

B2
24



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"ANATOMIA E HISTOQUIMICA DEL DESARROLLO
DE LA SEMILLA DE Dichondra sericea Sw.
(CONVOLVULACEAE)"**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

MAGDALENA GUTIERREZ AYALA

MEXICO, D. F.

FALLA DE ORIGEN

1990



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

C O N T E N I D O

RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
OBJETIVOS	4
ANTECEDENTES EMBRIOLOGICOS Y ANATOMICOS	5
ANTECEDENTES TAXONOMICOS	15
TENDENCIAS EVOLUTIVAS	20
DESCRIPCION BOTANICA	22
MATERIAL Y METODOS	26
RESULTADOS	29
FOTOGRAFIA	42
DISCUSION	56
CONCLUSIONES	72
APENDICES	73
BIBLIOGRAFIA	79

RESUMEN

Dichondra es considerado por los taxónomos como uno de los géneros menos complejos en la familia Convolvulaceae, y la morfología del gineceo es el carácter diagnóstico distintivo.

En este trabajo se estudia la anatomía e histoquímica de la semilla de Dichondra sericea durante su desarrollo.

Flores en antesis y frutos en diferentes estadios de D. sericea, se fijaron en FAA, incluyeron en parafina y los cortes se tiñeron con safranina-verde rápido. Se aplicó histoquímica para detectar: almidón, taninos, polisacáridos insolubles, lípidos y proteínas, celulosa, hemicelulosa, cutina o suberina y lignina durante el desarrollo embrionario.

El gineceo es bilocular, bicarpelar, con dos estilos insertos en la base, la pared ovárica externa presenta largos tricomas. Los óvulos son anatropos, unitégmicos y funiculados.

El tegumento del óvulo formado por protodermis, hipodermis y parénquima, se transforma en una testa de cuatro capas: 1) la epidermis uni-estratificada, 2) la subepidermis también uni-estratificada con dos tipos celulares, 3) el esclerénquima en empalizada de dos estratos celulares, con la línea clara en el adyacente a la subepidermis y, 4) una capa de parénquima.

En el extremo micropilar, la testa del cojincillo aumenta en el número de estratos de la epidermis y del esclerénquima en empalizada.

El desarrollo del endospermo es nuclear, iniciando la celularización en el extremo micropilar. En semilla madura el endospermo se ha consumido, pero persisten de dos a cuatro estratos de células vivas, constituyendo la capa de aleurona.

En semilla joven, el embrión tiene un suspensor masivo, a la madurez, el embrión ocupa la mayor parte de la semilla, el plegamiento es latilongiplicado y los cotiledones contienen drusas.

La histoquímica mostró: en epidermis la presencia de almidón en semilla joven y taninos en semilla madura; cutina en la cutícula epidérmica y en la cutícula que separa la testa del endospermo; la naturaleza lipídica de la subepidermis, en el esclerénquima en empalizada la presencia de polisacáridos insolubles, y en parénquima y cotiledones abundante almidón.

Se discuten algunas características estructurales que pueden ser de utilidad en la taxonomía de las convolvuláceas.

INTRODUCCION

Los trabajos embriológicos son un elemento valioso en la caracterización taxonómica de los grupos vegetales (Netolitzky, 1926 en Corner, 1976), por lo que las investigaciones en este sentido se han incrementado en las últimas décadas para la mayoría de las familias. Esto es de particular interés para la familia Convolvulaceae, que cuenta con 40 géneros y 1,500 especies (McDonald, en prensa; Austin, 1975 en Márquez, - 1986), en la cual los estudios sobre embriogénesis han mostrado que la cubierta de la semilla parece ser una fuente importante de información en algunos de los géneros que la conforman. Sin embargo, aún faltan por estudiarse géneros que son representantes importantes desde el punto de vista taxonómico.

El género Dichondra es un ejemplo de lo antes mencionado. Existen algunos estudios que muestran gran polémica en cuanto a la clasificación, y recientemente Austin y McDonald (com. pers.) han propuesto que filogenéticamente este taxón estaría en la base de la línea evolutiva que originó a los otros géneros de las convolvulaceas. En el primer caso se ha discutido su ubicación en el sistema de categorías taxonómicas, desde suborden hasta subgénero (Austin, 1973), y actualmente, los especialistas de la familia coinciden en incluir a Dichondra como una tribu de la subfamilia Psiloconieae.

Un problema de investigación muy interesante es el relativo a las afinidades filogenéticas de este género con Cuscuta y Evolvulus, así como el dilucidar su posición en el árbol filogenético de Hallier (1893),

Austin (1985) y McDonald (1987), como grupos menos complejos; y su relación con Ipomoea y Turbina, géneros más complejos. En este sentido, la literatura publicada entre 1940 y 1989 no registra estudios de la anatomía y desarrollo de la semilla del género Dichondra, por lo que se eligió como tema de tesis el estudio de D. sericea Sw., con el propósito de aportar elementos estructurales para la mejor comprensión del género.

Adicionalmente, los pocos estudios existentes sobre Dichondra se refieren a la importancia que tiene en su uso como césped, ya que está adaptada a suelos de relativamente baja fertilidad en regiones subtropicales, es moderadamente resistente al pisoteo y a la sequía, y no requiere de siega; éstas características y su habilidad para formar una cubierta uniforme y densa, la hacen a menudo preferible para usarse como pasto común. Se han realizado estudios, entre otros, para combatir hongos como Alternaria dichondrae que le provoca manchas necróticas de color café en las hojas, lo que causa una muerte rápida de las hojas; - A. dichondrae es considerado un patógeno primario de D. repens y otras convolvuláceas como Ipomoea purpurea e I. volubilis que experimentalmente desarrollan los mismos síntomas que D. repens, aunque menos severos (Gambogi, et. al., 1975). Otro estudio es sobre el nemátodo de los nudos de la raíz, Meloidogyne incognita que deteriora y retarda evidentemente el crecimiento de la raíz (Radewald, et. al., 1974).

OBJETIVO GENERAL:

- A) Aportar elementos estructurales para la mejor comprensión del género Dichondra dentro de la familia Convolvulaceae.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- B) Estudiar la anatomía e histoquímica del desarrollo de la semilla de Dichondra sericea Sw.
- C) Comparar la anatomía e histoquímica del desarrollo de la semilla de Dichondra sericea Sw. con la de Ipomoea purpurea y Turbina corymbosa.

ANTECEDENTES
 ESTUDIOS EMBRIOLOGICOS Y ANATOMICOS
 EN SEMILLAS DE LA FAMILIA CONVULVULACEAE

Woodcock (1942) describió brevemente el desarrollo de la semilla completa de Ipomoea rubro-caerulea, por medio de cortes teñidos con hematoxilina de Delafield, observó el óvulo anátropo. No hay tegumento -- distintivo en el óvulo. El micrópilo se forma por invaginación de la -- parte terminal del óvulo próxima al funículo. Cuando la semilla madura, los cotiledones se encuentran muy plegados. El embrión maduro está -- deado por un endospermo celular, en el cual hay escasos granos de almidón.

Rao (1944) estudió el desarrollo y la estructura del saco embrionario de seis especies de Convolvulaceae: Jacquemontia violacea Choisy., Ipomoea pulchella Roth., I. horsfalliae Hook. f., I. obscura Ker-Gawl., I. sepiaria Koenig y Operculina turpethum Manso. Observó que dos o tres células arqueosporiales primarias están ocasionalmente presentes en Jacquemontia. Por otro lado, siempre hay solamente una célula arqueosporial hipodérmica, la cual se diferencia mucho antes del origen del tegumento. El tejido parietal se forma en todas las especies. La célula arqueosporial se origina de una célula de la pared primaria en todos los casos. El desarrollo del saco embrionario corresponde al tipo "normal". Las antípodas son de vida corta y la fusión de los núcleos polares se retrasa.

Sripleng y Smith (1960) investigaron de manera más completa la ana-

toma y desarrollo de la semilla de Convolvulus arvensis, observaron -- que en la semilla madura persisten de 2 a 6 estratos celulares de endospermo alrededor de la mayor parte de la semilla, excepto en la región - del cojincillo, donde grandes cantidades persisten. La protodermis se - desarrolla en la epidermis. Las células que estan a continuación se di- viden periclinalmente y forman dos capas: la exterior que por divisi- ones anticlinales se diferencia en la subepidermis, y la interior, que - por divisiones anticlinales y periclinales se elonga y transforma en el esclerénquima en empalizada. Las capas interiores del tegumento consti- tuídas por células de parénquima que están comprimidas, son absorbidas parcialmente en la madurez.

El cojincillo localizado entre el hilo y el micrópilo, se deriva de una epidermis múltiple que se diferencia en varias capas de células rectangulares y una capa de esclerénquima en empalizada. La primera di- visión del huevo fertilizado es transversal y la célula basal desarro- lla un suspensor masivo. El endospermo celular lo consume el embrión.

Jos (1962) estudió el desarrollo y la estructura de semillas del gé- nero Ipomoea: I. pestigridis e I. reptans, ésta última hidrófita. El ovario es tri o tetra locular y cada lóculo contiene dos óvulos anátro- pos de placentación axilar, tenuinucelados y unitégmicos con nucla effmera. El desarrollo del saco embrionario es del tipo "Polygonum", y es interesante notar que durante el desarrollo éste es bilobado. Hay formación de un obturador de la placenta. El desarrollo del embrión es del tipo "Cariophyllad variación fumaria". Se forma un suspensor masi- vo. La cubierta de la semilla consta de una epidermis, la subepidermis

terminando en la cáscara. La primera división del cigoto es transversal, la célula basal forma un suspensor masivo. La embriogénesis sigue el tipo "Cariophyllad variación fumaría". En I. pestigridis notó en tres casos la presencia de un proembrión de seis células arreglado linealmente. Los cotiledones están plegados y contienen cristales de oxalato de calcio. La cubierta de la semilla consta: de una epidermis, una subepidermis y de dos a tres estratos de células de gruesas paredes. En la región micropilar el esclerénquima en empalizada presenta cinco estratos. Hay cerca de diez estratos de células de parénquima, que se consumen durante el desarrollo del embrión.

Kaur (1969a) estudió el desarrollo del óvulo y de la semilla de Ipomoea obscura Ker-Gawl. Observó que los óvulos presentes son anátropos, unitégmicos y crasinucelados; el micrópilo es angosto y elongado. El obturador se desarrolla de la placenta, el tegumento está vascularizado. El desarrollo del gametofito femenino es del tipo "Polygonum". El desarrollo del endospermo es de tipo nuclear y después se inicia la celularización. Se forma un suspensor masivo por divisiones irregulares de la célula basal con función haustorial, el propio embrión se desarrolla de la célula terminal. Los dos cotiledones están plegados. La capa exterior de la cubierta de la semilla es la epidermis, cuyas células se transforman en pelos; se continúa con dos o tres estratos de células con paredes gruesas y elongadas radialmente, el resto de las capas del tegumento se consumen y quedan como un tejido comprimido.

Kaur y Singh (1970) realizaron un estudio semejante al de Kaur (1969a) en tres especies más del mismo género: Ipomoea sinuta Ortez.,

I. purpurea Roth., e I. carnea Jacq. Observaron que el óvulo en las tres especies es anátropo, unitégmico y crasinucelado; el micrópilo es largo y angosto. El obturador se desarrolla de la placenta y cubre el micrópilo. El haz vascular está presente en el tegumento. El desarrollo del gametofito femenino es del tipo "Polygonum". El desarrollo del embrión es del tipo "Cariophyllad variación fumaria". El suspensor es masivo. La cubierta de la semilla está formada por una epidermis y una subepidermis y los cotiledones están plegados.

Govil (1971) estudió el desarrollo y la estructura de la cubierta de la semilla en la familia Convolvulaceae, donde ve que el único tegumento del óvulo se diferencia en una capa epidérmica y una capa de esclerénquima en empalizada, y que todas las semillas presentan un cojincillo localizado entre el funículo y el micrópilo, el cual se desarrolla de las células epidérmicas de esta región. Presenta células de parénquima, las cuales se consumen durante el desarrollo del embrión.

Woodson, Schery y Austin (1975) describieron a la familia Convolvulaceae en la Flora de Panamá incluyendo: clave, descripción, sinonimia, distribución y estación de floración.

Falcao (1973) realizó un estudio de convolvuláceas de Bahía State, Brazil. Presenta claves de los siguientes géneros: Aniseia, Bonamia, Dichondra, Evolvulus, Ipomoea, Jacquemontia y Merremia; así como cortas descripciones de especies y los estados donde pueden encontrarse.

González, et. al., (1981) caracterizaron la estructura de las semi-

material no vivo constituido por restos de paredes celulares. El embrión está formado por el eje radícula-hipocótilo, y los cotiledones que ocupan la mayor parte del volumen de la semilla.

Murcio (1983) estudió la anatomía e histoquímica de la semilla madura de Ipomoea triloba. Observó que la testa está formada por cuatro capas: la epidermis uniestratificada que presenta acumulación de pigmentos responsables del color café oscuro de la testa, la subepidermis -- uniestratificada, de células isodiamétricas grandes con paredes celulares engrosadas, la capa de esclerénquima en empalizada formada por tres o cuatro estratos celulares con una doble línea clara en el estrato adyacente a la subepidermis, y la capa de parénquima pluriestratificada, con sus células en diferentes estados de degradación. El endospermo está formado por una capa de células vivas (capa de aleurona) uni o pluriestratificada y por restos de paredes celulares. El embrión se constituye por el eje radícula-hipocótilo y los cotiledones, que ocupan el mayor volumen de la semilla madura. Las pruebas histoquímicas indican principalmente presencia de los polisacáridos insolubles en el esclerénquima en empalizada, por debajo de la doble línea clara; de lípidos en testa y citoplasma de las células vivas del endospermo y de proteínas - en el embrión.

