

ALGUNOS ASPECTOS BIOLÓGICOS DEL PARASITISMO EN LORANTACEAS TROPICALES

Biblioteca Comemorativa
ORTON - IICA - CA
19 FEB 2004
RECIBIDO
Turrialba, Costa Rica

Por

VENTURA MATTE HUNEEUS

**Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA
Centro de Enseñanza e Investigación
Turrialba, Costa Rica**

Junio, 1966

ALGUNOS ASPECTOS BIOLÓGICOS DEL PARASITISMO EN LORANTACEAS TROPICALES

Tesis

Presentada al Consejo de la Escuela para Graduados como requisito parcial para optar al grado

Tesis
MUSE de

Magister Scientiae

en el

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

APROBADO:

	<i>Ludwig Müller</i>	Consejero
	Ludwig Müller, Ph.D.	
	<i>Gerardo Budowski</i>	Comité
	Gerardo Budowski, Ph.D.	
	<i>Elemer Bornemisza</i>	Comité
	Elemer Bornemisza, Ph.D.	
	<i>Alberto Taylor</i>	Comité
	Alberto Taylor, M.A.	

Junio, 1966

•
•
•
•
•

A mis padres y hermanos.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea dejar constancia de su agradecimiento a las siguientes instituciones y personas:

A la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile que concedió el permiso para continuar estudios.

Al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, por haber otorgado la beca.

A los señores Profesores: Dr. Ludwig Müller, Consejero Principal; Dr. Elemer Bornemisza; Dr. Gerardo Budowski e Ing. Alberto Taylor, miembros del Comité Conséjero, por el asesoramiento y revisión que hicieron posible este trabajo.

Al señor Alfonso Jiménez, del Museo Nacional de San José, Costa Rica, por las facilidades concedidas para la revisión del Herbario.

Al Profesor Job Kuijt, por la revisión de las clasificaciones taxonómicas de la tesis.

Al Ing. Kozen Igue, por su ayuda en los análisis de fósforo.

Al personal docente y administrativo del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas y a mis colegas estudiantes, por las muchas atenciones de que fui objeto durante mi permanencia.

BIOGRAFIA

El autor nació en la ciudad de Santiago, Chile, en el año 1936.

Realizó sus estudios universitarios en la Facultad de Agronomía, Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de Chile, graduándose de Ingeniero Forestal en 1960.

Desde 1958 pertenece al personal docente y de investigación de la Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de Chile.

En 1961 recibió una beca de la Universidad de Chile para realizar trabajos de investigación sobre botánica forestal en el Forstbotanisches Institut de la Universidad de München (Alemania).

Ingresó al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas en enero de 1965 para realizar estudios postgraduados, mediante una beca de este mismo Instituto, egresando en junio de 1966.

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCION GENERAL	1
II. ESTUDIO TAXONOMICO	4
A. Revisión de la Literatura	4
B. Materiales y Métodos	6
C. Resultados	7
D. Discusión	15
E. Conclusiones	16
III. ESTUDIO MORFOLOGICO Y ANATOMICO	18
A. Revisión de la Literatura	18
B. Materiales y Métodos	21
C. Resultados	23
1. Morfología	23
2. Anatomía	24
D. Discusión	41
1. Morfología	41
2. Anatomía	42
E. Conclusiones	44
IV. ESTUDIO FISIOLÓGICO	46
A. Revisión de la Literatura	46
B. Materiales y Métodos	50
C. Resultados	58
D. Discusión	76
E. Conclusiones	78
V. ALGUNAS IDEAS SOBRE EL PARALELO ENTRE EL PARASITISMO DE LAS LORANTACEAS Y EL CANCER EN EL REINO ANIMAL	79
VI. RESUMEN	81
VII. SUMMARY	83
LITERATURA CITADA	85
APENDICE	90

I. INTRODUCCION GENERAL

Los parásitos son plantas o animales que viven a expensas de otros organismos llamados hospederos. Generalmente se consideran los parásitos vegetales como formas inferiores de vida, por ejemplo, bacterios y hongos. Sin embargo, existe un número apreciable de plantas fanerógamas que son parásitas. Entre éstas, el parasitismo se presenta en familias filogenéticamente muy distintas. El parasitismo se considera, generalmente, como un proceso degenerativo en especies que alguna vez vivieron libremente. Una "planta superior" que se ha transformado en parásita no vuelve, por lo menos como regla general, a tener independencia nuevamente (15). Sin embargo, según Kuijt (25), la lorantácea Gaiadendron punctatum (Ruiz et Pavon) G. Don. presenta una etapa de independencia de unos seis meses en estado de plántula. Otro trabajo (31) informa de plántulas vigorosas de Nuytsia floribunda R. Br. de un año que crecieron sin hospedero. Ambas lorantáceas son parásitas en estado adulto.

Existen diferentes grados de parasitismo según la relación nutritiva entre el parásito y el hospedero. En el holoparasitismo el parásito depende completamente del hospedero, en tanto que en el hemiparasitismo el parásito es capaz de fotosintetizar. Los muérdagos, que constituyen el objeto del presente estudio, están en esta última categoría.

Alrededor del año 305 A.C., el botánico griego Teofrasto (15) anotó observaciones que indican que él reconocía al muérdago como planta parásita. En el siglo XVIII, Carolus Linnaeus (15), el gran botánico sueco, describió y le dió nombre a la principal especie europea de muérdago; Viscum album. El nombre, sin duda, fué seleccionado porque las bayas blancas se usaban entonces como liga de caza para pájaros. Estrictamente

hablando, esta planta es el verdadero muérdago; sin embargo, hoy día, el nombre se aplica ampliamente a muchos miembros de la familia lorantácea, la mayoría hemiparásitos de árboles del trópico.

En la zona templada de Norteamérica, por ejemplo, se conocen alrededor de 35 especies de lorantáceas. De ellas, cinco pertenecen al género Arceuthobium, también llamadas "dwarf mistletoes" o muérdagos enanos, y el resto está en el género Phoradendron y son llamadas corrientemente "leafy mistletoes", o sea muérdagos foliosos, "true mistletoes", muérdagos verdaderos, o "Christmas mistletoes" muérdagos navideños. El último género fué separado de Viscum del Viejo Mundo por Thomas Nuttall (15).

Las especies de Phoradendron atacan principalmente árboles y arbustos latifoliados. Sin embargo, en el lejano oeste de los Estados Unidos, algunas coníferas y especialmente el enebro (Juniperus) son hospederos comunes (15).

La familia lorantácea tiene representantes en todo el mundo, y sus integrantes constituyen importantes plagas en muchos casos, pero en los trópicos se encuentra la mayor cantidad de géneros y especies. En Costa Rica, país tropical por excelencia, ya se han hecho, como en otras regiones del mundo, intentos para su control (11). En la familia, la diseminación de los frutos la realizan generalmente, los pájaros. Así, en Costa Rica, los representantes del género Tanagra se alimentan de ellos.*

El presente estudio tuvo tres objetivos principales:

1. Hacer una recolección y clasificación preliminar de especies de lorantáceas del área de Turrialba indicando los hospederos sobre los cuales viven.

* JENKINS, R. Comunicación personal. 1966

2. Efectuar algunas observaciones anatómicas sobre la relación parásito-hospedero en una de las especies más comunes de la zona.
3. Estudiar la fisiología de la relación parásito-hospedero, usando el radioisótopo ^{32}P .

Todos estos estudios básicos conducen eventualmente a un fundamento sólido para el desarrollo de métodos de control de estos parásitos. Pero el parasitismo de las fanerógamas (interacción estrecha de "plantas superiores") tiene, además, una indudable importancia científica, ya que mediante su estudio se pueden aclarar muchos problemas de la citología, de la fisiología y de la bioquímica.

II. ESTUDIO TAXONOMICO.

A. Revisión de la literatura

La ubicación sistemática de la familia lorantácea, según Engler (12) es la siguiente:

División Angiospermae

Clase Dicotyledoneae

Sub-clase Archichlamydeae

Orden Santalales

Sub-orden Loranthineae

Familia Loranthaceae

Son hierbas o arbustos pequeños. Los tallos con frecuencia son nudosos; tienen hojas opuestas y coriáceas o reducidas a escamas. Las flores son unisexuales o hermafroditas, con perianto de 1 o 2 verticilos trímeros. Lo mismo, hay flores muy pequeñas como grandes y vistosas. Los estambres son isómeros con los pétalos, y adnatos a ellos. El pistilo tiene un ovario ínfero, unilocular. El fruto que puede ser una baya o una drupa, es monospermo y viscoso. La semilla no tiene testa pero si tiene endosperma abundante, a veces con más de un embrión (42). Es una familia tropical con unos 40 géneros y 1400 especies (12).

Las lorantáceas se dividen a su vez en dos subfamilias, a saber: a) Loranthoideae y b) Viscoideae. A continuación se indican algunos géneros con el número de especies que tiene cada uno (número entre paréntesis) y su distribución geográfica. Esta distribución, según Engler (12), es la siguiente:

Sub-familia Loranthoideae:

- a. Nuytsia (1). Suroeste de Australia.
- b. Gaiadendron (6). Sudamérica.
- c. Lepeostegeres (14). Malasia y Filipinas.
- d. Phrygilanthus (30). Sudamérica tropical, Centroamérica y Nueva Zelandia.
- e. Struthanthus (60). Sudamérica tropical y Centroamérica hasta México.
- f. Phthirusa (55). América tropical y Antillas.
- g. Psittacanthus (80). América tropical.

Sub-familia Viscoideae:

- h. Eremolepis (6). Sudamérica y Cuba.
- i. Lepidoceras (1-2). Chile y sur de Perú.
- j. Korthalsella (20). Sur y oeste de Asia, Madagascar.
- k. Dendrophthora (53). Oeste de India, Centroamérica y Sudamérica.
- l. Phoradendron (300). Norte y Sudamérica.
- m. Arceuthobium (15). Principalmente en el Hemisferio Norte.
- n. Viscum (65). Principalmente en Africa tropical y subtropical; algunas especies en Asia, Norte de Australia y Europa.

Según Standley (49) todos los géneros conocidos en Centroamérica se presentan también en Costa Rica. Kuijt (26), en su revisión de las lorantáceas de Costa Rica, indica los siguientes géneros con el número de especies de cada uno (en paréntesis): Antidaphne (1), Dendrophthora (4), Gaiadendron (1), Oryctanthus (5), Phthirusa (1), Phoradendron (14), Psittacanthus (4) y Struthanthus (11). En total son ocho géneros y 41 especies. Las plantas de esta familia se designan en Costa Rica con el nombre común de "matapalos" (37).

A muchas especies del género Ficus (moráceas) también se les llama "mata-palos" sin tratarse en estas últimas de verdaderos parásitos. Tampoco son verdaderos parásitos algunas especies del género Clusia (gutíferas) que empiezan como plantas epífitas y después de la muerte y pudrición de los árboles que las soportan, continúan su vida como árboles propiamente dichos (21).

B. Materiales y Métodos

El material estudiado, consistió de muestras de lorantáceas con sus respectivos hospederos. Las plantas coleccionadas fueron prensadas y secadas. La clasificación se llevó a cabo mediante la ayuda de la literatura sobre la familia y de los herbarios del IICA y del Museo Nacional de San José, Costa Rica. Se identificaron las muestras con etiquetas con la información que se resume en el Cuadro 1.

Los especímenes prensados se conservaron haciendo de vez en cuando aplicaciones de paradiclorobenzol (contra insectos) y Fermate^{1/} (contra hongos). Debido a la alta humedad ambiental (el promedio diario para los últimos ocho años de observaciones fue de 87.5%^{2/}), se sometieron las muestras a secamientos periódicos. Los frutos, así como otras estructuras que pudieran ayudar en la clasificación posterior y cuya preservación era difícil, se fijaron en FAA^{3/}.

1/ Fungicida a base de ditiocarbamatos.

2/ Según datos del observatorio del IICA. Para mayor información véase el Apéndice.

3/ Solución fijadora compuesta por formaldehído, ácido acético y alcohol etílico.

C. Resultados

Como revelan los datos, se hicieron 51 recolecciones (véase Cuadro 1). Algunos números de recolección se subdividieron con las letras a y b para indicar que se trataba de dos parásitos sobre un mismo hospedero. Del total de muestras, 21 pertenecen a Phthirusa pyrifolia, 11 a Oryctanthus occidentalis, 3 a Oryctanthus spicatus, 3 a Struthanthus orbicularis, 3 a Phoradendron sp., 2 a Gaiadendron punctatum, 2 a Phoradendron piperoides, 2 a Struthanthus sp. 1 a Phoradendron tonduzzi, 1 a Oryctanthus sp., 1 a Dendrophthora costarricensis, 1 a Dendrophthora squamigera y 1 a Psittacanthus schiedeanus. En tres casos no se pudieron clasificar los parásitos debido a que las muestras no eran completas. Salvo las excepciones indicadas, las muestras se recogieron en el área de Turrialba.

Aunque el número de muestras no es muy alto para permitir conclusiones válidas sobre preferencia de los parásitos por un determinado hospedero, se resumen en el Cuadro 2 los hospederos sobre los cuales se encontraron las dos lorantáceas más comunes, o sea Phthirusa pyrifolia y Oryctanthus occidentalis.

