



Germinación de semillas del árbol neotropical *Bernoullia flammea* (Malvaceae, Bombacoideae) y descripción de su plántula

Germination of seeds of the Neotropical tree *Bernoullia flammea* (Malvaceae, Bombacoideae) and description of its seedling

Diego Aguilar-Sandí^{1,3}  y Mauricio Fernández Otárola² 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Bernoullia flammea* es una especie de árbol nativa del Neotrópico para la que no se ha evaluado la capacidad germinativa de las semillas ni se ha descrito la morfología de las plántulas. Para suplir esa carencia de información, en este trabajo se evaluó la germinación de semillas en condiciones de iluminación con diferentes tiempos de almacenamiento y la germinación en oscuridad. Además, se describe la morfología macroscópica de la plántula.

Métodos: Los frutos se recolectaron en Costa Rica y se almacenaron a temperatura ambiente (ca. 24 °C). La capacidad germinativa de las semillas se evaluó mediante dos experimentos: (i) efecto del tiempo de almacenamiento en la germinación y (ii) efecto de la ausencia de luz en la germinación. Las plántulas obtenidas se describieron con base en literatura especializada, desde que la radícula emergió y hasta los tres meses de edad.

Resultados clave: El porcentaje inicial de germinación fue mayor en semillas con ocho meses de almacenamiento que en semillas con dos meses, pero no hubo diferencias en el porcentaje final de germinación, tiempo medio de germinación ni en la tasa de germinación entre ambos grupos. Tampoco hubo diferencias en el porcentaje final de germinación de las semillas que germinaron en oscuridad con respecto a las que lo hicieron en condiciones de iluminación. La germinación es epigea y fanerocotilar. Las plántulas presentan cotiledones opuestos, cordados y fotosintéticos, eófilos alternos de morfología variable, estipulas deciduas y ausencia de indumento.

Conclusiones: Las semillas de *B. flammea* son quiescentes, mantienen la viabilidad al menos por ocho meses, no requieren de luz para germinar y las plántulas se pueden diferenciar de otras bombacoides con base en la morfología de los eófilos.

Palabras clave: árboles tropicales, Bernoullieae, Costa Rica, quiescencia, yuco.

Abstract:

Background and Aims: *Bernoullia flammea* is a tree species native to the Neotropics for which the germination capacity of the seeds has not been assessed nor the morphology of its seedlings has been described. To fill this information gap, in this work the germination of seeds under light conditions with different storage times and germination in darkness were evaluated. In addition, the macroscopic morphology of the seedling was described.

Methods: The fruits were collected in Costa Rica and stored at room temperature (ca. 24 °C). The germination capacity of the seeds was evaluated through two experiments: (i) effect of storage time on germination and (ii) effect of the absence of light on germination. The seedlings obtained were described based on specialized literature from the emergence of the radicle until three months of age.

Key results: The initial germination percentage was higher in seeds with eight months of storage than in seeds with two months, but there were no differences in the final percentage of germination, mean germination time nor in the germination rate between both groups. There were also no differences in the final germination percentage of the seeds that germinated in darkness compared to those that germinated in light conditions. Germination is epigeal and phanerocotylar. The seedlings have opposite, cordate, and photosynthetic cotyledons, alternate eophylls of variable morphology, deciduous stipules, and absence of indumentum.

Conclusions: The seeds of *B. flammea* are quiescent, maintain viability for at least eight months, do not require light to germinate, and seedlings can be differentiated from other bombacoids based on the morphology of the eophylls.

Key words: Bernoullieae, Costa Rica, quiescence, tropical trees, yuco.

¹Universidad de Costa Rica, Programa de Posgrado en Biología, Apdo. postal 11501 San Pedro, San José, Costa Rica.

²Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología y Centro de Investigación en Biodiversidad y Ecología Tropical (CIBET), Apdo. postal 11501-2060 San José, Costa Rica.

³Autor para la correspondencia: dd.10306@gmail.com

Recibido: 1 de marzo de 2024.

Revisado: 2 de agosto de 2024.

Aceptado por Moisés Méndez Toribio: 13 de noviembre de 2024.

Publicado Primero en línea: 25 de noviembre de 2024.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 131(2024).

Citar como: Aguilar-Sandí, D. y M. Fernández Otárola. 2024. Germinación de semillas del árbol neotropical *Bernoullia flammea* (Malvaceae, Bombacoideae) y descripción de su plántula. Acta Botanica Mexicana 131: e2330. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2330>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

La subfamilia Bombacoideae (Malvaceae) está compuesta por cerca de 160 especies de árboles que se clasifican en 17 géneros y tres tribus (Carvalho-Sobrinho et al., 2016). La mayoría de las especies son nativas del Neotrópico y tienen reconocida importancia ecológica, económica y cultural, como *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Pachira aquatica* Aubl. y *Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand (Zidar y Elisens, 2009; Carvalho-Sobrinho et al., 2016; Das et al., 2021). De las tres tribus, Bernoullieae incluye tres géneros, *Bernoullia* Oliv., *Gyranthera* Pittier y *Huberodendron* Ducke, cercanamente emparentados debido a la presencia de inflorescencias escorpioides, cápsulas loculicidas leñosas y semillas aladas (Carvalho-Sobrinho et al., 2016). Hasta el momento, *Bernoullia* consta de tres especies: *B. jaliscana* Miranda & McVaugh, endémica de México, *B. uribeana* Cuatrec., endémica de Colombia, y *B. flammea* Oliv., presente desde el sur de México hasta Panamá (Fernández-Alonso et al., 2016; Villaseñor, 2016; Cascante-Marín, 2020).

