

Dispersión, viabilidad, germinación y banco de semillas de *Bdallophyton bambusarum* (Rafflesiaceae) en la costa de Veracruz, México

José G. García-Franco¹ y Victor Rico-Gray

Departamento de Ecología Vegetal, Instituto de Ecología, Apdo. Post. 63, Xalapa, Ver. 91000 México.

¹ E-mail garciajo@sun.ieco.conacyt.mx

(Rec. 5-IX-1995. Rev. 20-XI-1995. Acep. 8-VIII-1996)

Abstract: Seed dispersors, seed viability, germination and seed presence in the soil seed bank are unknown aspects for most holoparasitic plants. In the subdeciduous tropical forest at the CICOLMA field station in Veracruz, México, seeds of *Bdallophyton bambusarum* Liebm. are dispersed by *Peromyscus mexicanus mexicanus*, and occasionally by ants (*Atta* sp.). Fruit is available during the time of lowest resource availability in the forest, when land crabs are abundant (*Gecarcinus lateralis* Frem.), but seeds are not dispersed by crabs. Seeds of *B. bambusarum* are present in the soil seed bank, but only near around the inflorescences (both sexes). To trigger seed germination, we applied scarification with sulfuric acid, hot and water imbibition and root exudated contact to 40 lots of seeds (total ca. 54 200 seeds). Only eight seeds broke the seed test and they died soon afterwards. Seeds did not germinate experimentally in culture media (30 seeds lots, total ca. 19 960 seeds in mixtures of agar, agar-potato-dextrose, and root extracts with and without the parasite), and when in direct root contact (20 lots, ca. 6 656 seeds). The two viability tests failed. Apparently germination not only requires proximity or contact with the host roots but also particular soil characteristics.

Key words: Dispersion, seed bank, germination, holoparasite, *Bdallophyton bambusarum*, Veracruz, México.

Los frutos y semillas de plantas hemiparásitas presentan características especiales (colores, semillas cubiertas de muscílagos) que les permiten tener un patrón de dispersión dirigido, debido al comportamiento de forrajeo y deposición de sus propágulos por las aves (Howe y Smallwood 1982, van der Pijl 1982, Howe 1986, Davidar 1983). Por el contrario, la dispersión de los propágulos de la mayoría de las especies holoparásitas (e.g., Balanophoraceae, Rafflesiaceae) permanece desconocida. Particularmente, las especies de Rafflesiaceae presentan frutos carnosos con semillas extremadamente pequeñas y, en general, se ha sugerido zoocoria por elefantes, cerdos, aves, roedores, termitas y, secundariamente, por los depredadores de las termitas (Kuijt 1969, Gómez 1983, Meijer 1985, Meijer y Elliot 1990, Emmons *et al.* 1991). Sin embargo, se han realizado pocos estudios espe-

cíficos (Emmons *et al.* 1991). Por otro lado, la permanencia en el sustrato, viabilidad y germinación son procesos que se desconocen para las semillas de las Rafflesiaceae. Inicialmente se tenía la idea de que las semillas, después de dispersadas, germinaban libremente, formando estructuras parecidas a micelios que les permitían crecer y desarrollarse hasta alcanzar un hospedero apropiado (Kuijt 1969). Actualmente se sabe que algunas especies requieren de una serie de señales químicas emitidas por hospederos y condiciones muy particulares para iniciar la germinación y, posteriormente, la presencia de un segundo estímulo químico proveniente del hospedero para iniciar el desarrollo del haustorio funcional y el establecimiento (Kuijt 1969, Stewart y Press 1990, Karssen y Hillier 1992). Una vez que las semillas de especies holoparásitas de raíces son dispersadas,

