mientras que la luz controla donde ocurre la germinación (distribución espacial), al limitar la distribución de la germinación en el perfil del suelo en función del enterramiento. La detección de cambios estacionales de temperatura en el suelo sincronizaría la germinación de las semillas de *M. chartacea* con el comienzo de la estación de crecimiento, mientras que la detección de luz, además de evitar la germinación bajo enterramiento, favorecería la germinación en claros de bosque pequeños a grandes.

Este estudio demostró que la temperatura controla la latencia en semillas de *M. chartacea*, sin embargo, son necesarios estudios que consideren el rol de la humedad del suelo como modulador de la respuesta de las semillas a la temperatura (Allen et al., 2007) y como factor de ruptura de latencia, ya que la desecación de las semillas estimula la germinación en esta especie (Escobar & Cardoso, en prep.) y que

el potencial hídrico del suelo varía estacionalmente en el Cerrado.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) do Brasil por el financiamiento de esta investigación, a Massanori Takaki por la ayuda en el laboratorio y a Jhon Alexander Vargas por revisar este manuscrito.

RESUMEN

Miconia chartacea es un árbol con amplia distribución altitudinal y latitudinal en Brasil, que se encuentra desde formaciones vegetales estacionales xerofíticas como *Caatinga* y *Cerrado* hasta bosques pluviales como *Mata Atlántica*, en pastizales con árboles aislados hasta interior de bosques maduros. Fue descrita la respuesta germinativa de las semillas de *M. chartacea* a la luz, temperatura, hormonas vegetales y posmaduración a baja temperatura. Los frutos se recolectaron en la reserva de *Cerrado* "Prof. Karl Arens", en el municipio Corumbataí (San Paulo, Brasil), la cual presenta una estación seca y fría desde abril hasta septiembre y una estación húmeda y caliente de octubre a marzo. Las semillas se dispersaron durante la estación seca, son fotoblásticas positivas bajo temperaturas constantes y variables, la germinación disminuye bajo irradiaciones de luz blanca inferiores a $17 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, la razón rojo/rojo lejano (R/RL) no afectó el porcentaje de germinación, pero la velocidad de germinación aumentó a partir de razones $R/RL \geq 0.4$. Las semillas germinaron en el intervalo térmico de 15 a 35 °C, la temperatura óptima está entre 20 y 25 °C, la alternancia de temperatura no estimuló la germinación respecto a las temperaturas constantes. Las semillas presentaron latencia fisiológica no profunda, la cual fue rota mediante posmaduración durante 93 días a 7 °C y el etileno estimuló la germinación. La gama de temperaturas en la cual germinan las semillas fue menor en las semillas maduras bajo las condiciones más calientes de la transición de la estación lluviosa a seca que las semillas maduras en la estación seca. El requerimiento de un periodo frío para romper latencia disminuye la probabilidad de que las semillas germinen durante el invierno, quedando listas para germinar en el verano. Así, la detección de cambios estacionales de temperatura del suelo y el aumento de sensibilidad a la temperatura después de un periodo de frío son responsables por el control temporal de la germinación de *M. chartacea*, mientras que la respuesta a luz permite que solo germinen las semillas que están en la superficie del suelo, y favorece la germinación en claros de bosque pequeños a grandes.

Palabras clave: especie no pionera, fotoblastismo positivo, rojo/rojo lejano, latencia fisiológica, posmaduración, etileno.