Bernoullia flammea es una especie rara de árbol que llega a alcanzar 40 metros de altura, presenta troncos sin agujones y gambas cortas, estípulas deciduas, hojas alternas, digitado-compuestas con cinco a siete folíolos, inflorescencias escorpioides anaranjadas, flores anaranjadas bisexuales y pentámeras con un tubo estaminal aplanado y exerto, frutos capsulares con cinco valvas, fusiformes, leñosos y dehiscentes, y semillas aladas (Fig. 1; Holdridge y Poveda, 1975; Cascante-Marín, 2020). En México estos árboles se conocen como cosanté, plantanillo, palo de tortilla, palo de calabaza o palo de corcho (Avendaño, 1998). En Costa Rica se conocen como queso fresco, chiverrón, chiverrillo, tayo, yuco o yucón (Fournier y García, 1998; León y Poveda, 1999; datos propios); mientras que en Guatemala como amapola (Mutchnick y McCarthy, 1997) y en Belice como pumpkin tree (Bridgewater et al., 2006). Los árboles floreados tienen potencial como ornamentales (León y Poveda, 1999). La madera se utiliza como leña y para hacer enchapados en México (Avendaño, 1998; Pietersen et al., 2018). Las semillas son comestibles (Diego-Pérez y Gómez, 2013; datos propios) y en Guatemala se fuma el humo que se

obtiene al quemarlas (Das et al., 2021). Además, se sabe que es una especie no pionera que dispersa sus semillas mediante anemocoria (Ibarra-Manríquez et al., 1991; Martínez-Garza et al., 2016; Guzmán-Luna y Martínez-Garza, 2016; Beltrán et al., 2022).

Las investigaciones con *B. flammea* son escasas y se han llevado a cabo principalmente en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, en Veracruz (México), y en Costa Rica. En Los Tuxtlas los estudios se han enfocado en ecofisiología, fenología, restauración ecológica e interacciones con avifauna (Toledo, 1975, 1977; Ibarra-Manríquez et al., 1991; Martínez-Garza et al., 2011, 2016; Guzmán-Luna y Martínez-Garza, 2016; Beltrán et al., 2022), mientras que en Costa Rica en fenología, taxonomía y polinización por aves (Lobo et al., 2008; Alvarado Quesada et al., 2012; Cascante-Marín, 2020). Sin embargo, hasta ahora no se ha evaluado la capacidad germinativa de las semillas ni se ha descrito la morfología de las plántulas de esta especie. En general, tanto la germinación como el desarrollo de las plántulas son etapas del ciclo de vida críticas y poco conocidas en especies de árboles tropicales (Rajjou et al., 2012; Ley y Chacón, 2017).

Si bien *B. flammea* está clasificada en la categoría de “Preocupación Menor” de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (BGCI & IUCN SSC, 2019), es necesario generar conocimiento que permita contribuir a su conservación. En el caso de Costa Rica, esta especie forma parte de la vegetación nativa del Valle Central Occidental (Holdridge y Poveda, 1975), región del país que alberga la mayor parte de la población costarricense y cuyos bosques originales han desaparecido, quedando en la actualidad únicamente remanentes boscosos (Jiménez y Carrillo, 2016). Contar con información sobre el proceso germinativo y la morfología de las plántulas permitirá desarrollar estrategias de conservación *in situ* y *ex situ* dirigidas a propagar esta especie.

Aquí se hipotetiza que las semillas de *B. flammea* mantienen la viabilidad en el tiempo y que su germinación es independiente de la luz, ya que en Costa Rica se ha observado que la dispersión de las semillas ocurre en la estación seca, cuando aún no ha llovido (obs. pers.), y en