Márquez (1986) estudió la anatomía e histoquímica del desarrollo de la semilla de Turbina corymbosa (L.) Raf. Por medio de cortes de material incluido en parafina y resinas sintéticas, observó que presenta cuatro óvulos anátropos, con un tegumento que en etapa de anátesis posee: la protodermis, hipodermis y parénquima. En la semilla madura, la

res, que en los márgenes laterales se elongan para formar largos tricomas, b) una subepidermis uniestratificada con células rectangulares de aproximadamente $1/6$ de las epidérmicas, c) un esclerénquima en empalizada constituido por dos a cuatro estratos celulares, el más externo de células uniformes columnares y las subyacentes a éste, de apariencia piriforme; en la región calazal, micropilar y lateral se cuentan hasta cinco a ocho estratos, aunque de menor tamaño y d) un parénquima esponjoso, capa subyacente al esclerénquima en empalizada, cuyo grosor varía dependiendo del nivel de la semilla; las más cercanas al endospermo están aplastadas presentando aspecto fibrilar. El haz vascular localizado en el parénquima, corre en dirección única ventral-dorsal, entra por la parte media del hilio y termina en el lado dorsal, al nivel de la parte media inferior del hipocótilo, sin abandonar el parénquima. El endospermo consta de una capa de células vivas uniestratificada en el hipocótilo (aleurona) y dos a tres estratos en las regiones sujetas a plegamiento por los cotiledones; y una zona de contacto con el embrión formada por los restos de paredes de células muertas. El embrión presenta vasos laticíferos. En el cojincillo se distinguen dos modificaciones: a) la epidermis y subepidermis, cuyo arreglo celular origina al cojincillo y b) la epidermis que delimita externamente al hilio.

Ponce (1986) estudió el desarrollo e histoquímica de la testa de Ipomoea crinita Moore., y los relacionó con la impermeabilidad al agua. Observó que el tegumento del óvulo en la etapa de anthesis está formado por: la protodermis, hipodermis y el parénquima. Durante el desarrollo, la protodermis origina la capa epidérmica que se transforma en tricomas, la hipodermis se diferencia en una subepidermis y en el es

clerénquima en empalizada con dos o tres estratos y el parénquima comprimido. La histoquímica indica que son tres los sitios probables relacionados con la impermeabilidad al agua: subepidermis por presencia de lípidos de reacción positiva al rojo O de aceite y por cutina y suberina al cloroyoduro de zinc, el esclerénquima en empalizada de reacción positiva también al cloroyoduro de zinc, al permanganato de potasio y al sulfato férrico por poseer taninos, y la cutícula al rojo O de aceite por presencia de cutina.

Kaur y Singh (1987) estudiaron la estructura y desarrollo de la semilla y fruto en algunas convolvuláceas, haciendo énfasis en el embrión, testa y pared del fruto, las semillas estudiadas son: Volvulopsis nummularia, Jacquemontia tamnifolia, siete especies de Ipomoea: I. angustifolia Jacq., I. angulata Ortez., I. coccinea Linn., I. hispida Parodi., I. gracilis R. Br., I. tenuipes Verd., I. ramoni Choisy y de Mina lobata. El endospermo es de tipo nuclear, observándose en V. nummularia, I. angulata y Mina lobata abultamientos citoplásmicos en el saco embrionario. La embriogénesis sigue el tipo "Cariophyllad"; el embrión es dicotiledóneo con cotiledones bilobados, de forma muy plegada y arrugados en todas las especies, exceptuando V. nummularia y J. tamnifolia. El desarrollo de la testa varía ligeramente en la región micropilar por el aumento de estratos en tres regiones diferentes: a) el sitio ventral del funículo; b) el sitio dorsal del funículo y c) una porción del área proyectada sobre el sitio dorsal. La testa madura, en su mayor superficie, se forma por la epidermis, subepidermis y una masa interior comprimida. La pared del fruto tiene pocas capas, va de tres a seis, están algo elongadas radialmente y lignificadas en todas las especies.

López (1987) estudió el ciclo biológico y el desarrollo de la semilla de Ipomoea X leucantha contaminante del arroz comercial. Observó referente a la parte anatómica que tiene ovario tetracarpelar, bilobular, cuatro óvulos anátropos, unitégmicos, con un saco embrionario largo y estrecho. El único tegumento está formado al inicio por la protodermis, la hipodermis y el parénquima; en el curso del desarrollo, la protodermis se transforma en la epidermis uniestratificada; la hipodermis se divide periclinalmente dando origen a la subepidermis y a tres o cuatro estratos de esclerénquima en empalizada; el parénquima masivo se va consumiendo hasta quedar reducido a una capa fibrilar formada por los restos de sus paredes celulares. El endospermo abundante al principio, en la semilla madura queda reducido a una o dos capas de células vivas, más los restos de las paredes celulares. El embrión en cuya primera división es transversal, pasa por las etapas de globular, acorazonado, de torpedo, hasta la formación de dos cotiledones plegados con abundantes laticíferos.

ANTECEDENTES TAXONOMICOS

SISTEMATICA

Se han desarrollado cronológicamente clasificaciones de la familia Convolvulaceae por tribus, en donde se incluye a Dichondra. Desde Dumortier (1829) el cual propuso a Dichondra como una familia monotípica Dichondraceae (Tharp y Johnston, 1961), hasta Meisner (1969) quien la incluyó en la tribu II . Dichondreae (Austin, 1973). (Ver apéndice 1).

En la familia Convolvulaceae, la sistemática de los miembros Ameri-

canos de la tribu Erycibeae, incluyó estudios de morfología, anatomía, fenología, citología, palinología, fitogeografía y un análisis de géneros relacionados con base a un rearrreglo de las grandes tribus. Sin embargo, no ha habido estudios completos de toda ella, y los que hay se han concentrado en la descripción de nuevas especies; por lo anterior, es necesario un estudio completo de la familia Convolvulaceae (Austin, 1973).

Los autores que se citan a continuación forman parte de una recopilación realizada por Austin (1973), sólo se incluyen aquellos que mencionan los criterios en los que se basaron para realizar su clasificación.

Peter (1891) consideró a Dichondra dentro de la subfamilia I. Convolvuloide en la tribu I. Dichondreae, basándose en las características del fruto.

Hallier y Meisner (1893) realizaron un estudio que revolucionó a la familia, ya que la examinaron minuciosamente e hicieron un agrupamiento más completo por tribus. Estos autores basaron su clasificación en las características del fruto y del estilo, así como en los tipos de granos de polen, en relación a este último criterio, dividen a la familia en dos subfamilias: la subfamilia I. Psiloconieae con granos de polen lisos, que incluye a la tribu 3. Dichondreae, y la subfamilia II. Echinconieae con granos de polen espinosos. Este esquema taxonómico va a ser predominante ya que los demás autores lo tomaron como base para hacer rearrreglos.

Roberty (1952) realizó su primer esquema basándose en el de Hallier (1893) en donde elevó algunos géneros a tribus y algunas tribus a subfamilia. La tribu 3. Dichondreae de la subfamilia I. Psiloconiae es elevada a subfamilia 2. Dichondroideae, pero este autor creó complicaciones por desconocimiento de la literatura anterior, y citó incorrectamente nombres de autores.

Van Doststroom (1953) sugirió que los grupos pueden permanecer como lo propuso Hallier (1893), pero con algunas modificaciones, de esta manera las tribus del esquema de Hallier las consideró como subtribus en su clasificación, de tal forma que a Dichondra la colocó en la subfamilia B. Convolvuloideae en la tribu II. Convolvuleae y subtribu Dichondrinae.

Melchior (1964) elevó a Dichondra a subfamilia II. Dichondreae.

Roberty (1964) no la tomó en cuenta para su clasificación.

Hagnauer (1964) puso a Dichondra en la subfamilia II. Convolvuloideae en la tribu I. Dichondreae.

Shaw (1969) sólo incluye tribus en su clasificación, y Dichondra se ubica en la tribu 1.

Finalmente, Meisner (1969) en su clasificación incluyó solamente dos tribus; la tribu I. Convolvulinae con tres subtribus y la tribu II. Dichondreae, donde colocó a Dichondra.

Se han realizado escasos estudios de sistemática para la familia Convolvulaceae, y se han publicado pocos esquemas filogenéticos (Hallier, 1893; Roberty, 1964 en Austin, 1973; McDonald, com. pers.). De éstos el de Hallier (Apéndice 2), es el más natural, porque además de las características del fruto que son las usadas por los otros autores, pone énfasis en las de los estilos y usa como criterio los granos de polen, pero su esquema contiene partes que pueden ser cambiadas por la obtención de nuevos datos. Considera las siguientes tribus como primitivas: V. Erycibae, VII. Convolvuleae, IV. Dicranostyleae y VI. Poraneae, por otra parte, las tribus Convolvuleae y Dicranostyleae aún conteniendo miembros especializados que constituyen una parte básica de la familia. Esta interpretación no ha sido muy cambiada por nuevas evidencias. A partir de la tribu IV. Dicranostyleae y probablemente a través de Evolvulus surge la tribu III. Dichondreae, que contiene a los géneros Falkia, Dichondra e Hygrocharis (Apéndice 2).

Austin (1985) (Apéndice 3) basó su esquema filogenético en los estilos basifijos, el embrión y la estructura del fruto. Colocó en la base al género Porana que se encuentra estrechamente relacionado con Dichondra, y al final a Ipomoea y Turbina.

McDonald (1987) presentó otro esquema filogenético basándose en las siguientes características del gineceo: la presencia de dos estilos libres medio fusionados, el ovario bilobulado y la tendencia a la reducción de carpelos. Colocó a Cuscuta y Dichondra en la base del árbol filogenético por poseer gineceos similares. Menciona que Dichondra surgió en el cretácico y es el género más simple de la familia. Este esquema

coincide con el presentado por Austin (1985) (Apéndice 4).

Tharp y Johnston (1961) así como Austin (1973), dividen al género Dichondra en dos subgéneros basándose en el tipo de fruto: por un lado, el subgénero Dichondra de fruto profundamente bilobado, indehiscente, - pero cuando hay dehiscencia es generalmente loculicidal, éste subgénero incluye a D. sericea, y por otro lado, el subgénero Capsularia que presenta fruto entero, capsular con dehiscencia loculicidal y septicidal, y en general la presencia de dos semillas por carpelo.

Dos grupos comparten muchas características con la tribu Poraneae, son la familia Cuscutaceae y la tribu Dichondreae; éstos grupos son únicos por tener las paredes del fruto cartáceas, indehiscentes, las cuales abren tardíamente en la base. La forma del fruto maduro de Poraneae y Cuscutaceae es similar, mientras los frutos de Dichondra y Falkia están reducidos a "utrículas", es decir, fruto simple, seco, indehiscente, monospermico, inflado o con cubierta membranosa (Tharp y Johnston, 1961).

McDonald (en prensa) menciona que Dichondra ha sido reconocido en ocasiones a nivel de familia con base en las distintas características del gineceo, donde los estilos son comúnmente basifijos, es decir, que están unidos en la base del ovario en una cavidad central entre los lóculos (Moreno, 1984); presenta dos carpelos unidos en la base o entero y bifido, hecho que está de acuerdo con la descripción que hacen Tharp y Johnston (1961), quienes describen los estilos comúnmente como ginobásicos.

TENDENCIAS EVOLUTIVAS

Las siguientes características han sido estudiadas en los miembros Americanos de Erycibae, indicando las tendencias de cambio:

Estilos.- Los estilos más primitivos tienen dos ramificaciones estilares, completamente libres en la base; y de esta condición libre ocurre una progresiva fusión. Las tendencias evolutivas que siguen los estilos van de una condición libre, estilos ramificados medio fusionados, es decir, a la mitad, ramificaciones casi fusionadas, cortas ramificaciones encubiertas por el estigma, estilos muy cortos como en Dicranostyles, hasta reminiscencias como en Erycibe (Ooststroom, 1953 en Austin, 1973).

Estigmas.- Los estigmas probablemente se originaron de tipos filiformes con su superficie estigmática reducida. El tipo ancestral fue quizá similar al estigma ahora presentado en Convolvulus (F. Sa'ad, 1967 en Austin, 1973). Los lóbulos de los estigmas se vuelven reflexos, esto es, doblados abruptamente hacia atrás y adpresos, es decir, aplastados contra la superficie o el eje vertical de referencia, dirigida hacia el ápice de la misma con un ángulo de divergencia de aproximadamente 15° (Moreno, 1984), y eventualmente se van restringiendo a la base y se convierte en un estigma subgloboso capitado (Austin, 1973).

Granos de polen.- Hallier (1893) dividió a la familia en dos subfamilias tomando como criterio los granos de polen lisos como más simples y la presencia de granos de polen espinosos como menos simples (Austin,

1975; McDonald, com. pers.).

Filogenia-ontogenia del Embrión.- Para la familia Convolvulaceae en muchas de las especies, el embrión llega a ser grande y a estar delimitado por la testa; por conveniencia en el espacio existente, el embrión se pliega a lo largo de su eje en sentido longitudinal o latitudinal o en ambos sentidos; el estado definitivo en la etapa madura ha sido determinado como sigue:

a) Embrión espatulado.- Presenta los cotiledones sin plegar, foliáceos y endospermo conspicuo como en Humbertia.

b) Embrión latí-longiplicado.- Una considerable cantidad de endospermo persiste en la semilla, la testa delimita el crecimiento del embrión y el plegamiento se da tanto en el eje latitudinal como en el longitudinal, nunca es dominante, por ejemplo en Maripa violacea.

c) Embrión longiplicado.- El plegamiento del embrión es predominantemente longitudinal, es el tipo presentado por la mayoría de los géneros de la familia como por ejemplo en Ipomoea purpurea, Merremia, Bonamia sect. Bonamia, Jacquemontia, Aniseia e Itzaea.

d) Embrión latiplicado.- La radícula está más invertida que en cualquier otro tipo y reducida a una estructura rudimentaria. En lugar del plegamiento múltiple, los cotiledones se vuelven gruesos y no son tan largos. El endospermo está casi ausente, permanece en haces escasos y un perispermo rodea la semilla, este caso se presenta en todas las especies de Maripa, exceptuando Maripa violacea, en Erycibe, Dicranostyles, Lysiostyles y en Perispermum (Degener, 1932 en Austin, 1973).