puede ocurrir alguno de los siguientes eventos: i) germinar y alcanzar el hospedero específico; ii) germinar, no alcanzar ningún hospedero y morir; iii) no germinar por no ser viables; o iv) permanecer en el suelo latentes hasta que se presenten las condiciones favorables para germinar. Presumiblemente, los diferentes patrones de dispersión encontrados en las plantas son el resultado de selección natural de un grupo de características que incrementan las oportunidades de que las semillas sean ubicadas favorablemente (Fenner 1985). El objetivo del presente trabajo fue conocer la biología de las semillas de *Bdallophyton bambusarum* Liebm. (Rafflesiaceae). Particularmente, i) identificar al dispersor o dispersores de las semillas; ii) determinar si las semillas de *B. bambusarum* forman parte del banco de semillas de la selva media de CICOLMA; iii) tratar de conocer la viabilidad de las semillas y iv) conocer si las semillas germinan bajo diferentes condiciones experimentales.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de campo (captura de frugívoros, colecta de excretas y muestras del banco de semillas) se realizó en las poblaciones de *B. bambusarum* presentes en la selva mediana subcaducifolia del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) (19°36' N, 96°22' W; <50 msnm). En CICOLMA el clima es cálido subhúmedo con lluvias concentradas entre junio y septiembre. Se presentan varios tipos de vegetación: selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, matorral de dunas costero y manglar (Novelo 1978, Moreno-Casasola *et al.* 1982, Rico-Gray y Lot-Helgueras 1983). La selva mediana subcaducifolia crece en suelos arenosos que por sus características sugieren diferente edad: dunas fósiles con una posible edad del glacial tardío (selva vieja) y dunas recientes con una posible edad de sólo unos cuantos siglos (Kellman 1990).

En CICOLMA *B. bambusarum* se distribuye principalmente en la selva vieja y es parásita específica de las raíces de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae) (García-Franco y Rico-Gray 1996), florece de diciembre a febrero y es polinizada por moscas (J.G. García-Franco y V. Rico-Gray, en prep.), la población total presenta una gran variabilidad genética y las

subpoblaciones tienen una gran similitud genética entre ellas (J.G. García-Franco *et al.*, en prep.). Las semillas de *B. bambusarum* utilizadas en los experimentos de germinación se obtuvieron de frutos colectados en las mismas poblaciones donde se capturaron los frugívoros. Los frutos colectados se pusieron individualmente en bolsas de papel en un lugar seco y fresco por tres días antes de extraer las semillas. Las semillas de *B. bambusarum* se separaron manualmente del pericarpo. Para retirar los restos del mesocarpo, las semillas se colocaron por 5 min en un vaso de precipitados con agua destilada a 60°C agitada con un chícharo magnético. El contenido del vaso de precipitados se tamizó (aperturas de 1, 0.7, 0.4 y 0.2 mm) para obtener las semillas. Las semillas se colocaron en cajas de Petri con papel filtro, y se secaron a temperatura ambiente en un sitio fresco y sin luz directa (± 1 día).

Frugivoría y dispersión de semillas: En cuatro grupos de frutos con marca de daño reciente de dos poblaciones (un grupo de cinco infrutescencias en una población y tres grupos con 1-3 infrutescencias en la otra); se colocaron trampas adhesivas comerciales para ratones (7 de febrero de 1994). Las trampas se pusieron por la tarde, se revisaron frecuentemente y se retiraron después de 24 hr. En la población con tres grupos de infrutescencias un observador revisó las trampas durante la noche. Posteriormente, en tres poblaciones (las dos anteriores y una más), se colocaron por tres días trampas Sherman para la captura de ratones alrededor de las infrutescencias dañadas (11, 12 y 13 de febrero de 1994). Diez trampas en la población con más grupos de infrutescencias dañadas, y cinco en cada una de las otras dos poblaciones. Se usó como cebo una mezcla de granos de maíz, semillas de girasol y pan con crema de maní (cebo para roedores, A. González com. pres.). Por otro lado, se colectaron excrementos de cangrejo (*Geocarcinus lateralis* Frem) y ratón encontrados alrededor de ocho infrutescencias de tres poblaciones. Los excrementos de cangrejo se diferenciaron claramente, ya que son perfectamente cilíndricos, sin terminación en punta, de color verde oscuro, consistencia blanda cuando frescos y dura cuando secos. Los excrementos de ratón son más cortos que los primeros, de color oscuro brillante, casi negro, con terminación en punta. Estos se observaron individualmente bajo el microscopio buscando semillas de la parásita.