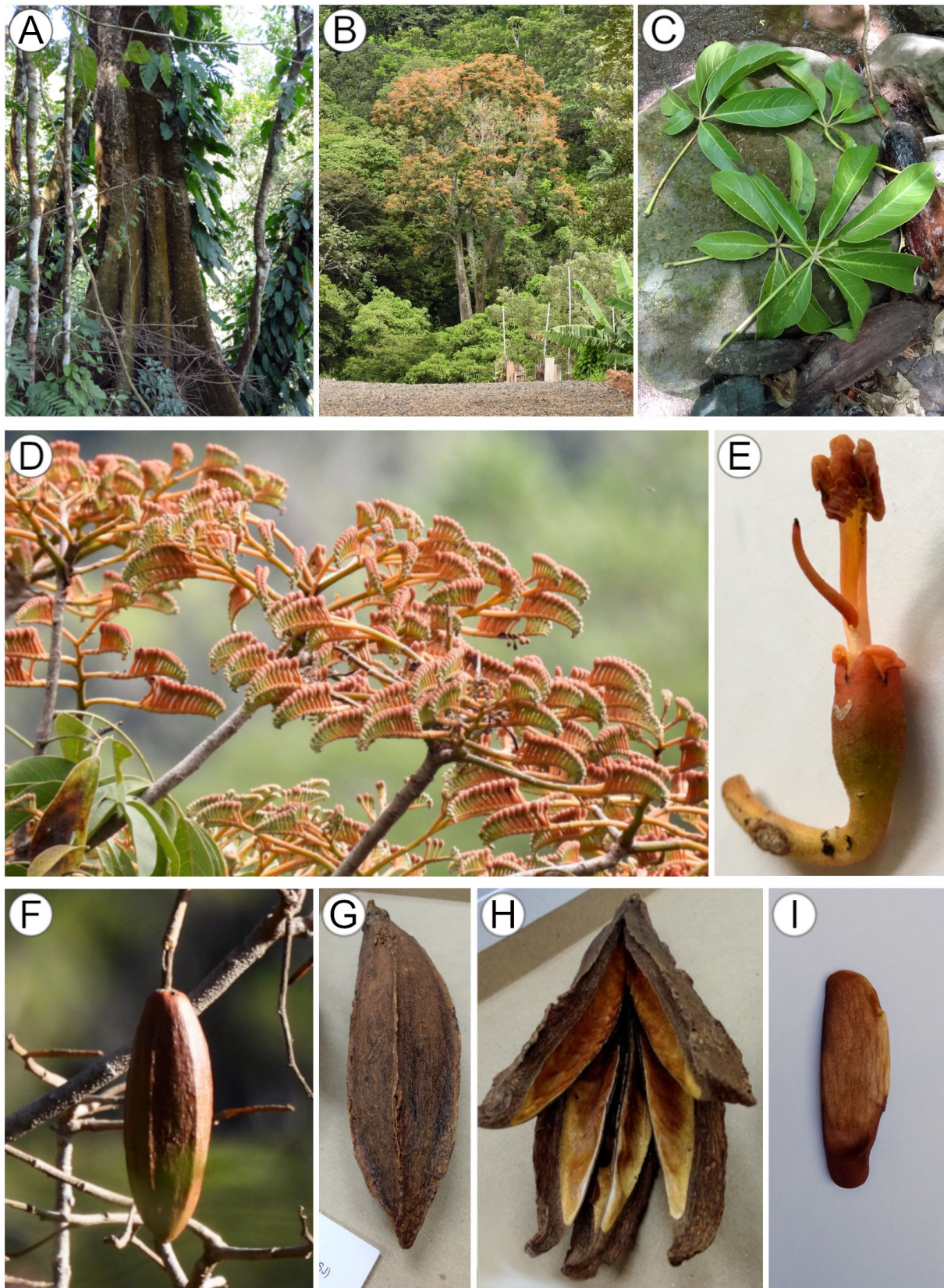


Figura 1: *Bernoullia flammea* Oliv. A. tronco con gambas; B. árbol en floración; C. hojas digitadas; D. inflorescencias con botones florales; E. flor en antesis; F. fruto inmaduro; G. fruto maduro cerrado; H. fruto maduro abierto; I. semilla. A, C, G, H, I. Fotografías de Diego Aguilar-Sandí. B, D, E y F. Fotografías de Lisa Robertson.

Los Tuxtlas se ha reportado que esta especie es no pionera (Martínez-Garza et al., 2016; Guzmán-Luna y Martínez-Garza, 2016; Beltrán et al., 2022). De esta manera, se espera que el porcentaje de germinación, el tiempo medio de germinación y la tasa de germinación sean similares en semillas con distintos tiempos de almacenamiento y que la germinación ocurra tanto en condiciones de iluminación como de oscuridad.

Considerando lo anterior, los objetivos de este trabajo fueron evaluar la germinación de semillas de *B. flammea* en condiciones de iluminación con diferentes tiempos de almacenamiento y la germinación en oscuridad, así como describir la morfología macroscópica de la plántula.

Materiales y Métodos

Procedencia de los frutos y almacenamiento

El trabajo se llevó a cabo en Costa Rica, con material proveniente de El Güizaro de Atenas, Alajuela (9°57'47.8"N, 84°24'03.6"O; 700 m s.n.m.). La zona presenta estacionalidad climática marcada, con estación lluviosa de mayo a noviembre y estación seca de diciembre a abril (Cambroner et al., 2023). La temperatura media y precipitación media anual rondan los 25 °C y 1900 mm, respectivamente (Rodríguez-Barboza, 2024). La vegetación corresponde a la de bosque húmedo premontano, según el sistema de zonas de vida de Holdridge (Cambroner et al., 2023).

En febrero de 2023 se recolectaron frutos maduros (i. e., frutos con el pericarpo leñoso y con las líneas de dehiscencia abiertas), de un árbol de *B. flammea*. Los frutos se colocaron en una bolsa plástica sin cerrar y se trasladaron a la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica en San Pedro de Montes de Oca, San José, en donde se almacenaron en un cuarto a temperatura ambiente (ca. 24 °C), hasta ejecutar los experimentos de germinación.

Evaluación de la germinación y descripciones

La capacidad germinativa de las semillas se evaluó mediante dos experimentos realizados en un invernadero con techo y paredes de policarbonato transparente. En el primer experimento se evaluó el efecto del tiempo de

almacenamiento en la germinación. Los tratamientos consistieron en: (i) semillas con dos meses de almacenamiento puestas a germinar en condiciones de iluminación con luz natural y fotoperiodo de 12 h, y (ii) semillas con ocho meses de almacenamiento puestas a germinar en condiciones de iluminación con luz natural y fotoperiodo de 12 h. En el segundo experimento se evaluó el efecto de la ausencia de luz en la germinación. El tratamiento consistió en semillas con dos meses de almacenamiento puestas a germinar en condiciones de completa oscuridad. Los resultados de este experimento se compararon con los del primer tratamiento del primer experimento.

