



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTUDIO ESTRUCTURAL E HISTOQUIMICO DEL DE-
SARROLLO DEL OVULO Y ANTERA DE *Cuscuta*
*tinctoria. Martius. (CUSCUTACEAE)***

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 I

SONIA VAZQUEZ SANTANA



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 esta 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.

Con infinito amor y gratitud
a mis padres: Guillermo Vázquez
y Nohemí Santana por sus cuidados,
por su apoyo, por su cariño y por
su unión.

Con cariño a mis hermanos:
Clarita, Samia, Rosalía,
Edgar, Manuel, Guillermo,
Julián y Rogelio.

A mis sobrinos:
Berenice, Caren,
Elisania, Manuelito,
Roge y Guillermito.

A LA VIDA

A Felipe:
por su apoyo,
por su amor y
por su presencia.

Quiero manifestar mi agradecimiento a mis asesores: Biol. Margarita Ponce Salazar, M. en C. Alicia Brechú - Franco, Biol. Guillermina Murguía Sánchez y Biol. Ma. de Lourdes López Curto por sus valiosas sugerencias durante la revisión del trabajo, especialmente a la Dra. Judith Márquez Guzmán por su asesoría y por haberme permitido ser su tesista.

Al Biol. Braulio Centeno por su asesoría en las técnicas de inclusión en resinas sintéticas para cortes semifinos.

Al M. en C. Alejandro Martínez Mena, a los Biólogos: Pablo Robles, Ana Isabel Bieler y Raúl Alva del Laboratorio de Microcine por la toma de material fotográfico que ilustra esta tesis.

Al Biol. Lucio Lozada Pérez del Laboratorio de Plantas Vasculares, por la determinación de la especie.

A la Biol. Margarita Ponce por sus opiniones y sugerencias durante el trabajo de laboratorio.

C O N T E N I D O

RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
ANTECEDENTES	4
OBJETIVOS	11
UBICACION Y DESCRIPCION TAXONOMICA	12
METODOLOGIA	17
RESULTADOS	19
FOTOGRAFIAS	29
DISCUSION Y CONCLUSIONES	37
BIBLIOGRAFIA	44

R E S U M E N

Se realizó el estudio estructural e histoquímico del desarrollo de la antera y el óvulo de Cuscuta tinctoria Martius.

Muestras de botones florales, flores en antesis y frutos jóvenes fueron fijadas en F.A.A. e incluidas en parafina y JB-4. - Se cortaron a 9 μ m (micrótomo rotatorio) y 1-2 μ m (ultramicrotomo). Los cortes se tiñeron con safranina-verde rápido y azul de toluidina y se realizaron diversas pruebas histoquímicas.

Los resultados obtenidos muestran que la pared de la antera está formada por cuatro capas: epidermis, endotecio; que en la madurez presenta engrosamientos en sus paredes celulares, una capa media efímera y tapetum binuclear del tipo glandular. El grano de polen maduro es tricelular y tricolpado.

El óvulo surge de la placenta axilar y cuando alcanza una curvatura de 90° aproximadamente, se diferencia la célula arqueporial hipodérmica, la cual funciona directamente como célula madre de la megaspora. El óvulo maduro es tenuinucelado y unitégmico y no corresponde a un óvulo anátropo típico ya que muestra una ligera curvatura del saco embrionario. La primera división del embrión es transversal y el desarrollo del endospermo es del tipo nuclear. Las pruebas histoquímicas demuestran que el principal material de reserva es el almidón, el cual se encuentra presente en todas las partes florales en cualesquiera de las etapas del desarrollo.

La testa en etapas tempranas está formada por una epidermis que contiene gránulos de almidón, una hipodermis biestratificada y parénquima pluriestratificado que también contiene almidón.

Algunos aspectos del desarrollo de óvulos y anteras marcan diferencias con las convolvuláceas.

I N T R O D U C C I O N

La familia Cuscutaceae consta sólo de un género, Cuscuta, que agrupa a cerca de 170 especies ampliamente distribuidas en las zonas tropicales y templadas del mundo; de ellas 40 han sido registradas para México. Este género se considera generalmente parásito, aún cuando algunas especies pueden ser autótrofas, ya que poseen clorofila en tallos o frutos. Algunas especies muestran preferencia por un hospedero específico, pero la mayoría crecen sobre una gran variedad de plantas herbáceas y leñosas incluyendo a las Pteridofitas. Algunas muestran predilección por plantas cultivadas como son: alfalfa, lino, leguminosas, tomate, jitomate, remolacha, hortalizas, plantas ornamentales, pirul, etc., causando considerables pérdidas en los cultivos y actuando algunas veces como vectores de virus.

El género Cuscuta, anteriormente se incluyó dentro del orden natural Convolvulaceae (Engelmann, 1859), sin embargo algunos taxónomos proponen separarla y elevarla al rango de familia (Cuscutaceae) (Dumortier, 1829), ya que en ella se presentan características únicas que están asociadas con su hábito parásito, carácter ausente en las convolvuláceas, y que las hace diferentes, aún cuando comparten relaciones filogenéticas muy cercanas, pues se piensa que Cuscuta se originó de ellas (Dichondra) o de un ancestro común (Austin, 1975; McDonald, comunicación personal).

Algunas características propias de Cuscuta son: tallos aclorófilos generalmente, en los que se desarrollan haustorios intrusivos por medio

de los cuales obtienen alimento de su huésped, este tallo carece de floema interno, las hojas se encuentran reducidas a pequeñas escamas, carentes de haces vasculares; el sistema de raíz está ausente ya que degenera tempranamente después de la germinación de la semilla una vez que la plántula entra en contacto con su planta huésped. Se presentan escamas aserradas en el tubo de la corola a la altura de la inserción de los estambres. Su embrión en etapa madura carece de cotiledones.

Diferentes aspectos de Cuscuta han sido estudiados desde el siglo pasado, entre ellos, los anatómicos, morfológicos, bioquímicos (enzimas involucradas en la degradación de las paredes celulares de la planta huésped), de distribución, control biológico como maleza, ecológicos (formas de dispersión, latencia de las semillas, germinación, etc.), el comportamiento de sus órganos o explantes en cultivo de tejidos relacionados con su hábito parásito, etc.

Respecto a la estructura se mencionan algunos trabajos embriológicos y de desarrollo de óvulos, anteras y semilla; sin embargo son muy pocos, y sólo se reportan para especies de la India, Japón, China y Estados Unidos principalmente. Por otra parte, en especies mexicanas no se han realizado investigaciones de este tipo.

A N T E C E D E N T E S

El género Cuscuta fue descrito por primera vez por Linneo e incluido en la familia Convolvulaceae por diversos autores como Engelmann (1859), Bentham (1876), Peter (1894), Yuncker (1943), Wilson (1960), Correl & Johnston (1970), Austin (1975), Cronquist (1968) y Correl & Correl -- (1982); en Gandhi, 1987.

Sin embargo, algunos otros la han considerado como una familia aparte: la Cuscutaceae, como Dumortier (1829), Wettstein (1935), Butkov (1953), Hutchinson (1959), Buia (1960), Yuncker (1964), Hadac & Chrtek (1970), Takhtajan (1980), Cronquist (1981) y Austin (1986), Gandhi, 1987.

Por lo que respecta a estudios estructurales, McPherson (1921), investiga el desarrollo de Cuscuta gronovii y lo compara con el del género Convolvulus, encontrando poliembrionía en Convolvulus y embrión acotiledonario en Cuscuta.

Wettstein (1935) apoya la formación de la familia Cuscutaceae debido al parasitismo de Cuscuta, al embrión acotiledonario y a la ausencia de célula parietal en el óvulo.

Johri (1934 y 1951) sigue el desarrollo de los gametofitos de C. reflexa, encontrando un óvulo unitégmico anátropo y nucela, la célula arquesporial hipodérmica funciona directamente como célula madre de la megaspora originando un saco embrionario bispórico tipo Allium; además -- describe la embriogénesis y la estructura de la pared de la antera, la cual se encuentra constituida por cuatro capas: epidermis, endotecio, ca

pa media y tapetum.

Maheshwari (1950) menciona entre otras características de Cuscuta - las variaciones que pueden presentarse dentro de los granos de polen, - así también, la ausencia de nucleolos en los núcleos masculinos.