CUADRO 1

LORANTACEAS COSTARRICENSES CON SUS HOSPEDEROS

<u>Número</u>	<u>Parásito</u> (Nombre científico)	<u>Hospedero</u> <u>Nombre vulgar y</u> <u>Nombre científico</u> <u>Familia</u>	<u>Lugar de recolección</u> (Alt. s.n.m.)	<u>Fecha de</u> <u>recolección</u>
1	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Poró <u>Erythrina sp.</u> <u>Leguminosae</u>	Camino a La Suiza 600 m.	1-III-65
2	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Sauce <u>Salix babylonica</u> <u>Salicaceae</u>	Area residencial 600 m.	3-III-65
3	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Café <u>Coffea arabica</u> <u>Rubiaceae</u>	Plantaciones I.I.C.A. 600 m.	29-V-65
4	<u>Gaiadendron punctatum</u> (Ruiz & Pavón) G. Don		Volcán Turrialba: subiendo por Santa Cruz, aprox. 1800 m.	26-VI-65
5	a. <u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl. b. <u>Oryctanthus spicatus</u> (Jacq.) Eichl.	<u>Aphelandra sp.</u> <u>Acanthaceae</u>	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	26-VI-65
6	<u>Struthanthus orbicularis</u> (H.B.K.) Blume	<u>Amapola</u> <u>Hibiscus sp.</u> <u>Malvaceae</u>	Area residencial I. I. C. A. 600 m.	28-6-65
7	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	<u>Amapola</u> <u>Hibiscus sp.</u> <u>Malvaceae</u>	Area residencial I. I. C. A. 600 m.	28-6-65

8	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Cacao <u>Theobroma cacao</u> Sterculiaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	28-6-65
9	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	<u>Thuja sp.</u> Cupressaceae	Terrenos I.I.C.A. (La Hulera) 600 m.	29-6-65
10	Loranthaceae		Area residencial I.I.C.A. 600 m.	29-6-65
11	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Tuete <u>Vernonia sp.</u>	Area residencial (Orilla Laguna) 600 m.	29-6-65
12	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Sauce <u>Salix babylonica</u> Salicaceae	Area Residencial I.I.C.A. 600 m.	29-6-65
13	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.P.K.).Eichl.	Café <u>Coffea arabica</u> Rubiaceae	Camino a La Suiza 600 m.	30-6-65
14	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	Aguacate <u>Persea americana</u> Lauraceae	Camino a La Suiza 600 m.	30-6-65
15	✓ <u>Phoradendron sp.</u>	Laurel <u>Cordia alliodora</u> Boraginaceae	Camino a La Suiza 600 m.	30-6-65
16	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	Cacao <u>Theobroma cacao</u> Sterculiaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	30-6-65
17	a. <u>Struthanthus orbicularis</u> (H.B.K.) Blume b. <u>Oryctanthus spicatus</u> (Jacq.) Eichl.	Caimito <u>Chrysophyllum</u> cainito Sapotaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	3-7-65

18	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.F.K.) Eichl.	<u>Callistemon sp.</u> Myrtaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	3-7-65
19	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.F.K.) Eichl.	Pata de cabra <u>Bauhinia sp.</u> Leguminosae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	3-7-65
20	<u>Phoradendron piperoides</u> (H.B.K.) Trelease		Area residencial I.I.C.A. 600 m.	4-7-65
21	<u>Phoradendron piperoides</u> (H.B.K.) Trelease	Euphorbiaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	4-7-65
22	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	Cacao <u>Theobroma cacao</u> Sterculiaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	6-7-65
23	<u>Phoradendron sp.</u>	Laurel <u>Cordia alliodora</u> Boraginaceae	Camino a La Suiza 600 m.	15-7-65
24	<u>Phoradendron tonduzzi</u> Trellease	<u>Cupania sp.</u> Sapindaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	19-7-65
25	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.		Area residencial I.I.C.A. 600 m.	21-7-65
26	<u>Oryctanthus spicatus</u> (Jacq.) Eichl.	<u>Eugenia jambos</u> Myrtaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	24-7-65
27	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Tuete <u>Vernonia sp.</u> Compositae	Area residencial I.I.C.A. Cerca Laguna 600 m.	26-7-65

28	<u>Psittacanthus schiedeanus</u> (Schlecht. & Cham.) Blume	<u>Quercus sp.</u> Fagaceae	Volcán Irazú 2600 m.	27-7-65
29	<u>Struthanthus sp.</u>	Sauce <u>Salix humboldtiana</u> Salicaceae	Volcán Irazú 1800 m.	27-7-65
30	<u>Struthanthus sp.</u>		Volcán Irazú 1800 m.	27-7-65
31	<u>Dendrophthora squamigera</u> (Benth.)	Ericaceae	Volcán Turrialba: al lado del cráter 3.300 m	26-7-65 (recolectada por Roy Lent)
32	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	Café <u>Coffea arabica</u> Rubiaceae	Plantaciones I.I.C.A. 600 m.	10-8-65
33	Loranthaceae	Laurel <u>Cordia alliodora</u> Boraginaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	11-8-65 11 11
34	<u>Oryctanthus occidentalis</u>	Tuete <u>Vermonia sp.</u> Compositae	Terrenos I.I.C.A. 600 m.	15-8-65
35	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	<u>Citrus sp.</u> Rutaceae	Terrenos I.I.C.A. 600 m.	15-8-65
36	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.F.K.) Eichl.		Terrenos I.I.C.A. 600 m.	15-8-65
37	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	Águacate <u>Persea americana</u> Lauraceae	Terrenos del I.I.C.A. 600 m.	15-8-65
38	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Sauce <u>Salix babylonica</u> Salicaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	17-8-65
39	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Sauce <u>Salix babylonica</u> Salicaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	17-9-65

40	<u>Gaiadendron punctatum</u> (Ruiz & Pavón) G. Don.		Volcán Turrialba 2000 m.	19-9-65 (recolectado por L. Bernardi)
41	a. <u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl. b. <u>Struthanthus orbicularis</u> (H.B.K.) Elume	Almendra <u>Terminalia</u> <u>Catappa</u>	Pueblo de Turrialba 600 m.	23-9-65
42	Loranthaceae		Terrenos del I.I.C.A. Bajo del Chino 550 m.	26-9-65
43	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Café <u>Coffea arabica</u> <u>Rubiaceae</u>	Terrenos del I.I.C.A. 600 m.	26-9-65
44	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.	Laurel <u>Cordia alliodora</u> <u>Boraginaceae</u>	Turrialba, Florencia 900 m.	30-9-65 (recolectado por A. Calvo)
45	<u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl.		Plantaciones IICA 600 m.	2-10-65
46	<u>Dendrophthora costarricensis</u> Urb.		Volcán Poás 2800 m.	23-10-65
47	a. <u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.B.K.) Eichl. b. <u>Oryctanthus sp.</u>	Rutaceae	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	28-10-65 (recolectado por E. Solano)
48	<u>Phoradendron sp.</u>	Laurel <u>Cordia alliodora</u> <u>Boraginaceae</u>	Vertiente sur de la Laguna Arenal Guanacaste, 600 m.	21-11-65
49	a. <u>Phthirusa pyrifolia</u> (H.F.K.) Eichl. b. <u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	<u>Citrus sp.</u> <u>Rutaceae</u>	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	14-12-65 (recolectado por E. Solano)
50	<u>Oryctanthus occidentalis</u> (L.) Eichl.	Sauce <u>Salix humboldtiana</u> <u>Salicaceae</u>	Area residencial I.I.C.A. 600 m.	15-12-65

51

Phthirusa pyrifolia (H.B.K.) Eichl.

Cryptomeria japonica
Taxodiaceae

Area residencial 10-10-65
I.I.C.A.
600 m.

CUADRO 2. Resumen de las recolecciones de Phthirusa pyrifolia y Oryctanthus occidentalis.

Hospederos	P A R A S I T O S	
	P. pyrifolia	O. occidentalis
<u>Erythrina sp.</u>	1	
<u>Salix babylonica</u>	4	
<u>Coffea arabica</u>	3	1
<u>Aphelandra sp.</u>	1	
<u>Theobroma cacao</u>	1	2
<u>Thuja sp.</u>	1	
<u>Vernonia sp.</u>	2	1
<u>Callistemon sp.</u>	1	
<u>Bauhinia sp.</u>	1	
<u>Terminalia catappa</u>	1	
<u>Cordia alliodora</u>	1	
<u>Citrus sp.</u>	2	2
<u>Persea americana</u>		2
<u>Hibiscus sp.</u>		1
<u>Salix humboldtiana</u>		1
<u>Cryptomeria japonica</u>	1	

Como revela la información en el Cuadro 2, ambos parásitos, P. pyrifolia y O. occidentalis, se encontraron tanto sobre plantas cultivadas como sobre plantas silvestres.

D. Discusión

Aunque la taxonomía de algunos géneros de las lorantáceas de América Tropical, a primera vista, parece ser muy clara, Kuijt (26) comprueba que en realidad es muy confusa. La continua descripción de nuevas especies agrava el problema ya complicado por clasificaciones mal hechas en el pasado. A menudo las nuevas descripciones se hacen sin una verdadera visión del género en conjunto y sin considerar posibles variaciones en las mismas especies. Así, un género que parece estar perfectamente delimitado de otros en un área geográfica, puede comportarse diferente en otra. Phthirusa, como se encuentra en Costa Rica, tiene flores bisexuales y es por lo tanto fácilmente diferenciable de las especies costarricenses de Struthanthus, que son todas dioicas. Sin embargo, Pizzini (41) habla de flores unisexuales en las especies panameñas del género Phthirusa, uno de cuyos representantes se dice que es el mismo que P. pyrifolia de Costa Rica.

Kuijt (26) hace presente también los problemas taxonómicos que han surgido debido a los trabajos poco críticos hechos por Trelease (58) en relación al género Phoradendron que es el más numeroso de Costa Rica. Estos problemas se derivan de la proliferación de especies asignadas a este género. Kuijt (26) concluye que todavía falta mucho por hacer para aclarar la taxonomía de las lorantáceas en Costa Rica. Sería también provechoso contar con estudios de la distribución de las especies, lo que ayudaría en esta tarea de clasificación.

E. Conclusiones

Las especies más comunes en Turrialba y en especial en los terrenos del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas son dos: Oryctanthus occidentalis (L.) Eichl., (Figura 1) y Phthirusa pyrifolia (H.B.K.) Eichl., (Figura 2).

Oryctanthus occidentalis fue encontrado parasitando especies cultivadas como por ejemplo Coffea arabica y Theobroma cacao y especies ornamentales tales como Hibiscus sp. Algunas especies silvestres tales como las del género Vernonia son hospederos comunes de ella.

Phthirusa pyrifolia se presentó parasitando tanto especies cultivadas como ornamentales. Entre las primeras figuran Coffea arabica y Theobroma cacao y entre las segundas Bauhinia sp. y Callistemon sp. Entre las especies silvestres que también parasita se puede indicar Cordia alliodora y Vernonia sp.

Ambos parásitos aparecen a veces sobre el mismo hospedero.



Figura 1. Oryctanthus occidentalis sobre Salix babylonica. Además de las hojas son notorias las inflorescencias del parásito. 1/7 de su tamaño natural.



Figura 2. Phthirusa pyrifolia sobre Salix babylonica. Son notorias tanto las raíces epicorticales de parásito, como sus frutos. 1/6 de su tamaño natural.

III. ESTUDIO MORFOLOGICO Y ANATOMICO

A. Revisión de la Literatura

La morfología y en especial la anatomía del parasitismo de las lorantáceas, han sido más estudiadas que su fisiología. Esto se debe quizás a que las técnicas del estudio fisiológico son más complicadas y solo en los últimos años se han desarrollado auxiliares valiosos para realizar tales estudios. Por otra parte, el trabajo implica material de difícil acceso puesto que en la mayoría de los casos, estos parásitos crecen a considerable altura en los árboles hospederos. Así, no es de extrañar que mucho de lo que se ha escrito sobre la fisiología del parasitismo ha sido más bien hipotético. No así los estudios sobre la morfología y anatomía, que se remontan al tiempo de los griegos y en los cuales sea por observaciones macroscópicas o microscópicas, los hechos son más fácilmente visibles y accesibles.

Probablemente uno de los primeros trabajos en el campo de la anatomía fue el de Solms-Laubach (47) sobre la estructura y el desarrollo de los órganos de alimentación de fanerógamas parásitas. A principios de este siglo, Cannon (5) y York (62) publicaron observaciones anatómicas de las lorantáceas Phoradendron villosum Nutt. y Phoradendron flavescens (Pursh) Nutt., respectivamente.

En Sudamérica se destaca, como uno de los primeros trabajos, la contribución hecha por Reiche (40) al conocimiento de las lorantáceas chilenas. En ésta, aparecen, además de las descripciones, dibujos tanto de detalles macroscópicos como microscópicos de las especies del género Phrygilanthus.

Más adelante, en Europa, Melchior (34) y Tubeuf (59) abarcaron entre otros aspectos, la anatomía del muérdago Viscum album L. La monografía de Tubeuf (59) es, la obra más extensa escrita sobre una lorantácea. En ella aparecen todo tipo de detalles biológicos referentes a ese importante muérdago europeo.

Solamente en la época reciente, o sea hace unos 25 años, aparecen trabajos más especializados sobre la anatomía y morfología de estos parásitos. Entre estos debe mencionarse el estudio de Thoday (50) sobre el sistema haustorial de Viscum album L. Luego, este mismo autor publicó varios trabajos (51, 52, 53, 54, 55, 56, 57) sobre los modos de unión e interacción entre parásito y hospedero en las lorantáceae. Abarcó también en sus estudios lorantáceae africanas y australianas. Müller (36) realizó investigaciones morfológicas y bioquímicas en la especie europea Viscum album L. Hawksworth (17, 18, 19) y Kuijt (25, 27, 28) publicaron diversas observaciones en lorantáceae norte y centroamericanas. Por último, los trabajos de Kummerow y Matte (29) sobre Phrygilanthus tetrandrus (R. et Pav.) Eichl. y los de Srivastava y Esau (48) sobre el muérdago enano (del género Arceuthobium) revelaron detalles de las alteraciones causadas por estas lorantáceas en el xilema de sus hospederos.

El término haustorio, muy usado en relación a la anatomía de las lorantáceas, viene del latín haustorium y éste del verbo haurire (extraer, devorar, agotar). Según Font-Quer (14) haustorio significa lo siguiente: "Término propuesto por De Condolle, que en general, equivale a chupador. Su uso se ha generalizado modernamente y se ha aplicado a órganos de morfología muy diversa. Existen, como se sabe, autófitos, parásitos de otros, como el muérdago o la cúscuta que se fijan sobre sus víctimas y absorben

sus jugos vitales. Esta absorción se realiza mediante haustorios que penetran en los tejidos de la planta hospedante. En ellos puede distinguirse una porción externa, más o menos engrosada, y el verdadero chupador que es interno. En las lorantáceas, aquella porción suele ampliarse y produce un disco adhesivo. De este disco se forman, a veces, como en el muérdago, una a modo de raíces que discurren a lo largo de la corteza de la víctima, por dentro de ella. El haustorio, propiamente dicho, posee en este caso, hacecillos conductores que se ponen en contacto con los de la víctima y es de origen endógeno."

B. Materiales y Métodos

En el estudio morfológico las observaciones y mediciones se hicieron en material vivo de Phthirusa pyrifolia.

El estudio anatómico se llevó a cabo en las plantas siguientes:

<u>Phthirusa pyrifolia</u>	sobre	<u>Salix babylonica</u>
<u>Phthirusa pyrifolia</u>	sobre	<u>Verononia sp.</u>

Para mayor facilidad en los trabajos anatómicos se procedió a efectuar cortes con el micrótopo. Puesto que los diferentes tejidos en la zona de unión entre parásito y hospedero mostraron distintos grados de dureza, y, como era preciso mantener unidos la corteza, el delicado cambium vascular y el xilema, se escogió el método de infiltración con parlodiión^{1/} (43). Después de una selección cuidadosa y subdivisión adecuada se mató y fijó el material en F.A.A. Se deshidrató en una serie de soluciones de concentración ascendente de alcohol etílico en agua. Los tejidos deshidratados se transfirieron luego a una botella con una disolución de parlodiión al 2%. (Este último estaba disuelto en un solvente compuesto de partes iguales de alcohol metílico y éter dietílico, ambos anhidros. Se cubrió el material con por lo menos 5 veces su volumen de parlodiión. Luego se cerró la botella con un corcho seco sostenido por medio de lazos de alambre. La botella se puso en una estufa a 53°C. Se varió el intervalo de tiempo en la estufa, para secciones de ramitas con un diámetro de 3 a 5 mm era de 24 horas en parlodiión al 2%. Para trozos mayores o para materiales más densos era necesario aumentar el tiempo a dos días o más aún. Después del intervalo en parlodiión al 2% la botella se enfrió, se removió el corcho y se decantó el 1/ Marca de fábrica de la casa Mallinckrodt para la piroxilina purificada (nitrate de celulosa no explosivo).

parlodión usado. Se cubrió luego el material inmediatamente con una disolución de parlodión al 4%. Se volvió a sellar la botella y se repitió el intervalo bajo presión en la estufa. Esta operación se repitió con soluciones de parlodión de concentración al 5,8 y 10%. Durante el último tratamiento se continuó concentrando el parlodión agregando una astilla de éste cada 24 horas. Cuando el parlodión se puso tan viscoso que apenas escurría a la temperatura ambiente, el material se consideraba listo para ser endurecido.