Para cada tratamiento se seleccionaron aleatoriamente 100 semillas sin daños visibles. Las semillas se distribuyeron en cuatro recipientes plásticos (cada uno correspondió a una repetición) de 30 × 21.5 × 6.5 cm con turba negra humedecida con agua destilada (25 semillas por recipiente). Se aplicó una disolución de fungicida Amistar® al 0.1% en cada recipiente. Posteriormente, tapados se colocaron dentro de bolsas plásticas transparentes para mantener constante la humedad.

Para lograr condiciones de completa oscuridad, los recipientes plásticos, una vez colocados dentro de las bolsas transparentes, se cubrieron con cuatro capas de papel periódico y se colocaron dentro de una caja de cartón sellada y cubierta con bolsas plásticas oscuras. La temperatura de los invernaderos no se controló, sino que estuvo sujeta a fluctuaciones diarias que oscilaron entre 19 y 33 °C, según datos obtenidos con un termómetro electrónico de pared marca Extech® (Shanghai, China).

La germinación se evaluó cada tres o cuatro días durante 21 días en los tratamientos expuestos a iluminación y al final de los 21 días en el tratamiento de oscuridad, ya que para ese momento la curva de germinación acumulada presentó un comportamiento constante. Se consideró que una semilla había germinado cuando la radícula emergía a través de la testa.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R v. 4.3.3 (R Core Team, 2024). Los porcentajes de germinación (PG) entre tratamientos se compararon con pruebas de t de Student, mientras que el tiempo medio de germinación (T_{50}) y la tasa de germinación (TG)



con pruebas de Wilcoxon. Estos valores se calcularon de la siguiente forma:

$$PG = \frac{n}{N} \times 100$$

n =número de semillas germinadas, N =número de semillas sembradas

$$T_{50} = \frac{\sum(n_i \times t_i)}{\sum n_i}$$

n_i =número de semillas germinadas el día i , t_i =número de días i después de la siembra

$$TG = \frac{1}{T_{50}}$$

T_{50} =Tiempo medio de germinación

La terminología utilizada para describir el tipo de germinación y la morfología de la plántula se tomó de Duke (1969), Copeland y McDonald (2001), Harris y Harris (2001) y Schmidt (2007). Las descripciones se hicieron desde el momento en que la radícula emergió y hasta que las plántulas tuvieron tres meses de edad.

Resultados

Germinación de semillas

La germinación inició a los 7.5 ± 0.5 días (promedio \pm error estándar) en ambos tratamientos de almacenamiento. En ese momento, el porcentaje de germinación fue mayor en semillas con ocho meses que en semillas con dos meses de almacenamiento ($t=7.44$, g.l.=6, $p<0.001$, Fig. 2A). Sin embargo, no hubo diferencias en el porcentaje final de germinación entre tratamientos ($t=1.08$, g.l.=6, $p>0.05$, Fig. 2A). El tiempo de almacenamiento tampoco tuvo un efecto en el número de días necesario para que 50% de las semillas germinaran (T_{50}) ni en la tasa de germinación (Cuadro 1). Tampoco hubo diferencias en el porcentaje final de germinación entre las semillas que germinaron en condiciones de iluminación y de oscuridad ($t=-0.30$, g.l.=6, $p>0.05$, Fig. 2B). Adicionalmente, se observó que las plántulas obtenidas en oscuridad mostraron síntomas de etiolación (Fig. 3A), estado que se revirtió al exponerlas a la luz (Fig. 3B).

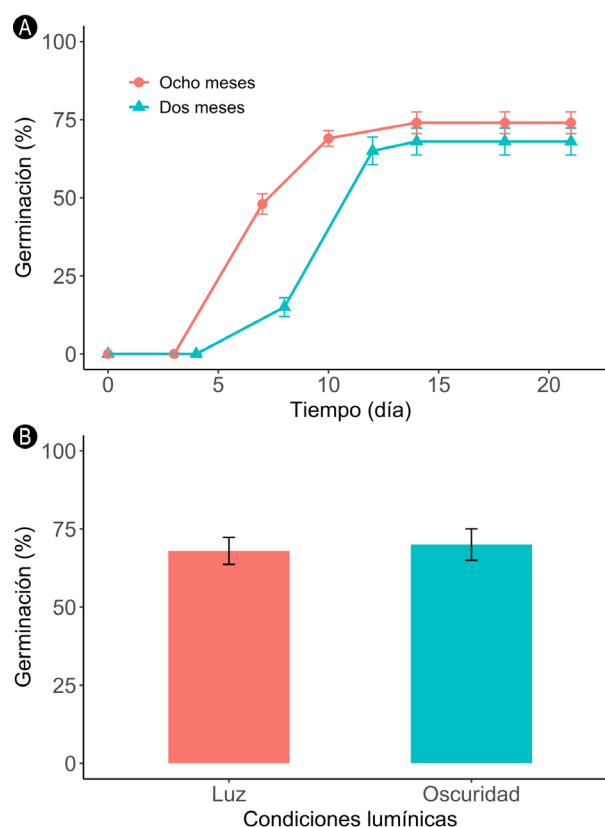


Figura 2: Germinación de semillas de *Bernoullia flammea* Oliv. A. porcentaje acumulado de germinación (promedio \pm error estándar) según el tiempo de almacenamiento; B. porcentaje final de germinación (promedio \pm error estándar) según las condiciones lumínicas.