REFERENCIAS

- Allen, P. S., Benech-Arnold, R. L., Batlla, D., & Bradford, K. J. (2007). Modeling of seed dormancy. In K. J. Bradford, & H. Nonogaki (Eds.), *Seed Development, Dormancy and Germination* (pp. 72-112). Oxford: Blackwell Publishing.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego: Academic Press.
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2005). Classification, biogeography and phylogenetic relationships of seed dormancy. In R. D. Smith, J. B. Dickie, S. H. Lington, H. W. Pritchard, & R. J. Probert (Eds.), *Seed conservation: turning science into practice* (pp. 517-544). London: The Royal Botanic Gardens.
- Batlla, D., & Benech-Arnold, R. L. (2003). A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds: Development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. *Seed Science Research*, 13, 55-68.
- Baumgratz, J. F. A. (1985). Morfologia dos frutos e sementes de Melastomataceae brasileiras. *Arquivos do Jardim Botânico RJ*, 27, 113-155.
- Blakesley, D., Elliott, S., Kuarak, C., Navakitbumrung, P., Zangkum, S., & Anusarnsunthorn, V. (2002). Propagating framework tree species to restore seasonally dry tropical forest: implications of seasonal seed dispersal and dormancy. *Forest Ecology and Management*, 164, 31-38.
- Bradford, K. J. (2002). Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, 50, 248-260.
- Carreira, R. C., & Zaidan, L. B. P. (2007). Germinação de sementes de espécies de Melastomataceae de Cerrado sob condições controladas de luz e temperatura. *Hoehnea*, 34(3), 261-269.
- Corbineau, F., Xia, Q., Bailly, C., & El-Maarouf-Bouteau, H. (2014). Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. *Frontiers in Plant Science*, 5(539), 1-13.
- Ellison, A. M., Denslow, J. S., Loiselle, B. A., & Brenés, M. D. (1993). Seed and seedling ecology of Neotropical Melastomataceae. *Ecology*, 74, 1733-1749.
- Escobar, D. F. E. (2014). *Fisiocología de sementes de Miconia chartacea (MELASTOMATACEAE) ocorrente em uma reserva de cerrado, no município de Corumbataí (SP)* (Tesis de maestría). Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil.

- Falleri, E., Muller, C., & Laroppe, E. (1997). Effect of ethephon on dormancy breaking in Beechnuts. In R. H. Ellis, M. Black, A. J. Murdoch, & T. D. Hong (Eds.), *Basic and applied aspects of seed biology. Current plant science and biotechnology in agriculture* (pp. 303-309). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). Germination. In M. Fenner, & K. Thompson (Eds.), *The Ecology of Seeds* (pp. 110-135). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ferri, M. G. (1977). Ecologia dos Cerrados. In IV Simposio Sobre o Cerrado (pp. 15-36). Belo Horizonte: EDUSP.
- Feurtado, J. A., & Kermodé, A. R. (2007). A merging of paths: abscisic acid and hormonal crosstalk in the control of seed dormancy maintenance and alleviation. In K. J. Bradford, & H. Nonogaki (Eds.), *Seed development, dormancy and germination* (Vol. 27, pp. 176-223). Annual Plant Reviews. Oxford: Blackwell Publishing.
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *The New Phytologist*, 171(3), 501-23.
- Finney, D. J. (1952). *Probit Analysis* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- 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.
- Franco, A. C. (2002). Ecophysiology of woody plants. In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (pp. 178-197). New York: Columbia University Press.
- Garcia-Huidobro, J. M., Monteith, J. L., & Squire, G. R. (1982). Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum thyphoides* S. & H.). I. Constant temperature. *Journal Experimental Botany*, 33(133), 288-296.
- Garwood, N. C. (1983). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53, 159-181.
- GBIF. (2013, July). *Global biodiversity information facility*. Retrieved from <http://www.gbif.org/>
- Godoi, S., Grandis, A., & Takaki, M. (2009). A germinação de sementes de *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogniaux (Melastomataceae) é controlada pelo fitocromo. *Naturalia*, 32, 13-22.
- Goldenberg, R. (2010). *Miconia chartacea* in *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Retrieved from <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB009684>
- Grime, J. P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Band, S. R., Mowforth, M. A. G., Neal, A. M., & Shaw, S. (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 69, 1017-1059.
- Higuchi, P., Silva, A. C., van den Berg, E., & Pifano, D. S. (2011). Associações espaciais entre indivíduos de diferentes espécies de *Miconia* spp. RUIZ & PAV. (Melastomataceae). *Revista Árvore*, 35(3), 381-389.
- Iglesias-Fernández, R., Rodríguez-Gacio, M. C., & Matilla, A. J. (2011). Progress in research on dry afterripening. *Seed Science Research*, 21, 69-80.
- Jacobi, C. M., Carmo, F. F., Vincent, R. C., & Stehmann, J. R. (2007). Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity Conservation*, 16, 2185-2200.
- Karssen, C. M. (1995). Hormonal regulation of seed development, dormancy and germination studied by genetic control. In H. Kigel, & G. Galili (Eds.), *Seed Development and Germination* (pp. 333-350). New York: Marcel Dekker.
- 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.
- Labouriau, L. G. (1983). *A Germinação das sementes*. Washington D. C.: Secretaria Geral da Organización dos Estados Americanos.
- Laboriau, L. G., Valio, I. F. M., & Heringer, E. P. (1964). Sobre o sistema reprodutivo das plantas dos cerrados I. *Anais Academia Brasileira Ciências*, 36(4), 449-464.
- Martins, A. B., Semir, J., Goldenberg, R., & Martins, E. O. (1996). Gênero *Miconia* Ruiz and Pav. (Melastomataceae) no Estado de São Paulo. *Acta Botanica Brasílica*, 10, 267-316.
- Mendonça, R. C., Felfili, J. M., Walter, B. M. T., Silva Jr., M. C., Rezende, A. V., Filgueiras, T. S., ... Fagg, C. W. (2008). Flora Vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In S. M. Sano, S. P. Almeida, & J. F. Ribeiro (Eds.), *Cerrado: ecologia e flora* (pp. 421-1279). Embrapa Cerrados: Brasília.
- Mendoza, H. & Ramírez, B. (2006). *Guía ilustrada de géneros Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad del Cauca.
- Milberg, P., Andersson, L., & Thompson, K. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10, 99-104.
- Oliveira, P. E. (2008). Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In S. M. Sano, & S. P. Almeida. (Eds.), *Cerrado: ambiente e flora* (pp. 169-192). Planaltina: EMBRAPA-CPAC.

- Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (pp. 91-120). Washington: Columbia University Press.
- Orozco-Segovia, A., Sanchez-Coronado, M. E., & Vázquez-Yanes, C. (1993). Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology*, 7(4), 95-402.
- Pearson, T. R. H., Burslem, D. F. R. P., Mullins, C. E., & Dalling, J. W. (2002). Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, 83, 2798-2807.
- Pearson, T. R. H., Burslem, D. F. R. P., Mullins, C. E., & Dalling, J. W. (2003). Functional significance of photoblastic germination in neotropical pioneer trees: a seed's eye view. *Functional Ecology*, 17, 394-402.
- Peng, J., & Harberd, N. P. (2002). The role of GA-mediated signalling in the control of seed germination. *Current Opinion in Plant Biology*, 5, 376-381.
- Petruzzelli, L., & Harren, F. (1997). Alleviation of chilling injury by ethephon in pea seeds. In R. H. Ellis, M. Black, A. J. Murdoch, & T. D. Hong (Eds.), *Basic and applied aspects of seed biology. Current plant science and biotechnology in agriculture* (Vol. 30, pp. 569-576). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Pinheiro, M. H. O. (2006). *Composição e estrutura de uma comunidade savânica em gradiente topográfico no município de Corumbataí (SP, Brasil)* (Tesis doctoral). Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil.
- Pinheiro, M. H. O., Azevedo, T. S. De, & Monteiro, R. (2010). Spatial-temporal distribution of fire-protected savanna physiognomies in Southeastern Brazil. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 82(2), 379-95.
- Pons, T. L. (2000). Seed responses to light. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed., pp. 237-260). Wallingford: CABI Publishing.
- Probert, R. J. (2000). The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (pp. 261-292). Wallingford: CABI Publishing.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., & Bridgewater, S. (1997). The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80(3), 223-230.
- Ray, G. J., & Brown, B. J. (1995). Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology*, 3, 86-94.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2011). Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistence in soil seed-banks, control recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research*, 21, 103-116.
- Silveira, F. A. O., Fernandes, G. W., & Lemos-Filho, J. (2013). Seed and Seedling Ecophysiology of Neotropical Melastomataceae: Implications for Conservation and Restoration of Savannas and Rainforests. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 99(1), 82-99.
- Specieslink. (2013, July). Species link. Retrieved from <http://smlink.cria.org.br/index?criaLANG=pt>
- Sokal, R. R., & Rolf, F. J. (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research* (3rd ed.). New York: W.H. Freeman.
- Souza, R. P., & Válio, I. F. M. (2001). Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian Tropical tree species differing in successional status. *Biotropica*, 33(3), 447-457.
- Swaine, M. D., & Whitmore, T. C. (1988). On the definition of ecological species groups in Tropical Rain Forests. *Vegetatio*, 75(1/2), 81-86.
- Vázquez-Yánes, C., & Orozco-Segovia, A. (1990). Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia*, 83(2), 171-175.