Banco de semillas: Se colectaron 42 muestras de suelo, 21 muestras en sitios con inflorescencias de *B. bambusarum* presentes (de uno o ambos sexos), y 21 en sitios sin la parásita. Las muestras se tomaron de cuadros de 20x20x2.5 cm y se guardaron en bolsas plásticas marcadas. Posteriormente, las muestras de suelo se pasaron por tamices de diferentes calibres (aperturas de 1, 0.7, 0.4 y 0.2 mm) para separar las semillas. Los residuos tamizados se homogeneizaron y se revisaron bajo el microscopio.

Germinación de las semillas: Se formaron lotes de semillas de 0.1 g (1 355±238 semillas, N=10) para realizar los siguientes tratamientos de germinación: a) Escarificación con ácido sulfúrico. Lotes de semillas fueron colocados en una solución 1 N de ácido sulfúrico por 1, 5, 10 y 15 min. Posteriormente, se lavaron con agua destilada y se colocaron en cajas de Petri con papel filtro humedecido con agua destilada como sustrato. b) Escarificación con calor e imbibición en agua. Lotes de semillas se sumergieron en agua destilada en ebullición, apagando la fuente de calor inmediatamente, y permitiendo que el agua se enfriara gradualmente. Las semillas permanecieron en el agua por 24 hr y se colocaron en cajas de Petri con papel filtro humedecido con agua destilada como sustrato. c) Testigo. Lotes de semillas sin ningún tratamiento de escarificación se colocaron en cajas de Petri con papel filtro humedecido con agua destilada como sustrato. d) Contacto con "exhudados" de raíces. Diez lotes de semillas puestos en recipientes plásticos y papel filtro como sustrato se colocaron bajo macetas con plántulas de *B. simaruba* y *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae) (testigo) sembradas en suelo de la selva mediana de CICOLMA. Por quince días las plántulas se regaron diariamente con agua destilada para que los recipientes con las semillas recibieran el agua proveniente de las macetas y, presumiblemente, los exhudados de las raíces. El exceso de agua en los contenedores de las semillas se retiró en cada ocasión. Todos los lotes de los tratamientos se colocaron por quince días en una cámara de germinación a ±30°C en el día y ±25°C en la noche, con 12 hr de luz y 12 hr de oscuridad. Se tuvieron cinco repeticiones en los tres primeros tratamientos.

Experimentos en medios de cultivo con extractos de raíces: Lotes de semillas de 0.01 g (332.80±20.83 semillas, N=10) fueron suje-

tos a dos tratamientos de escarificación y uno de desinfección. Los tratamientos de escarificación, fueron a).- inmersión de las semillas en agua en ebullición apagando la fuente de calor inmediatamente y dejando las semillas en el agua por 24 hr, y b).- baño por 10 min en una solución 1 N de ácido sulfúrico; posteriormente las semillas se lavaron con agua destilada. Los extractos de las raíces de *B. simaruba* se obtuvieron macerando raíces con y sin rastros de inflorescencia de *B. bambusarum* en un mortero con un poco de agua destilada y separando los restos de tejido de las raíces con papel filtro. Los medios de cultivo se prepararon utilizando Agar, Agar-Dextrosa-Papa y los extractos de raíz. Considerando la posibilidad de que con la esterilización perdieran sus propiedades las sustancias químicas que pudieran promover la germinación de las semillas de *B. bambusarum*, los extractos de las raíces fueron divididos en dos. Una parte fue utilizada para la preparación de los medios de cultivo estériles y la otra en la preparación de los medios de cultivo no estériles. Los medios de cultivo preparados se colocaron en cajas de Petri y se dejaron a temperatura ambiente por 24 hr para detectar contaminaciones. Los lotes de semillas tratados se lavaron en una solución de hipoclorito de sodio por 1 min para desinfectarlas, y se lavaron con agua destilada estéril antes de sembrarlas en los diferentes medios de cultivo en un ambiente estéril. Después, las cajas de Petri se colocaron en un horno de laboratorio (Felisa) a ±25°C. De cada tratamiento se prepararon cinco repeticiones. Las cajas de Petri se revisaron periódicamente, intensificando las observaciones entre los 10 y 15 días de iniciado el experimento.