Cuadro 1: Tiempo medio de germinación (T_{50}) y Tasa de germinación (TG) de semillas de *Bernoullia flammea* Oliv., según el tiempo de almacenamiento. Los valores corresponden a promedios \pm error estándar. Letras iguales por columna indican ausencia de diferencias significativas según la prueba de Wilcoxon ($p>0.05$).

Tratamiento	T_{50} (días)	TG (1/días)
Dos meses	8.69 ± 2.59^a	0.33 ± 0.24^b
Ocho meses	8.30 ± 0.24^a	0.12 ± 0.003^b

Tipo de germinación y morfología de la plántula
Se determinó que la germinación es epigea y fanerocotilar. La radícula emerge a través de la testa, la cual es alada, papirácea y café (Fig. 4A). El hipocótilo se elonga por encima del sustrato, luego los cotiledones se despliegan y la testa cae (Figs. 4B, C). Los cotiledones son opuestos, peciolados, foliáceos, simples, enteros, con venación palmada,





Figura 3: Plántulas de *Bernoullia flammea* Oliv. obtenidas de semillas germinadas en oscuridad. A. plántulas con etiolación; B. mismas plántulas expuestas a la luz con dos meses de edad.

cordados, discoloros y fotosintéticos (Figs. 4D, E). Conforme se desarrolla el epicótilo se forman las primeras hojas (eófilos); las cuales son alternas, pecioladas, simples, enteras, con venación palmada, cordadas y concoloras (Fig. 4F). Las estípulas son pequeñas y deciduas (Fig. 4G).

Las siguientes hojas son simples lobuladas, generalmente con tres lóbulos (Fig. 4H), aunque bastante irregulares. Las hojas compuestas digitadas (Fig. 4I), típicas de los árboles adultos, se forman cuando las plántulas tienen aproximadamente tres meses de edad. Las plántulas carecen de indumento y tienen una coloración verde clara.

Discusión

Germinación

El momento y las condiciones ambientales que detonan la germinación son fundamentales para garantizar el establecimiento y supervivencia de las plántulas (Lambers et al., 2008; Donohue et al., 2010; Ley y Chacón, 2017). En ambientes estacionales como el Valle Central Occidental y la vertiente del Pacífico de Costa Rica, en donde se encuentra *B. flammea* (Holdridge y Poveda, 1975; Cascante-Marín, 2020), cabe esperar que el detonante de la germinación sea la llegada de la estación lluviosa, ya que las semillas son dispersadas durante la estación seca (obs. pers.). Esto

implica que las semillas deben estar adaptadas para soportar hasta cuatro meses en estado de reposo hasta la llegada de las lluvias. En este sentido, se comprobó que las semillas de *B. flammea* mantienen la viabilidad hasta por ocho meses, logran germinar durante la primera semana tras la imbibición y alcanzan el T_{50} al octavo día. Esto indica que son quiescentes, es decir, son semillas maduras con bajos niveles de humedad y poca actividad metabólica que germinan tan pronto entran en contacto con el agua (Copeland y McDonald, 2001; Bewley et al., 2013). No obstante, el contenido de humedad de las semillas no fue determinado en este trabajo.

La quiescencia también explica que no hubiera diferencias en la germinación entre las semillas con dos meses y ocho meses de almacenamiento, pues la quiescencia es un estado de reposo asociado a la capacidad de mantener la viabilidad en el tiempo (Bewley et al., 2013). Sin embargo, los porcentajes finales de germinación nunca superaron 75%. Esto puede deberse a la mortalidad de embriones o a que las condiciones experimentales no estimularon la totalidad de la germinación, por lo que se recomienda estimar el porcentaje de semillas viables antes de la germinación mediante pruebas de viabilidad con tetrazolio (Schmidt, 2007) y determinar el efecto de la temperatura en la tasa