De acuerdo con lo descrito anteriormente, los datos de frutos, esti-

los, embrión, polen y división por subgéneros, se oponen a la aceptación de una familia monotípica Dichondraceae como lo propuso Dumortier (1829). Estos datos pueden indicar que el género Dichondra parece no constituir una subfamilia o tribu de la familia Convolvulaceae (cf. Hallier, 1893; Roberty, 1952 en Tharp y Johnston, 1961); sin embargo, todas las especies de Dichondra parecen constituir un grupo natural convenientemente reconocido en el nivel genérico (Tharp y Johnston, 1961).

De las características de la semilla, sólo se ha considerado el -- plegamiento del embrión como criterio para las relaciones filogenéticas.

DESCRIPCION BOTANICA DE LA FAMILIA CONVULVULACEAE

La familia Convolvulaceae se distribuye mundialmente en los trópicos y subtropicos, se extiende por las regiones templadas al Norte y al Sur, aunque está mejor representada en Asia y América. Esta constituida por alrededor de 50 géneros y 1,200 especies (Laurence, 1951; Cronquist, 1981), ó 40 géneros y 1,500 especies (McDonald, en prensa; Austin, 1975 en Márquez, 1986).

Las plantas de esta familia son en su mayoría hierbas; anuales o perennes, rastreras, trepadoras o postradas, pero las hay erectas y aún arborescentes. Es frecuente la presencia de canales laticíferos que producen latex. Sus hojas son alternas, simples o lobuladas, enteras o dentadas. Flores evidentes, solitarias o en cimas multifloras, hermafroditas, pentámeras. Algunas veces cleistogámicas como en el género Dichondra (Laurence, 1951). Sépalos libres imbricados. Corola simpétala, nor

malmente infundibuliforme, estambres alternipétalos insertos en el tubo de la corola. Anteras tetraesporangiadas o dítecales, granos de polen - que pueden ser esféricos o elipsoidales, lisos, espinulosos o con pliegues paralelos; presentan un disco nectario anular alrededor del ovario.

El ovario es súpero, sincárpico con tantos lóculos como carpelos, a veces subdivididos por falsos septos (Wilson, 1960 en López, 1987), ovario ovado a piriforme, raramente 2 a 4 lobado como en Dichondra. Ovulos erectos anátropos, con un micrópilo dirigido hacia abajo y afuera; con un solo tegumento masivo, tenuinucelar algunas veces crasinucelar.

Fruto, una cápsula dehiscente o no, semillas 1 a 6, 1 a 2 por carpelo, glabros o variablemente pubescente. Embrión grande, cotiledones generalmente bifurcados, endospermo duro o gelatinoso (McDonald, en prensa).

La familia se distingue por su savia lechosa (frecuentemente presenta látex); por la presencia de haces bicolaterales; corola infundibuliforme, óvulos erectos, con placentación axilar y cotiledones plegados - (Laurence, 1951).

DESCRIPCION BOTANICA DEL GENERO Dichondra Sw.

Hierbas rastreras o tendidas, ocasionalmente con raíces adventicias en los nudos de los tallos, hojas diminutas simples estipuladas, pecioladas, verdes, plateadas o amarillas en ambas superficies, venación palmada, membranosas. Láminas entero-reniformes u orbicular-reniformes, -

apicalmente redondeadas, margen entero. Flores pequeñas, solitarias, axilares, pedicelados. Cáliz campanulado, sépalos unidos en la base solamente, iguales subimbricados, ovados, obovados, espatulados, triangulares a sublancoceolados, acrescentes después de la antesis. Corola campanulada, subinfundibular, valvada induplicada, lobulada más de la mitad de su longitud, limbo 5-lobado, los lóbulos generalmente triangulares o elíptico elongados, 5 estambres subiguales, filamentos filiformes, incluidos o exsertos, blancos, anteras pequeñas, rectas. Ovario bicarpelado, 2 óvulos en cada carpelo, erecto colateral, 2 estilos basifijos, esencialmente distintos, enteros, cada uno con un estigma capitado de superficie áspera. Fruto chico, una cápsula verde pajiza o parda, profundamente bilobada, emarginado o entero, ampliamente redondeado en la porción apical, valvas dehiscentes y/o septicidales. Semillas generalmente dos, verde pálidas, pajizas, pardas, subrotundas, glabras, glabrescentes (Tharp y Johnston, 1961; Rzedowski y Rzedowski, 1985; McDonald, en prensa).

DESCRIPCION BOTANICA DE LA ESPECIE Dichondra sericea Sw.

Hierbas delgadas rastreras, perennes, toda la planta poco densa o densamente bloqueada con pelos adpresos, tallos postrados, 50 centímetros de largo, ramificado, liso, verde. Raíces adventicias fibrosas en los nudos de los tallos, estolones escasamente ramificados, ocasionalmente con raíces cortas laterales con unos pocos nudos muy apretados; generalmente internudos. Hojas simples, persistentes suborbiculares, membranácea, cartácea, apicalmente redondeadas o usualmente profundamente emarginadas, anchamente cordadas, superficie del envés sericea gene-

ralmente muy densamente pubescente, originando un brillo plateado en contraste con la superficie del haz mucho menos pubescente de color verde, venación palmada; peciolo delgados, arqueados o curvilíneos. Flores axilares, solitarias; pedicelos arqueados, erectos, rollizos, verdes, lisos, glabros, a menudo delgados inclinados o curvados en la porción superior, pero raramente haciendo más de 90°. Cáliz campanulado, sépalos iguales, verduzcos, obovados u obovados-espatulados, acrescentes en la fructificación, membranáceos, pubescentes en el sitio exterior. Corola subcampanulada, más corta que el cáliz, limbo 5 lobado, lóbulos lanceolados, agudos generalmente verde amarillentos; estambres iguales, anteras y filamentos extremadamente cortos, filamentos insertos en la base del tubo, blancos, glabros, las anteras a menudo rojo-morado; estilos, blancos, glabros. Fruto, una cápsula bilobada "utrículas", pardo al secarse, lóbulos rotundos, 2 lóculos, dehiscentes, abriéndose longitudinalmente, cada "utrícula" con dehiscencia loculicidal. - Dos semillas pardas piriformes, cónicas, glabras (Tharp y Johnston, - 1961; Rzedowski y Rzedowski, 1985; McDonald, en prensa).

MATERIAL Y METODOS

Se estudiaron flores y frutos en distintas etapas del desarrollo hasta su completa maduración. El material fue colectado en el Pedregal de San Angel dentro del campus de la Ciudad Universitaria en el Distrito Federal.

Se depositaron ejemplares en el Herbario Nacional del Instituto de Biología (MEXU) y en el Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME).

Las flores y semillas recolectadas se fijaron en formol-ácido acético-agua (F.A.A.), se deshidrataron en alcoholes graduales y se incluyeron en parafina, de acuerdo a la técnica de Johansen (1940), con las siguientes modificaciones para mejorar la infiltración de las semillas:

- a) Algunas muestras se incluyeron en paraplast,
- b) Escarificación de la testa de la semilla con una lija,
- c) Escarificación de la testa de la semilla e imbibición en agua de la llave,
- d) Omisión del paso de parafina-xilol 1:2; y
- e) Los bloques con la pieza ya incluida se embebió en alcohol al 50% y en agua de la llave, por tiempo no definido.

Estas modificaciones no fueron generales, dependen del estadio de desarrollo y tipo de la semilla.

Los cortes a 10μ m de grosor se realizaron en un microtomo de rotación American Optical, Modelo 820. Para las observaciones del material incluido en parafina se usó un microscopio compuesto American Optical

Phase Star, y para tomar las fotografías, un fotomicroscopio Zeiss.

Para los estudios de morfología externa, se realizaron las observaciones en un microscopio estereoscópico, y en un microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL JMS-35 se tomaron las fotografías.

Los cortes desparafinados se tiñeron con safranina-verde rápido (Engleman, com. pers.), para observar la estructura celular.

Las pruebas histoquímicas realizadas sobre cortes desparafinados -- fueron los siguientes:

a) Acido peryódico-reactivo de Schiff (A.P.S.).- Tiñe de color rosa intenso los polisacáridos insolubles (Engleman, com. pers.).

b) Azul mercúrico de bromofenol.- Tiñe de color azul las proteínas (Johansen, 1940).

c) Permanganato de potasio.- Tiñe de color café los taninos (Engleman, com. pers.).

d) Rojo O de aceite.- Tiñe de color rojo la cutina y los lípidos - (Engleman, com. pers.).

e) Cloroyoduro de zinc.- Tiñe de color azul la celulosa y hemicelulosa, y de amarillo o naranja la cutina o suberina (Jensen, 1962).

f) Floroglucina-ácido clorhídrico.- Tiñe de color rojo violáceo la lignina (Engleman, com. pers.).

g) Reactivo de lugol.- Tiñe de color morado intenso o azul el almidón (Johansen, 1940).

Se realizó disección de semillas maduras fijadas en F.A.A., para ex

traer embriones de las siguientes especies: Dichondra sericea, Ipomoea purpurea, Turbina corymbosa y Maripa nicaraguensis, para comparar el tipo de plegamiento, y se tomaron fotografías.

Las semillas maduras de Dichondra sericea se pesaron en una balanza analítica y se midieron con un vernier.

RESULTADOS

FLOR

La época de floración de la planta es de julio a septiembre; en agosto y septiembre es posible encontrarla con gran cantidad de frutos y semillas maduras; en octubre la parte vegetativa permanece y las semillas se han enterrado para la siguiente época de germinación.

Las flores son axilares y solitarias con cinco sépalos iguales de color verdusco, miden aproximadamente 0.20 cm de largo, y cinco pétalos verdusco-amarillentos más cortos que los sépalos formando una corola -- subcampanulada, miden 0.18 cm de largo, con estambres alternipétalos.

FRUTO

El fruto de Dichondra sericea es una cápsula bilobada, su color 6E7 está en la gama del café cognac de la tabla de colores de Kornerup y Wanscher (1978), es indehiscente y la superficie está cubierta por finos tricomas unicelulares y largos.

SEMILLA

La semilla madura de D. sericea es de testa dura, impermeable al -- agua, de forma piriforme a cónica. Su tamaño promedio es de 0.26 cm de largo por 0.21 cm de ancho, y su peso promedio es de 3.4 mg. Su color -- 7F4 está en la gama de los café oscuro de la tabla de colores de Kornerup

rup y Manscher (1978). La superficie de la semilla es glabra (Fig. 1 y Fig. 2).

En el extremo micropilar presenta una estructura delimitada por un surco en forma de media luna, el "cojincillo" (Fig. 3).

ANATOMIA DEL OVULO

El primordio del óvulo se origina como una pequeña protuberancia sobre la placenta, cerca de la base del lóculo. Este primordio pronto se curva hacia la base de la cámara del ovario y al mismo tiempo el tegumento masivo lo va rodeando (Fig. 4), la curvatura continúa hasta que el ápice nucelar queda de frente a la cámara del ovario. Durante el desarrollo de esta curvatura el tegumento que va envolviendo a la nucela no se junta completamente, deja un espacio recto y angosto que es el micrópilo (Fig. 4 y Fig. 5), que conduce hasta el saco embrionario, también recto y angosto (Fig. 6). El óvulo se vuelve anátropo, con el micrópilo y el funículo en posición paralela (Fig. 7), esta curvatura se lleva a cabo por la activa división de las células localizadas en el sitio dorsal del primordio.

Existe la formación de un obturador digitiforme a partir de la porción superior de la placenta (Fig. 8), que desaparece tiempo después de que se ha llevado a cabo la fertilización.

Los óvulos se encuentran unidos a la placenta por medio de un corto funículo (Fig. 7 y Fig. 8), a través del cual el haz vascular ascien-

de recorriendo la rafe y finaliza en la cálaza (Fig. 9).

El gineceo es bicarpelar y bilocular, con dos óvulos por lóculo con placentación axial (Fig. 10), regularmente con dos óvulos abortivos; el ovario es globoso con dos estilos blancos cuyo tamaño promedio es de -- 0.11 cm de largo, insertos en la base del ovario en una cavidad central entre los lóculos, y separados desde la base del mismo; los estilos son lineares, terminando en dos estigmas subglobosos capitados (Fig. 11 y Fig. 12).

El ovario presenta en la pared externa, largos tricomas unicelulares con grandes núcleos en sus bases (Fig. 13).

DESARROLLO DE LA TESTA

El óvulo presenta un tegumento formado por diez a doce estratos de células grandes parenquimatosas, con rico citoplasma y núcleos prominentes, el primer estrato celular, la protodermis, ya se encuentra diferenciada, con sus células más grandes y uniformes que el resto de las capas; adyacente a ésta se localiza la hipodermis con sus células más pequeñas que las protodérmicas, ambas uniestratificadas (Fig. 14).

La hipodermis se divide periclinalmente para formar dos estratos de células cuadradas, uniformes (Fig. 15), el estrato exterior se conforma de células pequeñas con su eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla, las cuales empiezan a dividirse anticlinalmente para formar dos tipos celulares: células con su eje mayor paralelo y células con su

eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla (Fig. 20), mientras tanto, el estrato interior de la hipodermis se va alargando perpendicularmente a la superficie de la semilla para definirse en células de esclerénquima en empalizada con abundante material citoplásmico y núcleos grandes. Adyacente a este estrato se localiza el parénquima con sus células en degradación, del interior hacia la periferia (Fig. 16).

Mientras ocurren los cambios anteriormente mencionados en la capa de esclerénquima en empalizada, la protodermis se diferencia en la epidermis uniestratificada la cual presenta una cutícula (Fig. 16 y Fig. 17), y el primer estrato de la hipodermis en la subepidermis uniestratificada con sus dos tipos celulares (Fig. 18 y Fig. 20).

En la semilla madura, las células epidérmicas pierden su contenido celular, formándose engrosamientos de la pared celular en su cara externa, las células de la subepidermis se han diferenciado en sus dos tipos celulares y el esclerénquima en empalizada engrosa notablemente sus paredes celulares que desde etapas tempranas pierde su contenido celular; en el primer estrato del esclerénquima en empalizada, adyacente a la subepidermis, las células tienen sus ejes mayores perpendiculares a la superficie de la semilla y es en la parte superior de estas células donde se localiza la línea clara (Fig. 20); el segundo estrato celular que se ha formado por división periclinal está constituido por células ovoides con sus paredes celulares también engrosadas, esta capa tiene dos estratos celulares en cada hilera radial (Fig. 19 y Fig. 20). De las células del parénquima sólo quedan las paredes celulares comprimidas (Fig. 20 y Fig. 21), por abajo se continúa una cutícula que separa la testa -

del endospermo (Fig. 21).