Tiagi (1951) contribuye con la morfología y embriología de C. hyalina y C. paniflora. Menciona que la nucela desaparece tempranamente y las células del tegumento adyacente a ésta son delgadas y ricas en protoplasma; la pared de la antera presenta cuatro capas: epidermis, endotecio, capa media y tapetum binuclear con cuerpos lipídicos que contribuyen con la formación de la exina del grano de polen tricelular. Saco embrionario monospórico tipo Polygonum. La testa de la semilla formada por tres capas celulares bien delimitadas: epidermis, esclerénquima empalizada y parénquima. El desarrollo del endospermo es el tipo nuclear como en convolvuláceas, y no celular como en otras plantas parásitas.

Este mismo autor compara la embriología de Cuscuta con otras convolvuláceas. Considera que el hábito parásito, la presencia de una corona de escamas dentro de la corola, la ausencia de célula parietal en nucela, el saco embrionario monospórico o bispórico, la sinérgida persistente y haustorial, la actividad característica del endospermo de invadir el tegumento, el suspensor de células vesiculares así como el embrión filiforme, enrollado y acotiledonario, son suficientes razones para separar a Cuscuta de las convolvuláceas y colocarla en las cuscutáceas.

Johri & Tiagi (1952) estudian la morfología floral y la formación de la semilla de C. reflexa, reportando células de goma (reportados más

tarde como laticíferos por Gandhi et al, 1987) y gránulos de almidón en todos los órganos florales. En la base del tubo de la corola hay escamas imbricadas. En la placentación se presenta un obturador glandular. El haz vascular entra al óvulo por el funículo y se extiende hasta el antirrafe. Hay polisporia y granos de polen multinucleados. Ellos encuentran granos de polen en la pared del ovario y lo atribuyen a una anomalía de la planta. Consideran que el género debe estar incluido dentro de las Cuscutaceae.

Fahn (1953) estudia la localización de los nectarios florales, ya que los considera un carácter importante para plantear algunas tendencias evolutivas dentro de algunos órdenes de las dicotiledoneas. Propone que los nectarios tienden a ir en una dirección acrocentripétala dentro de la flor. Observa que en las convolvuláceas los nectarios se localizan en la base del ovario.

Sharma et al (1957) realizan una investigación citológica en cuanto al número de cromosomas de algunos miembros de las convolvuláceas, considerando que " la selección natural parece no haber obrado sobre las alteraciones en el número de cromosomas tan marcadamente como en otras familias". Proponen cuatro líneas evolutivas, entre las cuales el género -- Cuscuta, por sus cromosomas grandes y cariotipo simétrico, es considerado como el género más primitivo de la familia.

McLeod (1961 y 1963) estudia la anatomía de Cuscuta relacionándola con su evolución parásita.

Tiagi (1965) coloca dentro del subgénero Monogynella a C. lupulifor-

mis y C. reflexa ya que de las especies estudiadas del género, éstas son las únicas con un saco embrionario bisporico tipo Allium.

Davis (1966) en su estudio de embriología sistemática de angiospermas considera a Cuscuta como miembro de la familia Cuscutaceae.

Hadac & Chrtek (1970) publican algunas notas taxonómicas de cuscuteas. Divide a Cuscuta en cuatro grandes grupos basándose en órganos vegetativos (número de estilos, formas de estigmas, tipo de inflorescencia, etc.), a estos grupos los define como géneros: Monogynella, Kadurias, Cuscuta y Grammica, los dos primeros con un estilo y los últimos con dos.

Este autor apoya tal división, con los trabajos citológicos de la familia Cuscutaceae de Fedorov (1969), quien reporta un número constante de cromosomas para cada una de las especies de estos cuatro género: Monogynella ($2n = 28$); Cuscuta ($2n = 32, 28$ y 42); Grammica ($2n = 32$ y 56) y Kadurias ($2n = 30, 60$ y $2n = 28, 32$ y 42).

Govil (1975) retoma los estudios de Fahn (1953) sobre la filogenia de los nectarios, encontrando que los de Cuscuta son más evolucionados -- que los de los otros miembros de las convolvulaceas, ya que están completamente fusionados a la pared del ovario y carecen de tejido vascular. -- Particularmente, en los nectarios de Cuscuta se encuentra un gran contenido de almidón.

Corner (1976) menciona que "dentro de las simpétalas, las convolvulaceas se distinguen por el desarrollo especial de las tres capas celulares más externas del tegumento", lo cual también ocurre en Cuscuta, considerando que hay muy poca o ninguna razón para formar la familia Cuscutaceae,

y ninguna para separarla de las Convolvulaceae.

Sampathkumar (1979) estudia la cariomorfología de algunas convolvuláceas de la India y discute que en el caso de Cuscuta sus especies presentan diferentes números cromosómicos, aún cuando el número básico del género es 7, él considera que Cuscuta es el género más antiguo de la familia y que además debería colocarse en un status muy diferente en vista de que es el único miembro con hábito parásito.

Hutchison & Ashton (1979 y 1980) describen los cambios que ocurren en la cubierta seminal de C. campestris durante la desecación y germinación, relacionando la primera con el decremento en la germinación. Proponen que la capa impermeable es una región arriba de la línea clara, en la unión de la subepidermis y el esclerénquima.

Takhtajan (1980) apoya la formación de la familia Cuscutaceae de acuerdo con los trabajos de Johri (1934, 1951), Tiagi (1951), y Johri & Tiagi (1952) principalmente.

Govil & Lavania (1980) describen la anatomía floral y embriología de cuatro especies de Cuscuta, encontrando también un saco embrionario bispórico. Ellos mencionan que tanto la posición taxonómica de la familia como la subdivisión del género en tres subgéneros (Engelmann, 1859) o en cuatro géneros separados (Hadac & Chrtek, 1970), es una contradicción, ya que para esta subdivisión debe tomarse en cuenta sólo la morfología floral y no las características del saco embrionario porque hay tanto monosporicos como bispóricos indistintamente en todas las subdivisiones.

Cronquist (1981) en su libro de taxonomía, ya considera a Cuscuta - en la familia Cuscutaceae.

Sampathkumar (1982) estudia las hojas cotiledonarias de algunas convolvuláceas, encontrando que en cada especie son constantes, concluyendo que deben ser consideradas en las relaciones sistemáticas que existen entre los taxa, proponiendo que Cuscuta por carecer de cotiledones, debe ser segregada de las convolvuláceas.

Gandhi & Thomas (1983a y 1983b) examinan las escamas de la corola de Cuscuta y hacen algunos comentarios acerca del origen y variaciones de estos apéndices, describen que las escamas se inician en la base de los filamentos de los estambres, por lo que están de acuerdo con Engelman (1859) diciendo que son dilataciones de la base de los filamentos y no duplicaciones de éstos ni de pétalos o estambres.

Beliz (1984) hace un estudio de distribución de especies de Cuscuta de California, México y América Central, mencionando que la información morfológica de las especies es escasa para aclarar la delimitación de los taxa.

Lyshede (1984) compara la estructura y germinación de las semillas de C. pedicellata y C. campestris, concluyendo que la primera es importante para la identificación de especies de Cuscuta ya que muestran diferencias específicas en las tres capas superficiales. En ambas especies la testa está formada por una epidermis que contiene almidón, una doble capa de células empalizada y la tercera es una capa de células parenquimáticas con almidón. También reporta una cutícula entre el parénquima

y las células de aleurona del endospermo. La germinación en las dos especies es similar.

En 1985 este mismo autor estudia la biología de C. campestris y C. pedicellata, encontrando que es muy similar a la de otras especies del género.

Rzedowski (1985) reporta nueve especies para el Valle de México, entre las que se encuentra Cuscuta tinctoria y algunas variedades. El coloca al género dentro de la familia Convolvulaceae.

Márquez (1986) hace una revisión general de estudios en cuscuteas y convolvulaceas mencionando, entre otras características, algunas similitudes y diferencias en el origen y desarrollo de la testa entre ambas familias.

Austin (1986) separa a Cuscuta de las convolvulaceas para colocarla en la familia Cuscutaceae.

Gandhi et al (1987) hace una revisión de trabajos sobre Cuscutaceae y en su tratado incluye claves, descripciones de taxa, hospedero y distribución de nueve especies de Cuscuta de Louisiana.

En la amplia revisión bibliográfica realizada (1859 - 1988) no se encontró ningún trabajo estructural sobre Cuscuta tinctoria, y debido a la importancia de esta planta como maleza de cultivos básicos en México, así como al escaso conocimiento que se tiene sobre su biología, se decidió emprender este trabajo .

O B J E T I V O S

- *** Realizar estudios estructurales del desarrollo del óvulo y antera en Cuscuta tinctoria.

- *** Realizar pruebas histoquímicas de las distintas etapas del desarrollo del óvulo y la antera en esta especie.

