

ESTUDIOS CITOTAXONÓMICOS EN LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *CUSCUTA* (CONVOLVULACEAE)

por

MIGUEL ÁNGEL GARCÍA & SANTIAGO CASTROVIEJO

Real Jardín Botánico, CSIC. Plaza de Murillo, 2. E-28014 Madrid
<mgarcia@ma-rjb.csic.es> <castroviejo@ma-rjb.csic.es>

Resumen

GARCÍA, M.A. & S. CASTROVIEJO (2003). Estudios citotaxonómicos en las especies ibéricas del género *Cuscuta* (Convolvulaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid*: 60(1): 33-44.

Cuscuta es un género de plantas parásitas en el que hay una gran diversidad en tamaño, número y tipo de cromosomas. Todas las especies de *Cuscuta* subgén. *Cuscuta* se caracterizan por tener cromosomas holocéntricos, mientras que son monocéntricos en los subgéneros *Grammica* y *Monogyne*. En este trabajo se analizan los datos conocidos sobre la cariología del género, se estudia la caracterización cromosomática de las especies ibéricas y se aportan números que son nuevos tanto a nivel genérico como específico. Se han encontrado una serie de números cromosomáticos en *C. epithymum* que sugieren la posible existencia de agmatoploidía y simploidía en el género.

Palabras clave: agmatoploidía, cromosomas holocéntricos, *Cuscuta*, simploidía.

Abstract

GARCÍA, M.A. & S. CASTROVIEJO (2003). Cytotaxonomic studies in the Iberian species of the genus *Cuscuta* (Convolvulaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid*: 60(1): 33-44 (in Spanish).

Cuscuta is a genus of parasitic plants with great diversity in size, number and type of chromosomes. All the species included in *Cuscuta* subgenus *Cuscuta* are characterized by the holocentric chromosomes whereas they are monocentric in the species of subgenera *Grammica* and *Monogyne*. In this paper we summarize the data previously published on the karyology of the genus, study the chromosomal characterization of the Iberian species and identify new chromosome numbers for the genus and for several species. The chromosome numbers found in some species such as *C. epithymum* indicate the possibility of agmatoploidy and simplicity in the genus.

Key words: agmatoploidy, holocentric chromosomes, *Cuscuta*, symploidy.

INTRODUCCIÓN

Los primeros trabajos citogenéticos en el género *Cuscuta* son los de FEDORTSCHUK (1931), FINN & SAFIJOVSKA (1933), FINN (1937) y FOGELBERG (1938), que estudian un total de 13 especies pertenecientes a los tres subgéneros reconocidos por YUNCKER (1932). En estos trabajos se proponen $x = 7$ y $x = 15$

como los números básicos en el género y se indica la existencia de poliploidía. FOGELBERG (1938) estudia ocho especies de *Cuscuta* subgén. *Grammica* (Lour.) Yunck. y pone de manifiesto la diferencia de tamaño de cromosomas entre alguna de ellas, que varía entre las 8 μm de los más grandes de *C. indecora* Choisy y las 0,4 μm de los pequeños de *C. pentagona* Engelm. Varios autores, como

FINN (1937), SHARMA & CHATTERJI (1957), SINGH & ROY (1970) o KAUL & BHAN (1974, 1977), centraron sus investigaciones en *C. reflexa* Roxb., especie asiática incluida en *Cuscuta* subgén. *Monogyne* Engelm. ex Yunck. Destacan el gran tamaño de sus cromosomas (hasta 23 μ m), la mayoría metacéntricos o submetacéntricos, caracteres cariológicos considerados como primitivos (STEBBINS, 1950). Aparecen en la especie varios citótipos con números $2n = 28, 30, 32, 42$ y 48 (tabla 1), y KAUL & BHAN (1977) proponen $x = 8$ como un número básico adicional en el género y autoploidía en la especie. VASUDEVAN (1975) estudia varias especies asiáticas y europeas de los subgéneros *Cuscuta* y *Monogyne*, elabora idiogramas de la mayoría de las

especies y propone que los cariótipos simétricos son los más antiguos en el género. MANITZ (1983) recopila los datos conocidos sobre números cromosómicos en Convolvulaceae y en Cuscutaceae, propone como número básico de las dos familias $x = 15$, y considera que el origen del resto de los números cromosómicos se han originado por fenómenos de disloidía decendente y poliploidía.

Los datos más llamativos sobre la cariólogía del género se han venido acumulando en los últimos años. PAZY & PLITMANN (1994) demostraron con el uso de rayos X que los cromosomas de *C. babylonica* Choisy, una especie asiática incluida en el subgénero tipo, son holocéntricos. Todos los fragmentos de los cromosomas originados como consecuencia

TABLA 1
RECUENTOS CROMOSOMÁTICOS PUBLICADOS EN EL GÉNERO *CUSCUTA*

Taxon	Origen	Núm. cromosomático	Referencia
Subgén. <i>Grammica</i>			
<i>C. attenuata</i> Waterfall	EE.UU.	$2n = 30$	PRATHER & TYRL (1993)
<i>C. australis</i> R.Br.	TAIWÁN	$2n = 56$	YEH & TSAI (1955)
<i>C. campestris</i> Yunck.	?	$2n = 56$	FINN & SAFIJOVSKA (1933)
	?	$2n = 56$	FINN (1937)
	EE.UU.	$2n = 56$	FOGELBERG (1938)
	IRÁN	$2n = 56$	ARYAVAND (1987)
<i>C. cephalanthi</i> Engelm.	EE.UU.	$2n = 60$	FOGELBERG (1938)
<i>C. chinensis</i> Lam.	INDIA	$2n = 16$	VASUDEVAN (1975)
	INDIA	$2n = 56$	SAMPATHKUMAR (1979)
	IRÁN	$2n = 56$	ARYAVAND (1987)
	MONGOLIA	$2n = 56$	MESICECH & SOJÁK (1995)
<i>C. compacta</i> Juss.	EE.UU.	$2n = 30$	FOGELBERG (1938)
<i>C. corylii</i> Engelm.	EE.UU.	$2n = 30$	FOGELBERG (1938)
<i>C. cuspidata</i> Engelm.	EE.UU.	$2n = 30$	PAZY & PLITMANN (1995)
<i>C. glomerata</i> Choisy	EE.UU.	$2n = 30$	FOGELBERG (1938)
<i>C. gronovii</i> Willd.	EE.UU.	$2n = 60$	FOGELBERG (1938)
<i>C. hyalina</i> Roth.	INDIA	$2n = 30$	SINGH & ROY (1970)
	?	$2n = 28$	VU & al. (1974)
<i>C. indecora</i> Choisy	EE.UU.	$2n = 30$	FOGELBERG (1938)
		$2n = 30$	RAVEN & al. (1965)
		$2n = 30$	PINKOVA & al. (1974)
<i>C. odorata</i> Ruiz. & Pav.	PERÚ	$2n = 32$	DIERS (1961)
<i>C. pentagona</i> Engelm.	EE.UU.	$2n = 56$	PINKOVA & al. (1974)
	EE.UU.	$2n = 44$	PAZY & PLITMANN (1995)
<i>C. salina</i> Engelm.	EE.UU.	$2n = 30$	PAZY & PLITMANN (1995)