El desarrollo de la región micropilar es distinto, difiriendo en el número de estratos celulares presentes en la epidermis y en el esclerénquima en empalizada.

ANATOMIA DEL DESARROLLO DEL COJINCILLO

El cojincillo se encuentra ubicado entre el micrópilo y el funículo. En la anthesis el óvulo tiene un tegumento formado por tres estratos celulares diferenciados, el externo es la protodermis y los otros dos corresponden a la hipodermis.

La protodermis en el cojincillo y área adyacente al cojincillo es uniestratificada, sus células tienen los ejes mayores perpendiculares a la superficie de la semilla, con núcleos grandes y abundante material citoplásmico. Los dos estratos hipodérmicos adyacentes a la protodermis en ambas áreas son uniformes con sus células de menor tamaño que las protodérmicas, con núcleos conspicuos y abundante material citoplásmico.

El estrato interno de la hipodermis se alarga perpendicularmente a la superficie para formar el esclerénquima en empalizada, sus núcleos se alinean en el centro de las células, inicialmente de células pequeñas que posteriormente se alargan en sentido perpendicular a la superficie de la semilla (Fig. 22 y Fig. 23), en este estrato ocurren divisiones periclinales y forman de dos a cinco estratos celulares de escler

rénquima en empalizada (Fig. 24), mientras estas divisiones ocurren se empieza a notar la línea clara en el primer estrato celular que ya ha adquirido su longitud total y sus células muestran el eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla, las paredes celulares se han engrosado notablemente y el contenido celular se ha degradado; los siguientes estratos que van de la periferia hacia el interior disminuyen sus ejes; de ser el eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla, se va reduciendo hasta llegar a células de forma ovoide (Fig. 25).

El parénquima durante el desarrollo de la semilla es abundante, primero se consume el que se encuentra cerca del embrión, esto es, va del centro hacia la periferia, las células son grandes con abundante almidón y contienen grandes núcleos.

La protodermis en el inicio del desarrollo del cojincillo, pasa a formar la epidermis. En la zona adyacente del cojincillo ésta se mantiene uniestratificada, las células han perdido su contenido, las paredes celulares se han engrosado notablemente y presentan el eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla (Fig. 26).

La epidermis en la zona del cojincillo, además del engrosamiento de las paredes celulares y de la pérdida de contenido celular, las células se dividen periclinalmente una a dos veces para formar de dos a tres estratos celulares, en el estrato interno y en el intermedio las células tienen sus ejes mayores perpendiculares a la superficie de la semilla, semejante en grosor y tamaño al observado en el esclerénquima en empalizada y el externo presenta células pequeñas de cuadradas a ovoides (Fig.

25 y Fig. 26).

La subepidermis, se desarrolla a partir del estrato externo de la hipodermis, es uniestratificada, constituida por células con su eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla, esta capa es igual en toda la porción restante de la cubierta de la semilla (Fig. 25 y Fig. 26).

El esclerénquima en empalizada se desarrolla a partir del estrato interno de la hipodermis, tiene de dos a cinco estratos celulares; dos en las zonas más alejadas del cojincillo y en el hilio, y cinco en las partes centrales. En el primer estrato de células, con su eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla, se encuentra presente la línea clara en su parte superior adyacente a la subepidermis. Las paredes celulares de este estrato están muy engrosadas y sin contenido celular, los cuatro estratos celulares restantes también tienen las paredes celulares engrosadas, sin contenido celular y su forma es ovoide (Fig. 25 y Fig. 26).

El parénquima se ha consumido y sólo quedan paredes celulares comprimidas, las cuales se continúan con una cutícula que separa la testa del endospermo.

DESARROLLO DEL ENDOSPERMO

Después de la fertilización el núcleo primario del endospermo, producto de la triple fusión, se divide mitóticamente y produce núcleos li

bres en el citoplasma, formándose así el endospermo nuclear, el desarrollo de núcleos libres tiene lugar de la base del embrión, en donde se localiza el suspensor, aumentando hacia la región calazal (Fig. 27 y -- Fig. 28).

El embrión en etapa globular inicia la formación de paredes celulares (Fig. 32); este desarrollo tiene lugar del externo micropilar al calazal (Fig. 28 y Fig. 29). En el inicio del desarrollo de los cotiledones, el endospermo ya completó la formación de paredes celulares (Fig. 30), y conforme sigue el desarrollo de los cotiledones, empieza la degradación del endospermo; la degradación se lleva a cabo del centro del saco embrionario hacia la periferia, las primeras células en desaparecer son las que se localizan alrededor del cuerpo del embrión (Fig. 31). Cuando el embrión ya ha desarrollado los cotiledones y se han plegado, el endospermo persiste como células vivas que constituyen la capa de aleurona; cerca de esta capa se observa una cutícula que separa a la testa del endospermo. El embrión al completar su desarrollo y por lo tanto su plegamiento, presenta como reserva de dos a cinco estratos de células vivas con grandes núcleos y con gran cantidad de inclusiones citoplásmicas; esta capa recibe el nombre de aleurona (Fig. 33). La zona en donde se presenta mayor número de estratos de células de aleurona, es la del cojincillo (Fig. 40).

DESARROLLO DEL EMBRION

Antes de llevarse a cabo la fertilización se observa la ovocélula, célula única, con núcleo muy grande (Fig. 34); después de la fecundación

no fue posible observar la primera división del cigoto.

La etapa más temprana observada en el desarrollo del embrión, corresponde a un proembrión no lineal constituido por ocho células de forma ovoide y con núcleos conspicuos (Fig. 35).

Las células del embrión se incrementan en número (Fig. 36), y cambian su forma, redondeándose; el embrión pasa a la etapa globular y sus células se definen más. En esta etapa el suspensor es visible con ocho células de largo por tres de ancho y unen al embrión con el endospermo (Fig. 37); cuando los dos cotiledones en el embrión inician su desarrollo, el suspensor ya no crece (Fig. 38). De aquí en adelante, se empieza a observar el inicio de un eje radícula-hipocótilo, epicótilo y dos cotiledones que posteriormente alcanzan su madurez (Fig. 38 y Fig. 39).

Cuando se empiezan a formar los cotiledones, son largos y delgados (Fig. 39); pronto se inician plegamientos y los cotiledones van acomodándose en el espacio disponible hasta ocupar la mayor parte del volumen. En el embrión maduro el plegamiento es latí-longiplicado, similar a una "S" (Fig. 39 y Fig. 41), con su eje radícula-hipocótilo, epicótilo dirigido hacia la región micropilar y los cotiledones plegados hacia la región calazal (Fig. 40); en esta etapa los cotiledones tienen drusas.

POLEN

Los granos de polen observados son unicelulares, tricolpados y sin ornamentaciones con un núcleo visible (Fig. 44).

HISTOQUIMICA

Las pruebas histoquímicas muestran que simultáneamente a los cambios estructurales ocurren cambios químicos en el desarrollo de la semilla. Ocurren reacciones negativas en cierta etapa del desarrollo, que posteriormente son positivas y viceversa.

Detección de polisacáridos insolubles.

El ácido peryódico-reactivo de Schiff (A.P.S.) tiñe las paredes celulares en: la protodermis, epidermis y el esclerénquima empalizada, las células de aleurona, las células del embrión, la cutícula que cubre a las células epidérmicas y la cutícula que separa a la testa del endospermo.

Detección de almidón.

La prueba de lugol mostró grandes cantidades de almidón almacenadas en las células parenquimáticas, desde etapas de desarrollo tempranas hasta que las células de parénquima se consumen; también se detectaron pequeños gránulos de almidón en endospermo, embrión, protodermis y epidermis.

Detección de lípidos y cutina.

La reacción positiva con el rojo O de aceite se observó en los granos de polen, en los engrosamientos de la pared celular externa de la epidermis y dentro de las mismas, en la cutícula interna que separa la testa del endospermo. Reacciona intensamente en la subepidermis de toda la testa, a excepción de la zona del cojincillo cercana al hilio.

Detección de celulosa (hemicelulosa, cutina o suberina).

Las paredes celulares se tiñen con el cloroyoduro de zinc, indicando la presencia de: hemicelulosa en hipodermis, endospermo y esclerenquima en empalizada de semilla joven, reflejándose en una coloración azul. Cutina o suberina en subepidermis y esclerenquima en empalizada de semilla madura, por la tinción amarilla.

Detección de lignina.

La prueba de floroglucina no es concluyente en ninguna de las etapas estudiadas ya que la coloración rojo violáceo no se observó.

Detección de taninos.

La prueba aplicada de permanganato de potasio resultó fuertemente positiva en el interior de las células epidérmicas por grandes acumulaciones en semilla madura, cuando las células de parénquima han sido consumidas y el embrión ha alcanzado su desarrollo total.

Detección de proteínas.

La reacción positiva al aplicar el azul mercúrico de bromofenol fue observada en los núcleos de: el embrión, durante su desarrollo y del en

dospermo hasta capa de aleurona, así como en los tricomas del ovario.

EXTRACCION DE EMBRIONES

El cuadro 1 resume las características de los embriones maduros de Dichondra sericea, Ipomoea purpurea, Turbina corymbosa y Maripa nicaragüensis.

El embrión maduro de D. sericea es el más pequeño de los embriones observados, su tamaño promedio aproximado es de 0.22 cm de largo por - 0.20 cm de ancho, el eje radícula-hipocótilo mide 0.25 cm de largo y la relación cotiledones-eje es de 1:1, el tipo de plegamiento es latilongiplicado y su coloración es blanca (Fig. 41).

En I. purpurea y T. corymbosa los embriones son muy similares entre sí, el primero mide 0.67 cm de largo por 0.33 cm de ancho, y el segundo, 0.66 cm de largo por 0.33 cm de ancho; el eje radícula-hipocótilo en I. purpurea mide aproximadamente 0.40 cm de largo con una relación cotiledones-eje de 2:1, en T. corymbosa es de 0.31 cm, con una relación de - 2:1 con los cotiledones; en ambas especies el plegamiento es longiplicado, los embriones son: blanco en I. purpurea y blanco-amarillento en I. corymbosa (Fig. 42 y Fig. 43).

M. nicaragüensis tiene un embrión de mayor tamaño, es de 1.9 cm de largo por 1.2 cm de ancho, el eje radícula-hipocótilo mide 0.27 cm de - largo, con una relación eje-cotiledones de 7:1, el tipo de plegamiento es latiplicado y la coloración del embrión es crema (Fig. 42).

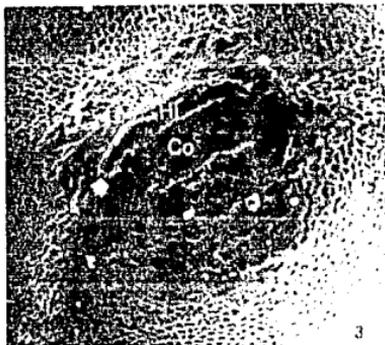
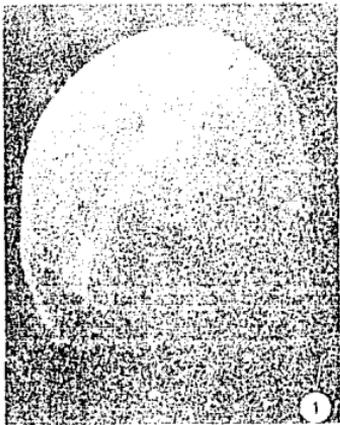
Las coloraciones mencionadas se observaron en embriones previamente fijados.

CUADRO 1. CARACTERISTICAS CUALITATIVAS Y CUANTITATIVAS DE EMBRIONES MADUROS
DE CUATRO ESPECIES DE CONVULVULACEAE

ESPECIE	EMBRIÓN LARGO X ANCHO	COLOR	TIPO DE PLEGAMIENTO	TAMANO RADICULA-HIPOCOTILO	RELACION COTILEDONES EJE RADICULA-HIPOCOTILO
<u>Dichondra sericea</u>	0.22 X 0.20	Verde	Lati-longiplicado	0.25	1:1
<u>Ipomoea purpurea</u>	0.67 X 0.33	Verde	Longiplicado	0.40	2:1
<u>Turbina corymbosa</u>	0.66 X 0.33	Verde	Longiplicado	0.31	2:1
<u>Maripa nicaraguensis</u>	1.90 X 1.20	Verde	Latiplificado	0.27	7:1

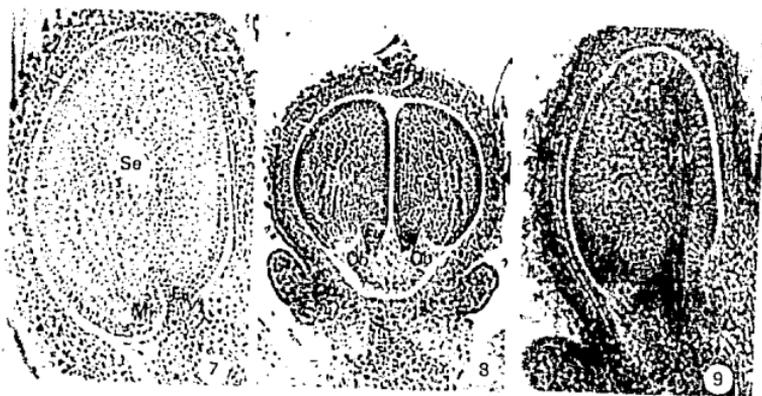
LAMINA I

- Fig. 1 Semilla madura M.E.B. 44X.
- Fig. 2 Superficie de la semilla madura. M.E.B. 1600X.
Epidermis (Ep).
- Fig. 3 Región basal de la semilla madura deshidratada. M.E.B. 160X.
Cojincillo (Co). Hilio (Hi).
- Fig. 4 Corte longitudinal de óvulo en desarrollo.
Nucela (Nu). Micrópilo (Mi). Tegumento (Te). Funículo (Fu).
Contraste de fases. 100X.
- Fig. 5 Corte longitudinal de óvulo en desarrollo.
Nucela (Nu). Micrópilo (Mi). Tegumento (Te).
Contraste de fases. 400X.
- Fig. 6 Corte longitudinal de óvulo.
Saco embrionario (Se).
Campo claro. 25.2X.