- *** Comparar los resultados obtenidos en C. tinctoria con representantes de las familias Cuscutaceae y Convolvulaceae.

UBICACION TAXONOMICA

(Cronquist, 1981)

DIVISION	Magnoliophyta
CLASE	Magnoliopsida
SUBCLASE	Asteridae
ORDEN	Solanales
FAMILIA	Cuscutaceae
GENERO	<u>Cuscuta</u>
ESPECIE	<u>Cuscuta tinctoria</u> Martius.

GENERALIDADES DE LA FAMILIA CUSCUTACEAE. Dumortier, 1829.

(Cronquist, 1981)

La mayoría son herbáceas anuales, con muy poca o sin clorofila, parásitas, se enredan al hospedero por medio de haustorios intrusivos, pequeños sistemas de raíz pronto degeneran, sólo persisten hasta que la planta madura y pierde contacto con el suelo; los pelos radiculares, cuando están presentes la mayoría son unicelulares o bicelulares, no glandulares, algunas veces taníferos, tallos tetrahédricos, comúnmente naranjas o amarillentos, con células secretoras dispersas en el cortex, periciclo, y algunas veces también en médula, el sistema vascular un poco reducido, sin floema interno; semejantes a vasos con perforaciones simples. Hojas reducidas a escamas, pero muchas veces con estomas

amonocíticos o rodeados por uno o más círculos de células subsidiarias. Flores pequeñas, densas, como cabezuelas, inflorescencias básicamente cimosas, con o sin brácteas, perfectas, regulares, pentámeras o tetrámeras, o menos frecuentemente trímeras (tanto el cáliz, corola y androceo); cada sépalo con una traza de haz vascular persistente a menudo connato a la base o esencialmente a lo largo hasta que el tubo del cáliz pueda ser virtualmente entero; corola blanca o rosada, simpétalas, con lóbulos imbricados, el tubo usualmente presenta un verticilo, o fisuras abajo de las escamas y alineadas con los estambres; filamentos unidos al tubo de la corola, con lóbulos alternados; anteras cortas, tetrangadas y ditecadas, abiertas por incisiones; granos de polen bi o trinucleados, lisos, con tres o seis colpas; gineceo con dos o tres carpelos (las particiones algunas veces incompletas); la base del ovario con nectarios algunas veces; estilos terminales separados o unidos en la parte central; estigmas delgados; variablemente discoidales, capitados, cónicos o cilíndricos, dos óvulos en cada lóculo, erectos en la base de la axila (o en medio, parietales), anátropos, con un sólo tegumento masivo tenuinucelar; obturador placentar, comúnmente formando una campana arriba del micrópilo; el endospermo nuclear; el suspensor con diversas células, comúnmente haustorial y desarrollado. Fruto capsular con dehiscencia circunsísil o indehisciente y casi siempre carnoso; embrión delgado, periférico y fuertemente enrollado, el cual puede estar entre el endospermo almidonoso.

La familia Cuscutaceae constituida por un sólo género, Cuscuta, con

cerca de 150 especies. El género es casi cosmopolita, pero se desarrolla mejor en América, especialmente en regiones cálidas. Está generalmente acordado que Cuscuta está relacionado y derivó de las Convolvulaceae y muchos autores siguen incluyéndola en esa familia. Aunque las diferencias parecen ser significativas.

DESCRIPCION GENERICA (Rzedowski, 1985)

Cuscuta (Tourn.)L.

Plantas parásitas; tallos volubles, lisos, herbáceos, a manera de hilos amarillos o anaranjados, o en algunas especies verdosos, sujetos a la planta huésped mediante numerosos y pequeños haustorios chupadores; las hojas representadas por escamas alternas y diminutas; flores pequeñas en su mayoría de 2 a 6 mm de longitud, perfectas, sésiles o cortamente pediceladas, por lo común pentámeras, en algunas especies trímeras, lisas, papilosas, gruesas, delgadas o algunas veces membranosas, por lo común blancas o amarillentas, agrupadas pocas o muchas en conjuntos cimosos; cáliz sinsépalo o menos comúnmente con los sépalos separados, corola simpétala, campanulada, tubular o ligeramente urceolada, los lóbulos por lo general ovados o lanceolados, extendidos o reflexos, frecuentemente con apéndices a manera de laminitas insertos en su base; estambres alternando con los lóbulos de la corola e insertos cerca de los senos de la misma, anteras sésiles o más comúnmente sobre filamentos delgados; ovario bilocular, cada lóbulo con dos óvulos, dos estilos separados o en algunas especies más o menos unidos, estigmas capitados a lineares; el fruto es una cápsula globosa u ovoide, indehis-

cente o abriendo irregularmente, o bien abriéndose por una línea de circuncisión regular o irregular; semillas normalmente 4, madurando solamente 1 o 3, lisas o ligeramente rugosas, embrión delgado, con 1 a 3 enrollamientos, rodeados por una delgada capa de endospermo, o en algunas especies el embrión es alargado y esférico en uno de sus extremos, el endospermo está reducido o aparentemente ausente. Género más o menos cosmopolita, de aproximadamente 170 especies, el grueso de las cuales, se encuentra en América. Algunas especies exhiben preferencia por determinados huéspedes, pero la mayoría crecen sobre una gran variedad de plantas herbáceas y leñosas incluyendo Pteridofitas; algunas pocas especies muestran predilección por plantas cultivadas, especialmente leguminosas y lino, causando a veces considerables daños. Muchas especies presentan clorofila en tallos, flores o frutos maduros, y son por esto al menos parcialmente autótrofas; se ha demostrado por otro lado que ciertas especies pueden actuar como vectores de virus, por la naturaleza de su desarrollo parásito. El nombre "zacatlaxcale" se usa para las especies del Valle de México.

DESCRIPCION ESPECIFICA (Rzedowski, 1985)

Cuscuta tinctoria Martius.

Tallos de mediano espesor, o algunas veces gruesos, de 0.5 a 2.5 mm de diámetro en ejemplares de herbario; flores lisas, de 4 a 5.5 mm de longitud, sésiles o sobre pedicelos cortos, algunas veces solitarias y protegidas por una bráctea simple que es ovado-orbicular, o agrupadas en densos glómérulos; lóbulos del cáliz desiguales, orbiculares, obtu-

en densos glomérulos; lóbulos del cáliz desiguales, orbiculares, obtusos, solapándose en la base, casi tan largos como el tubo corolino, el margen entero o algo irregular, provistos de quilla en forma de cresta; corola campanulada, convirtiéndose en urceolada en el fruto, los lóbulos ovados, algo oblongos, obtusos, solapándose en la base, extendidos, los bordes enteros o algo irregulares; estambres más cortos que los lóbulos de la corola, los filamentos igualan en largo a las anteras que son oval-oblongas, laminitas infraestaminales llegando a la base de los filamentos, connadas hasta cerca de la mitad de su largo; estilos delgados, más largos que el ovario globoso, convertidos en una proyección en el fruto; cápsula deprimido-globosa, circunsésil; 4 semillas en cada cápsula, o a veces 3, de casi 1.5 mm de longitud, anguladas, hilo oblongo, linear-transverso. En el Valle de México se conoce entre 2250 y 2600 m de altitud, de los municipios de Tolcayucan, Tizayuca, Zumpango, Teotihuacán y Ecatepec, mostrando una marcada preferencia de tener como huésped al pirul (Schinus molle). Esta especie fue muy utilizada para fines de tinción, uso que ha perdido vigencia.

M E T O D O L O G I A

OBTENCION Y PROCESAMIENTO DEL MATERIAL BIOLÓGICO

El material vegetal se colectó directamente de un árbol de pirul el mes de agosto de 1988 en el Pedregal de San Angel, dentro de Ciudad Universitaria. En la colecta se obtuvo tanto material de herbario como botones florales, flores en antesis y frutos en etapas tempranas de desarrollo. Los botones florales, flores y frutos se separaron en pequeños grupos dependiendo de su tamaño para obtener los rangos de longitud con la ayuda de un vernier y microscopio de disección, oscilando entre 0.1 y 0.75 mm de longitud.

El material de herbario se prensó y posteriormente se envió para su determinación al Laboratorio de Plantas Vasculares de la Facultad de -- Ciencias, donde se depositaron algunos ejemplares, permaneciendo el resto en el Laboratorio de Citología Vegetal, por su parte los botones -- florales, flores y frutos se fijaron en F.A.A. y se incluyeron en parafina y JB-4 para su análisis anatómico e histoquímico.