Taxon	Origen	Núm. cromosomático	Referencia
<i>C. suaveolens</i> Ser.	MÉXICO	2n = 28	WARD (1984)
<i>C. tinctoria</i> Mart.	MÉXICO	2n = 38	PAZY & PLITMANN (1995)
Subgén. <i>Monogyna</i>			
<i>C. lupuliformis</i> Krock.	?	2n = 28	REESE <i>in</i> LOVE & LOVE (1961)
	POLONIA	2n = 28	VASUDEVAN (1975)
<i>C. monogyna</i> Vahl.	?	2n = 28	FINN (1937)
	IRÁN	2n = 28	ARYAVAND (1987)
	ISRAEL	2n = 30	PAZY & PLITMANN (1995)
<i>C. reflexa</i> Roxb.	INDIA	2n = 28	FINN (1937)
	INDIA	2n = 14	VIR JEE & KACHROO (1985)
	INDIA	2n = 30	VASUDEVAN (1975)
	INDIA	2n = 32	KAUL & BHAN (1974)
	INDIA	2n = 42	SHARMA & CHATTERJI (1957)
	INDIA	2n = 48	KAUL & BHAN (1977)
Subgén. <i>Cuscuta</i>			
<i>C. alba</i> Presl.	FRANCIA	2n = 30	VASUDEVAN (1975)
<i>C. approximata</i> Bab.	ESPAÑA ?	2n = 28	FINN (1937)
<i>C. babylonica</i> Choisy	ISRAEL	2n = 8	PAZY & PLITMANN (1991)
<i>C. brevistyla</i> A. Braun	ISRAEL	2n = 42	PAZY & PLITMANN (1987)
	ISRAEL	2n = 28, 42	FEINBRUN & TAUB (1965)
<i>C. capitata</i> Roxb.	INDIA	2n = 20	MEHRA & VASUDEVAN (1972)
	INDIA	2n = 20	VASUDEVAN (1975)
<i>C. epilinum</i> Weihe	?	2n = 42	FINN & SAFIJOVSKA (1933)
	?	2n = 42	FINN (1937)
<i>C. epithimum</i> (L.) Murray	?	2n = 14	FEDORSCHUK (1931)
	?	2n = 14	FINN & SAFIJOVSKA (1933)
	ALEMANIA	2n = 14	TISCHLER (1934)
	?	2n = 14	FINN (1937)
	SUECIA	2n = 14	EHRENBERG (1945)
	SUIZA	2n = 14	VASUDEVAN (1975)
	?	2n = 14	VÁCHOVA & ZÁBORSK (1980)
	ESPAÑA	2n = 14	PASTOR & <i>al.</i> (1990)
Gr. BRETAÑA	2n = 14	MONTGOMERY & <i>al.</i> (1997)	
<i>C. europaea</i> L.	?	2n = 14	FINN & SAFIJOVSKA (1933)
	?	2n = 14	FINN (1937)
	ALEMANIA	2n = 14	REESE (1952)
	NORUEGA	2n = 14	LAANE (1969)
	POLONIA	2n = 14	SKALINSKA & <i>al.</i> (1971)
	SUIZA	2n = 14	VASUDEVAN (1975)
	FINLANDIA	2n = 14	HALKKA (1985)
	REP. CHECA	2n = 14	JAVURKOVÁ-JAROLÍMOVÁ (1992)
<i>C. palaestina</i> Boiss.	ISRAEL	2n = 28	PAZY & PLITMANN (1991)
<i>C. pedicellata</i> Ledeb.	ISRAEL	2n = 10	PAZY & PLITMANN (1991)
<i>C. planiflora</i> Ten.	INDIA	2n = 14	SINGH & ROY (1970)
	INDIA	2n = 14	MEHRA & VASUDEVAN (1972)
	INDIA	2n = 14	VASUDEVAN (1975)
	IRÁN	2n = 28	ARYAVAND (1987)
	ISRAEL	2n = 14	PAZY & PLITMANN (1991)

de la ruptura artificial con rayos X mostraron capacidad de unirse a las fibras del huso y de migrar hacia los polos celulares durante las divisiones mitóticas, lo que demuestra que la actividad centromérica se encuentra dispersa a lo largo de toda la longitud de los cromosomas y no se limita a los centrómeros. Este tipo de cromosomas lo presentan unos pocos grupos de angiospermas. Entre las monocotiledóneas se conoce desde hace tiempo en *Cyperaceae* (HEILBORN, 1924), *Juncaceae* (MALHEIROS-GARDÉ & al., 1947) y en el género *Chiono-graphis* (TANAKA & TANAKA, 1977). Entre las dicotiledóneas tan solo se conocía en *Myristica fragrans* Hoult. (FLACH, 1966) y en el género *Drosera* (KONDO & LAVARACK, 1984).

Un fenómeno asociado, pero no exclusivo de cromosomas holocéntricos, es la meiosis postreduccional (BATTAGLIA & BOYES, 1955). En angiospermas este tipo de cromosomas está siempre asociado con meiosis postreduccional. Durante la primera división de la meiosis, al contrario de lo que ocurre en una meiosis normal, se produce autoorientación de las cromátidas y migran hacia los polos celulares cromátidas homólogas como en mitosis. La separación de cromátidas homólogas se retrasa por lo tanto hasta la segunda división meiótica. Durante la primera anáfase se produce la división ecuacional y durante la se-

gunda la reduccional, al contrario de lo que ocurre en una meiosis normal. La morfología de los bivalentes en metafase-I es muy característica en el caso de cromosomas holocéntricos. En visión ecuatorial tienen forma de trivalente en el que cada uno de los cuatro bloques se corresponde con cada una de las cuatro cromátidas mientras que en visión polar adquieren aspecto de maza. Otros indicios de la presencia de cromosomas holocéntricos son la inexistencia de constricciones primarias y la migración de las cromátidas paralelas al ecuador celular durante la anáfase mitótica sin mostrar la típica figura en V de los monocéntricos.