Para el endurecimiento del parlodión se usó cloroformo. Al sumergirlo en este líquido, el parlodión pierde su plasticidad al instante y rápidamente se endurece. Se dejó el material en cloroformo por doce horas para endurecer el parlodión hasta en las partes más internas del material. Después se transfirió el material endurecido a una mezcla de aproximadamente iguales volúmenes de alcohol etílico al 95% y de glicerina. En esta mezcla el material puede guardarse indefinidamente. Cuando los trozos de madera eran grandes se sacaban de la mezcla glicerina - alcohol y se afianzaban directamente en el micrótopo para su corte. Los objetos que tenían tejidos blandos, fácilmente separables, podían dañarse por la compresión en la prensa del micrótopo y por esta razón se fijaron primeramente en bloques de madera, para luego prensar el bloque rígidamente en el micrótopo sin que se dañaran los tejidos. La preparación de los bloques para el montaje del material delicado se hizo como sigue: primeramente se secaron los bloques en una estufa a 110°C; después se sumergieron en alcohol metílico anhidro y luego se guardaron en parlodión al 4%. Cuando el material que se estaba infiltrando se introducía en parlodión al 8% lo mismo se hacía con uno de estos bloques y se continuaba la infiltración para luego montar el material sobre el bloque, operación después de la cual se endurecía el conjunto en

cloroformo. Una vez preparado el material en esta forma, se procedió a cortar, con un micrófotomó de deslizamiento A.O. Spencer, modelo 860. Los cortes que tenían de 30-60 micrones se tiñeron con safranina y verde fijo.

No se disolvió el parlodiól, para evitar así que los cortes se despedazaran. Por último, se hicieron de los cortes ya coloreados preparaciones permanentes, usándose la resina Permount.^{1/}

Para las observaciones microscópicas se usó un microscopio compuesto binocular y un estéreo-microscopio o de disección, ambos de la casa Zeiss. Todas las fotomicrografías se hicieron con equipo Zeiss para fotografías con placas. Las películas que se usaron fueron láminas de Process Ortho y Panatomic - X de la casa Kodak, de 6,5 por 9 cm.

C. Resultados

1. Morfología

Phthirusa pyrifolia es una lorantácea de hojas brillantes y verde oscuras de dimensiones muy variables como se puede ver en el Cuadro 3. En este Cuadro se resumen algunas mediciones de hojas, entrenudos e inflorescencias de una planta representativa de Phthirusa pyrifolia, parasitando Coffea arabica. Fueron medidas tomadas al azar en diferentes puntos de la planta. Las hojas, por ejemplo, tuvieron un ancho máximo promedio de 5.32 cm y un largo promedio de 9.57 cm. Los entrenudos presentaron un largo promedio de 6.72 cm y las inflorescencias un largo promedio de 6.67 cm. La forma de la hoja es lanceolada, de ápice mucronado, pinatinervada. El pecíolo es distinto, de aproximadamente 1 cm de largo, comprimido y aquillado. El tallo es muy comprimido cuando joven, con notorias líneas furfuráceas. A menudo mide
^{1/} Marca de fábrica de la casa Fisher Scientific Co., de la solución al 60% de una resina sintética en xilol.

de 5 a 6 mm de ancho y 2 mm de espesor, inmediatamente debajo de los nudos. Esta especie posee raíces epicorticales que nacen de la base de la planta y son regularmente profusas y ramificadas. La inflorescencia nunca está encerrada o abrazada en la axila por órganos escamosos y generalmente hay una sola inflorescencia de tamaño variable por axila foliar. Cada inflorescencia tiene de 14 a 20 tríadas casi sésiles ó en pedúnculos cortos, siendo su eje de color verde oliva o furfuráceo. Este eje es de textura áspera, con forma cilíndrica o algo cónica. Las flores son sésiles, floreciendo la de posición media primero. Las flores laterales tienen dos profilos, cada uno formando un cáliz floral dentado y pequeño. Los pétalos, de aproximadamente 1.5 mm son de color rojo vinoso oscuro en contraste con el ovario, de color verde claro. Los estambres son sésiles, con filamentos cortos y carnosos y con dos anteras de casi igual longitud. El fruto es una baya elíptica y roma.

En la madurez es de color rojo anaranjado. Brillante con ápice amarillento y base de color púrpura oscuro, mide alrededor de 8 x 5 mm.

2. Anatomía

En un corte transversal por el punto de inserción del parásito en el hospedero, se pudo observar una hipertrofia/en esa zona. Gran parte de los tejidos del parásito se presentan invadiendo el xilema del hospedero, lo que resulta en una inserción profunda (Figura 3). Los anillos de crecimiento del hospedero son excéntricos, con la parte más engrosada hacia el punto de inserción. Se puede distinguir un límite bien marcado entre los tejidos del parásito y el xilema del hospedero. Las raíces epicorticales jóvenes de Phthirusa pyrifolia establecen un contacto continuo con el hospedero,

creciendo encima de la corteza de éste. En su parte posterior se forman luego, en determinados puntos, uniones de contacto interno entre los tejidos del parásito y hospedero. En la parte más vieja de estas raíces epicorticales se puede notar solamente contacto donde existen estas uniones internas, pues normalmente se tiende a levantar la parte entre dos puntos de inserción un poco encima de la corteza.

Los puntos de inserción anatómica, donde se establece el contacto interno, aparecen siempre prominentes. El contacto se hace primero con las capas más externas de la corteza del hospedero para luego, a medida que la raíz epicortical se desarrolla, adentrarse en el floema y por último romper el cambio vascular y penetrar en el xilema del hospedero.

La hipertrofia más notoria se observa en el punto donde el muérdago está insertado en el hospedero. Hipertrofias locales de menor tamaño se presentan de acuerdo a los contactos internos de las raíces epicorticales con el hospedero (Figura 4).

A continuación se indican en detalle las principales observaciones microscópicas.

a. Zona de contacto entre haustorios del parásito y el xilema del hospedero en infecciones avanzadas. En infecciones avanzadas existe una masa haustorial relativamente grande en contacto con el xilema del hospedero (Figura 5).

A primera vista es difícil reconocer la organización en el tejido haustorial del parásito (Figura 6). Sin embargo, se distinguen en esta zona grupos uniformes de células parenquimáticas con núcleos grandes (Figura 7). También hay elementos traqueales (Figura 7) que atraviesan este parénquima

hasta llegar cerca de la zona de contacto directo con el xilema del hospedero. El contacto mismo entre ambas plantas se efectúa por medio de células parenquimáticas del haustorio y los elementos del xilema del hospedero (Figura 5). Aunque no se comprobó químicamente, existe una posible acción enzimática del parásito sobre los elementos del xilema del hospedero en la zona de contacto de ambos. Se notan esos elementos como erosionados, con sus paredes sinuosas y algo comprimidas.

Una vez establecido el contacto con el xilema del hospedero en el centro del haustorio, cesa la actividad de formación de nuevos elementos hadromáticos del hospedero en la zona de contacto directo. Como en las otras partes de la rama, donde está insertado el parásito, el cambium sigue creciendo, existe también la necesidad de un crecimiento continuo del tejido haustorial. Quizás esta sea la razón de encontrar tejidos tanto parenquimáticos como elementos de conducción íntimamente mezclados, como se describió más arriba. En esta forma, puesto que falta un cambium continuo, pueda efectuarse el crecimiento del haustorio. Al mismo tiempo se observa un crecimiento haustorial lateral. Este crecimiento, sin embargo, no es uniforme sino que tiende a presentarse entre los anillos anuales del hospedero en forma de protuberancias. Si dos de estas protuberancias que están opuestas con respecto al punto de infección, siguen creciendo, tienden a envolver el tejido interior de la rama.

CUADRO 3. Algunas mediciones de hojas, entrenudos e inflorescencias de una planta representativa de Phthirusa pyrifolia parasitando en Coffea arabica (medidas en centímetros).

Hojas		Entrenudos	Inflorescencias
Ancho máximo	Largo	Largos	Largos
5.7	12.7	4.0	6.0
7.1	13.9	5.5	13.0
8.0	14.2	6.5	16.5
6.5	13.0	6.5	4.8
4.5	9.5	6.5	5.5
7.0	9.0	8.0	3.8
2.7	3.7	6.5	3.5
5.1	8.3	10.0	2.4
4.5	7.5	6.0	1.0
4.5	7.2	6.5	1.4
6.9	11.0	4.5	7.0
7.6	9.7	10.0	8.0
7.4	10.5	12.0	9.0
6.0	8.0	10.0	1.8
8.2	12.0	4.5	2.7
9.8	14.0	6.0	1.3
3.8	6.8	6.5	13.5
5.2	9.0	6.0	11.0
3.8	6.8	5.0	8.2
2.2	4.7	4.0	13.0
\bar{X}	5.82	9.57	6.72
		6.72	6.67

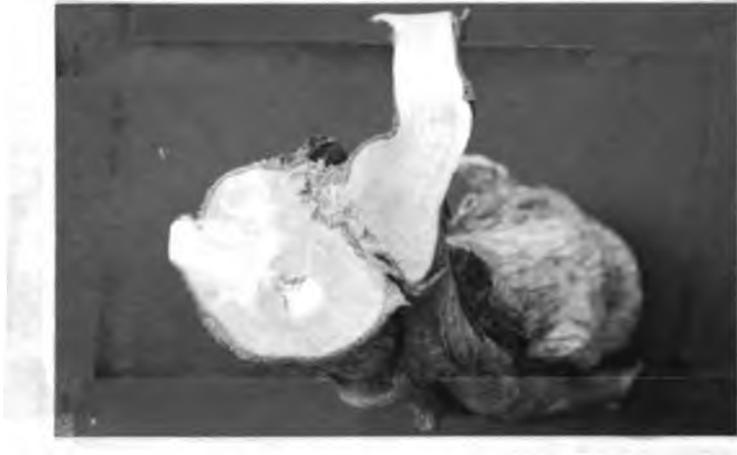


Figura 3. Vista macroscópica de un corte transversal por el punto de inserción de Phthirusa pyrifolia en Vernonia sp. Tamaño natural.



Figura 4. Vista macroscópica de un corte oblicuo por el punto de inserción de Phthirusa pyrifolia en Vernonia sp. 3/5 del tamaño natural.

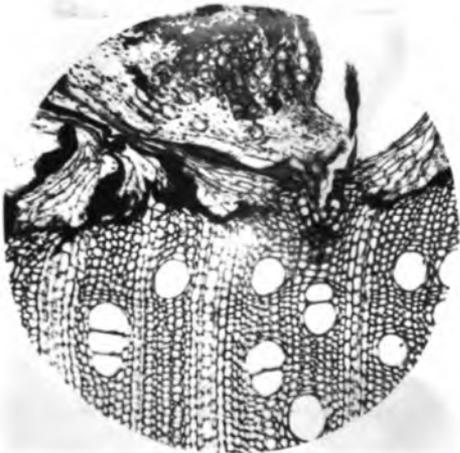


Figura 5. Corte transversal de un tallo de Vernonia sp. atacado por Phthirusa pyrifolia en un estado avanzado de infección. En la parte inferior se observa el xilema del hospedero. x 54.

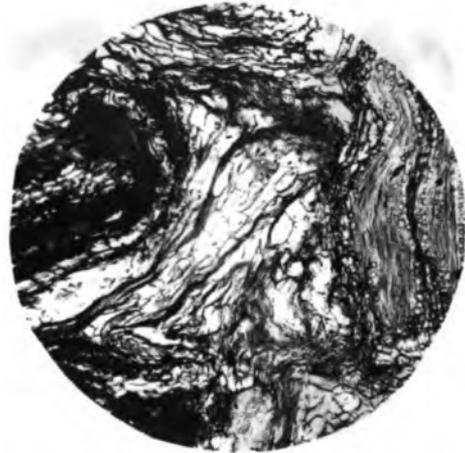


Figura 6. Corte transversal de un tallo de Vernonia sp. atacado por Phthirusa pyrifolia en un estado avanzado de infección. Se observan sólo tejidos del parásito. x 54.

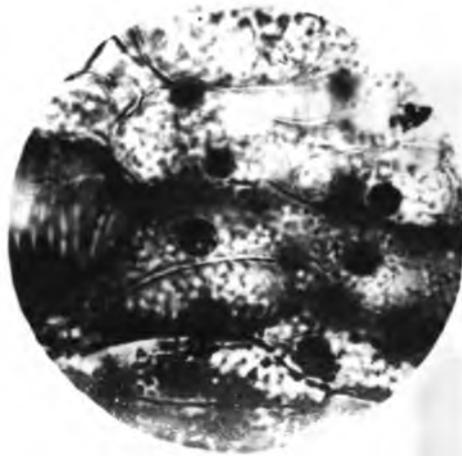


Figura 7. Corte transversal de un tallo de Salix babylonica atacado por Phthirusa pyrifolia en un estado avanzado de infección. Se observan sólo células parenquimáticas y elementos traqueales del parásito. x 500.

b. Alteración del ritmo del cambium vascular del hospedero.

Se observó que el parásito induce una hipertrofia en el punto de inserción del hospedero (Figura 3). Esta hipertrofia no sólo está formada por tejidos del parásito mismo, sino también por tejidos producidos por el hospedero debido a una aceleración del ritmo de su cambium vascular. Tal hipótesis se comprueba fácilmente al constatar la excentricidad de los anillos de crecimiento del hospedero; la parte más ancha de cada anillo se presenta hacia el lado donde el parásito está insertado.

c. Desviación de los elementos del xilema del hospedero y presencia de elementos del xilema de tamaño anormal.

En presencia de células del haustorio del parásito aparecen ciertas alteraciones en el tejido del hospedero. En primer lugar se nota una desviación de los elementos del xilema. Esto se refiere tanto a las tráqueas como a las fibras y células de los radios medulares. En un corte transversal cerca del punto de inserción (Figura 8) aparecen los radios medulares del hospedero con hipertrofia en la región de contacto con el parásito. No solamente el número de células que componen un radio aumenta, sino también su tamaño. Debido a esta hipertrofia las tráqueas y fibras son empujadas hacia los lados. Puesto que estos últimos elementos son de mayor tamaño, ocurre cierta desorganización en el tejido vascular del hospedero. Este cambio de orientación también incluye el recorrido longitudinal de los elementos xilemáticos. Este hecho se comprueba por medio de un corte exactamente transversal a través de la rama del hospedero cerca del punto de inserción del parásito. Si se observan los tejidos en la parte de la rama opuesta al punto de inserción del parásito, los tejidos del hospedero son normales

(Figura 9). Se aprecia en el centro el cambium vascular con el xilema y floema a ambos lados de este. Si se compara esta parte del corte con el de un punto muy cerca del tejido haustorial del parásito (Figura 10), la desviación de los elementos del xilema del hospedero es inmediatamente evidente. Se nota cierta distorsión especialmente al observar de cerca los huecos que representan las tráqueas cortadas transversalmente.

d. Modificación de la forma y tamaño de los radios medulares del hospedero infectados.