A) INCLUSION EN JB-4

Las inclusiones en esta resina permitieron obtener cortes semifinos que se utilizaron para los estudios anatómicos de las partes florales; para lo cual las muestras fijadas en F.A.A. se lavaron en agua corriente, se deshidrataron en acetona gradual y se impregnaron en la resina JB-4, polimerizándose a temperatura ambiente, en ausencia de oxígeno y en cápsulas de Been. Se cortaron en un ultramicrotomo con navajas de

vidrio a 1 y 2 micrómetros de grosor y se tiñeron con azul de toluidina.

B) INCLUSION EN PARAFINA

Los cortes obtenidos (10 micrómetros de grosor) siguiendo la técnica habitual (Johansen, 1940), se utilizaron para aplicar las siguientes pruebas histoquímicas:

1) ACIDO PERYODICO - REACTIVO DE SCHIFF (APS)

Tiñe a los polisacáridos insolubles de color rosa intenso (Engleman, E. M., comunicación personal).

2) ROJO O DE ACEITE

Tiñe de rojo claro la cutícula y reservas lipídicas (Engleman, E. M., comunicación personal).

3) PERMANGANATO DE POTASIO

Tiñe de color café oscuro a los taninos, carbohidratos y otros compuestos susceptibles a la oxidación (Engleman, E. M., comunicación personal).

4) AZUL MERCURICO DE BROMOFENOL

Tiñe de color azul las reservas protéicas.

5) REACTIVO DE LUGOL

Tiñe de azul y morado intenso el almidón (Johansen, 1940).

R E S U L T A D O S

La flor de Cuscuta tinctoria es hermafrodita y completa, es pentámera, los sépalos están fusionados en la base. El tubo de la corola es cilíndrico y muestra cinco escamas imbricadas situadas en la base de ésta, abajo de la inserción de los estambres; las escamas carecen de un suplemento vascular (Fig. 38).

Los estambres son introrsos e insertos en el tubo de la corola. Se presentan grandes células de apariencia secretora en todas las partes de la flor, sobre todo en el androceo y en la pared del ovario (Fig. 10, 22 y 28). Estas células tienen un gran núcleo y un denso citoplasma en etapas tempranas del desarrollo floral. En las células parenquimatosas del cáliz y la corola hay una gran cantidad de gránulos de almidón (Fig. 19 y 20).

El gineceo de C. tinctoria es bicarpelar, posee un ovario globoso, con dos estilos separados desde la base de la inserción; los estilos son lineares, terminando en estigmas capitados y papilosos. El ovario es bilocular, aunque en la parte media el septo no alcanza a unirse con la placenta, y en esta zona el ovario es unilocular (Fig. 37). La placentación es axilar (Fig. 29).

La mitad superior del ovario es la que presenta grandes células secretoras, que en etapas tempranas tienen un gran núcleo y citoplasma denso, y etapas tardías han perdido estos organelos.

La parte superior de la placenta, adyacente al funículo, prolifera

para formar un obturador glandular digitiforme, el cual se aproxima al micrópilo y sus células se vuelven mucilaginosas y sobresalientes al momento de la fecundación (Figs. 26 y 27).

La pared de la base del ovario se observa engrosada, ya que los nec tarios florales se encuentran fusionados a ésta y carecen de un suplemen to vascular (Figs. 29 y 37).

DESARROLLO DE LA ANTERA (MICROSPORANGIO)

En etapas tempranas del desarrollo floral, surgen del tejido meristemático fundamental dos promontorios celulares que corresponden a los primordios de los estambres (Fig. 19). Estas masas celulares comienzan a ensancharse radialmente en la parte apical (Fig. 20).

En un corte transversal de antera inmadura se observa una masa homogénea de células que corresponde al tejido arquesporrial, el cual se encuentra rodeado por la protodermis monoestratificada (Figs. 1 y 11). En esta etapa de desarrollo la antera toma una apariencia levemente tetralobulada. En cada uno de los lóbulos comienzan a diferenciarse células de gran tamaño, esféricas, con núcleos muy conspicuos, las cuales se dividen periclinalmente para formar dos capas celulares, una hacia el interior del lóbulo, que corresponde al tejido esporógeno y la otra capa subepidérmica es el tejido parietal primario (Fig. 2).

Las células parietales primarias se dividen periclinalmente formando nuevamente dos capas celulares concéntricas. De éstas, la interna fun

ciona directamente como el tapetum binuclear, que resulta ser la capa -- más interna de la pared de la antera, la cual tiene una actividad secretora intensa y muy importante interviniendo directamente en la formación del grano de polen (Figs. 3 y 4).

La capa externa formada por la división de las células parietales - primarias, se llama parietal secundaria. Esta capa se divide tanto periclinal como anticlinalmente para dar lugar por una parte al endotecio - que interviene en la dehiscencia de la antera y por otra a una capa media que desaparece tempranamente antes de que los granos de polen maduren.

De esta manera, la pared de la antera casi madura comprende cuatro capas: una epidermis, un endotecio, una capa media inconspicua y el tapetum (Fig. 3 y 4).

La pared de la antera inmadura se encuentra rodeando al tejido esporógeno (Fig. 11), cuyas células funcionan directamente como células madres de las microsporas, se caracterizan por tener núcleos prominentes y un citoplasma denso, en contraste con las células tapetales, las cuales tienen poco citoplasma y vacuolas grandes (Fig. 12).

Cuando las células madres de las microsporas entran en meiosis para la reducción del número cromosómico, los núcleos de las células tapetales se dividen también por cariocinesis, teniendo como resultado células tapetales binucleadas (Figs. 3 y 4).

Al final de la meiosis de las células madres de las microsporas, se forman grupos de cuatro células haploides arregladas tetrahédricamente,

cada una de estas células recibe el nombre de microsporas, y en conjunto, tétradas de microsporas, las cuales se encuentran rodeadas por una densa pared de callosa (Figs. 3 y 13).

En etapa de tétradas, el citoplasma de las células tapetales es muy denso, comenzando a tomar una apariencia glandular. En esta etapa, la capa media aún es visible (Figs. 3 y 4).

Cada una de las microsporas comienzan a secretar su propia pared y en este momento la pared de callosa que rodea las tétradas se hidroliza y reabsorbe.

Al encontrarse libres las microsporas y cuando su pared aún es delgada, el citoplasma de las células tapetales se encuentran al máximo de su actividad, las paredes celulares se rompen y aparecen granulaciones - que corresponden a los cuerpos de Ubisch, a los cuales se les atribuye - una función importante en la formación final de los granos de polen -- (Figs. 5 y 14).

Los núcleos tapetales se atrofian y debido al rompimiento de las paredes celulares, los protoplastos se unen formando una masa contgranular (Fig. 14). Tiempo después, los cuerpos de Ubisch aparecen libres - en el interior del lóculo (Figs. 6 y 15) y contribuyen al engrosamiento__ de la exina del grano de polen, cuya pared hasta este momento está formada por la exina secretada por la misma microspora (Fig. 14).

Una vez que los granos de polen han completado su pared de exina -- con material aportado por los gránulos de Ubisch el tapetum está ya de-sintegrado y sus restos son una pequeña hilera de vesículas.

Cuando el grano de polen unicelular se separa de la tétrada (Figs. 6, 7, 14 y 15), también existen cambios, su núcleo se divide dando como resultado un grano de polen con dos núcleos primero (Fig. 16) y después con tres, pero sin observarse ninguna membrana o pared divisoria (Figs. 17 y 18).

Cuando el grano de polen es trinuclear, aparecen engrosamientos - bandeados en las paredes celulares del endotecio, las cuales juegan un papel importante durante la dehiscencia de la antera (Figs. 8, 9 y 10).

La antera madura es bilocular y tetrasporangiada, cada lóculo esta separado por un tejido conectivo (Fig. 10). La antera tiene una pared - que encierra a los granos de polen maduros, los cuales son trinucleados, tricolpados y con tres surcos de germinación (Figs. 17 y 18).

En la madurez, la pared de la antera se encuentra formada por dos capas: una epidermis muy delgada, sobre todo en la zona del estomio, el cual es un surco que corre longitudinalmente a lo largo de cada lóbulo de la antera y que es por donde la pared de la antera se romperá para - la liberación de los granos de polen y la otra capa es el endotecio, cu - yas células son de gran tamaño y en sus paredes hay bandas engrosadas - (Figs. 8, 9 y 10).

Los restos del tapetum se limitan a una membrana delgada y resis-- tente, formada por la fusión de vesículas, llamada membrana tapetal -- (Figs. 7, 8 y 9).