Los objetivos del presente trabajo han sido estudiar el transcurso de la mitosis y la meiosis en poblaciones de *Cuscuta* de la Península Ibérica para comprobar la existencia de configuraciones asociadas con cromosomas holocéntricos en las especies del subgénero *Cuscuta* y ampliar los recuentos cromosómicos conocidos del género con poblaciones ibéricas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las plantas investigadas fueron colectadas en el campo y cultivadas en el Real Jardín Botánico, Madrid, o fijadas directamente en el campo. Los pliegos testigos se han depositado

TABLA 2

MATERIAL ESTUDIADO Y RECuentOS CROMOSOMÁTICOS OBTENIDOS PARA EL PRESENTE ESTUDIO

Taxon	Nº colector	Localidad	Núm. cromosómico
Subgén. <i>Monogyna</i>			
<i>C. monogyna</i>	MAG 898	Granada, Torvizcón-Cadiar, La Platonada, 780 m, 30SVG7884	2n = 30
	MAG 899	Granada, Almegjíjar, margen derecha de río Guadalfeo, 600 m, 30SVG7383	2n = 30
Subgén. <i>Grammica</i>			
<i>C. australis</i>	MAG 945	Badajoz, Villanueva de la Serena, río Zújar	2n = c. 28
<i>C. campestris</i>	MAG 922	Burgos, Fresnillo de la Dueñas, 800 m, 30TVM4710	2n = c. 56
Subgén. <i>Cuscuta</i>			
<i>C. approximata</i>	MAG 798	Cádiz, Puerto de las Palomas, 1350 m, 30STF8874	2n = 28
	MAG 833	Segovia, Maderuelo, hoz del río Riaza, 1000 m, 30TVL5399	2n = 28
	MAG 854	Teruel, Puebla de Valverde, 1250 m, 30TXK7353	2n = 28
	MAG 857	Teruel, Camarena de la Sierra, 1500 m, 30TXK6848	2n = 28
	MAG 860	Cuenca, Mohorte, 950 m, 30TWK7929	2n = 28

Taxon	N.º colector	Localidad	Núm. cromosómico
<i>C. approximata</i>	MAG 861	Cuenca, Cabrejas, 1000 m, 30TWK5134	2n = 28
	MAG 1022	Albacete, a 11 km de Yeste hacia el arroyo de peña Colorada, 1140 m, 30SWH5144	2n = 28
	MAG 1032	Madrid, Fuentes Viejas, arroyo Jóvalo, 920 m, 30TVL5329	2n = 28
	MAG 1041	Soria, Medinaceli, 1000 m, 30TWL4857	2n = 28
	MAG 1059	Soria, Calatañazor, 1070 m, 30TWM1516	2n = 28
	MAG 1088	Madrid, San Agustín de Guadalix, dehesa de Moncalvillo	2n = 28
<i>C. epithymum</i>	MAG 851	Castellón, Castillo de Villamalefa, Puerto del Remolcador, 950 m, 30TYK2447	2n = 14
	MAG 862	Cuenca, Cabrejas, 1000 m, 30TWK5134	2n = 14
	MAG 986	Burgos, Barbadillo de Herreros, 1150 m, 30TVM8566	2n = 14
	MAG 1045	Gerona, Ribes de Freser-Puigcerdá, 1050 m, 31TDG2985	2n = 14
	MAG 1047	Lérida, Estana, pista hacia el P. N. del Cadí, 1500 m, 31TCG8985	2n = 14
	MAG 1068	Granada, Monachil, albergue universitario, 2500 m, 30SVG6505	2n = 14
	MAG 1079	Granada, mirador de Trevélez	2n = 14
	MAG 1268	Granada, Capileira, pista de subida al Veleta, 2340 m, 30SVG7092	2n = 14
	MAG 840	Valencia, Serra Grossa, 720 m, 30SYJ0303	2n = 16
	MAG 815	Málaga, carretera de Antequera al Torcal, 620 m, 30SUF6295	2n = 28
	MAG 929	Almería, Sorbas, paraje natural del Karst en yesos, 350 m, 30SWG8507	2n = 28
	MAG 837	Alicante, Sierra de Serrella, Puerto de Ares, 900 m, 30SYH3486	2n = 30
	MAG 844	Valencia, Yátova, 450 m, 30SXJ8661	2n = 30
	MAG 845	Valencia, Yátova, barranco de la Cierva, 550 m, 30SXJ8160	2n = 30
	MAG 849	Valencia, Gestalgar, Sierra de los Bosques, 30SXJ8981	2n = 30
	MAG 859	Teruel, Camarena de la Sierra, cercanías del pueblo, 1500 m, 30TXK6646	2n = 30
	MAG 926	Burgos, Fresnillo de las Dueñas, 800 m, 30TVM4710	2n = 30
	MAG 987	Logroño, Villavelayo, río Najerilla, 1000 m, 30TWM0163	2n = 30
	MAG 1007	León, La Baña, peña Trevinca junto a hotel abandonado, 1430 m, 29TPG9084	2n = 30
	MAG 1038	Madrid, El Molar, Monte Valdeoliva, 800 m, 30TVL4907	2n = 30
MAG 1051	Soria, Medinaceli, 1000 m, 30TWL4857	2n = 30	
MAG 1053	Guadalajara, Estriégana, monte de la Guijarrosa, 1160 m, 30TWL3746	2n = 30	
MAG 1057	Soria, Calatañazor, pico Llanos, 1000 m, 30TWM1318	2n = 30	
MAG 1064	Granada, Güéjar-Sierra, Dornajo, 2030 m, 30SVG6108	2n = 30	
MAG 1270	Cantabria, Puerto de Palombera, 30TUN97	2n = 32	
<i>C. europaea</i>	MAG 895	Granada, Sierra Nevada, Hoya de la Mora, 1450 m, 30SVG6605	2n = 14
	MAG 991	Logroño, junto al Monasterio de Valvanera, 1000 m, 30TWM1075	2n = 14
	MAG 1068	Granada, Sierra Nevada, Monachil, 2500 m, 30SVG6505	2n = 14
<i>C. planiflora</i>	MAG 771	Cáceres, Alcántara, riberos del Tajo, 145 m, 29SPD7998	2n = 26
	MAG 689	Almería, Cuevas de Almanzora, 250 m, 30SWG 9632	2n = 28
	MAG 820	Málaga, cercanías del Torcal de Antequera, 960 m, 30SUF6592	2n = 28
	MAG 1083	Alicante, Santa Pola, carretera de La Marina a Elche, 10 m, 30SYH0427	2n = 28
	MAG 1090	Madrid, San Agustín de Guadalix, dehesa de Moncalvillo	2n = 28
<i>C. triumvirati</i>	MAG 902	Granada, Capileira, pista de subida al Veleta, 2280 m, VG7092	2n = 14
	MAG 907	Almería, Bayárcal, Morrón del Chullo, 2400 m, 30SWG0005	2n = 14
	MAG 1030	Jaén, Sierra de Cazorla, pista de Nava Noguera, 1400 m, 30SWG1395	2n = 14
	MAG 1080	Granada, mirador de Trevélez	2n = 14
	MAG 1265	Granada, cercanías del mirador de Trevélez	2n = 14