LAMINA II

- Fig. 7 Corte longitudinal de óvulo.
Saco embrionario (Se). Micrópilo (Mi). Funículo (Fu).
Contraste de fases. 40X.
- Fig. 8 Corte longitudinal de óvulo en antesis.
Ovulo (Ov). Obturador (Ob). Funículo (Fu). Pared del ovario (Po).
Disco nectarario (Dn).
Contraste de fases. 40X.
- Fig. 9 Corte longitudinal de óvulo en antesis.
Ovulo (Ov). Haz vascular (Hv). Funículo (Fu). Cálaza (Cá).
Contraste de fases. 64X.
- Fig. 10 Corte transversal de ovario.
Ovulo (Ov). Pared del ovario (Po). Lóculo (L).
Contraste de fases. 40X.
- Fig. 11 Corte longitudinal de flor en antesis.
Estigma (Eg). Estilo (Et). Ovulo (Ov). Antera (At).
Pared del ovario (Po). Pétalos (PÉ).
Campo claro. 25.2X.
- Fig. 12 Corte longitudinal de flor en antesis.
Estigma (Eg). Estilo (Et). Ovulo (Ov). Tricoma (Tr).
Pared del ovario (Po).
Campo claro. 25.2X.
- Fig. 13 Corte longitudinal del óvulo.
Ovulo (Ov). Pared del ovario (Po). Tricomas (Tr). Pétalos (PÉ).
Campo claro. 25.2X.

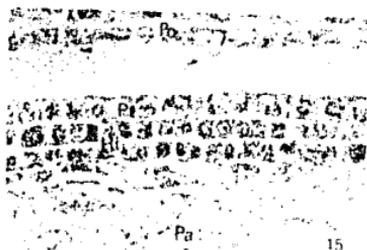


LAMINA III

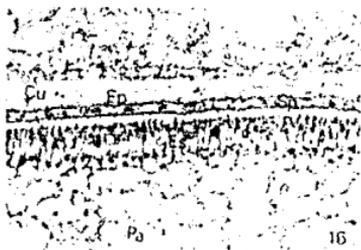
- Fig. 14 Corte longitudinal del tegumento del óvulo después de la fecundación.
Protodermis (Pt). Hipodermis (Hi). Saco embrionario (Se). Parenquima (Pa). Contraste de fases. 100X.
- Fig. 15 Corte longitudinal del tegumento.
Pared del ovario (Po). Protodermis (Pt). Hipodermis (Hi). Parenquima (Pa). Contraste de fases. 400X.
- Fig. 16 Corte longitudinal de testa.
Cutícula (Cu). Epidermis (Ep). Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada (Es). Parenquima (Pa). Campo claro. 160X.
- Fig. 17 Corte longitudinal de testa.
Epidermis (Ep). Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada (Es). Parenquima (Pa). Campo claro. 160X.
- Fig. 18 Corte longitudinal de testa.
Epidermis (Ep). Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada (Es). Parenquima (Pa). Contraste de fases. 100X.
- Fig. 19 Corte longitudinal de testa.
Epidermis (Ep), la flecha indica los engrosamientos de las paredes celulares. Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada - (Es). Parenquima (Pa). Contraste de fases. 160X.
- Fig. 20 Corte longitudinal de testa.
Epidermis (Ep). Subepidermis (Sp), la flecha indica las células con el eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla. Línea clara (Lc). Esclerénquima en empalizada (Es). Parenquima (Pa). Contraste de fases. 204.8X.
- Fig. 21 Corte longitudinal de testa.
Epidermis (Ep). Subepidermis (Sp). Línea clara (Lc). Esclerénquima en empalizada (Es). Parenquima (Pa). Cutícula (Cu). Aleurona (Al). Cotiledón (Ct). Contraste de fases. 100X.



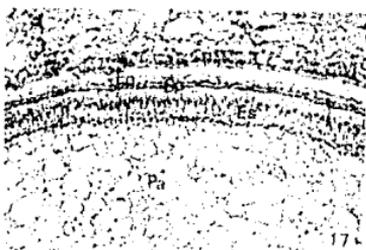
14



15



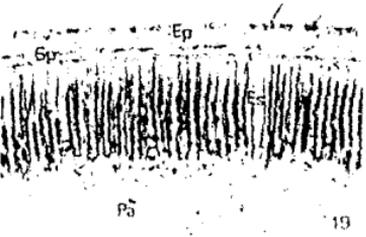
16



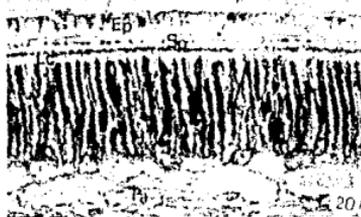
17



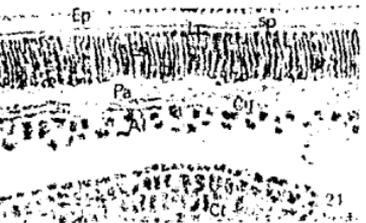
18



19



20



21

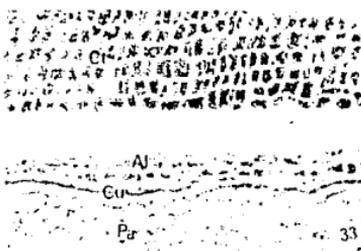
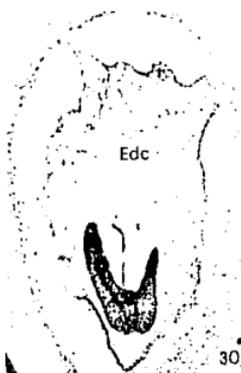
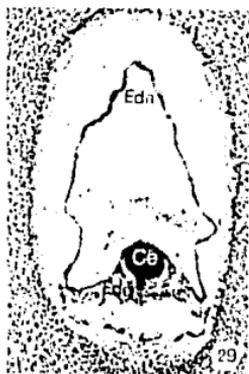
LAMINA IV

- Fig. 22 Corte longitudinal del cojincillo de semilla joven.
Epidermis (Ep). Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada (Es). Parénquima (Pa). Funículo (Fu). Haz vascular (Hv).
Contraste de fases. 100X.
- Fig. 23 Corte longitudinal del cojincillo de semilla joven.
Epidermis múltiple (Epm). Epidermis (Ep). Subepidermis (Sp).
Esclerénquima en empalizada (Es). Parénquima (Pa).
Contraste de fases. 100X.
- Fig. 24 Corte longitudinal del cojincillo de semilla joven.
Epidermis múltiple (Epm). Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada (Es). Haz vascular (Hv). Epidermis (Ep).
Contraste de fases. 81.92X.
- Fig. 25 Corte longitudinal del cojincillo de semilla joven.
Epidermis múltiple (Epm). Epidermis (Ep). Hillo (Hi). Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada (Es). Parénquima (Pa).
Contraste de fases. 64X.
- Fig. 26 Corte transversal del cojincillo de semilla madura.
Epidermis múltiple (Epm). Subepidermis (Sp). Esclerénquima en empalizada (Es). Parénquima (Pa).
Contraste de fases. 64X.



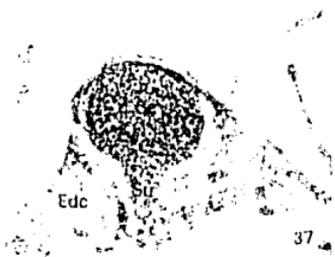
LAMINA V

- Fig. 27 Corte longitudinal.
Endospermo nuclear (Edn). Testa (Te). Cuerpo del embrión (Ce).
Contraste de fases. 160X.
- Fig. 28 Corte longitudinal.
Endospermo nuclear (Edn). Endospermo celular (Edc). Cuerpo del
embrión (Ce).
Contraste de fases. 40X.
- Fig. 29 Corte longitudinal.
Endospermo nuclear (Edn). Endospermo celular (Edc). Cuerpo del
embrión (Ce).
Contraste de fases. 100X.
- Fig. 30 Corte longitudinal.
Endospermo celular (Edc). Cuerpo del embrión (Ce).
Campo claro. 25.2X.
- Fig. 31 Corte longitudinal.
Endospermo celular (Edc). Cuerpo del embrión (Ce). Parénquima (Pa).
Contraste de fases. 64X.
- Fig. 32 Corte longitudinal, formación de paredes celulares.
Endospermo celular (Edc). Pared celular (Pc). Núcleos (Nu).
Contraste de fases. 128X.
- Fig. 33 Corte longitudinal.
Aleurona (Al). Parénquima (Pa). Cotiledón (Ct). Cutícula (Cu).
Contraste de fases. 128X.



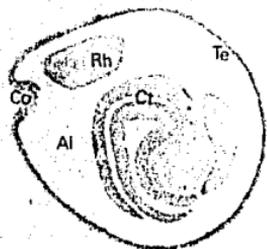
LAMINA VI

- Fig. 34 Corte longitudinal.
Ovocélula (Oc). Sinérgida (Si).
Contraste de fases. 400X.
- Fig. 35 Corte longitudinal, proembrión.
Cuerpo del embrión (Ce). Endospermo nuclear (Edn).
Contraste de fases. 160X.
- Fig. 36 Corte longitudinal, embrión.
Cuerpo del embrión (Ce). Endospermo nuclear (Edn). Parénquima (Pa).
Contraste de fases. 160X.
- Fig. 37 Corte longitudinal, embrión globular.
Cuerpo del embrión (Ce). Suspensor (Su). Endospermo celular (Edc).
Contraste de fases. 160X.
- Fig. 38 Corte longitudinal, embrión de torpedo.
Cotiledón (Ct). Epicótilo (Ep). Hipocótilo (Hi). Endospermo celular (Edc).
Contraste de fases. 64X.
- Fig. 39 Corte longitudinal, embrión maduro.
Cotiledón (Ct). Eje radícula-hipocótilo (Rh).
Campo claro. 12.8X.

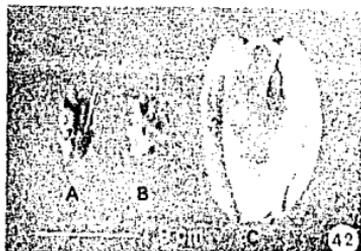
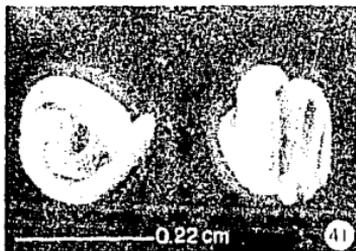


LAMINA VII

- Fig. 40 Corte longitudinal, semilla madura. Cotiledón (Ct). Aleurona (Al). Cojincillo (Co). Testa (Te). Eje radícula-hipocótilo (Rh). Campo claro. 10X.
- Fig. 41 Embriones maduros, vista lateral y frontal de embriones latilongiplicados de Dichondra sericea.
- Fig. 42 Embriones maduros, vista frontal. A) Embrión longiplicado de Turbina corymbosa. B) Embrión longiplicado de Ipomoea purpurea. C) Embrión latiplicado de Maripa nicaraguensis.
- Fig. 43 Embriones maduros, vista lateral. A) Embrión longiplicado de Turbina corymbosa. B) Embrión longiplicado de Ipomoea purpurea.
- Fig. 44 Corte longitudinal de granos de polen lisos y tricolpados de Dichondra sericea. Contraste de fases. 400X.



40



44

DISCUSION

La ubicación taxonómica de Dichondra ha variado con el tiempo, desde que se consideró como una familia monotípica Dichondraceae (Dumortier, 1829 en Tharp y Johnston, 1961), hasta que hoy en día continúa como un género dentro de la familia Convolvulaceae; sin embargo no hay reportes de la anatomía de la semilla que proporcionen criterios para la identificación y el establecimiento de las relaciones filogenéticas.

El fruto de D. sericea es diferente de las cápsulas que presentan I. purpurea y I. corymbosa, ya que éstas no están lobuladas, ni cubiertas por tricomas.

Tharp y Johnston (1961) dividieron al género Dichondra en dos subgéneros con base en las características del fruto, de tal forma que D. sericea queda incluida dentro del subgénero Dichondra por poseer fruto profundamente bilobado, indehiscente, y por la presencia de una semilla por carpelo, por lo anterior, estos investigadores concluyen que todas las especies de Dichondra parecen constituir un grupo natural convenientemente reconocido en el nivel genérico.

El gineceo presente en D. sericea tiene dos estilos libres, unidos en la base del ovario en una cavidad central entre los lóculos, cada estilo termina en un estigma subgloboso capitado.

McDonald (com. pers.) considera las características del gineceo muy importantes para la identificación de los géneros. Relacionó a Dichon-

dra y Evolvulus por presentar estilos libres, que se consideran simples, ésta característica no la comparten con otros miembros de la familia Convolvulaceae, sin embargo, D. sericea presenta estigma subgloboso capitado, considerado por Austin (1973) como un carácter avanzado en las convolvulaceas.

Por estas características del gineceo, McDonald (com. pers.) y Austin (1975) consideran al género Dichondra menos complejo y lo colocan en la base de sus árboles filogenéticos.

El óvulo de D. sericea es anátropo, unitégmico, con un saco embrionario largo y recto, y un micrópilo largo y angosto, estas características son iguales a todas las especies estudiadas de la familia.

El número de carpelos y lóculos que forman el ovario en los distintos géneros de la familia es variable (Rojas, 1982; Tiagi y Gupta, 1963; Ponce, 1986; Márquez, 1986). D. sericea presenta dos carpelos unidos en la base y dos óvulos por lóculo en el inicio del desarrollo, pero generalmente uno por lóculo es abortivo.