DESARROLLO DEL OVULO (MEGASPORANGIO)

El megasporangio comprende al óvulo y sus cubiertas. En etapas tempranas del desarrollo, surge del centro del botón floral una masa celular indiferenciada, la cual dará origen al gineceo (Fig. 19). Esta masa celular va creciendo mostrando un ligero ensanchamiento en la parte apical, mientras que de los extremos comienzan a surgir dos prolongaciones que son los primordios de los carpelos (Fig. 20).

En la ontogenia, el óvulo se eleva como una pequeña masa celular de tejido homogéneo rodeada por una protodermis (Fig. 21). En esta etapa, - en la parte superior del ovario, algunas células se distinguen de las - otras por sus núcleos grandes y su citoplasma denso. Los carpelos se encuentran muy próximos. En esta etapa el ovario es unilocular (Fig. 38).

El óvulo sigue creciendo y comienza una ligera curvatura y un pequeño ensanchamiento en la parte apical, no se distinguen aún los primor--dios del tegumento (Fig. 22).

Cuando el óvulo tiene aproximadamente una curvatura de noventa grados, una célula de la nucela, situada directamente abajo de la epidermis (posición hipodérmica), se hace más evidente con respecto a las células adyacentes debido a su gran tamaño, a un citoplasma denso y un núcleo -- muy prominente, la cual corresponde a la célula arqueosporial (Fig. 23). Esta célula se encuentra rodeada por células nucelares y es en este momento cuando comienza a diferenciarse el único tegumento del óvulo (Fig. 23 y 24).

La célula arquesporial funciona directamente como célula madre de la megaspora, la cual dará origen al saco embrionario que corresponde al gametofito femenino (Figs. 23 y 24).

Una vez que se diferencia la célula madre de la megaspora, el óvulo sigue curvándose; al mismo tiempo que el tegumento sigue creciendo y haciéndose masivo cubriendo a la nucela, la cual va hundiéndose (Fig. 25).

El óvulo maduro de C. tinctoria consta de un saco embrionario rodeado por un tegumento masivo (óvulo unitégmico), una pequeña abertura cerca del funículo, que corresponde al micrópilo, siendo este el sitio por donde generalmente entra el tubo de polen hacia el óvulo durante la fecundación (Figs. 26 y 27); el óvulo se encuentra unido a la placenta por medio de un funículo, por el cual entra el haz vascular (Figs. 29 y 30).

En un óvulo maduro completamente curvo, el micrópilo y el funículo se encuentran muy cercanos como en un típico óvulo anátropo, sin embargo, el saco embrionario y el tejido nucelar no son rectos, sino que presentan una ligera curvatura como en los óvulos campilótropos (Figs. 26 y 27).

Dentro del saco embrionario se observó un aparato del huevo formado por dos sinérgidas y una ovocélula de gran tamaño (Fig. 31), y a los núcleos polares de la célula central (Fig. 33). Se observaron antípodas de gran tamaño con núcleos muy prominentes, pero sin poder determinar el número de éstas (Fig. 32).

En las primeras etapas de formación de la semilla pudo observarse al cigoto y poco después la primera división del embrión, la cual es --

transversal (Fig. 36), en esta etapa los núcleos del endospermo también comienzan a dividirse para formar un endospermo del tipo nuclear. La cubierta de la semilla (joven) se encuentra formada por una epidermis, un esclerénquima biestratificado y parénquima (Figs. 34 y 35).

PRUEBAS HISTOQUIMICAS

1) ACIDO PERIODICO - REACTIVO DE SCHIFF (APS).

En antera joven esta prueba fue positiva en núcleos, citoplasma y paredes celulares tanto de la pared de antera, tejido esporógeno y tejido conectivo; junto a este último se encuentran células secretoras, en las cuales la reacción sólo es positiva en su pared. En etapa de tétradas la reacción es mucho más fuerte en citoplasma y núcleos del tapetum, en las microsporas y en la pared de callosa que rodea a las tétradas.

En antera madura la reacción es positiva en citoplasma y parte interna de la pared del grano de polen. En la pared de la antera es positiva en núcleos, restos del tapetum, paredes celulares, incluyendo las bandas engrosadas del endotecio.

En ovario joven la reacción es positiva en núcleos, pared celular y citoplasma, excepto en vacuolas de los nectarios. También es positiva en las células del óvulo y etapas tempranas del desarrollo de la semilla así como en las células del obturador. En todas las partes florales se encontraron gránulos de almidón, los cuales se tiñeron densamente con este reactivo.

2) ROJO O DE ACEITE.

La reacción fue positiva para la pared externa de las células epidérmicas de la antera y en la epidermis de la parte interna del ovario, sobre todo en etapa de fruto, en epidermis tanto de óvulos maduros como de primeras etapas del desarrollo de la semilla.

3) PERMANGANATO DE POTASIO

En etapas de antera joven la reacción fue positiva en el citoplasma del tapetum y de las células madres de las microsporas. En antera madura los granos de polen se tiñeron densamente al igual que en la pared de la antera y en los gránulos de Ubisch.

En el ovario la reacción fue positiva en el citoplasma de todas las células, sobre todo en las del obturador digitiforme, en los nectarios, células glandulares, estigmas y aparato del huevo.

En etapa de fruto fue positiva la reacción para taninos en la epidermis interna del fruto.

4) AZUL MERCURICO DE BROMOFENOL

La tinción fue positiva sólo en el citoplasma, pared y núcleos del grano de polen maduro; así como en núcleos de todas las estructuras estudiadas.

5) L U G O L

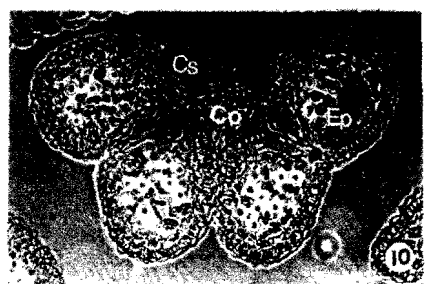
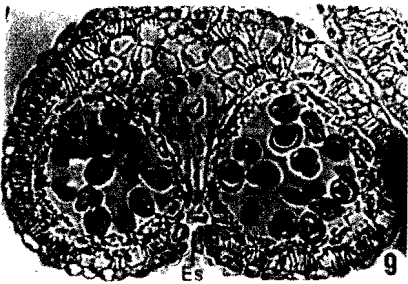
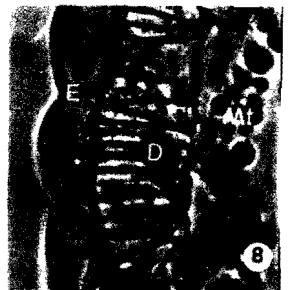
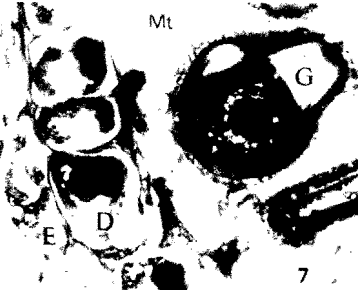
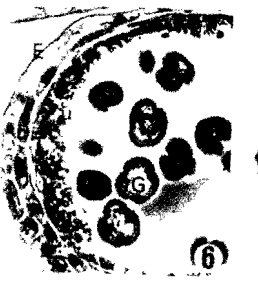
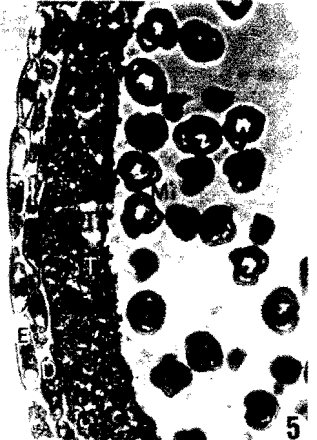
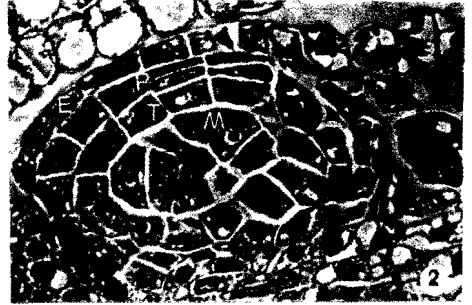
Esta prueba fue positiva en gránulos de almidón tanto de las células

las de la pared del ovario (excepto en las células glandulares) como en las de la epidermis, tegumento y endospermo cuando ocurre la primera división del embrión.

Desde etapas tempranas del botón floral hasta la formación de la - semilla joven la cantidad de almidón presente en los verticilos florales fue muy notoria.