en el herbario MA. El listado de las plantas estudiadas y los resultados obtenidos se resumen en la tabla 2. Los botones florales fueron fijados, previa eliminación de sépalos y pétalos, en Carnoy (3:1 etanol absoluto, ácido acético glacial) durante 48 horas y conservados en etanol al 70 % a -20°C . El material fijado fue teñido con hematoxilina de Wittman durante 24-48 horas en oscuridad y lavado posteriormente en un solución de ácido acético glacial al 45 %. A continuación se efectuó el aplastamiento en ácido acético glacial al 45 %, se calentó ligeramente la muestra y se presionó de nuevo suavemente el cubreobjetos.

RESULTADOS

Los cromosomas de *C. monogyna*, la única especie ibérica del subgénero *Monogyna*, son muy grandes y claramente monocéntricos (fig. 1). Destaca la presencia de satélite en una de las parejas y la mayoría de los cromosomas son metacéntricos o submentacéntricos. El número $2n = 30$ coincide con los recuentos con material palestino de PAZY & PLITMANN (1995), pero difiere del efectuado con material iraní por ARYAVAND (1987) ($2n = 28$; tabla 1). La morfología de los bivalentes en metafase-I es la típica de cromosomas monocéntricos (fig. 2).

Los cromosomas de las dos especies del subgénero *Grammica* presentan gran dificultad de observación debido a su pequeño tamaño, lo que contrasta claramente con los de *C. monogyna* Vahl. Los recuentos solo se han podido efectuar de forma provisional en *C. campestris* Yunck. ($2n = c. 56$) y en *C. australis* ($2n = c. 28$). Las figuras que se observan durante anáfase-I se corresponden con las típicas de cromosomas monocéntricos (fig. 3).

En las especies del subgénero *Cuscuta*, los cromosomas han mostrado un tamaño intermedio entre los de los otros dos subgéneros. En todos los casos los cromosomas carecen de constricciones primarias y es frecuente que al menos una de las parejas de cromosomas sea portadora de satélite. Con hematoxilina, los nucleolos se tiñen y se puede apreciar que los cromosomas con satélite están asociados a

esos orgánulos y portan los organizadores nucleolares (fig. 9). Durante la anáfase mitótica la migración de las cromátidas es paralela a la placa ecuatorial. En todas las especies del subgénero *Cuscuta* el desarrollo de la meiosis es el típico de angiospermas con cromosomas holocéntricos. En la figura 4 se ilustra el inicio de anáfase-I de *C. approximata* Bab., en la que migran hacia los polos celulares cromátidas que se suponen homólogas. La telófase-I prácticamente no existe y se pasa directamente a metafase-II. Durante la anáfase-II es cuando se separan las cromátidas homólogas.

A continuación exponemos los resultados particulares de cada uno de los táxones estudiados en el subgénero *Cuscuta*:

C. approximata Bab. [$2n = 28$]

Todas las poblaciones estudiadas muestran un número cromosomático de $2n = 28$ y coincide con los efectuados en un recuento anterior (tabla 1). Dos parejas de cromosomas algo mayor que el resto se asocian al nucleolo y son los portadores de satélite. La meiosis es en todos los casos regular, con 14 bivalentes (fig. 4). Durante la profase tardía, cuando los cromosomas no están completamente contraídos, es frecuente observar de una a tres bandas. El patrón se mantiene cuando se aplica la técnica de bandeamiento-C (García & Guerra, en prep.), lo que muestra que dichas bandas son de heterocromatina constitutiva. Los núcleos interfásicos son muy característicos, de tipo arreticulado (DELAY, 1949), con un número de cromocentros variable entre 20 y 40.

C. nivea M.A. García [$2n = 18$]

Esta especie fue considerada por YUNCKER (1932) como una variedad de *C. planiflora*. Los recuentos efectuados en la especie representan un número desconocido hasta el momento en el subgénero. La meiosis es regular, con nueve bivalentes en las nueve poblaciones ibéricas estudiadas. Los datos sobre estas poblaciones y la discusión sobre la relación de esta especie con *C. planiflora* aparecen en GARCÍA (2001).