El haz vascular en el óvulo de todos los miembros de la familia, se extiende más allá de la cálaza, casi hasta el micrópilo y no se ramifica (Corner, 1976); tanto en D. sericea, como en Evolvulus alsinoides son excepciones, pues el haz vascular finaliza en la cálaza (Tiagi y Gupta, 1963); y en Cuscuta tinctoria (Cuscutaceae) también finaliza en la cálaza (Vázquez, 1989). Estos haces vasculares tegumentarios se encuentran con ramificaciones en gimnospermas, y en angiospermas las ramificaciones

se van reduciendo hasta ser nulas, de ahí que su presencia sea considerado como un carácter primitivo, y su ausencia como avanzado (Maheshwari, 1950); pero se ha visto que este carácter ocurre tanto en familias consideradas primitivas (Betulaceae, Euphorbiaceae), como en otras avanzadas (Leguminosae, Convolvulaceae y Compositae) (Márquez, 1986). - Aunque se podría pensar que este carácter se contraponen para considerar a Dichondra como un miembro más simple de la familia, nos damos cuenta que tiene semejanza con Evolvulus, considerado también como simple, y - con Cuscuta tinctoria, que aunque ha sido colocado en la familia Cuscutaceae comparte además del haz vascular hasta la cálaza, otras estructuras anatómicas, por lo cual Corner (1976) considera que hay poca o ninguna razón para separarla de las convolvulaceas, además otros investigadores como Austin, 1985; McDonald, com. pers., coinciden en que existe una estrecha relación entre Dichondra y Cuscuta, considerando a ambas especies primitivas.

La presencia de un obturador es similar a lo registrado para especies de Ipomoea, Evolvulus y Turbina corymbosa (Jos, 1963; Kaur y Singh, 1970; Tiagi y Gupta, 1963; Márquez y Laguna, 1982).

D. sericea presenta las cuatro capas características de la cubierta seminal de los géneros de la familia Convolvulaceae. En esta especie está constituida por una epidermis uniestratificada con una cutícula, una subepidermis uniestratificada, un esclerénquima en empalizada con dos estratos celulares y un parénquima en diferentes etapas de degradación de acuerdo con el desarrollo.

Márquez (1986) menciona que probablemente la estructura de la testa es el carácter más distintivo de las semillas de la familia. La presencia de las cuatro capas: epidermis, subepidermis, esclerénquima empalizada y el parénquima, es general, como lo es también que tanto la epidermis como la subepidermis son uniestratificadas y la presencia de una o dos líneas claras en el estrato más externo del esclerénquima empalizada. Este patrón ha sido encontrado en la testa de todas las semillas estudiadas de Ipomoea y en Turbina corymbosa.

La epidermis uniestratificada con una cutícula externa también se ha registrado en otras especies del género Ipomoea: I. alba, I. sp., e I. purpurea (González, et. al., 1981); estas células epidérmicas no se transforman en tricomas en la madurez como en otras especies: Ipomoea purpurea (Kaur y Singh, 1970; Ponce, en prensa); I. caírica (González, et. al., 1981; Govil, 1971); I. obscura, I. sindica (Govil, 1971); I. carnea (Govil, 1971; Kaur y Singh, 1970); I. mirandina, Merremia umbellata (González, et. al., 1981); I. carnea, I. angulata, I. coccinea, I. tenuipes y Mina lobata (Kaur y Singh, 1987); I. pestigridis e I. aquatica (Jos, 1963); I. tyrianthina (Rojas, 1982) y Turbina corymbosa (Márquez y Laguna, 1982; Márquez, 1986) entre otras.

El hecho de que I. purpurea haya sido descrita con tricomas (Kaur y Singh, 1969) y sin tricomas (González, et. al., 1981), se debe probablemente a que los tricomas son muy frágiles y se pierden fácilmente por la manipulación.

Otra característica importante de la testa de D. sericea no reporta

da en otros géneros, es la presencia de engrosamientos y hundimientos - en la superficie de las células epidérmicas.

La capa subepidérmica está formada por un solo estrato celular, al igual que en todas las especies de Ipomoea, de las que se tiene información y en T. corymbosa, sin embargo, la forma de estas células es variable, D. sericea a diferencia de las especies estudiadas presenta dos tipos celulares, uno con su eje mayor perpendicular, y el otro, con su eje mayor paralelo a la superficie de la semilla. I. tyrianthina tiene células grandes rectangulares con su eje mayor paralelo a la superficie de la semilla (Rojas, 1982); Convolvulus arvensis tiene células pequeñas, rectangulares y también con su eje mayor paralelo a la superficie de la semilla (Sripleng y Smith, 1960); T. corymbosa tiene células alargadas con paredes celulares engrosadas irregularmente y su eje mayor perpendicular a la superficie de la semilla (Márquez, 1986; Márquez y Laguna, 1982); e I. purpurea tiene células con su eje mayor paralelo a la superficie de la semilla (Ponce, en prensa).

Márquez (1986) reporta que la capa subepidérmica, uniestratificada, de la testa de la semilla es un carácter distintivo de la familia convolvulaceae, difiriendo sólo en la forma de las células que la constituyen; este hecho sugiere que podría ser un carácter para considerarse en la taxonomía.

En D. sericea se observaron dos estratos celulares adyacentes a la subepidermis, estas células constituyen la capa de esclerénquima empaquetada; uno de células muy largas en sentido perpendicular a la super

ficie de la semilla, éste contiene la línea clara en la porción superior, y el otro de células ovoides a piriformes.

La capa de esclerénquima en empalizada presenta un número variable entre las diferentes especies y tiene constancia en los individuos de una misma especie, se presenta un estrato en *I. purpurea* (Kaur y Singh, 1970; Govil, 1971); aunque también se han descrito dos estratos celulares (González, et. al., 1981); *I. rubro-caerulea* (Woodcock, 1942); *Breweria cordata* (Govil, 1971); dos en *I. angulata*, *I. coccinea*, *I. hispida* (Kaur y Singh, 1987); *I. batatas* (Jos, 1963); dos a tres en *I. sinuata* (Sripleng y Smith, 1960; Kaur y Singh, 1970); *I. pestigridis*, *I. aquatica* (Jos, 1963); *I. ramosi* (Kaur y Singh, 1987); *I. obscura* (Kaur, 1969); *Rivea hypocrateriformis* (Govil, 1971); *Merremia emarginata* (Govil, 1971); y *Turbina corymbosa* (Márquez y Laguna, 1982); tres en *I. angustifolia*, *I. tenuipes*, *Mina lobata* (Kaur y Singh, 1987); tres a cuatro en *I. cairica* e *I. sp.* (González, et. al., 1981); *I. triloba* (Murcio, 1983); y cinco en *I. vitifolia* e *I. carnea* (Jos, 1963; Govil, 1971) e *I. tyrianthina* (Rojas, 1982).

En términos generales el primer estrato celular del esclerénquima en empalizada es diferente a los restantes; sus células son alargadas, con paredes celulares engrosadas y tienen la presencia de una línea clara. *I. purpurea* presenta una línea clara en las células externas de la capa de esclerénquima en empalizada (Márquez, 1986). Para especies arbóreas de *Ipomoea*: *I. murucoides* e *I. pauciflora* se ha observado la presencia de una doble línea clara, ambas especies presentan esta doble línea clara en el estrato más externo del esclerénquima en empalizada y -

en el extremo más cercano a la subepidermis (Murguía, 1986).

Sripleng y Smith (1960) sostienen que la variación en el número de estratos celulares en esta capa no afecta la posición de la línea clara. Por lo anterior, se puede considerar que la localización de la línea clara, es un carácter constante en las especies que la presentan, y D. sericea no es una excepción.

Durante el desarrollo de la semilla de D. sericea, los estratos celulares del parénquima se van consumiendo, conforme el embrión va desarrollándose. En la semilla madura deshidratada, el parénquima queda reducido a restos de paredes comprimidas. Una cutícula separa la testa del endospermo, ésta se observó también en I. purpurea (Ponce, en prensa) y en I. corymbosa (Márquez y Laguna, 1982; Márquez, 1986).

El origen del "cojincillo" en D. sericea es epidérmico. En esta zona las demás capas celulares se continúan con las del resto de la cubierta, aumentando el número de estratos celulares en epidermis y en el esclerénquima en empalizada: la epidermis en el cojincillo con tres estratos y el esclerénquima en empalizada con cinco estratos tanto en cojincillo como en la zona adyacente a éste.

Sripleng y Smith (1960) proponen que el cojincillo en Convolvulus arvensis es un derivado epidérmico y existe polémica sobre si la subepidermis contribuye o no a la formación del cojincillo. Por otra parte, Govil (1971) describe la formación del cojincillo en Rivea hypocraeteriformis e I. purpurea entre otras, formado por la epidermis múltiple y

por la subepidermis, aunque concluye diciendo que en todas las especies que estudió, el cojincillo se origina de una epidermis múltiple; mientras que Ponce (en prensa) describe la estructura del cojincillo de I. purpurea como derivado de la epidermis, y Juliano (1935) sostiene que el esclerénquima en empalizada del cojincillo en I. purpurea e I. batatas tienen origen de la capa subepidérmica; Jos (1963) sostiene que el origen del cojincillo en I. pestigridis e I. aquatica es a partir de las divisiones de las células epidérmicas; para T. corymbosa el cojincillo es de origen epidérmico (Márquez, 1986).

Márquez (1986) sostiene que hasta ahora, todas las semillas de con-volvuláceas que ha observado tanto en vivo, como en esquemas o fotografías, poseen esta área basal característica, y que el cojincillo y el hilio constituyen una marca distintiva. Sugiere tomarse en consideración al hacer la diagnosis de la familia. Y además, menciona "hay características de las semillas, que podrían formar parte de la diagnosis y tener un peso igual o mayor que muchos de los elementos ponderados si se confirmara su universalidad: la forma del hilio, la presencia y estructura del cojincillo (pad), una hipodermis múltiple que origina a la subepidermis siempre uniestratificada y un esclerénquima en empalizada, por último una o dos líneas claras localizadas en la misma capa e igual posición".

El desarrollo del endospermo de D. sericea es igual a las especies estudiadas hasta el momento, este desarrollo es nuclear iniciando la celularización en la región micropilar y terminando en la cálaza (Márquez y Laguna, 1982; Jos, 1963; Sripleng y Smith, 1960; Kaur y Singh, 1970;

Kaur, 1969; Tiagi y Gupta, 1963; Kaur y Singh, 1987).

En semilla madura se presenta una capa de aleurona, formada por dos a cuatro estratos de células vivas en casi toda la semilla, con excepción de la región localizada por abajo del cojincillo que puede tener cinco o más estratos celulares. El endospermo persiste en la semilla madura y es un carácter general de las semillas de la familia. Aunque también existen registros para algunos géneros en los que el endospermo casi está ausente, permaneciendo sólo escasos indicios, en cambio un copioso perispermo rodea la semilla como en Erycibe, Dicranostyles, Lysiostyles y Perispermum y es un carácter considerado como más complejo (Degener, 1932 en Austin, 1973).

Por lo observado y apoyándonos en las observaciones realizadas por Márquez (1986), se concluye que en general existen caracteres estructurales y funcionales relacionados con el endospermo, que parecen ser universales en la familia: el desarrollo de tipo nuclear, la persistencia en la madurez de un número variable, según la especie, de estratos de células de aleurona.

No fue posible observar la primera división del embrión de D. sericea, se observó la presencia de un suspensor masivo.

En muchos géneros de la familia se ha observado la primera división del embrión transversalmente y la formación de un suspensor como en los siguientes casos: T. corymbosa (Márquez, 1986); I. sinuta, I. purpurea e I. carnea (Kaur y Singh, 1970); I. pestigrídis e I. aquatica (Jos,

1963); I. ramoni, I. angulata, I. coccinea, I. tenuipes, I. hispida, I. gracilis, I. angustifolia, Mina lobata y Volvulopsis nummularia (Kaur y Singh, 1987); Convolvulus arvensis (Sripleng y Smith, 1960); Evolvulus alsinoides (Tiagi y Gupta, 1963); Convolvulus sepium (McPherson, 1921); Argyreia (Rao, 1940); I. rubro-caerulea (Woodcock, 1942); e incluso para Cuscuta tinctoria (Vázquez, 1989).

Aunque existe en todos los casos mencionados arriba, la formación de un suspensor, éste es variable en forma: globular en D. sericea; I. pestigridis, I. hederacea (Rao, 1940); Evolvulus alsinoides (Tiagi y -- Gupta, 1963); piramidal en I. aquatica (Jos, 1963) e I. learii (Rao, -- 1940); en forma de dedos en I. obscura (Kaur, 1969); y muy masivo en I. hispida (Kaur y Singh, 1987); irregular en Argyreia (Rao, 1940); y I. corymbosa (Márquez, 1986); en forma de botón en Cuscuta (Tiagi y Gupta, 1963); y en forma de huso en I. rubro-caerulea (Woodcock, 1942).

El embrión en D. sericea ocupa la mayor parte del volumen de la semilla madura, es muy semejante a los embriones de otros géneros en cuanto a las regiones que presenta, sin embargo, el tipo de plegamiento varía: D. sericea presenta un embrión lati-longiplicado, tanto I. purpurea como I. corymbosa presentan un embrión longiplicado y Maripa nicaragüensis tiene embrión latiplicado; también existe variación de la relación que guarda el eje radícula-hipocótilo, epicótilo, así como de la coloración en semillas maduras remojadas, ésta va de verde claro a verde muy tenue en el siguiente orden: Maripa nicaragüensis, I. corymbosa, D. sericea e I. purpurea; en I. tyrianthina es verde (Rojas, 1982); en I. alba es color crema, en I. cafrica, I. miriandina, I. sp., y M. umbella-

ta es de color verde claro (González, et. al., 1981).

Todos los embriones de los diferentes géneros pertenecientes a la familia Convolvulaceae, están plegados y acomodados dentro de la mayor parte del volumen disponible de la semilla. De acuerdo con Austin (1973), los cotiledones se vuelven menos plegados, pero más gruesos y largos en las especies consideradas complejas.

Austin (1973) examinó embriones de varios géneros de la familia, y mostró que hay dos direcciones básicas en las cuales el embrión puede estar plegado, estas direcciones son constantes entre los géneros. El plegamiento de los embriones se ha reportado desde Bentham y Hooker (1873); Wettstein (1944); Lawrence (1951); Melchior (1964) y Hutchinson (1959); como carácter de la familia, aunque nunca se habla en la diagnosis del tipo de plegamiento.