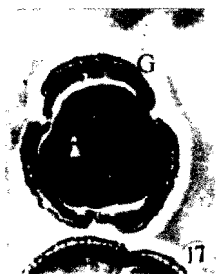
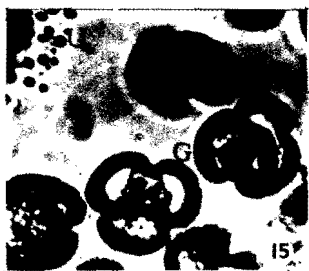
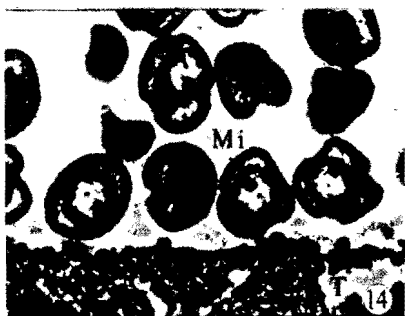
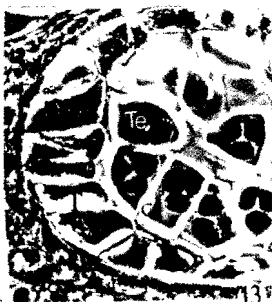
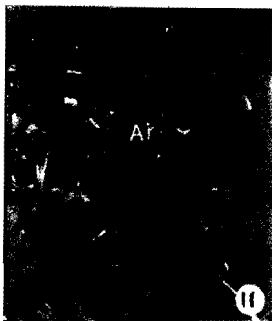
LAMINA I. DESARROLLO DE LA PARED DE ANTERA

- Fig. 1. Corte transversal de antera inmadura. Protodermis (Pr). Tejido -
arquesporial (A). 160X. Contraste de fases.
- Fig. 2. Corte longitudinal de antera. Epidermis (E). Capa parietal prima-
ria en división (P). Tapetum (T). Células madres de las microspo-
ras (M). 160X. Contraste de fases.
- Fig. 3. Corte longitudinal de antera. Epidermis (E). Endotecio (D). Capa
media (C). Tapetum binuclear (T). Tétradas (Te). Pared de callosa
(Ca). 400X. Contraste de fases.
- Fig. 4. Corte longitudinal de pared de antera. Tapetum binuclear (T), Ca-
pa media (C). Endotecio (D). Epidermis (E). Pared de callosa (Ca).
400X. Contraste de fases.
- Fig. 5. Corte longitudinal de antera. Epidermis (E). Endotecio (D). Tape-
tum con gránulos de Ubisch (T). Microsporas (Mi). 160X. Contras-
te de fases.
- Fig. 6. Corte transversal de antera. Epidermis (E). Endotecio (D). Tape-
tum desintegrado (T). Gránulos de Ubisch (U). Grano de polen (G).
100X. Contraste de fases.
- Fig. 7. Corte longitudinal de pared de antera. Epidermis (E). Endotecio-
(D). Membrana tapetal (Mt). Grano de polen unicelular (G). 400X.
Contraste de fases-fluorescencia.
- Fig. 8. Corte transversal de pared de antera madura. Epidermis (E). Endo-
tecio con bandas engrosadas (D). Membrana tapetal (Mt). 400X. --
Contraste de fases.
- Fig. 9. Corte transversal de antera madura mostrando la línea de dehis-
cencia. Estomio (Es). 82X. Contraste de fases.
- Fig. 10. Corte transversal de antera madura tetrasporangiada. Esporangio
(Ep). Tejido conectivo (Co). Células secretoras (Cs). 40X. Con-
traste de fases.



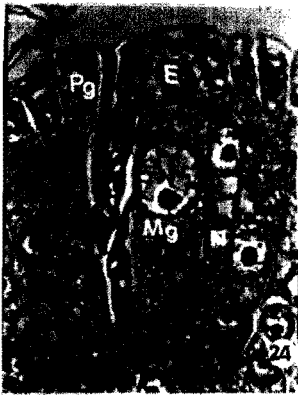
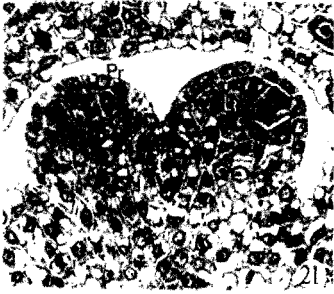
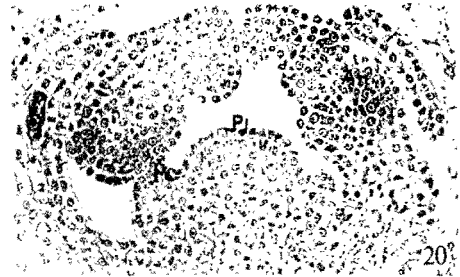
LAMINA II. FORMACION DEL GRANO DE POLEN

- Fig. 11. Corte transversal de antera inmadura. Protodermis (Pr). Célula -
arquesporial (ar). 400X. Contraste de fases.
- Fig. 12. Corte longitudinal de tejido esporógeno. Célula madre de la mi-
crospora (M). Tapetum (T). 400X. Campo claro.
- Fig. 13. Corte transversal de microsporangio. Tétradas (Te). Pared de ca-
llosa (Ca). Tapetum (T). 80X. Contraste de fases.
- Fig. 14. Corte longitudinal de antera. Microsporas (Mi). Tapetum con grá-
nulos de Ubisch (T). 400X. Contraste de fases.
- Fig. 15. Corte longitudinal de antera. Granos de polen jóvenes unicelula-
res. Gránulos de Ubisch (U). Contraste de fases.
- Fig. 16. Grano de polen bicelular antes de la segunda mitosis. 100X. --
Contraste de fases.
- Figs. 17 y 18. Granos de polen maduros trinucleados y tricolpados. 100X.
Contraste de fases.



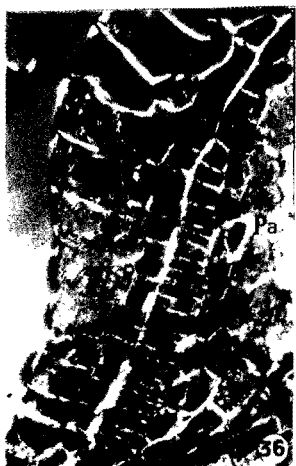
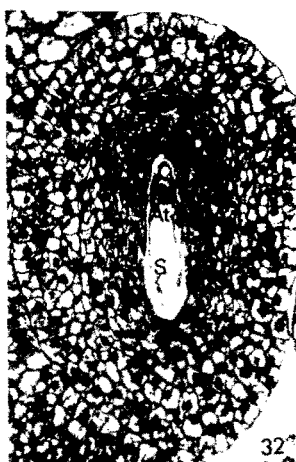
LAMINA III. DESARROLLO DEL OVULO

- Fig. 19. Corte longitudinal de botón floral. Primordios de anteras (An). Primordio de ovario (Po), Pétalos (Pt). 51X. Contraste de fases.
- Fig. 20. Corte longitudinal de botón floral. Primordios carpelares (Pc). Placenta (Pl). Anteras (An). 51X. Contraste de fases.
- Fig. 21. Corte longitudinal de ovario. Surgimiento de óvulos. Protodermis (Pr). Nucela (N). 40X. Campo claro.
- Fig. 22. Corte longitudinal de ovario. Ovulos alargándose (O). Pared de ovario (Pv). Células secretoras (Cs). 64X. Contraste de fases.
- Fig. 23. Corte longitudinal de óvulo curvándose. Célula madre de la megaspora (Mg). Nucela (N). Epidermis (E). Primordio de tegumentos (Pg). 40X. Campo claro.
- Fig. 24. Acercamiento de la célula madre de la megaspora hipodérmica (Mg) Epidermis (E). Primordio de tegumento (Pg). Nucela (N). 400X.
- Fig. 25. Corte longitudinal del óvulo curvándose. Tegumento (Tg). Nucela (N). Funículo (F). 64X. Contraste de fases.
- Fig. 26. Corte longitudinal de óvulo. Micrópilo (I). Tegumento (Tg). Obturador (B). Funículo (F). Placenta (Pl). 64X. Campo claro.
- Fig. 27. Corte longitudinal de óvulo. Saco embrionario curvo (S). Funículo (F). Obturador (B). 64X. Campo claro.
- Fig. 28. Corte transversal de pared de ovario. Células secretoras (Cs). 82X. Contraste de fases.
- Fig. 29. Corte longitudinal de ovario. Placenta (Pl). Ovulo (O). Haz vascular (H). Saco embrionario (S). Nectarios (Ne). 25X. Campo --- claro.