Este tipo de alteración se observó en los dos hospederos estudiados. Se presenta tanto en la zona del punto de inserción del parásito en el hospedero como en zonas más alejadas de éste. Se caracteriza generalmente por un ensachamiento de los radios medulares con la presencia de células del parásito en ellos (Figura 11). Estas células se reconocen fácilmente por sus grandes núcleos (Figura 12).

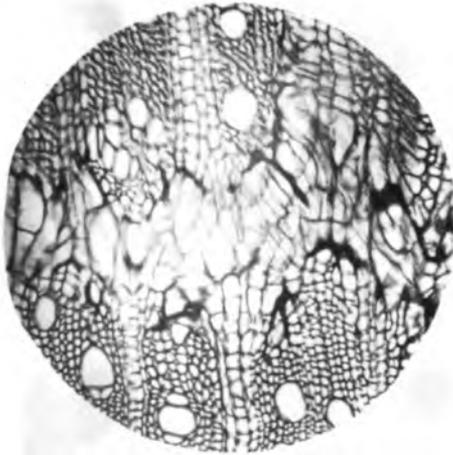


Figura 8. Corte transversal de un tallo de Vernonia sp. atacado por Phthirusa pyrifolia. Se presentan los elementos del xilema del hospedero desviados y de mayor tamaño que los normales. Aumento 54 x.

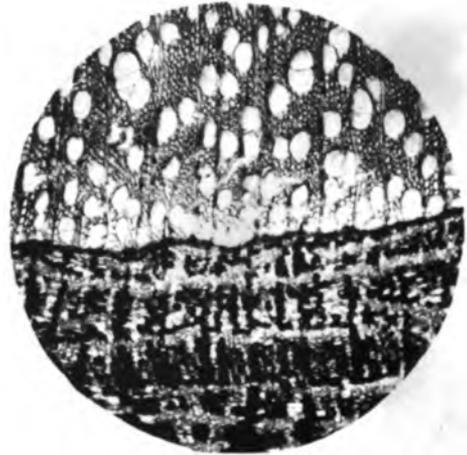


Figura 9. Corte transversal de un tallo de Salix babylonica atacado por Phthirusa pyrifolia, a unos 6 mm del punto de inserción del parásito en el hospedero. La zona de la rama representada corresponde a la opuesta al punto de inserción del parásito. Aumento 54 x.

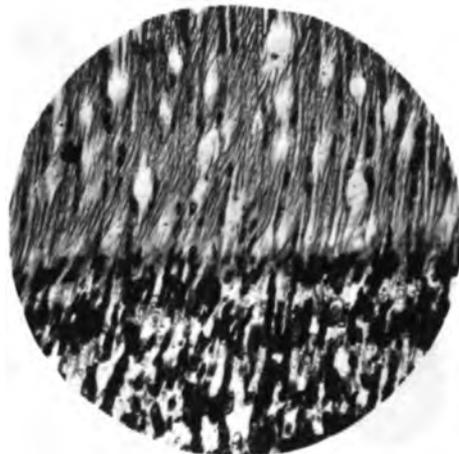


Figura 10. Corte transversal de un tallo de Salix babylonica atacado por Phthirusa pyrifolia, a igual distancia del punto de inserción del parásito en el hospedero que en la Figura 9. Se trata de la zona de la rama en la cual esta insertado el parásito o sea el lado opuesto del que aparece en la Figura 9. Aumento 54 x.

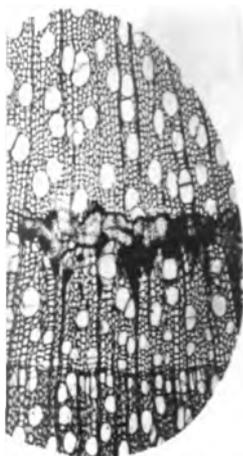


Figura 11. Corte transversal por el xilema de Vernonia sp. atacado por Phthirusa pyrifolia. Se puede observar en el centro la presencia de células ajenas a los tejidos del hospedero. Corresponde a una posición alejada del punto de inserción. Aumento 58 x.



Figura 12. Corte tangencial por el xilema de Salix babylonica atacado por Phthirusa pyrifolia. En el centro en uno de los radios medulares se vé una célula parenquimática alargado del parásito con un núcleo muy notorio que contiene dos nucléolos. Aumento 100 x.

e. Células parenquimáticas grandes con núcleos muy pronunciados.

Estas células se observaron en P. pyrifolia parasitando sobre los dos hospederos o sea sobre Vernonia sp. y S. babylonica. Son células parenquimáticas de un tamaño relativamente grande. Mediciones efectuadas indican para estas células, como promedio, un ancho de 35 μ y un largo de 90 μ . Sin embargo, las células pueden ser mucho más cortas y algunas tienen el mismo largo que ancho.

Los núcleos de estas células parenquimáticas son también relativamente grandes y notorios (Figura 7) y contienen uno o dos nucléolos. Su forma es variable. Los núcleos que aparecen redondos tienen un diámetro promedio de 9.7 μ x 7.7 μ (Cuadro 4). En la raíz epicortical los núcleos suelen ser un poco más pequeños, unos 7.5 μ x 6.1 μ (Cuadro 5). En esta forma es factible distinguir las células del parásito de las células del hospedero, pues los núcleos de las células de éste son más pequeños, con un diámetro promedio de 5.3 μ x 5.1 μ , como lo muestra el Cuadro 6 para Salix babylonica.

A veces los núcleos de los parásitos tienen en lugar de forma lenticular, una forma de huso. Entonces son de un tamaño mucho mayor que los anteriores, (Cuadro 7). Las medidas promedio encontradas para estos núcleos fueron de 21 μ x 6.6 μ .

La continua división celular en las raíces epicorticales se comprobó por la presencia de estados de mitosis en células cerca del cambio vascular de estas raíces. La Figura 13 muestra una célula en mitosis, en el estado de anafase.

CUADRO 4. Mediciones de núcleos en células parásitas del haustorio en una infección avanzada de Phthirusa pyrifolia en Vernonia sp.

Diámetro mayor	Diámetro menor
Micrones	
10.0	8.7
11.0	6.9
7.6	7.6
10.8	8.7
9.2	8.3
12.0	6.7
10.0	8.1
10.0	7.6
9.2	9.3
8.1	7.7
10.0	6.3
10.0	8.6
8.1	7.5
10.0	7.3
10.0	6.2
9.8	8.6
Promedio	
$\bar{X}=9.7$	$\bar{X}=7.7$

CUADRO 5. Mediciones de núcleos en células de los radios medulares de una raíz epicortical de Phthirusa pyrifolia, en la zona entre cambium y médula.

Diámetro mayor	Diámetro menor
Micrones	
8.8	5.3
7.8	7.0
9.2	6.4
7.1	6.6
8.7	5.8
8.7	7.2
5.6	5.1
7.7	7.4
8.2	7.2
7.4	5.8
6.2	6.1
6.1	6.0
13.8	5.3
8.4	5.1
10.1	5.8
Promedio	
$\bar{X}=7.5$	$\bar{X}=6.1$

CUADRO 6. Mediciones de núcleos en células parenquimáticas de los radios medulares de Salix babylonica.

Diámetro mayor	Diámetro menor
Micrones	
4.0	4.0
5.9	5.0
6.4	5.6
4.5	4.5
5.4	5.4
5.4	5.4
4.5	4.5
5.3	5.3
5.9	5.9
6.4	5.4
Promedio	
$\bar{X} = 5.3$	$\bar{X} = 5.1$

CUADRO 7. Mediciones de núcleos en forma de huso en células parásitas de una infección avanzada de Phthirusa pyrifolia en Vernonia sp.

Diámetro mayor	Diámetro menor
Micrones	
18.1	9.2
24.4	5.8
32.9	6.9
21.7	6.2
30.0	6.5
14.2	5.4
14.6	6.6
15.2	6.1
21.6	7.1
13.5	7.0
20.8	6.5
15.0	6.7

Promedio

$$\bar{X} = 21.0$$

$$\bar{X} = 6.6$$

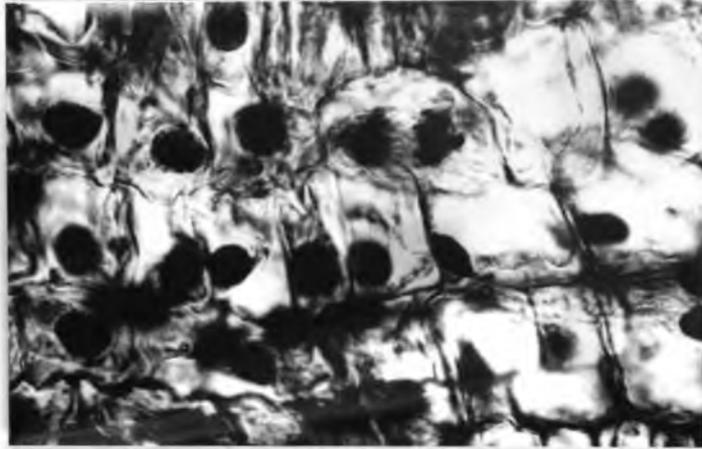


Figura 13. Corte transversal por el floema cerca del cambium vascular de una raíz epicortical de Phthirusa pyrifolia. Los núcleos de las células son muy notorios, y se vé uno en anáfase. Aumento 820 x.

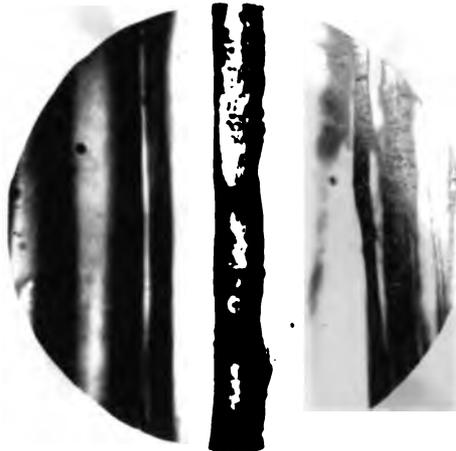


Figura 14. Corte longitudinal-tangencial por el xilema de Salix babylonica infectado con Phthirusa pyrifolia. Se puede observar la ondulación de las células del parásito hacia el vaso contiguo del hospedero. Aumento 550 x.

f. Células de paredes onduladas en los radios medulares infectadas del hospedero.

Este tipo de célula es ajena a los tejidos del xilema del hospedero o sea que pertenece al muérdago. Se encuentra con preferencia en los radios medulares. Presenta una ondulación hacia el vaso con el cual está en contacto. Aparecen numerosas punteaduras en esa pared ondulada (Figura 14). Estas punteaduras no corresponden necesariamente a las elevaciones de la pared hacia las células del hospedero aunque pareciera existir cierta asociación. Es probable que la función de estas células sea la de absorción y quizás conducción de agua y sustancias absorbidas del hospedero. Tal hipótesis se justifica, pues las ondulaciones con las punteaduras sólo se presentan en las paredes en contacto con los vasos del hospedero (Figura 14), y no en otras paredes por ejemplo hacia el parénquima leñoso o fibras.

g. Alteraciones a diferentes distancias del punto de inserción.

Al estudiar la penetración del tejido del parásito a mayor distancia del punto de inserción se limita este tejido haustorial principalmente a células en el xilema del hospedero donde penetran tanto en dirección tangencial de los rayos medulares del hospedero como en sentido longitudinal. Estas cuñas de tejido, cuando penetran longitudinalmente el xilema de una rama, pueden llegar hasta una distancia considerable; en algunos casos se extendieron a más de 30 mm del punto de inserción principal.

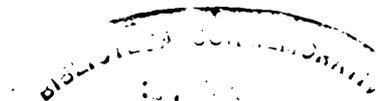
Las raíces epicorticales, establecen contacto haustorial con frecuencia a lo largo de su recorrido. Dichos contactos tienen una estructura anatómica muy parecida a la de la infección principal. Puesto que se establecen en tiempos posteriores a la infección principal, su penetración por lo general es menos profunda.

D. Discusión

1. Morfología

Una característica notable dentro de la morfología de las lorantáceas es la variabilidad en el tamaño de sus hojas. Las mediciones efectuadas confirman esta idea. No sólo existe variabilidad en la forma y tamaño de las hojas dentro de una planta, sino también entre diversos estados del desarrollo de ella. Así en su estado juvenil las hojas de Phthirusa son alargadas, lineales, carnosas y péndulas, y luego, en la planta madura son reemplazadas gradualmente por hojas de mayor tamaño, pero más anchas. Kuijt (26) denomina este fenómeno heterofilia o dimorfismo foliar y lo encontró no solamente en Phthirusa pyrifolia, sino, aunque en menor grado, en Oryctanthus occidentalis. Este dimorfismo foliar fue descrito por primera vez por Kamerling (23) para Struthanthus flexicaulis. Por otra parte Müller (36) en su trabajo sobre Viscum album destacó la importancia del factor edad de la planta de muérdago en el tamaño de las hojas.

Otra característica importante es la presencia y el crecimiento de las raíces epicorticales. Así, una planta de Phthirusa unida a un tallo vertical del hospedero tiene siempre una o más raíces que corren también verticalmente hacia arriba, contra la gravedad, a lo largo del órgano que la sustenta. Kuijt (27) notó ésto mismo e incluye una foto en su publicación sobre los muérdagos del Nuevo Mundo, en la que aparece una de las raíces de Phthirusa. Esta, después de haber ascendido por el tallo de Nerium oleander, continúa a lo largo de una hoja antes de establecer contacto haustorial. Ramificaciones de esa raíz, después de alcanzar el margen de la hoja, crecen verticalmente hacia arriba para alcanzar la superficie inferior de la



próxima hoja superior. Kuijt (27) llega a la siguiente conclusión: "en Phthirusa pyrifolia tanto las respuestas tigmotrópicas como fototrópicas negativas parecen estar fuertemente desarrolladas, las primeras sobreponiéndose a las segundas. Queda por demostrarse si un geotropismo residual está presente". Koernicke (24) anotó por su parte que los muérdagos con raíces epicorticales desarrollan estos órganos también cuando parasitan en otra lorantácea.

2. Anatomía

Las células de grandes núcleos, descritas en los estudios anatómicos de Phthirusa pyrifolia fueron encontradas también en otras especies y géneros (28,32), Kuijt (28) por ejemplo, en su descripción de los haustorios de Gaiadendron se refiere a ellas en la siguiente forma: "las células meristemáticas presentes en el extremo haustorial son aparentemente intrusivas y no conductivas. Su apariencia citoplasmática es excesivamente densa y granular. Un núcleo sorprendentemente grande diferencia éstas en seguida de las células parenquimáticas de la corteza del hospedero. El volúmen del núcleo parasítico es generalmente más del doble del volumen del núcleo de las células del hospedero que lo rodea"* Estas células de grandes núcleos se han observado en plantas de otras familias parasíticas, como en el caso de Pilostyles berterii, que pertenece a la familia Rafflesiaceae (30). Los resultados sobre la presencia de células del parásito en los radios medulares del hospedero concuerdan con los trabajos de Kummerow y Matte (29) y Srivastava y Esau (48). En efecto, en ambos se indica que la altura y ancho anormal de los radios de la madera infectada se deben en gran parte a la

* Traducido del inglés.

presencia de considerable cantidad de tejido haustorial de manera que se puede diferenciar radios infectados de radios sanos.