Contacto directo de las semillas de *B. bambusarum* con raíces: Lotes de 0.01 g de semillas de *B. bambusarum* sin ningún tratamiento previo se pusieron en contacto directo con las raíces desarrolladas en estacas de *B. simaruba* y de plántulas de *B. alicastrum* (control). Las raíces desarrolladas en las estacas de *B. simaruba* fueron delgadas (diámetro 0.16±0.06 cm, N=20), de diámetro menor al de las raíces donde se observaron inflorescencias de *B. bambusarum* en el campo (García-Franco y Rico-Gray 1996). En cada estaca de *B. simaruba* (N=5) se pusieron dos lotes de semillas. Las estacas se desenterraron de las macetas sin dañar las raíces. Las semillas se colocaron en trozos de malla fina que se enrollaron y ama-

rraron a las raíces, quedando las semillas en contacto con ellas. En cada una de las plántulas de *B. alicastrum* (N=5) también se pusieron dos lotes de semillas siguiendo el procedimiento anteriormente descrito. Durante tres semanas las semillas de la parásita permanecieron en contacto con las raíces. Después, las raíces con los lotes de semillas se lavaron con agua destilada y se filtraron. Los papeles filtro con las semillas de cada lote se colocaron individualmente en cajas de Petri y se dejaron secar a temperatura ambiente. Posteriormente, se observaron las semillas bajo el microscopio.

Viabilidad de las semillas: Para estudiar la viabilidad de las semillas se aplicaron dos pruebas: a) Prueba de viabilidad de tetrazolium (solución al 1% en buffer de fosfato pH 7). Las semillas de *B. bambusarum* presentan testa dura (García-Franco 1996), por lo que a dos lotes de 20 semillas cada uno se les fracturó la testa presionando las semillas ligeramente entre dos portaobjetos; otros dos lotes de semillas permanecieron intactos. Dos lotes (uno intacto y uno de semillas fracturadas) se colocaron con la solución de tetrazolium en baño maría a 33°C por 24 hr; los otros dos lotes se dejaron en el baño maría por 48 hr. Después se revisaron las semillas bajo el microscopio. b) Prueba de aceto-orceina. A dos lotes de 20 semillas (uno intacto y otro con semillas fracturadas) se aplicó aceto-orceina. Con la aceto-orceina se ha probado la viabilidad de las esporas de musgos (de Luna 1991). Nosotros utilizamos esporas de musgos como testigos. Posteriormente las semillas fueron revisadas bajo el microscopio.

RESULTADOS

Frugivoría y Dispersión de las Semillas:

Los frutos dañados de *B. bambusarum* son visitados por *Drosophila* sp. (Diptera: Drosophilidae). Algunos de los visitantes florales (J.G. García-Franco y V. Rico-Gray, en prep.) también frecuentan los frutos dañados, *Peckia* spp. y *Perckiamya* spp. (Diptera: Sarcophagidae) se observaron frecuentemente en los frutos, mientras que *Hamadryas* sp. (Lepidoptera: Nymphalidae) y *Camponotus* spp. (Himenoptera: Formicidae: Formicinae) raramente se acercaron a ellos. Por otro lado, también se observaron (una vez) individuos de *Atta* sp. (Himenoptera: Myrmecinae) forrajeando frutos y acarreado pedazos de ellos a sus nidos subterráneos.

En las trampas pegajosas no se capturó ningún vertebrado pequeño, cuando estas se retiraron, sólo contenían diversos dípteros (e.g., *Drosophila* sp., *Peckia* spp. y *Perckiamya* spp.) e himenópteros (e.g., *Camponotus* spp.). En las trampas Sherman sólo se capturó un individuo de *Peromyscus mexicanus mexicanus* (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae). A éste se le ofrecieron frutos de *B. bambusarum* que consumió completamente, arrojando semillas completas en las heces.

Se revisaron de 50-120 excrementos de cangrejo de cada una de las ocho infrutescencias y sólo tres heces de ratón encontrados cerca de una infrutescencia. En ninguno de los excrementos de cangrejo se observaron semillas o restos de ellas, mientras que los tres pedazos de excremento de ratón contenían semillas completas de *B. bambusarum*.