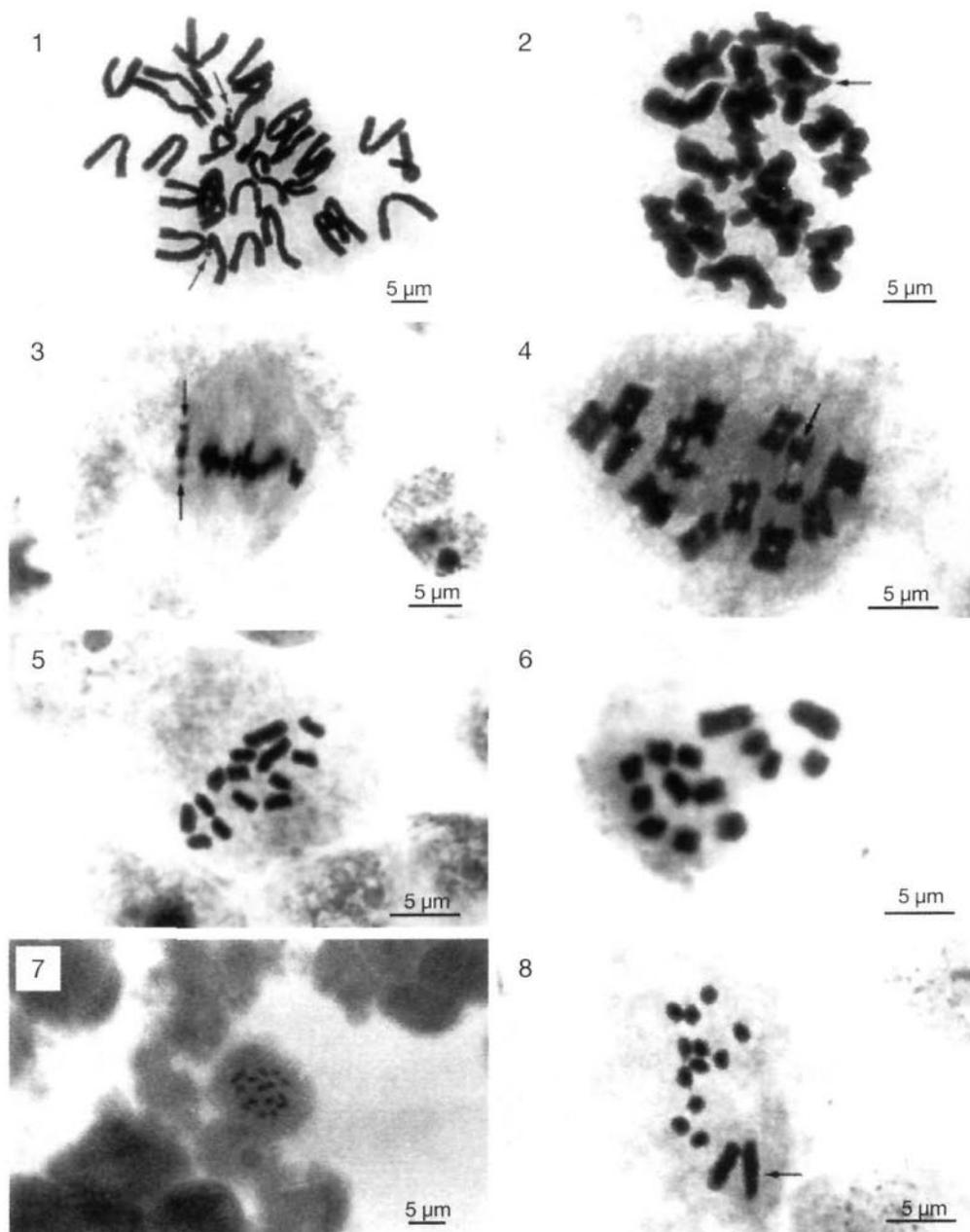


Fig. 1.—Metáfase mitótica de *C. monogyna* (MAG 898), $2n = 30$ (se señalan los cromosomas portadores de satélite). Fig. 2.—Diacinesis de *C. monogyna* (MAG 898), con 15 bivalentes (se indica el punto de unión de las fibras del huso al centrómero). Fig. 3.—Inicio de anáfase-I de *C. australis* (MAG 945), donde se indica la unión de las fibras del huso a los centrómeros de uno de los bivalentes. Fig. 4.—Inicio de anáfase-I de *C. approximata* (MAG 1041) con 14 bivalentes (se señalan las cromátidas homólogas que migran hacia el polo celular de uno de los bivalentes). Fig. 5.—Metáfase mitótica de *C. triumvirati* (MAG 1080), $2n = 14$. Fig. 6.—Metáfase mitótica de *C. europaea* (MAG 1068), $2n = 14$. Fig. 7.—Metáfase mitótica de *C. epithymum* (MAG 1047), $2n = 14$. Fig. 8.—Metáfase mitótica de *C. epithymum* (MAG 1079), $2n = 14$, con cariótipo claramente bimodal.

C. triumvirati Lange [$2n = 14$]

Los recuentos efectuados por nosotros, son los primeros en la especie. Una pareja del complemento diploide es ligeramente mayor que el resto (fig. 5). En todos los casos la meiosis es regular, con 7 bivalentes en metafase-I. Los cromosomas carecen de constricciones primarias y las figuras meióticas son características de meiosis postreduccional. Los núcleos interfásicos presentan cromocentros pequeños y poco marcados.

C. europaea L. [$2n = 14$]

En todos los individuos el número se mantiene y coincide con los de otros autores (tabla 1). Una de las parejas es algo mayor que las demás (fig. 6) y están asociadas al nucleolo durante la profase. Los cromosomas carecen de constricciones primarias. La meiosis ha resultado ser regular en todos los casos, con siete bivalentes. Los núcleos interfásicos tienen cromocentros marcados pero no tan numerosos como en *C. approximata*.