Las tendencias evolutivas en la familia Convolvulaceae muestran la siguiente secuencia: embrión lati-longiplicado en D. sericea; embrión longiplicado en I. purpurea, I. corymbosa, Merremia, Bonamia, Jacquemontia, Aniseia e Itzaea, la mayoría de los géneros parecen tener este tipo de plegamiento; embrión latiplicado en M. nicaragüensis, Bonamia trichantha, Dicranostyles, Lysiostyles y parte de especies del género Erycibe (Austin, 1973).

El plegamiento de los embriones les confiere una mayor cantidad de energía almacenada en un pequeño volumen que tiene expresión durante la germinación, de tal manera que la plántula recién germinada no pierde e

nergfa en el crecimiento de los cotiledones, simplemente se desdoblan. Los cotiledones carnosos, plegados y de color verde les confiere ventajas, ya que les da una potencialidad de realizar fotosntesis (González, et. al., 1981).

En los cortes histológicos de los cotiledones de D. sericea se observaron drusas que probablemente son de cristales de oxalato de calcio, reportadas en otros géneros de la familia: I. pestigridis (Jos, 1963); I. coccinea, I. tenuipes, Mina lobata y Volvulopsis nummularia (Kaur y Singh, 1987), en otras especies se ha observado la presencia de vasos - laticíferos: Ipomoea murucoides e I. pauciflora (Murguía, 1986); Ipomoea X leucantha (López, 1987), que no se observan en D. sericea.

Los granos de polen lisos y tricolpados son caracterfsticos de D. sericea, mientras que en Ipomoea y Turbina son espinosos (González, et. al., 1981; Pedraza, 1983).

Considerando la taxonomía de la familia, las caracterfsticas del polen han sido usadas clásicamente como un criterio importante para la delimitación genérica (Austin, 1975), aunque no hay duda de que el polen es un criterio importante para comprender las relaciones filogenéticas, no hay razón para darle tanto peso (Austin, 1975; González, et. al., - 1981), y ha sido usado desde Hallier (1893) quien dividió a la familia en dos subfamilias tomando como principal criterio el grano de polen liso y el grano de polen espinoso (Austin, 1973).

Ferguson, et. al., (1977) sostienen que el grano de polen tres col

pado es menos complejo, mientras que los demás son derivados considerándose los tipos pantoporado y doce colpado como más complejos.

El grano de polen liso y tres colpado ocurre ampliamente en la familia; McDonald (com. pers.) presentó el siguiente orden evolutivo para algunas especies: Dichondra; Evolvulus; Cressa, Bonamia, Calycobolus; Jacquemontia, Anisefa; Convolvulus; Calystegia; Merremia y Operculina, con granos de polen lisos y pequeños; e Ipomoea y Turbina con granos de polen espinosos y más grandes.

La principal substancia de reserva presente durante todo el desarrollo de la testa de D. sericea fue el almidón, cuya coloración azul-violeta indicó que la mayor proporción es de amilosa, distribuido principalmente en las células de parénquima. Los pequeños gránulos de almidón que se detectaron en la epidermis de D. sericea, no se habfan registrado en las especies de convolvulaceas estudiadas. Esto concuerda con las observaciones de Guttemberg (1909) en Cuscuta arabica, y las de Vázquez (1989) en Cuscuta tinctoria. Haenlein (1879) menciona que a excepción de Cuscuta pedicellata y C. suaveolens, todas las semillas de Cuscuta presentan almidón en la epidermis, el cual desaparece en la madurez, al igual que en D. sericea.

En D. sericea, la capa de aleurona, las células del endospermo y las del embrión presentan almidón. En T. corymbosa también se ha registrado la presencia de almidón en esas zonas (Márquez, 1986).

La presencia abundante del almidón puede tener relación con los re-

querimientos para el desarrollo del embrión.

La presencia de taninos en las células epidérmicas se ha asociado - con la coloración e impermeabilidad de la testa en Convolvulus arvensis (Sripleng y Smith, 1960), I. purpurea (Ponce, en prensa) e I. triloba - (Murcio, 1983). En I. triloba también lo relacionan con la subepidermis; en I. purpurea con la subepidermis y el primer estrato del esclerénquima en empalizada por arriba de la línea clara, y en I. corymbosa sólo con - el primer estrato del esclerénquima en empalizada por arriba de la línea clara (Márquez, 1986).

En Convolvulus arvensis además de la presencia de cutina o suberina, hay lignina, que impregnan fuertemente y engrosan las paredes celulares de la subepidermis (Sripleng y Smith, 1960); en I. purpurea la cutina o suberina y lípidos se observaron en esta capa (Ponce, en prensa); en I. corymbosa, se registró la presencia de cutina y lípidos (Márquez, 1986).

La posición de una cutícula entre la testa y el endospermo observada en D. sericea y su naturaleza lipídica sólo ha sido mencionada por - Márquez (1986) para I. corymbosa, aunque sin precisar su origen; por Lyshede (1984) en Cuscuta pedicellata y por Ponce (en prensa) en I. purpurea.

Las paredes celulares del esclerénquima en empalizada presentaron - reacción positiva a polisacáridos insolubles y a hemicelulosa, cutina o suberina; los estudios en otros géneros de la familia varían mucho con respecto a la composición química; suberizada (Woodcock, 1942); lignifi

cada (Juliano, 1935 en Jos, 1963); ni lignificada, ni suberizada (Sripleng y Smith, 1960); y con polisacáridos insolubles y taninos (Márquez, 1986).

Es importante resaltar que la ausencia de reacción de las paredes celulares al aplicar la prueba de floroglucina, no necesariamente significa que la lignina esté ausente, ya que las bases para muchas de las reacciones no son completamente conocidas (Johansen, 1940).

La línea clara en el esclerénquima en empalizada, adyacente a la subepidermis, se observó en cortes teñidos con la tinción doble de safranina-verde rápido, en la semilla madura. La localización de la línea clara es la misma que se ha observado en las demás especies de Convolvulaceae.

Las siguientes reacciones positivas fueron observadas en el desarrollo de la semilla de D. sericea: a) la naturaleza lipídica en la cutícula que recubre la capa epidérmica, b) la presencia de taninos en la capa epidérmica en la madurez de la semilla, c) la naturaleza lipídica de la capa subepidérmica con excepción del cojincillo, lo cual podría estar relacionado con la permeabilidad al agua en esta zona, d) la presencia de cutina o suberina en la capa epidérmica y e) la naturaleza lipídica de la cutícula que separa la testa del endospermo.

Los elementos estructurales que contribuyen a la mejor comprensión del género son los siguientes:

- 1) Presencia de dos estilos libres

- 2) La terminación del haz vascular en la cálaza
- 3) La presencia de dos estigmas subglobosos capitados
- 4) La presencia de granos de polen lisos
- 5) Gineceo profundamente bilobado
- 6) Fruto indehiscente bilobulado
- 7) Presencia de granos pequeños de almidón en la epidermis
- 8) La presencia de las cuatro capas características en la testa
- 9) Ovulos anátropos, unitégmicos
- 10) Tipo de plegamiento del embrión en la madurez
- 11) Desarrollo del endospermo
- 12) Presencia del cojincillo e hilfo
- 13) Origen epidérmico del cojincillo
- 14) Persistencia en la madurez de la capa de aleurona
- 15) La formación de un suspensor
- 16) Presencia de una línea clara en el estrato de esclerénquima en empalizada, adyacente a la subepidermis.

Los siete primeros permiten distinguir a D. sericea de I. corymbosa e I. purpurea, y los restantes son semejantes en las tres especies.

Hacen falta más estudios estructurales y embriológicos en el género Dichondra para determinar si las características de D. sericea se comparan con otros miembros del subgénero Capsullaria. Además se obtendrían conocimientos generales que permitirían dilucidar su posición dentro de las convolvuláceas y su relación con géneros más avanzados.

CONCLUSIONES

- 1) Las características del óvulo de D. sericea son: anátropo, unitégmico, con saco embrionario largo y angosto.
- 2) El haz vascular finaliza en la cálaza.
- 3) Las capas de la testa son: una epidermis uniestratificada, una subepidermis también uniestratificada, un esclerénquima empalizada y un parénquima.
- 4) Las diferencias en la testa de D. sericea son: la presencia de almidón en la capa epidérmica en semilla inmadura; y taninos, así como engrosamientos y hundimientos en esta misma capa en semilla madura.
- 5) Formación de dos tipos celulares en la capa subepidérmica, sin una distribución uniforme.
- 6) Existe la presencia de una línea clara en el primer estrato del esclerénquima empalizada.
- 7) Desarrollo del endospermo de tipo nuclear y persistencia en semilla madura de la capa de aleurona.
- 8) Existe la formación de un suspensor masivo.
- 9) El plegamiento del embrión es lati-longiplicado.
- 10) Los cotiledones en semilla madura contienen drusas.
- 11) Los granos de polen son lisos y tricolpados.
- 12) El cojincillo es de origen epidérmico.
- 13) La subepidermis en el cojincillo, no reacciona positivamente con el rojo O de aceite.
- 14) Existen características estructurales y embriológicas importantes en el desarrollo de D. sericea para considerarla un miembro simple dentro de la familia, respecto a L. purpurea y I. corymbosa.

DESARROLLO HISTORICO DE UNA CLASIFICACION POR TRIBUS DE LA FAMILIA CONVULVACEAE

Choisy (1833)

Sectio I. Argyreieae

(Humbertia, Maripa)

Sectio II. Convolvuleae

Sectio III. Dichondreae

Sectio IV. Cuscutaeae

Genera et Ordine Rejecta

Erycibe Boragineae

Endlicher (1841)

Subordo I. Dichondreae

Subordo II. Convolvuleae

(Humbertia, Maripa)

Convolvulaceis affinis;

Erycibeae, Cuscutaeae

Choisy (1845)

Tribus I. Argyreieae

(Humbertia, Maripa)

Tribus II. Convolvuleae

Tribus III. Dichondreae

Tribus IV. Cuscutaeae

Lindley (1853)

1. Convolvuleae

(Maripa, Humbertia,
Dicranostyles, Lysiostyles)

2. Dichondreae

Additional genera Erycibe

Cuscutaceae

Bentham & Hooker (1873)

Tribus I. Convolvuleae

(Erycibe, Humbertia, Maripa,
Lysiostyles, Dicranostyles)

Tribus II. Dichondreae

Tribus III. Nolaneae

Tribus IV. Cresseae

Tribus V. Cuscutaeae

Baillon (1891)

Série I. Convolvuleae

(Dicranostyles, Lysiostyles,
Erycibe, Maripa)

Série II. Cresseae

Série III. Cuscutaeae

Série IV. Dichondreae

Peter (1891)

Subfam. I. Convolvuloideae

Tribus 1. Dichondreae

Tribus 2. Dicranostyleae

(Dicranostyles, Lysiostyles)

Tribus 3. Hildebrandtieae

Tribus 4. Convolvuleae

Subtrib. A. Argyreifinae

(Maripa, Humbertia)

Subtrib. B. Convolvulinae

Tribus 5. Erycibeae

(Erycibe)

Subfam. II. Cuscutoideae

Hallier (1893)

"Subfam." I. Psiloconfae

Tribus 1. Cuscutaeae

Tribus 2. Wilsonieae

Tribus 3. Dichondreae

Tribus 4. Dicranostyleae
(Dicranostyles, Lysiosyles)

Tribus 5. Poraneae

Tribus 6. Erycibeae

(Erycibe, Maripa, Humbertia)

Tribus 7. Convolvuleae

"Subfam." II. Echinoconiae

Tribus 8. Ipomoeaeae

Tribus 9. Argyreleae

Roberty (1952)

Subfam. 1. Humbertoideae

Subfam. 2. Dichondroideae

Subfam. 3. Wilsonoideae

Subfam. 4. Hildebrandtioideae

Subfam. 5. Eryciboideae

Subfam. 6. Poranoideae

Tribe I. Neuropeltideae

Tribe II. Dipteropeltideae

Tribe III. Prevosteeae

Tribe IV. Poraneae

Tribe V. Lepistemonopseae

Subfam. 7. Convolvuloideae

Tribe I. Evolvuleae

Tribe II. Nephrophyllaeae

Tribe III. Cresseae

Tribe IV. Convolvuleae

Tribe V. Ipomoeaeae

Subfam. 8. Argyreioideae

Tribe I. Lysiosyleae

Tribe II. Dicranostyleae

Tribe III. Argyreleae

Tribe IV. Blinkworthiaeae

Ooststroom (1953)

Subfam. A. Cuscutoidaeae

Tribe I. Cuscuteae

Subtr. cuscutineae

Subfam. B. Convolvuloideae

Tribe II. Convolvuleae

Subtr. Wilsoninae

Subtr. Dichondrinae

Subtr. Dicranostylinae

(Evolvulus, Bonamia, Neu-
ropeltis)

Subtr. Poraninae

Subtr. Erycibinae

Subtr. Convolvulinae

Tribe III. Ipomoeaeae

Subtr. Ipomoeinae

Subtr. Argyreifinae

Melchior (1964)

Subfam. I. Humbertoideae

Subfam. II. Dichondreae

Subfam. III. Convolvuloideae

Tribe I. Wilsoniaeae

Tribe 2. Hildebrandtieae

Tribe 3. Erycibeae

Tribe 4. Poraneae

Tribe 5. Convolvuleae

(Incl. Ipomoeaeae)

Tribe 6. Argyreleae

(Dicranostyles)

Subfam. IV. Cuscutoidaeae

Roberty (1964)

Subfam. I. Argyreioideae

- Tribe 1. Blinkworthieae
- Tribe 2. Argyreieae
- Tribe 3. Dicanostyleae
- Tribe 4. Lysiosstyleae
- Tribe 5. Erycibeeae
- Subfam. II. Convolvuloideae
- Tribe 6. Ipomoeaeae
- Tribe 7. Convolvuleae
- Tribe 8. Cresseae
- Tribe 9. Nephrophyllaeae
- Tribe 10. Evolvuleae