Banco de semillas: Las muestras de suelo alejadas de las estructuras reproductivas de *B. bambusarum* no presentaron semillas. En cambio, casi todas las muestras de suelo cercanas a estructuras reproductivas de *B. bambusarum* presentaron semillas (Cuadro 1). El 85.71% de éstas muestras tuvo semillas. Estas cifras no cambian entre los sitios con diferentes sexos. En las muestras cerca de inflorescencias femeninas, el 83.03% tuvo semillas, mientras que los sitios con los dos sexos, 87.50% si tuvieron semillas. La única muestra de suelo obtenida cerca de inflorescencias masculinas también presentó semillas. Lo anterior indica que las semillas de *B. bambusarum* forman parte del banco de semillas en los sitios donde se encuentran sus poblaciones y que su desplazamiento es limitado, ya que no se encontraron semillas en los sitios sin inflorescencias de *B. bambusarum*.

Germinación de las semillas: En el cuadro 2 se resumen los resultados de los diferentes tratamientos de germinación. En ninguno de los

CUADRO 1

Presencia de semillas de B. bambusarum en las muestras de suelo obtenidas cerca de sus inflorescencias en una selva mediana subcaducifolia

Sexo presente	Presencia de semillas	Número de muestras
Femenino	Si	10
Femenino	No	2
Ambos	Si	7
Ambos	No	1
Masculino	Si	1

CUADRO 2

Tratamientos de germinación realizados a las semillas de *B. bambusarum*.
(Para detalles ver *Material y Métodos*)

Tratamiento	Resultado
Sin escarificación	Ninguna semilla germinó
Escarificación con ácido sulfúrico	Ninguna semilla germinó
Escarificación con calor	A los 10 días una semilla rompe la testa, a los 15 días cuatro semillas más rompen la testa
Exhudados directos de raíces de <i>B. simaruba</i>	A los 10 días una semilla rompe la testa, a los 15 días dos semillas más rompen la testa
Exhudados directos de raíces de <i>B. alicastrum</i>	Ninguna semilla germinó

tratamiento aplicados se observó una respuesta notable de las semillas de *B. bambusarum*. En muchos de los casos los experimentos se suspendieron después de tres semanas, ya que los sustratos se contaminaron. Sólo ocho semillas tratadas con escarificación por calor y contacto directo con exhudados de raíces rompieron la testa. Siete de estas se contaminaron y murieron después de dos semanas; y la última sobrevivió una semana más en un medio de cultivo de agar con antibiótico. Por otro lado, en ninguno de los diferentes medios de cultivo preparados con extractos de raíces germinaron las semillas de *B. bambusarum*. Después de 15 días los medios perdieron sus características (se secaron) o se contaminaron. De igual forma, ninguna de las semillas que estuvieron en contacto directo con las raíces de *B. simaruba* y *B. alicastrum* mostró algún signo de germinación (como ruptura de la testa).

Viabilidad de las semillas: Las sustancias indicadoras de actividad respiratoria en las semillas no sugiere nada sobre su viabilidad. Ninguna semilla se tiñó en las pruebas con tetrazolium. Con la aceto-orceina se tiñeron las semillas fracturadas, al igual que las esporas (indicando que la prueba sí funcionó). Sin embargo, las semillas se tiñeron completamente, de tal forma que no se podía diferenciar si se debía a la actividad del embrión. La aceto-orceina es una solución utilizada para teñir cromosomas y la literatura no indica su proceso de tinción (Sharma y Sharma 1980), por lo que no se puede asegurar que la tinción observada en las semillas de *B. bambusarum* es una indicación de su viabilidad.

DISCUSIÓN

Los cangrejos son los omnívoros más abundantes durante la temporada de lluvias en la selva media de CICOLMA; éstos depredan semillas y plántulas de diferentes especies (Blain 1988, Delfose 1990, García-Franco *et al.* 1991) y, tal vez, funcionan como dispersores de algunas de ellas (García-Franco *et al.* 1991). Los frutos de *B. bambusarum* son carnosos y pueden ser un recurso atractivo e importante para muchas especies, ya que se presentan durante la temporada seca y el inicio de las lluvias (J.G. García-Franco y V. Rico-Gray, en prep.), periodo en el que hay menos recursos disponibles. Las infrutescencias de *B. bambusarum* se desarrollan en la cercanía de los nidos de los cangrejos y, por lo generalista del hábito alimenticio de éstos crustáceos, se esperaba que los cangrejos consumieran los frutos. De esta forma, los cangrejos serían los dispersores perfectos al llevar a sus nidos subterráneos, al menos, algunas de las semillas de *B. bambusarum* cerca de las raíces del hospedero. Sin embargo, las semillas no se encontraron en sus excrementos.