LAMINA IV. SACO EMBRIONARIO - PRIMERAS ETAPAS DEL DESARROLLO DE SEMILLA

- Fig. 30. Entrada del haz vascular al óvulo. Ovulo (O). Placenta (Pl). Haz vascular (H). 64X. Contraste de fases.
- Fig. 31. Corte longitudinal de óvulo. Aparato del huevo: sinérgidas (Si). Ovocélula (V). Saco embrionario (S). Micrópilo (I). 160X. Contraste de fases.
- Fig. 32. Saco embrionario. Antípoda (At). Saco embrionario (S). 64X. Campo claro.
- Fig. 33. Corte longitudinal de saco embrionario. Núcleos polares (Np). Saco embrionario (S). 205X. Contraste de fases.
- Fig. 34. Corte longitudinal de óvulo. Pared de ovario (Pr). Epidermis con gránulos de almidón (E). 64X. Contraste de fases.
- Fig. 35. Corte longitudinal del fruto. Prueba histoquímica de $KMnO_4$. Gránulos de almidón (oscuros) en todos los estratos del tegumento. Saco embrionario (S). Epidermis (E). Taninos en la pared interna del fruto (Ta). 64X. Contraste de fases.
- Fig. 36. Corte longitudinal de semilla joven. Epidermis con almidón (E). Esclerenquima biestratificado (Fs). Parénquima con almidón (Pa). 160X. Polarización.
- Fig. 37. Corte longitudinal de semilla joven. Primera división del cigoto. Célula apical (Ca). Célula basal (Cb). Endospermo nuclear (Et). 160X. Contraste de fases.
- Fig. 38. Corte longitudinal de flor en anthesis. Estigmas (Eg). Estilos - (St). Escamas (Sc). Pared de ovario (Pv). Ovulo (O). Placenta - (Pl). Nectarios (Ne). Anteras (Er). 51X. Campo claro.
- Fig. 39. Corte transversal de botón floral a nivel de la inserción de los estambres. Escamas (Sc). Ovario unilocular en este nivel de corte (Pv). Ovulo (O). Corola gamopétala (Cg). Cáliz gamosépalo -- (Cz). 25X. Campo claro.



DISCUSION Y CONCLUSIONES

Las cúscurtas son plantas cuya posición taxonómica ha variado con el tiempo. Han pasado de ser consideradas como un género de la familia Convolvulaceae, a una familia monogénica: la Cuscutaceae (Dumortier, 1829).

Son muchos los trabajos reportados sobre el género, sobre todo con relación a su hábito parásito, sin embargo, los estructurales y anatómicos son relativamente pocos, y más aún los de las estructuras reproductoras tan importantes en taxonomía.

MICROSPOROGENESIS

La antera de Cuscuta tinctoria se desarrolla como en la mayoría de las angiospermas. Observamos una sola capa media efímera, la cual fue reportada como ausente por Pétters, 1908 (en Raghava, 1940) y confirmada por otros autores en otras especies de Cuscuta (Johri, 1934, 1951; Tiagi, 1951; Johri & Tiagi, 1952; Govil & Lavania, 1980).

Dado que C. tinctoria tiene un tapetum binuclear del tipo secretor, se presentan abundantes cuerpos de Ubisch como lo reportan Tiagi (1951), Johri & Tiagi (1952), Davis (1966) y Govil & Lavania, 1980.

Después de la división meiótica de la célula madre de la microspora se presentan tétradas tetrahédricas, sin embargo, también han sido reportadas en forma isobilateral o en decusada en otras especies (Tiagi, 1951).

En los granos de polen maduros, observamos tres núcleos, posiblemente uno corresponde a la célula vegetativa y dos a las generatrices. Tiagi (1951), Johri (1934), Johri & Tiagi (1952) y Govil & Lavania (1980) - reportan granos de polen con dos o tres núcleos y en algunas especies polen multinucleados. Maheshwari (1950) menciona que puede haber variaciones en cuanto al número de núcleos en los granos de polen de las especies de Cuscuta.

OVULO

El óvulo de C. tinctoria es unitégmico y tenuinucelado como se menciona en todas las especies de cúscutas estudiadas. Sin embargo, consideramos que no se trata de un óvulo anátropo típico debido a la curvatura del saco embrionario y de la nucela, característico de los campilótropos, aunque las plantas simpétalas presentan óvulos anátropos.

En C. tinctoria no observamos células parietales, siendo hipodérmica la posición de la célula madre de la megaspora. Este hecho se considera característico de las cúscutas y las diferencia de las convolvuláceas, en las que la célula madre de la megaspora puede tener posición hipodérmica y subepidérmica.

Se ha reportado que el desarrollo del saco embrionario de Cuscuta - es generalmente monospórico tipo Polygonum, sin embargo, en algunas especies puede ser bispórico tipo Allium. El tipo de saco embrionario es importante para el establecimiento de subgéneros (Tiagi, 1965, 1966). En C. tinctoria pudimos observar solo algunas etapas del desarrollo del sa-

co embrionario.

HAZ VASCULAR

En C. tinctoria, el haz vascular entra por el funículo y se extiende solamente hasta aproximadamente un tercio de la distancia entre el hilo y la calaza. En otros trabajos sobre cúscutas no se hace mención al respecto. Esta es una importante comparación con las convolvuláceas, ya que en éstas, el haz vascular se extiende más allá de la calaza, casi -- hasta el micrópilo (Corner, 1976), excepto en algunas especies de Evolvulus, en las cuales el haz vascular termina en la calaza (Tiagi y Gupta, en Márquez, 1986).

OBTURADOR

Según Bhojwani & Bhatnagar (1981), el obturador es la estructura -- ovular asociada con la conducción del tubo de polen hacia el micrópilo. En C. tinctoria observamos que el obturador digitiforme se origina en la placenta y también ha sido reportado de esta manera en otras especies -- (Tiagi, 1951; Johri & Tiagi, 1952 y Govil & Lavania, 1980).

OVARIO

En C. tinctoria encontramos un ovario bicarpelar, sin embargo, en -- otras especies el ovario puede ser tricarpelar (Johri & Tiagi, 1952) y -- los carpelos no se encuentran completamente fusionados, como sucede en -- la especie trabajada.

CELULAS SECRETORAS

En C. tinctoria se presentan desde etapas tempranas del desarrollo floral, células de apariencia secretora en todas las partes florales. -- Tiagi (1951), Johri (1951) y Govil & Lavania (1980) las reportan en -- otras especies de Cuscuta. Gandhi et al (1987) proponen que son laticíferos.

NECTARIOS FLORALES

Los nectarios florales son de suma importancia en el establecimiento de líneas evolutivas genéricas en dicotiledoneas (Fanh, 1953). En C. tinctoria los nectarios se encuentran fusionados a la pared del ovario. Govil (1975) reporta que los nectarios en Cuscuta por encontrarse fusionados a la pared del ovario y carecer de un suplemento vascular, es el género más evolucionado de las convolvuláceas. Lo anterior es una contradicción en cuanto a la evolución de Cuscuta ya que Sharma et al (1957), en su estudio citológico sobre convolvuláceas consideran que Cuscuta es el género menos evolucionado de este grupo ya que presenta cromosomas -- grandes y cariotipo simétrico.

EMBRION

La primera división del embrión de C. tinctoria es transversal, tal como se ha reportado en otras especies (Mcpherson, 1921; Smith, 1934, - en Raghava, 1940; Tiagi, 1951, 1965; Johri & Tiagi, 1952 y Govil & Lavania, 1980).

ENDOSPERMO

El desarrollo del endospermo tipo nuclear de C. tinctoria es similar al observado en otras especies de Cuscuta (Tiagi, 1951, 1965; Johri & Tiagi, 1952 y Govil & Lavania, 1980). Macpherson (1921) considera que este desarrollo no corresponde al presentado en otras plantas parásitas, en las cuales el desarrollo es del tipo celular.

SEMILLA

Corner (1976) opina que "las convolvuláceas se distinguen de las -- otras familias de las simpétalas por el desarrollo especial de las tres capas más externas del tegumento. Esto mismo ocurre en Cuscuta y demuestra que hay poca o ninguna razón para formar una familia Cuscutaceae y ninguna para separarla de las Convolvulaceae".

En C. tinctoria solo estudiamos etapas tempranas del desarrollo de la semilla. Sin embargo, pudimos darnos cuenta que aún cuando el desarrollo de la semilla de ambas familias es semejante, hay diferencias significativas ya que en Cuscuta, las células epidérmicas presentan almidón y en la convolvuláceas no (Lyshede, 1984).