En este estudio fue observado que en los radios medulares del hospedero habían ciertas células del parásito con una ondulación muy especial de sus paredes, cuando estaban en contacto con un vaso del hospedero. Algo semejante se constató en un estudio anatómico hecho en Populus nigra parasitado por Phrygilanthus tetrandrus (32).

La desviación de los elementos del xilema del hospedero motivada por el parásito concuerda con lo informado en otra publicación (32). En este último trabajo el parásito Phrygilanthus tetrandrus ocasionaba al hospedero Populus nigra una desviación notoria en la disposición longitudinal de los elementos del xilema, sobre todo en infecciones más viejas.

La posible acción enzimática de las células haustoriales de una loran-tácea sobre los elementos del xilema de su hospedero ya se ha postulado anteriormente. Matte (33), trabajando con madera de Abies alba infectada con haustorios de Viscum album logró fotomicrografías con el microscópico electrónico en las que se observaron puntuaciones areoladas de traqueidas del abeto prácticamente corroídas al estar en contacto con células del parásito. En dicha publicación se presentó también, para fines de comparación, una fotomicrografía tomada con el microscopio electrónico de la zona de corrosión de una hifa del hongo Polystictus versicolor en contacto con la madera. Por otra parte, Kummerow (30) en su trabajo sobre Pilostyles postuló la posibilidad de una acción enzimática del parásito mediante estudios histoquímicos.

La hipertrofia observada en la zona de infección parece acompañar al parasitismo de cualquier muérdago, como ya lo indicó Kuijt (27). Tal

hipertrofia se debe tanto a la presencia del tejido parasítico como al mayor crecimiento y división celular del tejido del hospedero, debido a estímulos hormonales.

E. Conclusiones

1. Phthirusa pyrifolia presenta una gran variabilidad en la forma y tamaño de las hojas.

2. Las raíces epicorticales jóvenes de Phthirusa pyrifolia están muy adheridas a la corteza del hospedero, no así las de mayor desarrollo en que dicho contacto sólo se establece de trecho en trecho donde se encuentran los haustorios.

3. El parásito ejerce una posible acción enzimática en el xilema del hospedero.

4. El parásito ocasiona una alteración del ritmo del cambium del hospedero produciéndose una hipertrofia en el punto de inserción donde es notoria la excentricidad de los anillos de crecimiento del hospedero.

5. El tejido haustorial de Phthirusa pyrifolia produce desviaciones de los elementos del xilema del hospedero tanto en sentido transversal como longitudinal.

6. El parásito se ubica en los radios medulares del hospedero alterando la forma y el tamaño de éstos.

7. El parásito se caracteriza por poseer células parenquimáticas grandes con núcleos muy notorios.

8. Los radios medulares infectados del hospedero tienen un tipo de células parásitas de paredes onduladas que desempeñan probablemente una función de absorción y conducción de savia cruda.

9. Las mayores alteraciones en el hospedero las ocasiona el parásito en el punto de inserción principal.

IV. ESTUDIO FISIOLÓGICO

A. Revisión de la literatura

El parasitismo de las fanerógamas es el único caso que nos ofrece la naturaleza de dos plantas "superiores" interactuando en una relación tan estrecha. Este fenómeno interesa no sólo a la patología vegetal sino a la fisiología vegetal para llevar a cabo, por ejemplo estudios sobre traslado. Además, el conocimiento de la fisiología del parasitismo es probablemente el camino más seguro para lograr desarrollar métodos de control de tipo químico.

A fines del siglo pasado Bonnier (2) publicó observaciones sobre las relaciones nutritivas entre Viscum album L. y sus hospederos. Bonnier sugirió, por ejemplo, que durante el verano el muérdago es alimentado por el hospedero y que durante el invierno es el hospedero el que recibe sustancias nutritivas del muérdago.

El trabajo de Freeland (13) tal vez sea uno de los más fundamentales en el campo de la fisiología de las lorantáceas. Este autor demostró por primera vez tanto la presencia de clorofila a y b en Phoradendron flavescens (Pursh) Nutt. como la capacidad de esta planta para fotosintetizar.

En cuanto a las relaciones hídricas entre el muérdago y el hospedero, Vareschi y Pannier (61) en su estudio sobre la economía del agua de lorantáceas tropicales en su ambiente natural, comprobaron que los hemiparásitos estudiados transpiraban más que sus hospederos, tanto durante la época lluviosa como durante la época seca. Tales resultados tienen el apoyo de los trabajos de Scholander et al. (44). Estos autores encontraron en especies

de Phoradendron y Phrygilanthus una presión hidrostática mayor que en el hospedero.

Solamente después de la introducción de los radioisótopos fue posible aclarar mejor las relaciones nutritivas parásito-hospedero. Así Rediske y Shea (39) y también Seledzhanu y Galan Fabian (45), trabajando con $^{14}\text{CO}_2$, estudiaron el movimiento de los productos de la fotosíntesis en el complejo lorantácea-hospedero. Seledzhanu y Galan Fabian (45) en el caso de Viscum album L. sobre Populus nigra llegaron a las siguientes conclusiones:

1. Las hojas del muérdago europeo (Viscum album) asimilan CO_2 en la misma proporción aproximadamente, por unidad de superficie, que las hojas de la planta hospedera.
2. La respiración de las hojas del muérdago por unidad de superficie es de cinco a seis veces mayor que la respiración en las hojas del hospedero; pero por unidad de peso fresco es al contrario, de dos a tres veces menor.
3. Cuando las hojas de la planta hospedera se mantuvieron en una atmosfera que contenía $^{14}\text{CO}_2$, no se comprobó, con el contador Geiger traslado alguno de sustancias orgánicas a las hojas del muérdago. En forma similar, cuando las hojas del muérdago fotosintetizaron en una atmósfera de $^{14}\text{CO}_2$ en invierno, no se pudo demostrar traslado de sustancias orgánicas al hospedero.
4. Radioautogramas hechos después de una exposición de las placas por 3 semanas revelaron que hay un intercambio de sustancias orgánicas entre las dos plantas. Las sustancias orgánicas formadas en la luz por las hojas del álamo, expuestas al $^{14}\text{CO}_2$, se encontraron en las hojas del

muérdago y las sustancias orgánicas formadas por las hojas del muérdago, expuestas en forma similar, aparecieron en la corteza del álamo.

Los experimentos mostraron que el traslado de estos materiales entre las dos plantas no fue de gran magnitud.

En esta forma, los trabajos con $^{14}\text{CO}_2$ han cambiado un poco los conceptos que hasta el momento se tenían de las relaciones fisiológicas parásito-hospedero, pues antes se consideraba la relación estrictamente como un caso de hemiparasitismo, excluyendo la posibilidad de una especie de simbiosis.

El uso del ^{32}P también ha contribuido grandemente a los estudios del traslado, como lo muestran los trabajos de Biddulph et al. (1). Ellos encontraron que tanto el fósforo como el azufre permanecen relativamente móviles en los tejidos conductores y se redistribuyen fácilmente, mientras que esto no ocurre con otros elementos como el calcio.

Crafts (10) opina que después de una distribución inicial del ^{32}P por la corriente transpiratoria, este elemento aparentemente experimenta un movimiento secundario en el floema, conjuntamente con las sustancias orgánicas elaboradas.

Sobre la absorción foliar de ^{32}P existen algunos trabajos en plantas tropicales como el de Boroughs y Labarca (3), llevado a cabo en plantas de café, y el de Cardoso y Boroughs, en cacao (6). Estos trabajos sirvieron sobre todo para establecer la metodología.

No se encontró en la literatura consultada referencia alguna a trabajos realizados con fósforo 32 en el campo del parasitismo de las fanerógamas.

El conocimiento de la fisiología del parasitismo es básico para desarrollar métodos de control de estos parásitos, que en muchos casos causan grandes daños. Así hay investigaciones que por falta tal vez de dicha

información han llegado a conclusiones dudosas. Echandi (11) trabajando, en Costa Rica, con el árbol Cordia alliodora (R. et Pav.) Cham. atacado por Phoradendron robustissimum Eichl. pretendió eliminar al muérdago, mediante inyecciones de productos fenoxiacéticos al tronco del hospedero. Usó para sus investigaciones las siguientes sustancias: 2,4 D (ácido 2 metil, 4 diclorofenoxiacético); 2,4,5 T (ácido 2 metil, 4,5 diclorofenoxiacético) y el M.C.P. (ácido 2 metil, 4 cloro fenoxiacético). A pesar de haber aplicado tres concentraciones y en tres diferentes épocas, las inyecciones no tuvieron el efecto deseado. Una de las causas a que atribuyó este autor la falta de resultados positivos fué precisamente una causa fisiológica: no hubo traslado del producto dentro del árbol, para llegar este hasta los haustorios del muérdago. Valdivia Sánchez (60) reconoce expresamente la importancia de los estudios fisiológicos en este campo al decir: "...el combate de Arceuthobium con sustancias químicas está aún en proceso experimental; como se mencionó con anterioridad, todavía no se conoce ampliamente la fisiología del parásito para desarrollar herbicidas o fitohormonas adecuadas para combatirlo sin dañar a la hospedera, ya se aplique por aspersión o por métodos sistémicos". Más adelante agrega: "Se espera, sin embargo, que en un futuro cercano se descubran compuestos químicos que puedan combatir esta plaga en forma efectiva y a bajo costo."

Shea (46) refiriéndose al daño causado por Arceuthobium campylopodum en Pinus ponderosa, critica la práctica de hacer podas como método de control y establece la urgente necesidad de una sustancia química sistémica para atacar a ese parásito.

Existen, sin embargo, otros experimentos que han dado resultados promisorios. Así, Harding (16) indica que pulverizaciones con una solución al

0.3% del etil éster de 2,4,D sobre Loranthus miquelli fueron suficientes para matar casi por completo al muérdago dentro de 6 meses. No se observó traslado desde el parásito al hospedero. Quick (38) informa sobre los resultados obtenidos de 246 ensayos realizados durante 5 años en 2516 árboles de coníferas atacados por muérdagos enanos (del género Arceuthobium) en California, diciendo que el iso-octil éster del 2,4,5-TB fue el herbicida más prometedor que se encontró usándolo mediante pulverizaciones directas.

Para conocer un poco más de la fisiología del parasitismo se planearon los experimentos con fósforo radioactivo para estudiar el movimiento de fosfatos del hospedero al parásito y vice versa.

B. Materiales y Métodos

Los trabajos sobre la fisiología del parasitismo se realizaron usando radio-fósforo (^{32}P) obtenido de Oak Ridge National Laboratory (USA). El ^{32}P es emisor de rayos B negativos y tiene una vida media de 14.3 días (32). Este elemento se suministró bajo la forma de H_3PO_4 , en solución, tanto a las raíces del hospedero como a las hojas del muérdago y del hospedero.

Se trabajó con las siguientes plantas:

<u>Muérdago</u>		<u>Hospederos</u>
<u>Phthirusa pyrifolia</u>	sobre	<u>Aphelandra sp.</u> (Acanthaceae)
<u>Phthirusa pyrifolia</u>	sobre	<u>Salix babylonica</u> (Salicaceae)
<u>Oryctanthus occidentalis</u>	sobre	<u>Salix humboldtiana</u> (Salicaceae)

En todos los casos se trataba de estacas de los hospederos con los muérdagos parasitando, arraigadas previamente (Figuras 15 y 16) los

El arraigamiento se llevó a cabo en la siguiente forma: se cortaron ramas de los hospederos con un infección en estado avanzado. De estas ramas se hicieron estacas que tenían entre 30-50 cm de largo y entre 1-3 cm de diámetro. Se eliminaron las hojas tanto del hospedero como del parásito para evitar una transpiración excesiva. Luego untando el extremo inferior de la estaca, previamente mojado, en Hormodin N^o 1* una hormona artificial (a base del ácido indolbutírico) se plantaron en tarros de 20 cm de diámetro y 25 cm de altura. En el fondo de éstas se puso una capa de grava gruesa de unos 3 cm de altura y luego se llenaron con un suelo migajón oscuro. En el centro se hizo una perforación de unos 15 cm de profundidad y de unos 5 cm de diámetro, vertiendo arena en su interior. Las estacas se ubicaron precisamente en esta zona con arena. Se hicieron plantaciones de estacas en diferentes fechas como se vé en el Cuadro 8. En este Cuadro se detallan el número de estacas plantadas por tipo de hospedero, el número de estacas que se eliminaron al estar muertas y el porcentaje de sobrevivencia hasta el 24-I-66. El grupo que presentó menos pérdida fue el de Salix babylonica parasitado principalmente por Phthirusa pyrifolia. Las estacas que se plantaron sin parásitos, como testigo, sobrevivieron en su totalidad.

Principalmente durante el primer mes se regaron las estacas con una fina llovizna, por lo menos dos veces al día. Cuando se hacía necesario se efectuaron desinfecciones con Malathion** al 2%.

*Nombre comercial de la casa Merck & Co. Ltda.

**Nombre comercial para la mezcla del dimetil ditiofosfato de dietil mercapto succinato con derivados aromáticos del petróleo.

Para asegurar un suministro adecuado de nutrientes se aplicó fertilizante químico liberalmente, usándose principalmente superfosfato triple y nitrato de amonio.

Una vez que las estacas produjeron cierta cantidad de nuevas hojas (tanto el hospedero como el muérdago) se iniciaron en enero de 1966 los experimentos sobre absorción radical y absorción foliar de ^{32}P . Como las condiciones climáticas son de mucha importancia en este tipo de experimentos, se incluyen en el Apéndice datos meteorológicos para los meses octubre a febrero, obtenidos del observatorio del IICA.

Para los primeros experimentos, las estacas con los parásitos respectivos se sacaron de los tarros con tierra y se lavaron bien las raíces con un chorro de agua. Luego se insertaron las estacas así preparadas en frascos de vidrio de 4 l de capacidad, que contenían solución nutritiva Hoagland N° 2 (20) de pH 6.5. Así, permanecieron de 12 a 15 días. El primer grupo, Aphelandra sp. con Phthirusa, estaba integrado por tres plantas. Después del tiempo indicado se transfirieron éstas a unos frascos Erlenmeyer de 2 l de capacidad, que contenían un litro de la misma solución nutritiva a la cual se agregaron 50 microcurios de ^{32}P . Los frascos Erlenmeyer se forraron por fuera con plástico negro (Figura 17). Para evitar estacamiento, se aereó la solución nutritiva de cada frasco por medio de aire comprimido. Para compensar las pérdidas por evapotranspiración, diariamente se rellenaban los frascos hasta la marca de un litro con agua destilada. Cada 12 h., se hicieron recuentos durante el proceso de absorción con un detector manual tipo Geiger-Müller, acoplado a un ~~escalfómetro~~ contador marca Lionel 457. Después de 144 h. se cosecharon las tres estacas. Se recogieron muestras correspondientes a cuatro posiciones a saber:



Figura 15. Vista general de las estacas arraigadas.



Figura 16. Detalle de las raíces de una estaca arraigada, de S. babylonica con P. pyrifolia. 1/3 de su tamaño natural.

CUADRO 8. Resultados del enraizamiento de estacas de diferentes hospederos infectados con parásitos.