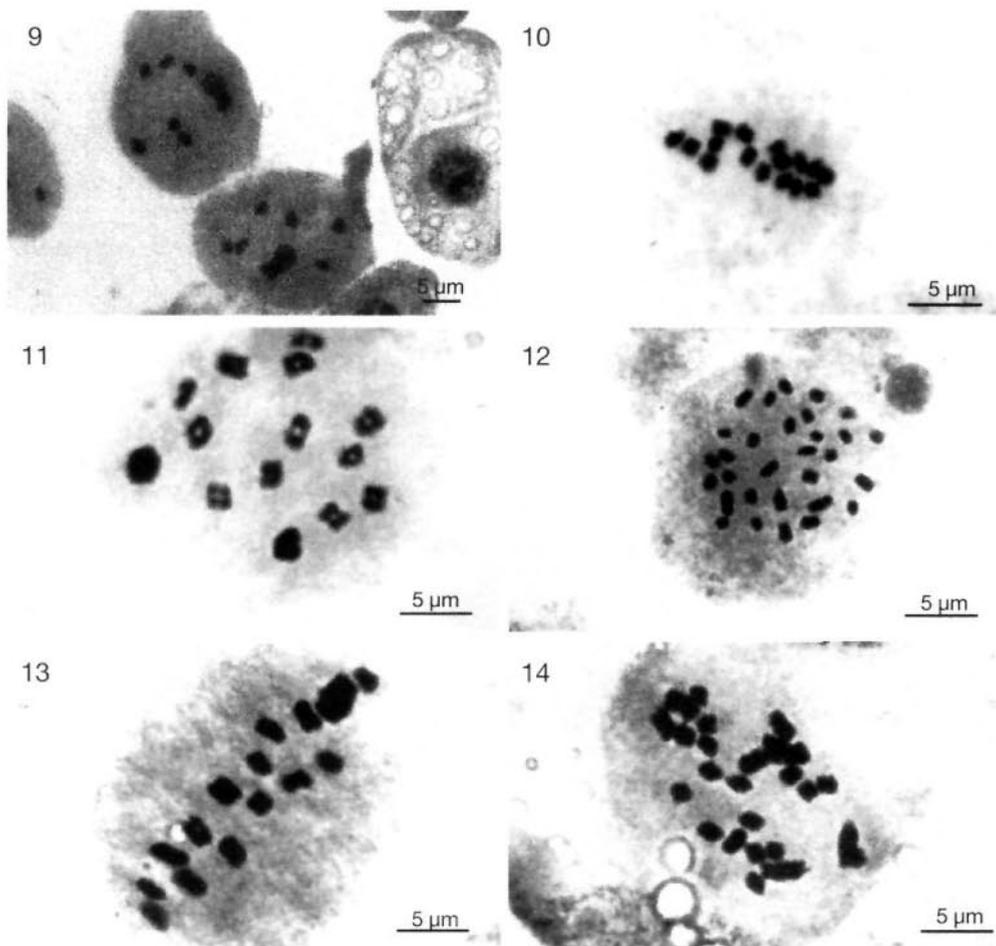


Fig. 9.—Diacinesis de *C. epithymum* (MAG 1079) con siete bivalentes, donde uno de ellos está asociado al nucleolo. Fig. 10.—Metáfase mitótica de *C. epithymum* (MAG 840), $2n = 16$. Fig. 11.—Metáfase-I de *C. epithymum* (MAG 815) con 14 bivalentes. Fig. 12.—Metáfase mitótica de *C. epithymum* (MAG 1064), $2n = 30$. Fig. 13.—Metáfase-I de *C. epithymum* (MAG 1007) con 15 bivalentes. Fig. 14.—Metáfase mitótica de *C. planiflora* (MAG 771), $2n = 26$.

C. epithymum (L.) Murray [$2n = 14, 16, 28, 30, 32$]

Los recuentos que aparecen en la bibliografía son siempre de $2n = 14$. Los números aportados aquí constituyen una novedad para la especie. La meiosis y la morfología de los cromosomas en todos los citótipos se corresponden con la de cromosomas holocéntricos. El número $2n = 14$ aparece en poblaciones diversas morfológicamente. Los individuos con número de colector MAG 851, 862, 986, 1045 y 1047 son morfológicamente como las del N de Europa y que YUNCKER (1932) incluyó en la variedad tipo de la especie. Se caracterizan por la corola tubular más larga que el cáliz y lóbulos membranosos. Tiene una pareja de cromosomas ligeramente mayor que el resto y los núcleos interfásicos carecen de cromocentros bien diferenciados (fig. 7).

Las poblaciones con el número $2n = 14$ de Sierra Nevada presentan un cariotipo claramente bimodal (fig. 8) en el que la pareja de cromosomas grandes se asocia al nucleolo hasta el final de diacinesis (fig. 9). Las plantas son morfológicamente como *C. epithymum* subsp. *kotschy* (Des Moul.) Arcang., con los lóbulos del cáliz más engrosados y que igualan o sobrepasan el tubo de la corola. Los núcleos interfásicos presentan cromocentros algo más marcados que en los casos anteriores.

El número cromosómico de una población de Serra Grossa en la provincia de Valencia es $2n = 16$ (fig. 10). Parasitan pequeños caméfitos y se caracterizan por la presencia en el ápice de los pétalos de un mucrón carnoso parecido al de las poblaciones de Sierra Nevada y otras del N de la Península. En este caso el cariotipo no es bimodal y todos los cromosomas tienen aproximadamente el mismo tamaño.

Las poblaciones con número $2n = 28$ se han encontrado por lo general parasitando plantas herbáceas. La meiosis es regular en todos los casos con 14 bivalentes (fig. 11).

El número $2n = 30$ (figs. 12, 13) aparece en plantas que por lo general parasitan caméfitos o arbustos, sobre todo de los géneros *Genista* y *Artemisia*, muy comunes en matorrales calcícolas. En muchos casos resulta difícil distinguir estas plantas de las diploides antes

mencionadas. Tan solo muestran células de los lóbulos del cáliz y corola algo más grandes, los pedicelos algo más engrosados y el tubo de la corola algo más corto en relación al cáliz, pero por lo demás resulta difícil diferenciarlas. Dos parejas de cromosomas tienen un tamaño ligeramente mayor que el resto.

La única población (Cantabria) en la que se ha encontrado el número $2n = 32$ parasita pequeños caméfitos especialmente del género *Thymus*. Morfológicamente esta planta resulta difícil de separar de las de Sierra Nevada, aunque en estas últimas el ápice de los pétalos termina en un mucrón agudo que en las primeras no es tan marcado.

C. planiflora Ten. [$2n = 26, 28, 34$]

Los recuentos efectuados en esta especie por otros autores han sido de $2n = 14$, a excepción del número $2n = 28$ en plantas iraníes de ARYAVAND (1987) (tabla 1). En la Península, aparte de $2n = 28$, hemos encontrado el número $2n = 26$ en una población extremeña (fig. 14). En el SE aparecen unas poblaciones con los pétalos y sépalos papilosos parecidos a los de *C. nivea*; los recuentos efectuados en dos de estas poblaciones han dado un número cromosómico de $2n = 34$ (GARCÍA, 2001).

DISCUSIÓN

Todas las especies del subgénero *Cuscuta* han mostrado figuras cromosómicas tanto en mitosis como en meiosis típicas de cromosomas holocéntricos. La meiosis postreduccional se ha comprobado que existe en cinco especies del subgénero estudiadas por PAZY & PLITMANN (1991), entre ellas *C. pedicellata* Ledeb., especie incluida en *Cuscuta* sect. *Epistigma* Yunck. El resto de las especies en las que se ha comprobado la existencia de este tipo de meiosis pertenecen a la sección tipo.

Los cromosomas holocéntricos son una excepción entre las angiospermas y suponen una profunda modificación en la estructura cromosómica. Hasta el momento, las nueve especies analizadas del subgénero *Cuscuta* presentan cromosomas holocéntricos, que de confirmarse en todas las especies significaría la existencia de un carácter único del grupo,

que apoyaría fuertemente la hipótesis de que se trata de un grupo natural. Todas las especies del subgénero *Cuscuta* estudiadas citológicamente pertenecen a la sección tipo. Se desconoce el tipo de cromosomas en las especies incluidas en *Cuscuta* sect. *Pachystigma* Engelm., sección sudafricana formada por cinco especies. Si se confirma que en este grupo los cromosomas son holocéntricos se puede establecer la hipótesis de que el subgénero constituye un grupo natural fácilmente identificable por la morfología del gineceo.