Los ratones excavadores pueden transportar diásporas y abandonarlas o almacenarlas bajo la tierra (van der Pijl 1982). Algunas especies de Rafflesiaceae pueden ser dispersadas por ratas (Kuijt, 1969). En la selva mediana de CICOLMA, además de *P. mexicanus*, se ha registrado a *Liomys pictus pictus* (Rodentia: Heteromyidae: Heteromyinae); las dos son abundantes (Cervantes y Hortelano 1991). Generalmente las especies de *Peromyscus* consumen

las semillas (o los frutos) en el lugar, dejando restos de ellas, mientras que las especies de *Liomys* se las llevan a sus madrigeras para consumirlas (Sánchez 1993). El consumo de frutos de *B. bambusarum* por el ejemplar de *P. mexicanus* capturado, la presencia de semillas en sus heces y la semejanza de éstas últimas con las excretas encontradas junto a las infrutescencias, nos permite hipotetizar que *P. mexicanus* remueve las semillas de *B. bambusarum* en la selva media de CICOLMA. Por otro lado, aunque el ámbito hogareño de *P. mexicanus* puede ser de más de media hectárea con 10-30 individuos por hectárea (A. González, com. pers.), su conducta de alimentación puede limitar el desplazamiento de las semillas. La remoción de semillas a grandes distancias (45-78 m), que promueva nuevos reclutamientos en las poblaciones, puede ser un evento poco frecuente (J.G. García-Franco *et al.*, en prep.). Sin embargo, aparentemente de esta forma se han establecido las 23 poblaciones y las inflorescencias aisladas de *B. bambusarum* presentes en CICOLMA (García-Franco y Rico-Gray 1996, obs. pers.), y es posible que sea uno de los factores que determinan la alta variabilidad y la gran semejanza genética entre poblaciones (J.G. García-Franco *et al.*, en prep.).

Kuijt (1969) sugiere que las hormigas y termitas pueden romper los frutos de algunas Rafflesiaceae y acarrear las semillas, pero ese acarreo bajo la tierra debe de probarse (van der Pijl 1982). Hormigas (*Atta* sp.) acarrean fragmentos de frutos (con semillas) de *B. bambusarum*, y aunque no sea regular, la remoción de semillas al interior de las poblaciones puede ser importante. Las hormigas son granívoras y su papel con las semillas usualmente es de depredación (Beattie 1985), por lo que su efecto sobre la dispersión es pequeño cuando abandonan las semillas durante su traslado al nido (van der Pijl 1982). Las semillas acarreadas por hormigas presentan elaiosomas como atrayentes y recompensas. *Mytropsetalon*, parásita que infecta a sus hospederos bajo la tierra, desintegra su espiga con una parte de la médula adherida como un elaiosoma (van der Pijl 1982). El mesocarpo del fruto de *B. bambusarum* es atractivo para muchas especies de insectos, y también puede ser un recurso importante para las hormigas. Van der Pijl (1982) considera que algunas holoparásitas de raíces mirmecócoras (e.g., *Mystropetalon* sp., *Cytinus* sp. y *Lathaea squa-*

maria), deben de beneficiarse al ser enterradas por las hormigas, porque las ponen en contacto subterráneo con las raíces del hospedero.