Grupo	Hospedero	Nº de estacas plantadas	Fecha de plantación	Nº de estacas eliminadas.	Porcentaje de estacas vivas en la fecha 24-I-66
I	<u>Aphelandra sp.</u>	48	19-8-65	24	50%
II	<u>Salix babylonica</u>	30	19-8-65		
		9	17-9-65	5	87%
III	<u>Salix humboldtiana</u>	37	20-8-65		
		9	7-9-65	77	27%
		46	9-10-65		
		13	10-11-65		
IV	<u>Hibiscus sp.</u>	35	2-9-65	11	69%

ápice del muérdago

punto de inserción del muérdago en el hospedero

tronco del hospedero en la parte superior al punto de
inserción

ápice del hospedero.

Estas muestras se secaron en una estufa con aire forzado a 70°C por espacio de 48 horas. Luego se molieron en un molino tipo Wiley intermedio. De cada muestra se pesaron tres repeticiones de 100 mg cada una. Estos se colocaron sobre planchetas para ser contadas con un escalímetro marca Nuclear Chicago, modelo 151 A, con tubo Geiger-Müller con ventana delgada. De una de las plantas del grupo se hizo un autorradiograma. Con este fin se secó el material primeramente entre papel secante y luego se cubrió con una lámina plástica delgada para evitar el contacto directo entre el material y la película fotográfica. Acto seguido se lo colocó sobre una película Kodak tipo "Medical X-ray no screen" de 35.6 x 43.2 cm y se expuso hasta completar aproximadamente 1 000 000 cuentas por cm² de la parte radiactiva del material vegetal.

El segundo grupo estuvo integrado por tres ejemplares de Salix babylo-
nica con Phthirusa pyrifolia y el tercero de tres ejemplares de Salix
humboldtiana con Oryctanthus occidentalis. Al igual que en el caso anterior,
luego de pasar un período en la solución Hoagland N^o 2, se aplicó el ³²P en
la misma solución a razón de 50 microcurios por litro. La cantidad de solu-
ción nutritiva usada en este caso fue de tres litros por planta ya que el
sistema radical de las especies del género Salix fue mucho mayor. Se hicie-
ron recuentos cada 12 horas durante el proceso de absorción con un detector
Geiger Müller manual, de la casa Nuclear Chicago, Modelo 2612. Después de

de 168 horas se cosecharon todas las plantas y se siguió el mismo procedimiento que en el caso anterior. Se hizo también un autorradiograma de una planta de cada grupo.

En los experimentos sobre absorción foliar se usaron estacas arraigadas en tierra. Otra vez se escogieron los tres grupos mencionados; pero esta vez cada grupo tenía seis plantas. Tres plantas de cada grupo se utilizaron para aplicaciones del fósforo radiactivo a las hojas del hospedero y las otras tres para una aplicación a las del parásito. La cantidad aplicada por planta fue de un microcurio de ^{32}P contenido en 25 lambdas de una solución compuesta de 0.1 M de KH_2PO_4 y 0.1% del detergente Triton* X-114. Esta solución tenía una reacción de pH 4.3-4.5. Se efectuó una sola aplicación en el haz de una hoja bien desarrollada, cerca del ápice de la planta. Se hicieron recuentos durante el transcurso del experimento con un detector Geiger-Muller manual de la casa Nuclear Chicago, modelo 2612. Estos ensayos tuvieron una duración total de 23 días. Al final de los mismos se cosechó el material en la forma siguiente: a) ápice del muérdago, b) punto de inserción del muérdago en el hospedero y c) ápice del hospedero. Igual que en los experimentos anteriores se hicieron recuentos de material seco y se preparó un autorradiograma de una planta de cada tratamiento.

*Marca de la casa Rohm & Haas.



Figura 17. Detalle de la instalación usada en los experimentos sobre absorción radical. En primer plano se observa una rama de Phthirusa pyrifolia sobre Aphelandra sp.

C. Resultados

Los resultados se presentan divididos en dos partes. En primer lugar se consideran los experimentos sobre la absorción del radiofósforo por las raíces del hospedero y su distribución en esta planta y en el parásito. En segundo lugar se detallan los experimentos sobre la absorción del radiofósforo por las hojas tanto del parásito como del hospedero. Para cada experimento se hicieron curvas del transcurso de la absorción del ^{32}P en cada planta. Los recuentos de las muestras tomadas al final de los ensayos aparecen en forma separada. Por último se hicieron también autorradiogramas de los parásitos y los puntos de inserción en sus hospederos, de una planta por grupo y por tratamiento. Los tres tipos de datos tomados independientemente tienden a confirmar el movimiento del elemento radiactivo que ha ocurrido en las plantas.

Para poder dibujar las curvas de acumulación de ^{32}P se corrigieron los recuentos con respecto al fondo y la vida media. Con los promedios entre las tres repeticiones de recuentos de cada muestra se prepararon gráficos.

Los recuentos finales de la acumulación de ^{32}P efectuados en material desecado, fueron corregidos en la misma forma. Se hicieron comparaciones estadísticas dentro de cada planta entre el ápice del parásito y el ápice del hospedero por un lado; y por otro entre el punto de inserción y el tronco del hospedero en la parte superior al punto de inserción*. No se realizaron comparaciones estadísticas entre plantas por considerarse de poco significado biológico ya que el material no fue suficientemente homogéneo. La fórmula para las comparaciones mencionadas fue la siguiente:

*En lo sucesivo, para abreviar, se hablará solo del tronco del hospedero.

$$z = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{\bar{X}_1 + \bar{X}_2}}$$

\bar{X} = media de la primera muestra.

\bar{X} = media de la segunda muestra.

z = valor que se busca en la tabla de áreas bajo la curva normal para encontrar la probabilidad.

Los autorradiogramas sirvieron principalmente para una confirmación visual de la distribución del ^{32}P en el complejo parásito-hospedero. Dicha información se consideró sólo cualitativa ya que el espesor de todo el material colocado sobre la película no fue igual.

La absorción del radioisótopo por las hojas del parásito o por las del hospedero, se comprobó solamente, mediante el recuento de contadores, en una sola planta de las tratadas. En este caso no se dibujaron curvas porque las cuentas por minuto eran demasiado bajas (cercasas al fondo). Sin embargo los autorradiogramas confirmaron un movimiento del fósforo en otras plantas tratadas.

1. Absorción radical

a. Curvas del transcurso de la absorción

De todas las curvas del transcurso de la absorción obtenidas se presenta aquí solo un ejemplo por grupo de plantas que recibieron el mismo tratamiento (Figuras 18, 19, 20, 21, 22 y 23). Se escogió para este fin la más representativa del grupo. Sin embargo, para la interpretación se

FIGURA 18 Acumulación de ^{32}P absorbido por las raíces de Salix humboldtiana con Oryctanthus occidentalis.

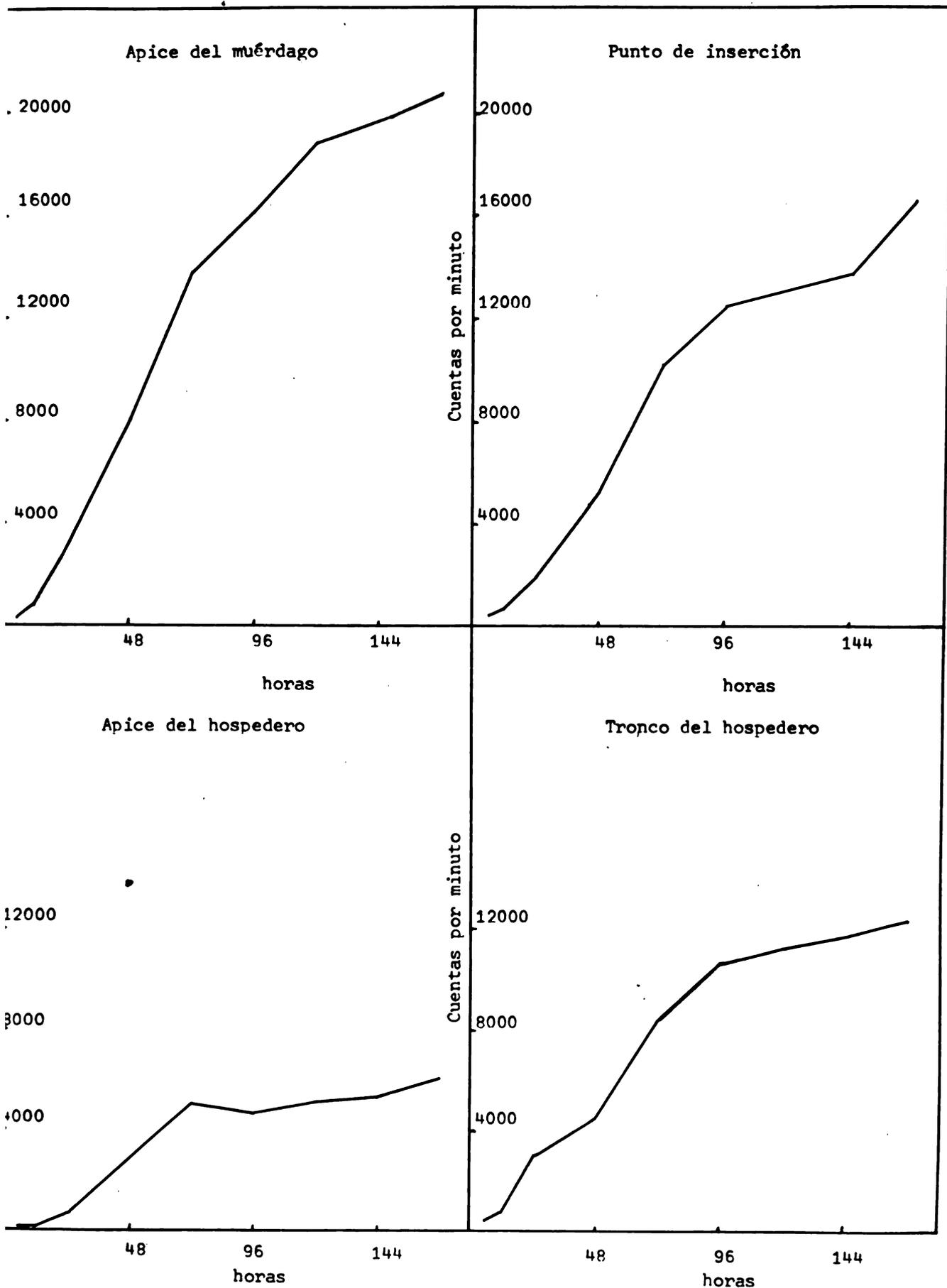


FIGURA 19 Incrementos de la acumulación de ^{32}P absorbido por las raíces de Salix humboldtiana con Oryctanthus occidentalis.

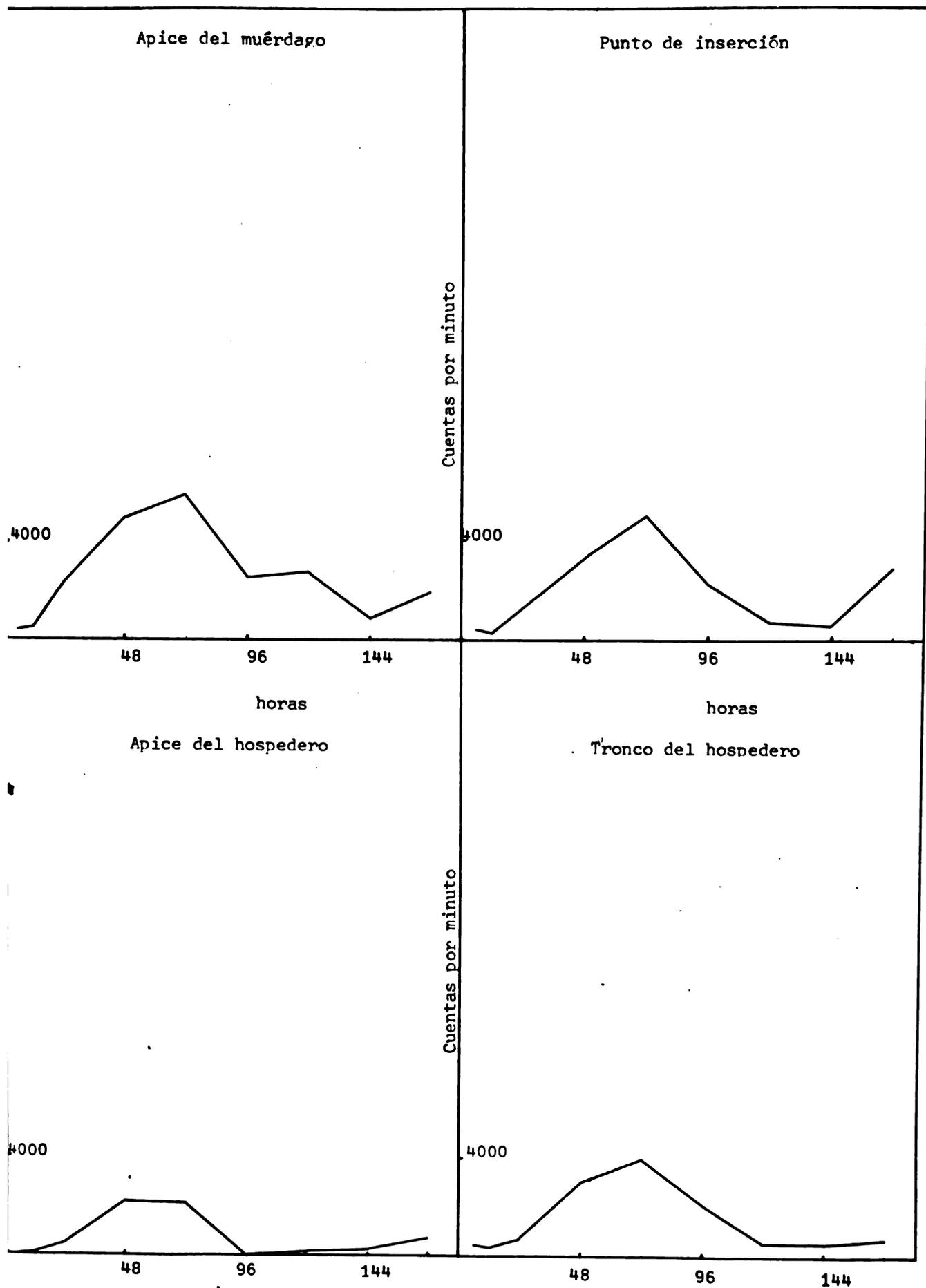


FIGURA 20 Acumulación de ^{32}P absorbido por las raíces de Salix babylonica con Phthirusa pyrifolia.