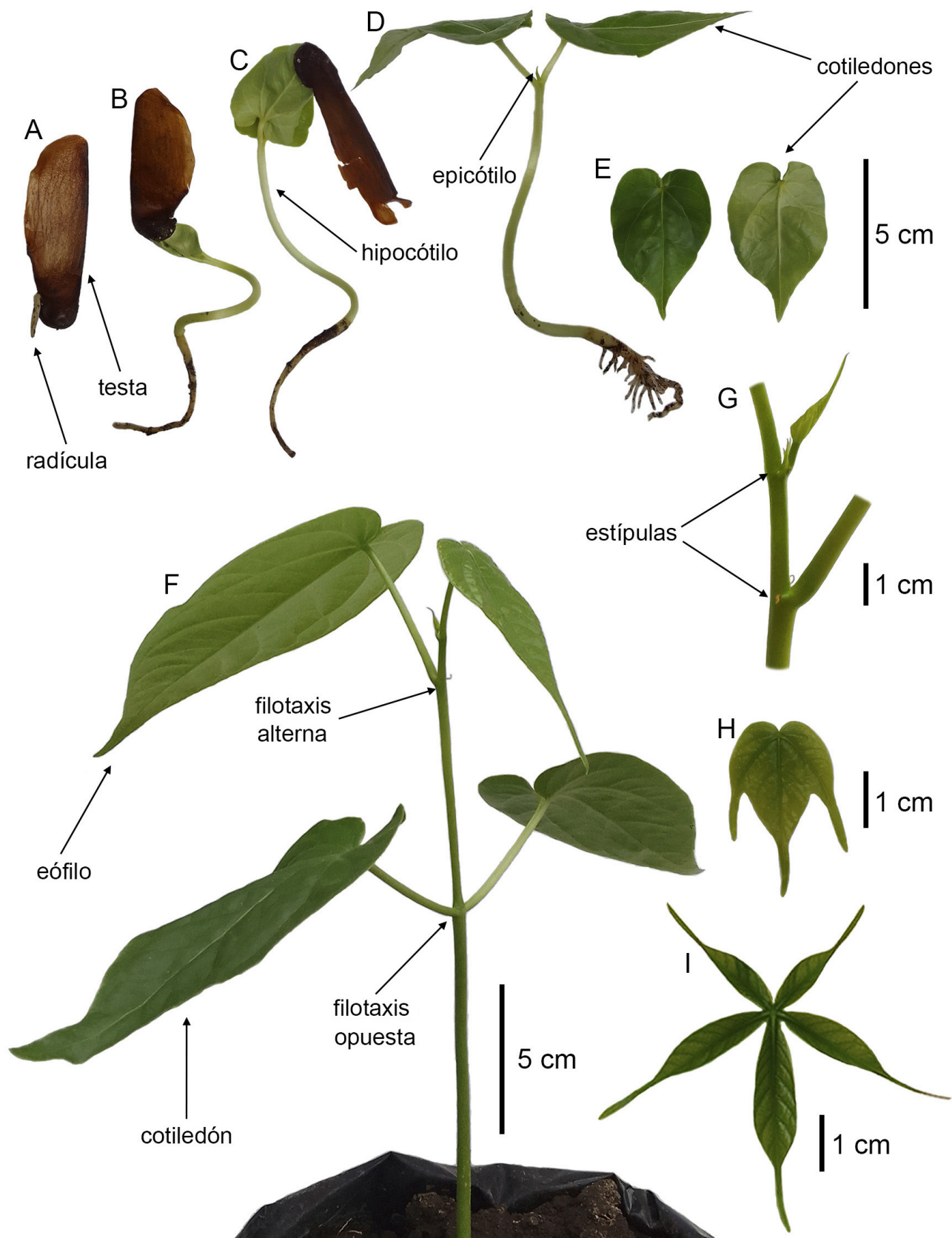


Figura 4: Proceso de germinación y morfología de la plántula de *Bernoullia flammea* Oliv. A. emergencia de la radícula; B. emergencia de los cotiledones; C. caída de la testa; D. plántula con cotiledones extendidos; E. detalle de los cotiledones; F. plántula con cotiledones y hojas simples enteras; G. detalle de las estípulas; H. hoja simple lobulada; I. inicio de la formación de una hoja compuesta.

de germinación, ya que la temperatura no se controló durante los experimentos. Esto último permitiría determinar la temperatura óptima, valor en el que se obtendría el porcentaje de germinación máximo en el menor tiempo posible (Copeland y McDonald, 2001; Bewley et al., 2013).

Si bien las semillas son quiescentes, aún se desconoce si son ortodoxas o recalcitrantes y, por lo tanto, si son capaces de soportar largos periodos de almacenamiento (Magnitskiy y Plaza, 2007; Rajjou et al., 2012). Para llenar este vacío de información, es necesario recurrir a un diseño experimental que involucre tiempos de almacenamiento prolongados en diferentes condiciones térmicas y determinar, previo a su almacenamiento, el contenido de humedad de las semillas (Schmidt, 2007). De esta manera, se podrá determinar la factibilidad de establecer bancos de semillas de esta especie con fines de conservación a largo plazo (Primack, 1998).

Los resultados también indican que la germinación ocurre tanto en condiciones de iluminación como de oscuridad. Por lo tanto, la luz no es un factor determinante para la germinación, rasgo asociado a semillas de especies no pioneras (Escobar Escobar y Cardoso, 2015), como lo es *B. flammea* (Martínez-Garza et al., 2016; Guzmán-Luna y Martínez-Garza, 2016; Beltrán et al., 2022). La etiolación de las plántulas confirma que la germinación se dio en condiciones de total oscuridad, pues este estado fisiológico se caracteriza por la ausencia de cloroplastos en plantas que crecen en entornos sin iluminación (Armarego-Marriott et al., 2020).

Morfología de las plántulas

Las descripciones taxonómicas por lo general se basan en organismos adultos en estado fértil, dejando por fuera las características morfológicas de las plántulas, cuya apariencia casi siempre es desconocida (Ley y Chacón, 2017). El tipo de germinación de *B. flammea* y la morfología de la plántula coinciden, en parte, con el de otras especies anteriormente clasificadas en Bombacaceae, ya que la germinación es fanerocotilar y las plántulas tienen cotiledones peciolados, estípulas y eófilos alternos con desarrollo gradual (Duke, 1969). Sin embargo, las plántulas de *B. flammea* se diferencian de otras bombacoides por la forma

de los eófilos, los cuales son simples de ápice marcadamente acuminado en *Pseudobombax septenatum* (Jacq.) Dugand, digitados con 3 a 5 folíolos en *Pachira aquatica*, trifoliolados de margen entero en *P. sessilis* Benth., y trifoliolados de margen aserrado en *Ceiba pentandra* (Ley y Chacón, 2017).