Las semillas de *B. bambusarum* son extremadamente pequeñas (ancho $311 \pm 21.25 \mu$ y largo $404.38 \pm 27.07 \mu$, N=16). Las semillas de tamaño pequeño son características de especies que tienen latencia persistente en el banco de semillas y pueden infiltrarse más fácilmente en las grietas del suelo (Fenner 1985). Además, la reducción en el tamaño de las semillas ha sido relacionada como una adaptación para evitar la depredación (Fenner 1985). Las semillas de *B. bambusarum* son tan pequeñas que pasan intactas por el tracto digestivo de los roedores. La presencia de semillas de *B. bambusarum* en el suelo en los sitios donde se encuentran las poblaciones sugiere que tal vez los sitios seguros estén disponibles en la vecindad de los padres, como es el caso para las plantas del desierto (Fenner 1985). Por otro lado, el gran número y el reducido tamaño de las diásporas de *B. bambusarum* puede reflejar otros aspectos de la biología de la especie. Un gran número de semillas con gran longevidad es requerido para que las holoparásitas sean omnipresentes y alcancen los sitios que presentan las condiciones particulares que limitan su germinación (v.g., hospedero, sustrato), lo cual asegura que al menos algunas semillas entren en contacto con las raíces de sus hospederos (Kuijt 1969).

La limitada respuesta de germinación a la amplia gama de tratamientos realizados, sugiere que las semillas de *B. bambusarum*, como otras holoparásitas (géneros de Orobanchaceae, Balanophoraceae, Rafflesiaceae y Lennoaceae), requieren condiciones excesivamente particulares para su germinación, y tal vez entre ellos estímulos químicos provenientes del hospedero. Los estimulantes de la germinación son un medio de selección y localización de las raíces del hospedero, y éstos pueden estar presentes en muy bajas concentraciones (Stewart y Press 1990, Karssen y Hilhorst 1992). Sin embargo, el contacto directo de las semillas con las raíces del hospedero (y posiblemente con los estimulantes químicos) no es suficiente para disparar la germinación de las semillas de *B. bambusarum*. Experiencias similares monitoreando la germinación e implantación de semillas de *Rafflesia gadutensis* puestas en contacto con *Tetrastigma voinieriana* y *T. obovatum* (registrados como los hospederos) no han tenido éxito

(desde 1991-1995) (M. Way, com. pers.). Lo anterior sugiere que otras condiciones como la fisiología del hospedero (asociada a la edad, variabilidad genética y efecto del medio ambiente) puede ser importante para que los estimulantes químicos de la germinación sean adecuados para iniciar la germinación. El conocimiento de los requerimientos de germinación y establecimiento de las especies holoparasitas endófitas es importante, ya que estas especies representan extremos evolutivos en su fisiología, la reducción de sus estructuras vegetativas y en sus expresiones sexuales (plantas principalmente dióicas con grandes despliegues florales por flores solitarias de gran tamaño o por numerosas inflorescencias). Aunque también, éste conocimiento es la base para obtener los medios de control de las especies parásitas que son plagas de cultivos del hombre (Stewart y Press 1990).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al personal de CICOLMA su hospitalidad en el campo y, a A. González, G. Heredia, D. Salmones y A. P. Vovides se les reconoce su ayuda en diferentes etapas del trabajo. Se agradecen los comentarios y sugerencias de R. Dirzo, C. Vázquez-Yanes y L. Eguiarte a una versión preliminar. El estudio se realizó con apoyo del Instituto de Ecología (902-16) y el CONACYT (No. 903579 a VRG).

RESUMEN

Los dispersores, viabilidad, condiciones de germinación y la presencia de semillas en el suelo son aspectos desconocidos para la mayoría de las especies de holoparasitas. En la selva mediana de la estación CICOLMA, Veracruz, México, las semillas de *Bdallophyton bambusarum* Liebm. son dispersadas por *Peromyscus mexicanus mexicanus* y ocasionalmente por hormigas (*Atta* sp.). Aunque los frutos se presentan en la temporada que hay menos recursos, y los cangrejos (*Gecarcinus lateralis* Frem.) son abundantes, éstos no dispersan las semillas. Las diásporas de *B. bambusarum* se encuentran en el banco de semillas, pero únicamente en los sitios donde se presentan estructuras reproductivas de la parásita. Se aplicaron diferentes tratamientos para disparar la germinación (escarificación con ácido sulfúrico, calor e imbibición en agua destilada y contacto con exudados de raíces del hospedero) en 40 lotes de semillas (ca. 54 200 semillas), y sólo ocho semillas rompieron la testa pero murieron rápidamente. De los 30 lotes de semillas (ca. 19 960 semillas) utilizados en los experimentos de germinación con diferentes medios de cultivo (mezclas de agar, agar-papa-dex-

trosa y, extractos de raíces con y sin parásita) ninguna semilla dió muestras de germinación. De igual forma ninguna semilla germinó de los 20 lotes (ca. 6 656 semillas) que se pusieron en contacto directo con raíces. Por otro lado, las dos pruebas de viabilidad realizadas no permitieron conocer si las semillas son viables. Los últimos resultados sugieren que las semillas de *B. bambusarum* no sólo necesitan estar cerca o en contacto con las raíces del hospedero para germinar, sino que también requieren de características físico-químicas del sustrato extremadamente particulares.