Es razonable pensar que la posesión de cromosomas holocéntricos es un carácter derivado que se ha originado de forma independiente en grupos diversos de plantas. En *Cuscuta*, el subgénero tipo tiene cromosomas holocéntricos y los otros dos monocéntricos, lo que parece indicar que es un grupo derivado dentro del género.

Por los resultados obtenidos no resulta fácil establecer el número básico en el subgénero *Cuscuta*. En siete de las especies analizadas son múltiplos de siete, lo que podría sugerir dicho número como básico.

En los grupos mejor estudiados de angiospermas con cromosomas holocéntricos no resulta fácil deducir el número básico debido a fenómenos de fisión (agmatoploidía) y fusión (simploidía) (LUCENO & GUERRA, 1996). La fisión y fusión cromosomática unidas a poliploidía son fenómenos de evolución cariotípica bien conocidos en *Carex* (TANAKA, 1940; DAVIES, 1956; LÖVE & al., 1957; LUCENO & CASTROVIEJO, 1991; LUCENO, 1993) y en otros géneros, como *Luzula* (NORDENSKIÖLD, 1951, 1961, 1962) o *Drosera* (KONDO & LAVARACK, 1984; SHEIK & al., 1995). En *Rhynchospora* VANZELA & al. (1996) encontraron el número cromosómico más bajo en angiospermas con cromosomas holocéntricos ($2n = 4$), y proponen que dicho número deriva por simploidía de un número básico $x = 5$, mientras que los números $x = 6, 9$ de otras secciones parecen derivados por agmatoploidía de dicho número (LUCENO & al., 1998). En el caso del subgénero *Cuscuta* los conocimientos actuales son muy escasos y no se ha comprobado que existan fenómenos de fusión y fisión cromosomática. Sin embargo, los resultados ob-

tenidos con material peninsular sugieren que pueden estar operando en el grupo dichos fenómenos. No se han detectado configuraciones meióticas irregulares en ninguna población que indicaran la existencia de fusión y fisión cromosomática en el grupo. En *Cuscuta* no se han descrito híbridos y se ha detectado autogamia y apomixis (PLITMANN, 1991), lo que dificulta en gran medida la detección de agmatoploidía y simploidía en el grupo.

AGRADECIMIENTOS

Trabajo realizado con financiación a cargo del proyecto "Flora iberica" con referencia PB96-0849 de la DGES.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARYAVAND, A. (1987). The chromosome numbers of some *Cuscuta* L. (Cuscutaceae) species from Isfahan, Iran. *Iran J. Bot.* 3: 177-182.
- BATTAGLIA, E. & J.W. BOYES (1955). Post-reductional meiosis: its mechanism and causes. *Caryologia* 8: 87-134.
- DAVIES, E.W. (1956). Cytology, evolution and origin of the aneuploid series in the genus *Carex*. *Hereditas* 42: 349-365.
- DELAY, C. (1949). *Recherches sur la Structure des Noyaux Quiescents chez les Phanérogames*. Paris.
- EHRENBERG, L. (1945). Kromosomialen hos nagra kärlväxter. *Bot. Not.* 430-437.
- FEDORTSCHUK, W. VON (1931). Embryologische untersuchung von *Cuscuta monogyna* Vahl, und *Cuscuta epithimum* L. *Planta* 14: 94-111.
- FEINBRUN, N. & S. TAUB (1965). The *Cuscuta* species of Palestine. *Israel J. Bot.* 13: 1-23.
- FINN, V.V. (1937). Porivnjal'na embriologija i kariologija dekil'koch vidiv *Cuscuta*. *Zurn. Inst. Bot. Akad. Nauk USSR* 20: 83-105.
- FINN, V.V. & L.D. SAFJIOVSKA (1933). De embriologii ta kariologii rodu *Cuscuta*. *Izv. Kievsk. Bot. Sada* 16: 51-66.
- FLACH, M. (1966). Diffuse centromeres in a dicotyledonous plant. *Nature* 209: 1369-1370.
- FOGELBERG, S.O. (1938). The cytology of *Cuscuta*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 65: 631-645.
- GARCÍA, M.A. (2001). A new Western Mediterranean species of *Cuscuta* (Convolvulaceae) confirms the presence of holocentric chromosomes in subgenus *Cuscuta*. *Bot. J. Linn. Soc.* 135: 169-178.
- HALKKA, L. (1985). Chromosome counts of Finnish vascular plants. *Ann. Bot. Fenn.* 22: 315-317.
- HEILBORN, O. (1924). Chromosome numbers and dimensions, species formations and phylogeny in the genus *Carex*. *Hereditas* 5: 128-216.