Valga señalar que *B. flammea* está ausente de los manuales de manejo de semillas de árboles de Centroamérica (Salazar, 2000, 2001; Cordero y Boshier, 2003). Además, en los pocos estudios realizados con plántulas de esta especie no se da información sobre su morfología (Martínez-Garza et al., 2011, 2016; Guzmán-Luna y Martínez-Garza, 2016). En consecuencia, los hallazgos realizados en esta investigación son los primeros que se publican al respecto.

En conclusión, las semillas de *B. flammea* son quiescentes, mantienen la viabilidad al menos por ocho meses, no requieren de luz para germinar y las plántulas se pueden diferenciar de otras bombacoides con base en la morfología de los eófilos. Con esta información es factible desarrollar programas de reproducción *in situ* y *ex situ*, así como realizar estudios poblacionales que tomen en cuenta las plántulas de esta especie.

Contribución de autores

DAS y MFO planearon y diseñaron la investigación. DAS elaboró los experimentos y analizó los datos. DAS y MFO escribieron el manuscrito y aprobaron la versión final.

Financiamiento

Esta investigación formó parte de los estudios de posgrado de DAS y no contó con un financiamiento expreso para su realización.

Agradecimientos

Agradecemos a Lisa Robertson y a Mario Blanco por habernos proporcionado los frutos de *B. flammea*, y a la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica por facilitarnos el espacio y los insumos para realizar los experimentos.

Literatura citada

Alvarado Quesada, G. M., S. E. Bolaños y A. Cascante-Marín. 2012. Aves perchadoras como polinizadores potenciales del



- árbol de dosel *Bernoullia flammea* (Malvaceae) en el Valle Central de Costa Rica. *Brenesia* 77: 343-350.
- Armarego-Marriott, T., O. Sandoval-Ibañez y Ł. Kowalewska. 2020. Beyond the darkness: recent lessons from etiolation and de-etiolation studies. *Journal of Experimental Botany* 71(4): 1215-1225. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz496>
- Avendaño, S. 1998. Bombacaceae. *Flora de Veracruz* 107: 1-44. DOI: <https://doi.org/10.21829/fv.372.1998.107>
- Beltrán, L. C., C. Martínez-Garza y H. F. Howe. 2022. Return of forest structure and diversity in tropical restoration plantings. *Ecosphere* 13(5): e4099. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.4099>
- Bewley, J. D., K. J. Bradford, H. W. M. Hilhorst y H. Nonogaki. 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy* (3rd ed.). Springer. New York, USA. 392 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4>
- BGCI & IUCN SSC. 2019. *Bernoullia flammea*. Botanic Gardens Conservation International y IUCN SSC Global Tree Specialist Group-The IUCN Red List of Threatened Species. DOI: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T146784117A146784119.en>
- Bridgewater, S. G. M., D. J. Harris, C. Whitefoord, A. K. Monro, M. G. Penn, D. A. Sutton, B. Sayer, B. Adams, M. J. Balick, D. H. Atha, J. Solomon y B. K. Holst. 2006. A preliminary checklist of the vascular plants of the Chiquibul forest, Belize. *Edinburgh Journal of Botany* 63(2-3): 269-321. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960428606000618>
- Cambronero, M., R. Sánchez-Calderón y R. Lobo. 2023. Medium and large-sized mammals in a premontane moist forest fragment, Atenas, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 71(1): e53245. DOI: <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71i1.53245>
- Carvalho-Sobrinho, J. G., W. S. Alverson, S. Alcantara, L. P. Queiroz, A. C. Mota y D. A. Baum. 2016. Revisiting the phylogeny of Bombacoideae (Malvaceae): Novel relationships, morphologically cohesive clades, and a new tribal classification based on multilocus phylogenetic analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101: 56-74. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.006>
- Cascante-Marín, A. 2020. Bombacaceae. In: Hammel, B. E., M. H. Grayum, C. Herrera y N. Zamora (eds.). *Manual de plantas de Costa Rica* (Vol. IV, Parte 2). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, 138. Missouri, USA. Pp. 121-144.
- Copeland, L. O. y M. B. McDonald. 2001. *Principles of seed science and technology* (4th ed). Springer. New York, USA. 467 pp.
- Cordero, J. y D. H. Boshier (eds.). 2003. *Árboles de Centroamérica, un manual para extensionistas*. Oxford Forestry Institute/Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Oxford, UK. 1079 pp.
- Das, G., H.-S. Shin, S. S. Ningthoujam, A. D. Talukdar, H. Upadhyaya, R. Tundis, S. K. Das y J. K. Patra. 2021. Systematics, Phytochemistry, Biological Activities and Health Promoting Effects of the Plants from the Subfamily Bombacoideae (Family Malvaceae). *Plants* 10(4): 651. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10040651>
- Diego-Pérez, N. y A. Gómez. 2013. *Flora de Guerrero*, No. 54, Bombacaceae. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. México, D.F., México. 33 pp.
- Donohue, K., R. Rubio de Casas, L. Burghardt, K. Kovach y C. G. Willis. 2010. Germination, Postgermination Adaptation, and Species Ecological Ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 293-319. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>
- Duke, J. A. 1969. On tropical Tree Seedlings I. Seeds, Seedlings, Systems, and Systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56(2): 125-161. DOI: <https://doi.org/10.2307/2394836>
- Escobar Escobar, D. F. y V. J. M. Cardoso. 2015. Germinación y latencia de semillas de *Miconia chartacea* (Melastomataceae), en respuesta a luz, temperatura y hormonas vegetales. *Revista de Biología Tropical* 63(4): 1169-1184. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i4.17955>
- Fernández-Alonso, J. L., P. A. Fryxell y L. J. Dorr. 2016. Malvaceae. In: Bernal, R., S. R. Gradstein y M. Celis (eds.). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*, Vol. II. Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, Colombia. Pp. 1535-2537.
- Fournier, L. A. y E. G. García. 1998. *Nombres vernaculares y científicos de árboles de Costa Rica*. Ediciones Guayacán. San José, Costa Rica. 262 pp.
- Guzmán-Luna, A. y C. Martínez-Garza. 2016. Performance of 15 tropical tree species recruited or transplanted on restoration settings. *Botanical Sciences* 94(4): 757-773.