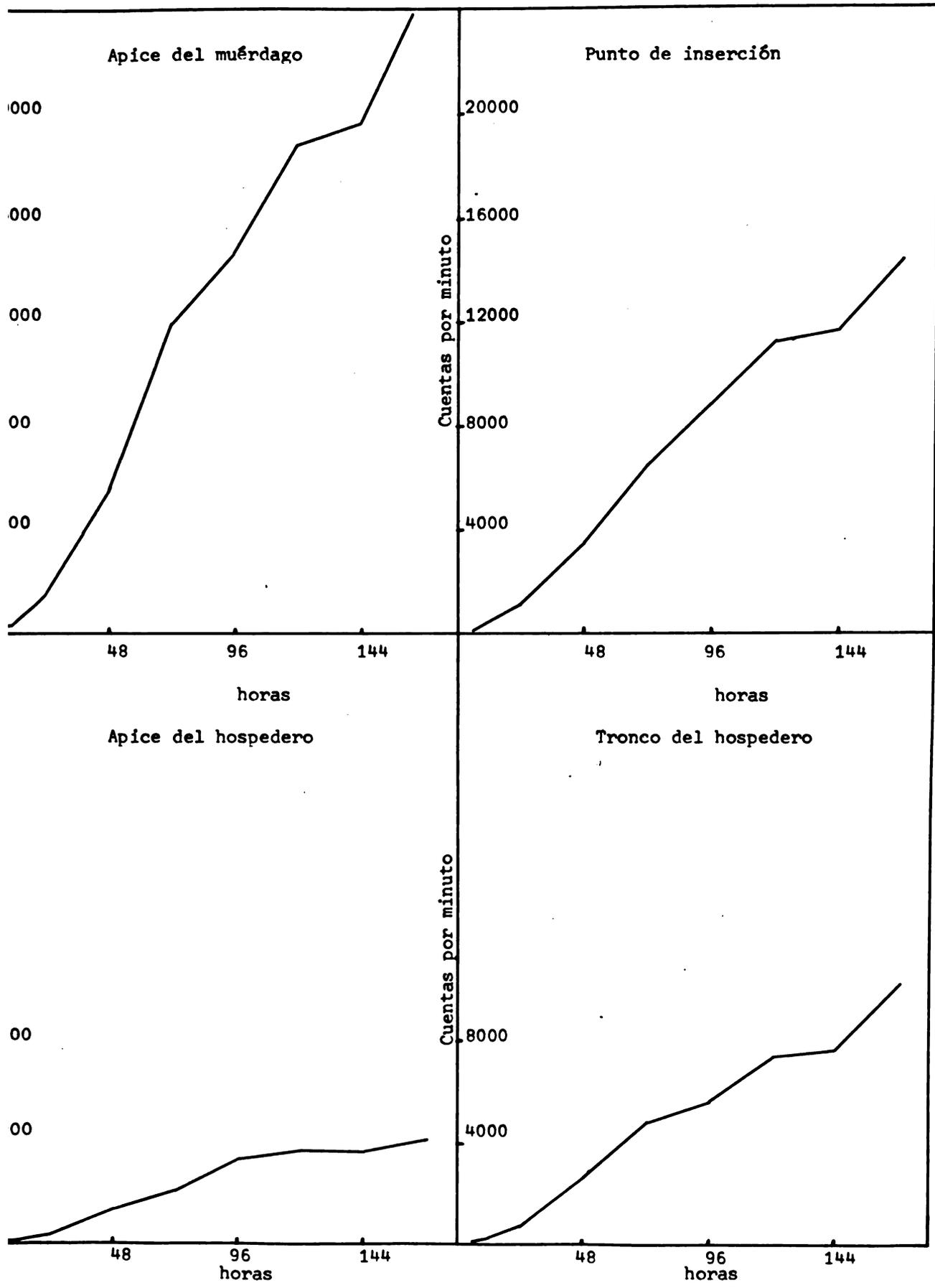


FIGURA 21 Incrementos de la acumulación de ^{32}P absorbido por las raíces de Salix babylonica con Phthirusa pyrifolia.

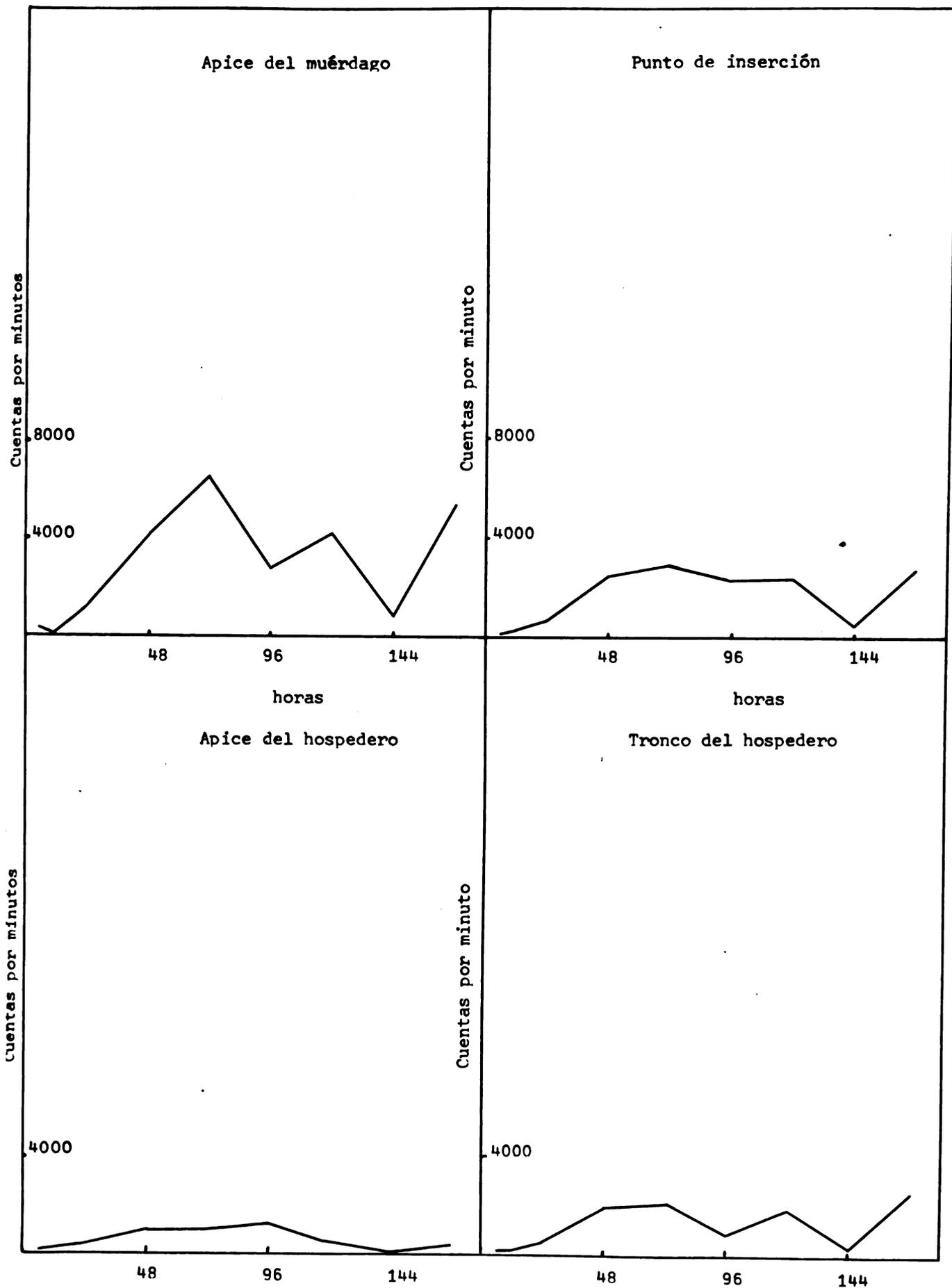


FIGURA 22 Acumulación de ^{32}P absorbido por las raíces de Aphelandra sp. con Phthirusa pyrifolia.

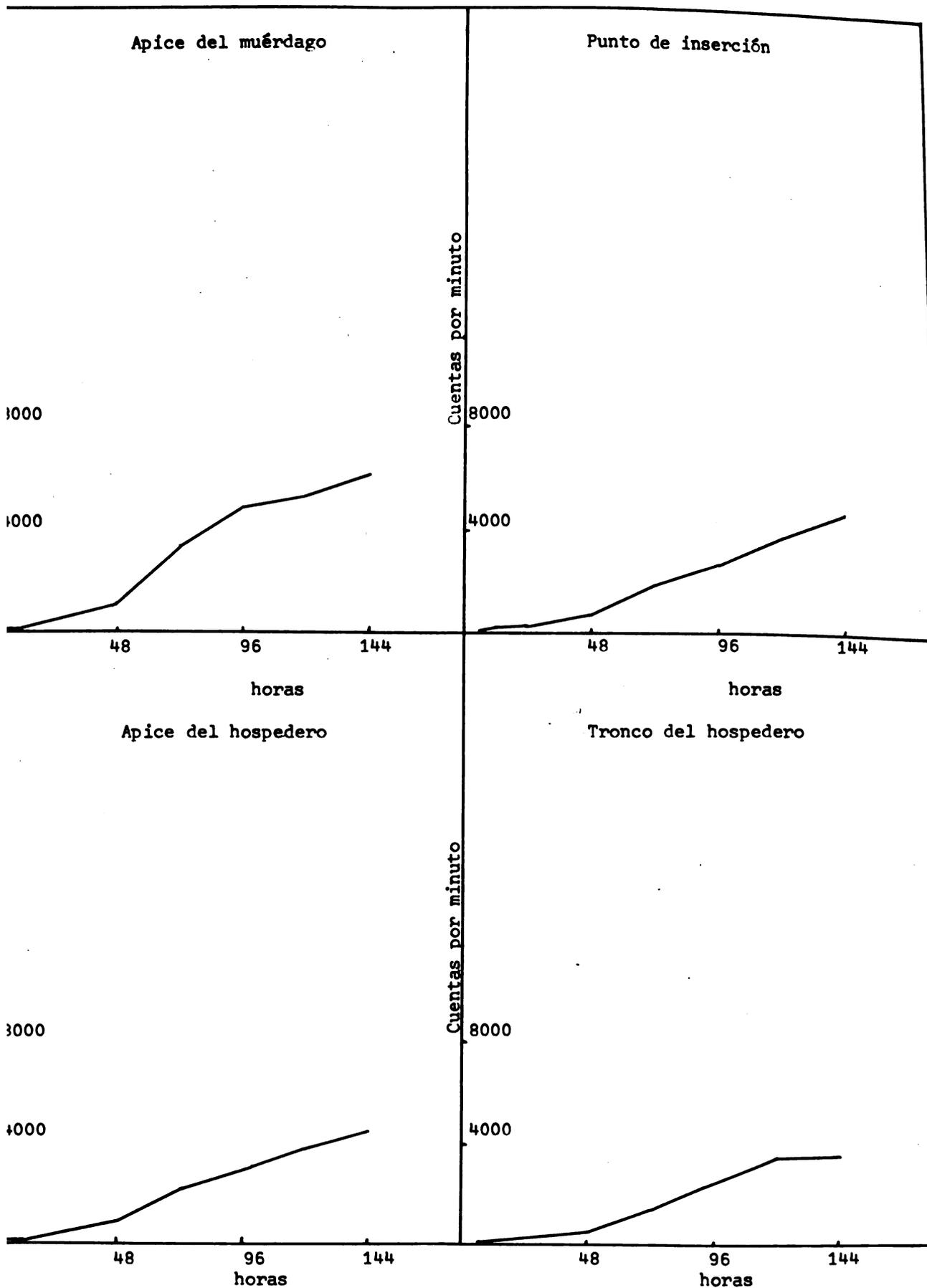
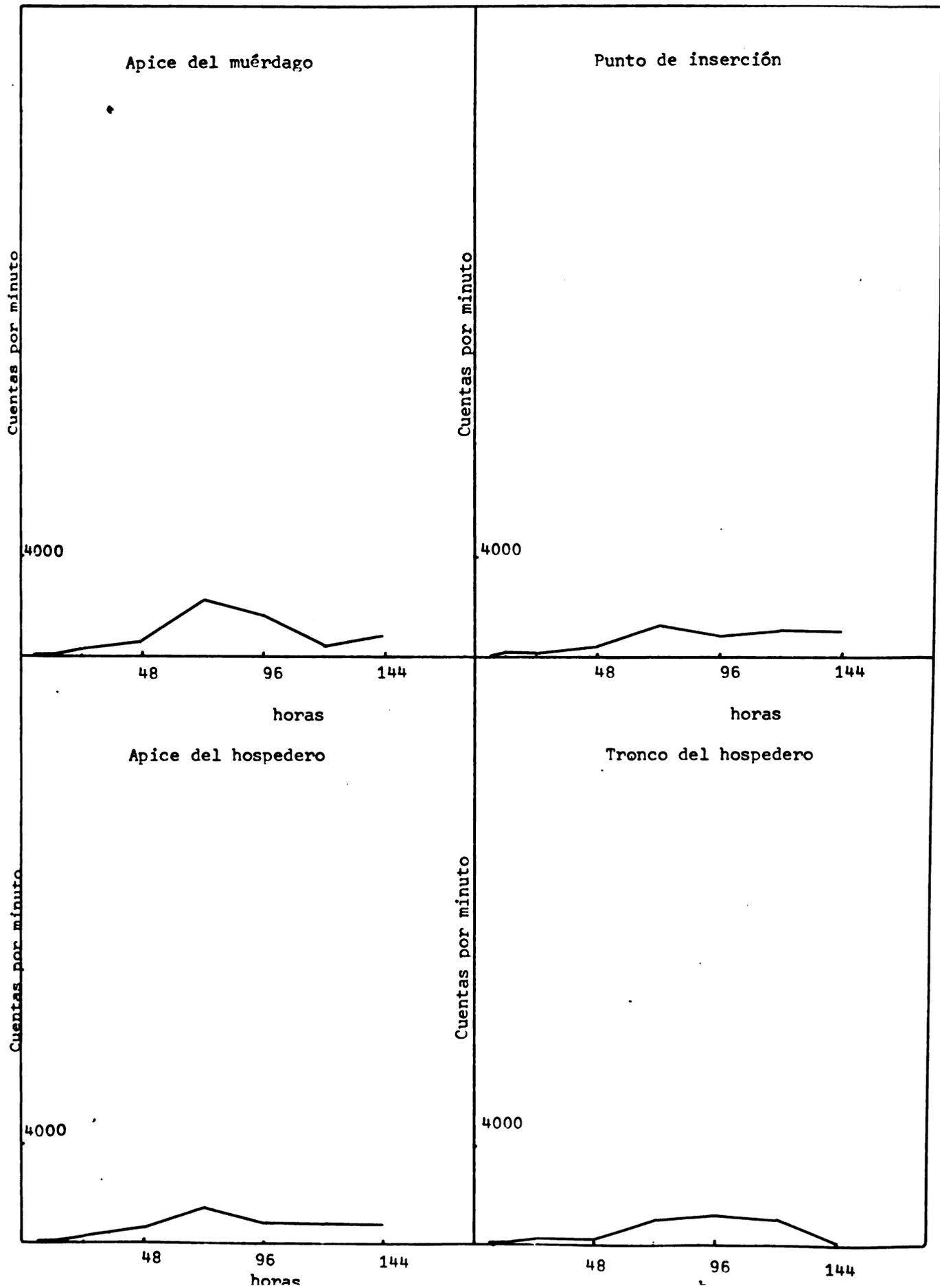


FIGURA 23 Incrementos de la acumulación de ³²P absorbido por las raíces de Aphelandra sp. con Phthirusa pyrifolia.



utilizaron todas las curvas. Esto se justificó, pues las diferencias entre las curvas fueron mínimas y solamente cualitativas. Cada Figura muestra los valores para los cuatro puntos en los cuales se efectuaron recuentos periódicos. Como el espesor del material era variable esta información se puede considerar apenas en forma cualitativa.

i. Salix humboldtiana con Oryctanthus occidentalis (Figura 18-19).