En C. tinctoria los resultados también demuestran la presencia de almidón en la testa de la semilla. La testa de las cuscutáceas está formada por una epidermis, dos capas de células esclerenquimatosas empaquetadas y una capa múltiple de células parenquimatosas (Tiagi, 1951; Lyshede, 1984).

Las convolvuláceas, a diferencia de las cuscutáceas, presentan una

cubierta seminal formada por una epidermis sin almidón, una subepidermis monoestratificada, una capa mono o pluriestratificada de células en empalizada y el parénquima (Márquez, 1986).

ESCAMAS

En C. tinctoria encontramos escamas fusionadas en el tubo de la corola, en el sitio donde se insertan los estambres. Estas estructuras fueron reportadas por otros autores (Gandhi & Thomas, 1983a, 1983b) como dilataciones de la parte basal de los filamentos o como duplicaciones de los pétalos. Son de importancia en la determinación de las especies..

HISTOQUIMICA

El almidón constituye la principal reserva alimenticia. Está presente desde las primeras fases del desarrollo floral y en todas las partes de la flor.

La presencia de almidón en el saco embrionario desde etapas tempranas del desarrollo del endospermo, parece estar relacionado con el hábito parásito de Cuscuta, ya que en el momento de la germinación, el embrión, por carecer de cotiledones, necesita grandes reservas alimenticias para su desarrollo mientras encuentra una planta huésped apropiada, de la cual pueda obtener los nutrientes necesarios para seguir creciendo.

Tiagi (1951) menciona que la estructura y la embriología de Cuscuta es esencialmente similar con la de otros miembros de las convolvuláceas. Su trabajo junto con otros (Johri & Tiagi, 1952) proponen que las carac-

terísticas del género Cuscuta son importantes para completar un cuerpo de conocimientos que permita discutir si permanecen en las convolvuláceas o se separan para formar la familia Cuscutaceae, lo cual ya había sido planteado por Wettstein (1935). Estos autores mencionan que las principales características por la que se propone esta separación son: "el hábito parásito de Cuscuta, la presencia de una corona de escamas, la ausencia de una nucela en óvulo maduro, el saco embrionario de origen mono o bispórico, la naturaleza persistente y haustorial de una de las sinérgidas, el embrión filiforme y enrollado carente de cotiledones, así como el tipo de desarrollo del endospermo. Los resultados de las primeras etapas coinciden con las obtenidas en C. tinctoria.

Los estudios embriológicos realizados hasta ahora revelan importantes diferencias entre las convolvuláceas y las cúscutas, sin embargo, existen indudables semejanzas. Este cuerpo de conocimientos junto con otros aportados por otras disciplinas, debe ser evaluado por los taxónomos para llegar a un acuerdo sobre la jerarquía del taxón.

B I B L I O G R A F I A

- * Austin, D.F. 1975. Convolvulaceae. En Woodson, R.E. & Schery, R.W. - Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 157-224.
- * _____ 1986. En Gandhi, et al. 1987. Cuscutaceae of Louisiana - USA. Sida Contrib. Bot. 12 (2): 361-379.
- * Beliz, D.C. 1984. Comparison of habitat host preference and phenology in Cuscuta species from California USA, Mexico and Central Amer. J. - Bot. 71: 157.
- * Bhojwani, S.S. & Bhatnagar, S.P. 1981. The embryology of angiosperms. 3rd edition. Vikas Publishing. Dehli. 280 p.
- * Corner, E.J. 1976. The seed of dicotyledons. Cambridge. Univ. Press. London. 1: 110.
- * Cronquist, A. J. 1968. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York. 1250 p.
- * Cronquist, A. J. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York. 1262 p.
- * Davis, G.L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. J. Wiley. New York. 528 p.
- * Engelmann, G. 1859. Systematic arrangement of the species of the genus Cuscuta, with critical remarks on old species and description of new ones. Trans. Acad. Sci. St. Louis. 1: 453-523.
- * Fahn, A. 1953. The topography of the nectary in the flower and its - phylogenetical trend. Phytomorphology. 3: 242-426.
- * Gaertner, E.E. 1950. Studies of seed germination, seed identification, and relationships in dodders, Cuscuta spp. Mem. Cornell Univ. Agr. -- Exp. Sta. 294: 1-56.

- * Gandhi, K.N. et al, 1983a. Cuscuta polygonorum Engelm. new to Louisiana and comments about its antestaminal scales. Phytologia. 53 (3): - 181-183.
- * _____ 1983b. Variations in the floral structure of Cuscuta L. Phytologia. 53 (3): 184-186.
- * _____ 1987. Cuscutaceae of Louisiana USA. Sida Contrib. Bot. 12 (2): 361-379.
- * Govil, C.M. 1975. Phylogeny of floral nectary in Convolvulaceae. Curr. Sci. 44 (14): 518-519.
- * _____ & Lavania, S. 1980. Floral anatomy and embryology of some species of Cuscuta. Proc. Indian. Acad. Sci. 89 (3): 219-228.
- * Hadac, E. & Chrtek, J. 1970. Notes on taxonomy of Cuscutaceae. Folia Geobot. Phytotax, Praha. 5: 443-445.
- * Hutchinson, J. 1959. The families of flowering plants. Vol. I. Dicotyledons. Oxford University Press. London.
- * Hutchison, J.M. & Ashton, F.M. 1979. Effects of dessication and scarification on the permeability and structure of the seed coat of Cuscuta campestris. Amer. J. Bot. 66 (1): 40-46.
- * _____ 1980. Germination of field dodder Cuscuta campestris. Weed Sci. 28 (3): 330-333.
- * Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. Mc. Graw-Hill. New York. - 126-154.
- * Johri, B.M. 1934. The development of the male and female gametophytes in Cuscuta reflexa Roxb. Phytomorphology. 2: 162-180.
- * _____ 1951. Endosperm and embryo development in Cuscuta reflexa Roxb. Curr. Sci. 20: 189-191.
- * _____ & Tiagi, B. 1952. Floral morphology and seed formation in

- * Cuscuta reflexa Roxb. Phytomorphology. 2: 162-180.
- * Lyshede, O.B. 1984. Seed structure and germination in Cuscuta pedicellata and C. campestris. Nord. J. Bot. 4 (5): 669-674.
- * _____ 1985. Morphological and anatomical features of Cuscuta pedicellata and Cuscuta campestris. Nord. J. Bot. 5 (1): 65-77.
- * McDonald, A. Convolvulaceae. A.L. de Jusieu, Nom. Conserv. (En prensa).
- * McLeod, D.G. 1961. Some anatomical and physiological observations on two species of Cuscuta. Trans. Bot. Soc. Edinb. 39: 302-315.
- * _____ 1963. The parasitism of Cuscuta. New Phytol. 62: 257-263.
- * McPherson, G.E. 1921. Comparison of development in dodder and morning glory. Bot. Gaz. 71: 392-398.
- * Maheshwari, P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw-Hill, New York. 453 p.
- * Márquez, G.J. 1986. Anatomía e histoquímica del desarrollo de la semilla de Turbina corymbosa. (L). Raf. Convolvulaceae. Tesis doctoral. -- Facultad de Ciencias. UNAM.
- * Rzedowski, J., & Rzedowski, G.C. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. II. ENCB. IPN., 243-247 p.
- * Raghava, R.K.V. 1940. Gametogenesis and embryogeny in five species of the Convolvulaceae. J. Ind. Bot. Soc. 19: 53-69.
- * Sampathkumar, R. 1979. Karyo morphological studies in some south Indian Convolvulaceae. Cytologia Tokyo. 44 (2): 275-286.
- * _____ 1982. The cotyledonary leaves of some Convolvulaceae. Taxon. 31 (1): 53-56.
- * Sharma, A.K. et al 1957. A cytological investigation of some Convolvulaceae as an aid in understanding their lines of evolution. Phytom. - 9 (2): 143-157.

- * Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev. 46: 225-359.
- * Tiagi, B. 1951. A contribution to the morphology and embryology of Cuscuta hyalina Roth. and C. paniflora Tenore. Phytomorphology. 1: 9-21.
- * _____ 1965. Development of the embryo sac and embryogeny in Cuscuta lupuliformis. Curr. Sci. 23: 671-672.
- * _____ 1966. Floral morphology of Cuscuta reflexa Roxb. and Cuscuta lupuliformis Krocke. with a brief review of the literature on the genus Cuscuta. Bot. Mag. Tokyo. 79: 89-97.
- * Wettstein, R. 1935. "Handbuch der systematischen Botanik." Leipzig -- und wien. En Johri, B.M. & Tiagi, B. 1952. Floral morphology and seed formation in Cuscuta reflexa Roxb. Phytomorphology. 2: 162-180.