- JAVURKOVÁ-JAROLÍMOVÁ, V. (1992). *List of chromosome numbers of the Czech vascular plants*. Praga.
- KAUL, M.L.H. & A.K. BHAN (1974). Cytology of *Cuscuta reflexa* Roxb. *Cytologia* 39: 493-498.
- KAUL, M.L.H. & A.K. BHAN (1977). Cytogenetics of polyploids VI. Cytology of tetraploid and hexaploid *Cuscuta reflexa* Roxb. *Cytologia* 42: 125-136.
- KONDO, K. & P.S. LAVARACK (1984). A cytotoxic study of some Australian species of *Drosera* L. (Droseraceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 88: 317-333.
- LAANE, M.M. (1969). Videre kromosomstudier i norske karplanter. *Blyttia* 27: 5-17.
- LÖVE, A. & D. LÖVE (1961). Chromosome numbers of central and northwest European plant species. *Opera Bot.* 5: 1-581.
- LOVE, A., D. LÖVE & M. RAYMOND (1957). Cytotaxonomy of *Carex* section *Capillares*. *Can. J. Bot.* 35: 715-761.
- LUCEÑO, M. (1993). Chromosome studies on *Carex* L. Section *Mitratæ* Kükenth. (Cyperaceae) in the Iberian Peninsula. *Cytologia* 58: 321-330.
- LUCEÑO, M. & S. CASTROVIEJO (1991). Agmatoploidy in *Carex laevigata* (Cyperaceae). Fusion and fission of chromosomes as the mechanism of cytogenetic evolution in Iberian populations. *Plant Syst. Evol.* 177: 149-159.
- LUCEÑO, M. & M.S. GUERRA (1996). Numerical variations in species exhibiting holocentric chromosomes: a nomenclatural proposal. *Caryologia* 49: 301-309.
- LUCEÑO, M., A.L.L. VANZELA & M.S. GUERRA (1998). Cytotoxic studies in Brazilian *Rhynchospora* (Cyperaceae), a genus exhibiting holocentric chromosomes. *Can. J. Bot.* 76: 440-449.
- MALHEIROS-GARDÉ, N., D. DE CASTRO & A. CÂMARA (1947). Cromosomas sem centrómero localizado. O caso do *Luzula purpurea* Link. *Agron. Lusit.* 9: 51-47.
- MANITZ, H. (1983). Die cytologie der Convolvulaceae und Cuscutaceae I. Zusammenstellung der bekannten chromosomenzahlen. *Wiss. Z. Friedrich-Schiller Univ. Jena* 32: 915-944.
- MEHRA, P.N. & K.N. VASUDEVAN (1972). IOPB chromosome numbers reports, XXXVI. *Taxon* 21: 341-344.
- MESICEH, J. & J. SAJÁK (1995). Chromosome numbers of Mongolian angiosperms II. *Folia Geobot. Phytotax. (Praha)* 30: 445-453.
- MONTGOMERY, L., M. KHOLAY, J.P. BAILEY & K.J. GARNAL (1997). Contributions to a cytological catalogue of the British and Irish Flora, 5. *Watsonia* 21: 365-368.
- NORDENSKIÖLD, H. (1951). Cytotaxonomical studies in the genus *Luzula*. I. Somatic chromosomes and chromosome numbers. *Hereditas* 37: 325-355.
- NORDENSKIÖLD, H. (1961). Tetrad analysis and the course of meiosis in three hybrids of *Luzula campestris*. *Hereditas* 47: 203-238.
- NORDENSKIÖLD, H. (1962). Studies of meiosis in *Luzula purpurea*. *Hereditas* 48: 503-519.
- PASTOR, J., J.C. DIOSDADO, C. SANTA BÁRBARA, J. VIQUE & E. PÉREZ (1990). Números cromosómicos para la flora española. 556-591. *Lagascalia* 15(2): 269-282.
- PAZY, B. & U. PLITMANN (1987). Persisting demibivalents: a unique meiotic behavior in *Cuscuta babylonica* Choisy. *Genome* 29: 63-66.
- PAZY, B. & U. PLITMANN (1991). Unusual chromosome separation in meiosis of *Cuscuta*. *Genome* 34: 533-536.
- PAZY, B. & U. PLITMANN (1994). Holocentric chromosome behavior in *Cuscuta* (Cuscutaceae). *Pl. Syst. Evol.* 191: 105-109.
- PAZY, B. & U. PLITMANN (1995). Chromosome divergence in the genus *Cuscuta* and its systematic implications. *Caryologia* 48: 173-180.
- PINKOVA, D.J., R.K. BROWN, J.H. LINDSAY & L.A. MCGILL (1974). IOPB chromosome numbers reports, XLIV. *Taxon* 23: 379.
- PLITMANN, U. (1991). Reproductive adaptations of parasitic higher plants: The case of *Cuscuta* (Cuscutaceae). *Fl. Veg. Mundi* 9: 133-144.
- PRATHER, L.A. & R.J. TYRL (1993). The biology of *Cuscuta attenuata* Waterfall. *Proc. Okla. Acad. Sci.* 73: 7-13.
- RAVEN, P.H., D.W. KYHOS & A.J. HILL (1965). Chromosome numbers of spermatophytes, mostly Californian. *Aliso* 6: 105-113.
- REESE, G. (1952). Ergänzende mitteilungen ueber die chromosomenzahlen mitteleuropäischer gefaesspflanzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 64: 240-255.
- SAMPATHKUMAR, R. (1979). Karyomorphological studies on some South Indian Convolvulaceae. *Cytologia* 44: 275-286.
- SHARMA, A.K. & A.K. CHATTERJI (1957). A cytological investigation of some Convolvulaceae as an aid in understanding their lines of evolution. *Phyton* 9: 143-157.
- SHEIK, S.A., K. KONDO & Y. HOSHI (1995). Study of difused centromeric nature of *Drosera* chromosomes. *Cytologia* 60: 43-47.
- SINGH, V.K. & S.K. ROY (1970). Cytology of *Cuscuta* Linn. *Sci. Cult.* 36: 567-568.
- SKALINSKA, M., A. JANKUM & H. WCISLO (1971). Studies in chromosome numbers of polish angiosperms. Eighth contribution. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 14: 55-102.
- STEBBINS, G.L. (1950). *Variation and Evolution in Plants*. Nueva York.
- TANAKA, N. (1940). Meiosis in diploid and tetraploid forms of *Carex siderostica* Hance. *Cytologia* 11: 282-310.
- TANAKA, N.Y. & N. TANAKA (1977). Chromosome studies in *Chionographis* (Liliaceae) I. On the holokinetic nature of chromosomes in *Chionographis japonica* Maxim. *Cytologia* 42: 753-763.
- TISCHLER, G. (1934). Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an der Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florenggebiete. *Bot. Jahrb.* 67: 1-36.
- VÁCHOVÁ, M. & J. ZÁBORSKY (1980). Chromosome numbers reports, LXIX. *Taxon* 29: 724.
- VANZELA, A.A.L., M.S. GUERRA & M. LUCEÑO (1996). *Rhynchospora tenuis* Link (Cyperaceae): a species with the lowest number of holocentric chromosomes (n = 2). *Cytobios* 88: 219-228.
- VASUDEVAN, K.N. (1975). Contribution to the cytotoxicology and cytoecography of the flora of the Western

- Himalayas (with an attempt to compare it with the flora of the Alps). Part I. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 57-84.
- VII, S.P., S. SINGH & V.P SACHDEVA (1974). IOPB chromosome numbers reports, XLV. *Taxon* 23: 623-624.
- VIR JEE, D.U. & P. KACHROO (1985). Chromosomal conspectus of some alpine-subalpine taxa of Kashmir Himalaya. *Chrom. Inform. Serv.* 39: 33-35.
- WARD, D.E. (1984). Chromosome counts from New Mexico and Mexico. *Phytologia* 56: 55-60.
- YEH, H.-C. & J.-L. TSAI (1995). Karyotype analysis of the Convolvulaceae in Taiwan. *Annual Taiwan Mus.* 38: 58-61.
- YUNCKER, T.G. (1932). The genus *Cuscuta*. *Mem. Torrey Bot. Club.* 18: 109-331.

Editado por Pablo Vargas
Aceptado para publicación: 28-XI-2002