- Harris, J. G. y M. W. Harris. 2001. Plant identification terminology: an illustrated glossary (2nd ed.). Spring Lake. Utah, USA. 216 pp.
- Holdridge, L. R. y L. J. Poveda. 1975. Árboles de Costa Rica, Vol. I. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica. 546 pp.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. *Biotropica* 23(3): 242-254.
- Jiménez, Q. y E. Carrillo. 2016. The Central Pacific seasonal forest of Puntarenas and the Central Valley. In: Kappelle, M. (ed.). *Costa Rican Ecosystems*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 345-359.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 2008. *Plant Physiological Ecology* (2nd ed.). Springer. New York, USA. 605 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>
- León, J. y L. J. Poveda. 1999. Los nombres comunes de las plantas en Costa Rica. Editorial Fundación UNA. Heredia, Costa Rica. 870 pp.
- Ley, J. M. y E. Chacón. 2017. Las plántulas de árboles y palmas de la Península de Osa. Litografía e Imprenta LIL. San José, Costa Rica. 184 pp.
- Lobo, J., R. Aguilar, E. Chacón y E. Fuchs. 2008. Phenology of tree species of the Osa Peninsula and Golfo Dulce region, Costa Rica. *Stapfia* 88: 547-555.
- Magnitskiy, S. V. y G. A. Plaza. 2007. Fisiología de semillas recalcitrantes de árboles tropicales. *Agronomía Colombiana* 25(1): 96-103.
- Martínez-Garza, C., W. Tobon, J. Campo y H. F. Howe. 2011. Drought mortality of tree seedlings in an eroded tropical pasture. *Land Degradation & Development* 24(3): 287-295. DOI: <https://doi.org/10.1002/ldr.1127>
- Martínez-Garza, C., J. Campo, M. Ricker y W. Tobón. 2016. Effect of initial soil properties on six-year growth of 15 tree species in tropical restoration plantings. *Ecology and Evolution* 6(24): 8686-8694. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.2508>
- Mutchnick, P. A. y B. C. McCarthy. 1997. An ethnobotanical analysis of the tree species common to the subtropical moist forests of the petén, Guatemala. *Economic Botany* 51(2): 158-183. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02893110>
- Pietersen, S., J. C. López-Acosta, J. A. Gomez-Díaz y M. Lascurain-Rangel. 2018. Floristic Diversity and Cultural Importance in Agroforestry Systems on Small-Scale Farmer's Livelihoods in Central Veracruz, México. *Sustainability* 10(1): 279. DOI: <https://doi.org/10.3390/su10010279>
- Primack, R. B. 1998. *Essentials of conservation biology* (2nd ed.). Sinauer Associates. Massachusetts, USA. 660 pp.
- Rajjou, L., M. Duval, K. Gallardo, J. Catusse, J. Bally, C. Job y D. Job. 2012. Seed Germination and Vigor. *Annual Review of Plant Biology* 63: 507-533. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105550>
- R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rodríguez-Barboza, G. 2024. Nuevo registro de distribución y rango altitudinal inferior de *Cerrophidion sasai* (Serpentes: Viperidae), Atenas, Alajuela, Costa Rica. *Revista Latinoamericana de Herpetología* 7(2): e804. DOI: <https://doi.org/10.22201/fc.25942158e.2024.2.804>
- Salazar, R. (coord.). 2000. Manejo de semillas de 100 especies forestales de América Latina (Vol. I). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 204 pp.
- Salazar, R. (coord.). 2001. Manejo de semillas de 75 especies forestales de América Latina (Vol. II). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 156 pp.
- Schmidt, L. 2007. *Tropical Forest Seed*. Springer. Berlin, Germany. 409 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68864-8>
- Toledo, V. M. 1975. La Estacionalidad de las Flores utilizadas por los Colibríes de una Selva Tropical Húmeda en México. *Biotropica* 7(1): 63-70. DOI: <https://doi.org/10.2307/2989802>
- Toledo, V. M. 1977. Pollination of Some Rain Forest Plants by Non-Hovering Birds in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 9(4): 262-267. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388144>
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Zidar, C. y W. Elisens. 2009. Sacred Giants: Depiction of Bombacoideae on Maya ceramics in Mexico, Guatemala, and Belize. *Economic Botany* 63(2): 119-129. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12231-009-9079-2>