REFERENCIAS

- Beattie, A.J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant-mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge 182 p.
- Blain, D. 1989. Factors affecting the early stages of regeneration of three tropical tree species in a seasonal forest, Veracruz, Mexico. Tesis de Maestría, York University, Ontario, Canada.
- Cervantes, F.A. & Y. Hortelano M. 1991. Mamíferos pequeños de la Estación Biológica "El Morro de la Mancha", Veracruz, México. An. Inst. Biol. UNAM, Ser. Zool. 62:129-136.
- Dadivar, P. 1983. Birds and neotropical mistletoes: effects on seedling recruitment. *Oecologia* 60:271-273.
- De Luna, E. 1990. Multicellular spores and false anisospory in *Brywikia ambiagua* (Musci: Trachypodaceae). *Linderbergia* 16:73-79.
- Delfosse, B. 1990. The effect of the red land crab *Gecarcinus lateralis* (Frem.) on the litter layer nutrient availability and seedling recruitment in a coastal semi-deciduous seasonal tropical forest. Tesis de Maestría, York University, Ontario, Canada.
- Emmons, L.H., J. Nias, & A. Briun. 1991. The fruit and consumers of *Rafflesia keithii* (Rafflesiaceae). *Biotropica* 23:197-199.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, Nueva York 151 p.
- García-Franco, J.G. 1996. Biología de *Bdallophyton bambusarum* Liebm. (Rafflesiaceae). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- García-Franco, J.G., V. Rico-Gray & O. Zayas. 1991. Seed and seedling predation of *Bromelia pinguin* L. by the red land crab *Gecarcinus lateralis* Frem. in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 23:96-97.
- García-Franco, J.G. & V. Rico-Gray. 1996. Distribution and specificity in the holoparasite *Bdallophyton bambusarum* (Rafflesiaceae) in a tropical deciduous forest in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 27(4): en prensa.
- Gómez, L.D. 1983. Rafflesiaceae, p. 89-93. In W. Burger (ed.). *Flora Costaricensis*. Fieldiana Bot. II, 13. Field Museum of Nature History.

- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals, p. 123-189. *In* D.R. Murray (ed.). Seed dispersal, Academic Press, Australia.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Evol.* 13:201-228.
- Kellman, M. 1990. Root proliferation in recent and weathered sandy soils from Veracruz, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 6:355-370.
- Kuijt, J. 1969. The biology of parasitic flowering plants. University of California Press, Berkeley 246 p.
- Karssen, C.M. & H. W M. Hilhorst. 1992. Effect of chemical environment on seed germination, p. 327-348. *In* M. Fenner (ed.). Seed. The ecology of regeneration in plant communities. Cab. International, Wallingford, Oxford.
- Meijer, W. 1985. Largest flower. *National Geographic* 168:136-140.
- Meijer, W. & S. Elliott. 1990. Taxonomy, ecology and conservation of *Rafflesia kerrii* Meijer in southern Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam. Soc.* 38:117-133.
- Moreno-Casasola, P., Maarel, E. van der, S. Castillo, M.L. Huesca & I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de la Mancha, Ver. I. *Biotica* 7:491-526.
- Novelo, R.A. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de La Mancha, Veracruz. *Biotica* 3:9-23.
- Rico-Gray, V. & A. Lot-Helgueras. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Biotica* 8:295-301.
- Sánchez, R.G. 1993. Remoción postdispersión de semillas por roedores en la Estación de Biología "Chamela", Estado de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Iztacala, UNAM, México, D.F.
- Stewart, G.R. & M.C. Press. 1990. The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41:127-151.
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Spring-Verlag, Berlín 214 p.