- Subfam. III. Poranoideae
- Tribe 11. Lepistemonopsidaeae
- Tribe 12. Poraneae
- Tribe 13. Prevosteeae
- Tribe 14. Hildebrandtieae
- Tribe 15. Neuropeptideae

Hagnauer (1964)

- Subfam. I. Cuscutoidaeae
- Subfam. II. Convolvuloideae
- Tribe 1. Dichondraeae

- Tribe 2. Dicanostyleae
- (Dicanostyles, Lysiosstyles)
- Tribe 3. Convolvuleae
- Tribe 4. Poraneae
- Tribe 5. Erycibeeae
- (Erycibe)
- Tribe 6. Ipomoeaeae
- Tribe 7. Argyreieae
- (Humbertia, Maripa)

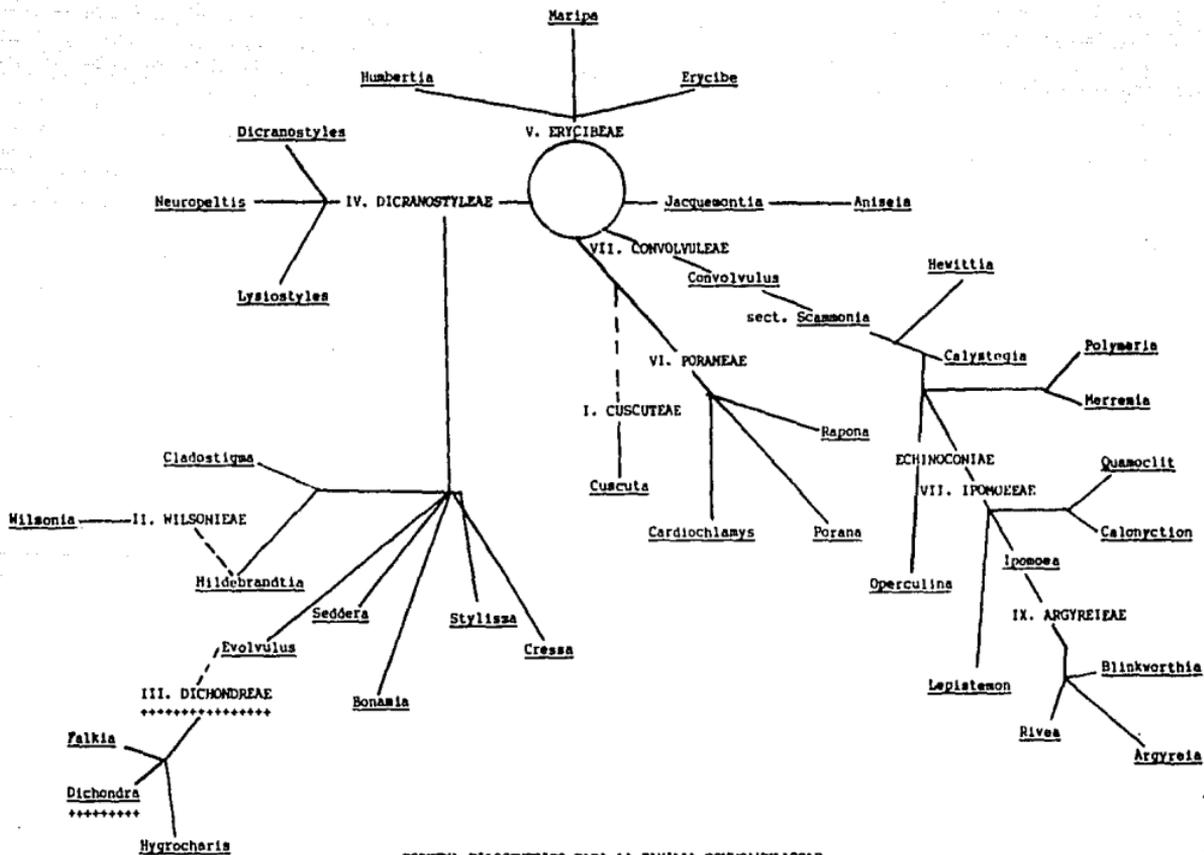
Shaw (1966)

- Tribe 1. Dichondraeae
- Tribe 2. Dicanostyleae
- (Dicanostyles)
- Tribe 3. Hildebrandtieae
- Tribe 4. Convolvuleae
- Tribe 5. Poraneae
- Tribe 6. Ipomoeaeae
- Tribe 7. Argyreieae
- Tribe 8. Erycibeeae
- (Erycibe)

Meisner (1969)

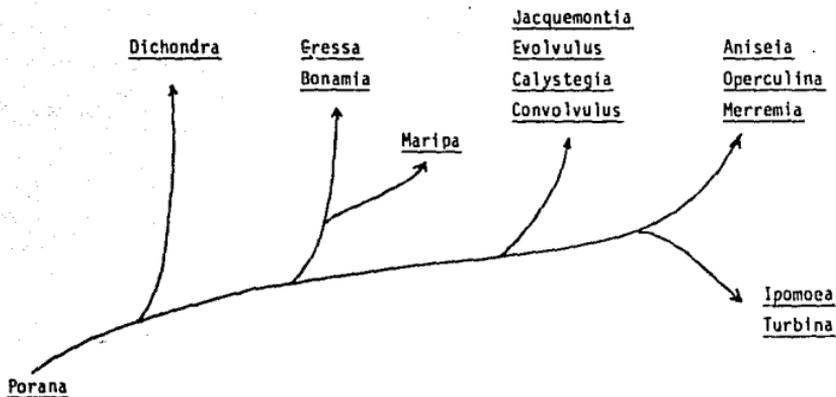
- Tribus I. Convolvulinae
- Subtr. 1. Argyreieae
- (Maripa)
- Subtr. 2. Convolvuleae
- Subtr. 3. Dicanostyleae
- (Dicanostyles, Lysiosstyles)
- Tribus II. Dichondraeae

(Austin, 1973)



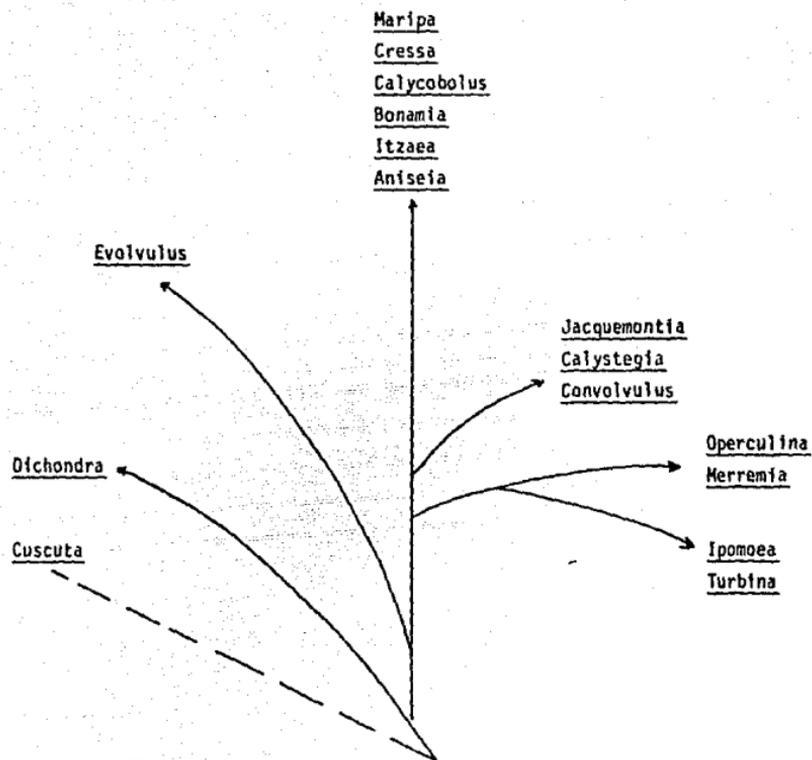
ESQUEMA FILOGENETICO PARA LA FAMILIA CONVULVACEAE
SEGUN HALLIER (1893) EN AUSTIN (1973).

Apéndice 3.



Arbol filogenético para la familia Convolvulaceae
según Austin (1985), (McDonald, com. pers.).

Apéndice 4.



Arbol filogenético para la familia Convolvulaceae según McDonald (1987, com. pers.).

BIBLIOGRAFIA

- Austin, F.D. 1973. The American Erycibeae (Convolvulaceae); Maripa, Dicranostyles, and Lysiosyles I. Systematics. Ann. Missouri Bot. Gard. 60:036-412. [1974].
- Austin, F.D. 1975. Convolvulaceae. En Woodson, R.E. y Schery, R.W. Flora de Panamá. Ann. Missouri Bot. Gard. 62:157-224.
- Corner, E.J.G. 1976. The seeds of dicotyledons. Cambridge Univ. Press. London.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 859-898.
- Falcao, A.I. 1973. Contribuição ao estudo das Convolvulaceae do Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia Botânica. 17:34-55.
- Ferguson, K.F., Verdcourt, B. y Poole, M. M. 1977. Pollen morphology in the genera Merremia and Operculina (Convolvulaceae) and its taxonomic significance. Kew Bulletin. 31(4): 763-773.
- Gambogi, P., Vannaci, G. y Trifolo, E. 1975. Blight of Dichondra repens caused by Alternaria dichondrae new species. Trans. Br. Mycol. Soc. 65(2):322-328.
- González, R., Parisca, L., y Agostini, G. 1981. Caracterización estructural de semillas y plántulas de Ipomoea y Merremia (Angiospermae-Convolvulaceae). Acta Biol. Venez. 11 (2):47-88.
- Govil, C.M. 1971. Morphological studies in the family Convolvulaceae. I. Development and structure of the seed coat. J. Indian. Bot. Soc. 50:32-39.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Jensen, W.A. 1962. Botanical histochemistry: Principles and practice. WH Freeman and Co., San Francisco.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw Hill. New York.
- Jos, J.S. 1962. The structure and development of seeds in Convolvulaceae Ipomoea species. Proc. 49th Indian. Sci. Congr. (Resumen). Part. 3. 268.
- Jos, J.S. 1963. The structure and development of seeds in Convolvulaceae Ipomoea species. Agra. University Journal of Research. 12:247-260.
- Kaur, H. 1969a. Structure and development of seed in Ipomoea obscura Ker-Gawl. Jour. Indian Bot. Soc. 47:346-351.
- Kaur, H. y Singh, R.P. 1970. Structure and development of seeds in three Ipomoea species. Jour. Indian Bot. Soc. 49:168-174.
- Kaur, H. y Singh, R.P. 1987. Development and structure of seed and fruit in some Convolvulaceae. Phytomorphology. 37(3,2):145-154.
- Kornerup, A. y Wanscher, J.H. 1978. Methuen handbook of colour. Ed. 3. Eyre Methuen, London.
- Laurence, M.H.G. 1951. Taxonomy of vascular plants. The McMillan Co. New York.
- López, C.M.L. 1987. Estudio del ciclo de vida y del desarrollo de la semilla de Ipomoea X leucantha (Convolvulaceae) contaminante del arroz comercial. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Lyshede, O.B. 1984. Seed structure and germination in Cuscuta pedicellata with some notes on Cuscuta campestris. Nord. J. Bot. 4(5):669-674.

- Maheshwari, P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. Mc Graw Hill.
- Márquez, G. y Laguna, H. 1982. Anatomía de la semilla y germinación de Turbina corymbosa (L.) Raf., Convolvulaceae. Phytón. 42(1):1-8.
- Márquez, G.J. 1986. Anatomía e histoquímica del desarrollo de la semilla de Turbina corymbosa (L.) Raf., Convolvulaceae. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 143.
- McDonald, A. Convolvulaceae. de Jesieu, Nom. Conserv. En prensa.
- Moreno, P.N. 1984. Glosario botánico ilustrado. CECSA. México. pp.300.
- Murcio, E. 1983. Estudio anatómico y citoquímico de la semilla madura de Ipomoea triloba familia Convolvulaceae. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Murguía, S.G. 1986. Estudio comparativo de semillas maduras de dos especies arbóreas del género Ipomoea (Convolvulaceae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Pedraza, R.A. 1983. Estudio palinológico de la familia Convolvulaceae en México. I. Géneros Ipomoea L. y Turbina Raf. Biótica. 8(4):387-411.
- Ponce, S.R.M. 1986. Estudio del desarrollo de la testa de Ipomoea crinicalyx (Convolvulaceae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 43.
- Ponce, S.R.M. en prensa. Estudio del desarrollo de la testa de Ipomoea purpurea (Convolvulaceae).
- Radewald, J.D., Endo, R. y Shibuya, F. 1974. Pathogenicity of Meloidogyne incognita and its interaction with Rhizoctonia solani

and Pythium ultimum on Dichondra repens. J. Nematol. 6(4):149.

Rao, R.K.V. 1940. Gametogenesis and embryogeny in five species of the Convolvulaceae. Jour. Indian Bot. Soc. 19:53-69.

Rao, V.S. 1944. Development of the embryo-sac in the Convolvulaceae.

Rzedowski, J. y Rzedowski, C.G. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. ENCB, IE. Vol. II. Dicotyledoneae. México. pp. 674.

Rojas, P.M. 1982. Estudio anatómico y citoquímico de la semilla madura de Ipomoea tyrianthina familia Convolvulaceae. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

Sripleng, A. y Smith, H.F. 1960. Anatomy of the seed of Convolvulus arvensis. American Journal of Botany. 47(5):386-392.

Tharp, B.C. y Johnston, C.M. 1961. Recharacterization of Dichondra and a revision of North American species. Brittonia. 13:346-360.

Tiagi, B. y Gupta, P.K. 1963. Floral morphology and embryology of Evolvulus alsinoides Linn. Proc. Raj. Acad. Sci. 10(1):51-60.

Vázquez, S.S. 1989. Estudio estructural e histoquímico del desarrollo del óvulo y antera de Cuscuta tinctoria. Martius. (Cuscuta ceae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

Woodcock, F.E. 1942. Seed development in the morning-glory (Ipomoea rubrocaerulea Hook). Papers of the Michigan Academy of Science, Arts. and Letters. 28:209-212.