Los valores más altos de acumulación del fósforo 32 existieron en los ápices de los parásitos. Fueron seguidos por valores de los puntos de inserción, que a su vez dieron siempre cantidades más altas que las acumuladas por los troncos y los ápices de hospederos.

ii. Salix babylonica con Phthirusa pyrifolia. (Figura 20-21).

Igualmente, los valores más altos de acumulación de fósforo 32 se presentaron en ápices de parásitos. Les siguieron las cantidades acumuladas en los puntos de inserción. Las cuentas dadas por los troncos de hospederos y ápices de hospederos fueron menores que las anteriores.

iii. Aphelandra sp. con Phthirusa pyrifolia. (Figura 22-23).

A excepción de una planta los resultados acusaron igual comportamiento que en los dos primeros grupos de plantas. Sin embargo, las cantidades acumuladas del trazador en los puntos de inserción y en ápices de hospederos fueron muy semejantes, pero ambas superiores a las acumulaciones en los troncos de los hospederos.

b. Recuentos finales

Los resultados obtenidos, determinando la radioactividad de los tejidos desecados, se consideran los más exactos porque se obtuvieron en condiciones muy comparables. Luego de medir la radioactividad de las muestras,

se determinó en ellas también el contenido de fósforo total*, por medio del método colorimétrico de Dickman y Bray (8) para poder calcular las actividades específicas. Los resultados de estas determinaciones aparecen en el Cuadro 9, junto con las cuentas por minuto del ^{32}P y la actividad específica de cada punto de las plantas estudiadas. La actividad específica se calculó dividiendo las cuentas por minuto del radiofósforo presente en un determinado punto, por los microgramos de fósforo total ($^{31}\text{P} + ^{32}\text{P}$) de ese mismo punto. Además aparece en el Cuadro 9 una columna con las comparaciones estadísticas en la cual se indica la probabilidad de que sean iguales las dos muestras.

A continuación se presentan, por grupo, los resultados de los recuentos finales:

i. Salix humboldtiana con Oryctanthus occidentalis.

Las mayores cantidades de fósforo radiactivo se encontraron, excepto en un caso, en los ápices de parásitos, estadísticamente diferentes a las de ápices de hospederos. Las concentraciones de fósforo total eran más altas en los ápices de parásitos también, a excepción de un caso, entre las tres plantas. Se presentó mayor acumulación de fósforo 32 en los puntos de inserción, estadísticamente diferentes a las cantidades acumuladas en los troncos de hospederos igualmente, a excepción de un caso. Los valores para el fósforo total fueron siempre más altos en los puntos de inserción por gramo de peso seco del material analizado.

*

Realizado por el Ing. Kozen Igue.

CUADRO 9. Distribución de fósforo radiactivo en hospedero y parásito.

Plan- ta No.	Hospedero	Parásito	Lugar de apli- cación *	Parte anali- zada *	P total ppm	³² P CPM/g	Proba- bilidad que sean iguales	Actividad específica CPM/μg
1	Acantácea	<u>Phthirusa</u> <u>pyrifolia</u>	Radical	ah	1450	155150		107
				ap	1660	152700		92
				tr	310	25270		82
				pi	620	25340		41
2	"	"	"	ah	1110	223660		201
				ap	2250	162170		72
				tr	540	43670		81
				pi	530	22290		42
3	"	"	"	ah	1440	79630	5%	55
				ap	1810	77090		43
				tr	650	14430	1%	22
				pi	780	18340		24
1	<u>Salix baby-</u> <u>lonica</u>	"	"	ah	970	111740	1%	115
				ap	1810	287860		159
				tr	420	21910	1%	52
				pi	660	51930		79
2	"	"	"	ah	1020	43310		42
				ap	1390	84500	1%	61
				tr	400	10260		26
				pi	540	16940	1%	31
3	"	"	"	ah	1350	95600	1%	71
				ap	1850	117810		64
				tr	520	19630		38
				pi	570	20910	5%	37
1	<u>Salix hum-</u> <u>boldtiana</u>	<u>Oryctan-</u> <u>thus, occi-</u> <u>dentalis</u>	"	ah	1830	147100		80
				ap	3660	266500	1%	73
				tr	310	52220		168
				pi	930	81070	1%	87
2	"	"	"	ah	2970	202060		68
				ap	2740	161990	1%	59
				tr	320	26140		82
				pi	410	30410	1%	74
3	"	"	"	ah	2180	205560		94
				ap	3810	200820	5%	53
				tr	220	20410		93
				pi	390	19380		50

CUADRO 9 (continuación)

1	Acantácea	<u>Phthirusa</u> <u>pyrifolia</u>	ah	ah	2390	9300	4
				ap	2080	0	-
				pi	1320	0	-
2	"	"	ap	ah	1480	0	-
				ap	1620	0	-
				pi	1000	0	-
1	<u>Salix ba-</u> <u>bylonica</u>	"	ah	ah	970	12180	17
				ap	1160	0	-
				pi	840	0	-
2	"	"	ap	ah	830	0	-
				ap	880	8450	10
				pi	440	0	-
1	<u>Salix hum-</u> <u>boldtiana</u>	<u>Oryctan-</u> <u>thus occi-</u> <u>dentalis</u>	ah	ah	630	10600	17
				ap	1750	2170	1
				pi	360	4300	12
2	"	"	ap	ah	1480	0	-
				ap	1190	10200	9
				pi	610	900	1

* ah: ápice del hospedero
 ap: ápice del parásito
 pi: punto de inserción
 tr: tronco del hospedero

ii. Salix babylonica con Phthirusa pyrifolia

Se encontraron las cantidades más altas de fósforo total y radiactivo en los ápices de parásitos, pero las del trazador fueron significativamente mayores a los valores del mismo en los ápices de los hospederos. Las acumulaciones de fósforo 32 en los puntos de inserción fueron significativamente mayores que las cantidades observadas en troncos de hospederos. Igualmente, los valores de fósforo total fueron más altos en los puntos de inserción.

iii. Aphelandra sp. con Phthirusa pyrifolia

Las concentraciones más altas de fósforo 32 se encontraron en los ápices de los hospederos. Los análisis de fósforo total revelaron mayores concentraciones en los ápices de los parásitos. No se encontraron diferencias estadísticas entre las cantidades de fósforo 32 presentes en los ápices de parásitos y ápices de hospederos por un lado y entre las presentes en los troncos de hospederos y puntos de inserción por otro. Los puntos de inserción tuvieron siempre mayores cantidades de fósforo total, a excepción de un caso.

c. Autorradiogramas

Por medio de los autorradiogramas se trató de obtener una prueba visible del paso del fósforo 32 del hospedero al parásito, así como su ubicación en ambas plantas. En las copias fotográficas de los autorradiogramas que se incluyen (Figuras 24 y 25) se observa la presencia del fósforo 32 en el floema del hospedero. Tanto en Phthirusa pyrifolia sobre Salix babylonica como en Oryctanthus occidentalis sobre Salix humboldtiana, el fósforo 32 se distribuyó en los parásitos, acumulándose más en los ápices de ellos y en los puntos de inserción, lo que confirma los resultados presentados anteriormente.



Figura 24. Copia fotográfica de un autorradiograma de Phthirus pyrifolia sobre Salix babylonica. El parásito se vé a la izquierda, con su punto de inserción en el tronco del hospedero; a la derecha el ápice de dicho tronco. La absorción del ^{32}P se realizó por las raíces del hospedero. 4/5 de su



Figura 25. Copia fotográfica de un autorradiograma de Oryctanthus occidentalis sobre Salix humboldtiana, el tronco del cual aparece como línea horizontal. La absorción del ^{32}P se realizó por las raíces del hospedero. Ta-

2. Absorción foliar

Los experimentos sobre absorción foliar tuvieron una duración de 23 días. Comprendieron también los tres grupos de plantas ya indicadas anteriormente. El ^{32}P fue aplicado en dos formas diferentes por cada grupo. Un tratamiento consistió en aplicar el radiofósforo en el haz de una hoja del hospedero, cercana al ápice. En el otro, la aplicación se hizo en el haz de una hoja del parásito, también cercana al ápice. Los recuentos que se hicieron en el material vivo, en el transcurso de la absorción, en tres puntos diferentes: ápice del parásito, punto de inserción del parásito en el hospedero y ápice del hospedero; debido a la radioactividad muy baja, no acusaron movimiento, que se podía medir, de intercambio de ^{32}P en el complejo parásito-hospedero.

En los recuentos finales de material desecado, sin embargo, se comprobó cierto movimiento del isótopo, aunque solamente en una planta de Salix humboldtiana con Oryctanthus occidentalis (Cuadro 9). La aplicación fue hecha, en el caso de esta planta, en una hoja del hospedero. Se pudo observar que, mientras la muestra tomada en las hojas del hospedero daba 10.600 cpm/g, la que representó el punto de inserción tenía 4300 cpm/g y la correspondiente al ápice del parásito tenía 2170 cpm/g. En el Cuadro 9 aparecen también los valores de las cantidades de fósforo total ($^{31}\text{P} + ^{32}\text{P}$). Como hubo poco traslado del ^{32}P y este hasta cierto punto era diferente en cada planta, según se podía comprobar en los autorradiogramas, no era posible observar en las concentraciones de P total una tendencia clara.

Al final de estos ensayos, se hicieron autorradiogramas de una planta por grupo y por tratamiento. A continuación se indican las observaciones hechas por este método.

a. Salix humboldtiana con Oryctanthus occidentalis.

i. Aplicación del fósforo 32 en una hoja del hospedero cercana al ápice.

En el autorradiograma que se hizo de una de las plantas del grupo se observó una distribución del fósforo 32 tanto en las hojas del hospedero como en las del parásito. Las zonas donde aparecieron mayores acumulaciones fueron el punto de inserción y las inflorescencias del parásito.

ii. Aplicación del fósforo 32 en una hoja del parásito cercana al ápice.

El autorradiograma que se obtuvo de una planta de este grupo acusó absorción y movimiento del fósforo 32 dentro de los tejidos del parásito, pero solamente hasta el punto de inserción.

b. Salix babylonica con Phthirusa pyrifolia

i. Aplicación del fósforo 32 en una hoja cercana al ápice del hospedero.

Se observó en el autorradiograma correspondiente un movimiento del fósforo 32 tanto en las hojas del hospedero como en las del parásito. Las hojas del hospedero aparecieron, sin embargo, más oscuras que las del parásito, lo que significa que a este último le llegó menor cantidad de fósforo radiactivo.

ii. Aplicación del fósforo 32 en una hoja cercana al ápice del parásito.

En este autorradiograma se comprobó movimiento del fósforo radiactivo en todos los tejidos del parásito. Se observó solo una presencia mínima de fósforo en los tejidos del tallo del hospedero.

c. Aphelandra sp. con Phthirusa pyrifolia

i. Aplicación del fósforo 32 en una hoja cercana al ápice del hospedero.

Después de la absorción del fósforo 32, el movimiento se limitó a las hojas del hospedero más cercanas. Se presentó solamente un leve traslado al punto de inserción y al parásito.

ii. Aplicación del fósforo 32 en una hoja cercana al ápice del parásito.

Por medio de este autorradiograma se comprobó que el movimiento del fósforo 32 se limitó exclusivamente a los tejidos del parásito. No hubo ninguna indicación de un posible paso desde el punto de inserción a los tejidos del tronco del hospedero.

D. Discusión

En este estudio se encontró que la distribución de ^{32}P en el complejo parásito-hospedero era desigual, presentándose más ^{32}P en los puntos con mayor metabolismo. Aunque en el campo del parasitismo de lorantáceas no se conocen trabajos en este sentido, Chanishvili (7), investigando la distribución de ^{32}P en algunas variedades de vid, observó que en realidad tal acumulación preferencial correspondía a las zonas de mayor intensidad de los procesos metabólicos, fenómeno que es bien conocido (4).

En segundo lugar se pudo comprobar que las cantidades de ^{32}P acumuladas en los puntos de inserción de los parásitos en sus hospederos eran mayores que en regiones del tronco del hospedero superiores a esos puntos. Comhaire (9) llegó a resultados similares, pero trabajando en el parasitismo de hongos. Al estudiar la evolución de la absorción y distribución del ^{32}P en Triticum vulgare infectado con Erysiphe graminis, él encontró que el fósforo 32 se acumulaba especialmente en las hojas infectadas. En las hojas sanas el fósforo se distribuía uniformemente, mientras que en las hojas infectadas las zonas con la infección contenían la mayor parte del fósforo. Este, más tarde, fue absorbido por el hongo.

En los ensayos sobre absorción foliar, es de importancia, la absorción y traslado local del fósforo 32, cuando este se aplicó en hojas del parásito. Así se abre la posibilidad de investigaciones más amplias para encontrar sustancias químicas que al ser aplicadas en las hojas de los parásitos, dañen a estos sin pasar a los tejidos de los hospederos. Esto tendría interés p.e. en árboles de hoja caduca, en la época en que solo el muérdago tenga hojas. Mediante aspersiones con sustancias químicas apropiadas se podría dañar así, através de las hojas, el tejido del parásito sin afectar al hospedero.

Dentro de estos ensayos también se encontró que al aplicarse el fósforo 32 en las hojas del hospedero hubo traslado al parásito. Igualmente hubo indicaciones de un traslado del trazador desde el parásito a los tejidos del hospedero. Estas observaciones acusaron así un intercambio de sustancias, en este caso de un nutrimento mineral, entre ambas plantas y en ambas direcciones. Si se consideran también las observaciones hechas con $^{14}\text{CO}_2$ (39,45), indicando el paso de sustancias orgánicas desde el parásito al hospedero, el concepto del parasitismo de las lorantáceas, más exactamente hemiparasitismo, debe revisarse. La relación parásito-hospedero a la luz de los resultados, parece más bien una especie de simbiosis, aunque quizás a favor del parásito, lo que futuras investigaciones deben revelar con más claridad.

E. Conclusiones

1. La distribución del fósforo 32 en el complejo parásito-hospedero es muy irregular. En algunos casos se acumula más ^{32}P en las hojas del parásito que en las hojas del hospedero; en otros es a la inversa, especialmente si las hojas del hospedero son de mayor tamaño que las del parásito.
2. Dentro del parásito mismo las hojas más jóvenes (las del ápice) presentan mayor acumulación de ^{32}P que las más viejas.
3. El punto de inserción del parásito en el hospedero acusa mayor acumulación de ^{32}P .
4. Las cantidades de fósforo total ($^{31}\text{P} + ^{32}\text{P}$) son mayores en los ápices de los parásitos y en los puntos de inserción que en los ápices de los hospederos y en regiones de los troncos de hospederos superiores a los puntos de inserción, respectivamente.
5. Se pudo comprobar cierto grado de absorción foliar de ^{32}P tanto por las hojas del hospedero como por las hojas del parásito.
6. Hubo, aunque en forma limitada, traslado del ^{32}P absorbido por las hojas del parásito, a los tejidos de los hospederos y viceversa.

V. Algunas ideas sobre el paralelo entre el parasitismo de las lorantáceas y el cáncer en el reino animal

A continuación se indican algunas semejanzas entre el fenómeno del parasitismo de las lorantáceas y el fenómeno del cáncer en el mundo animal. Esto se hace tomando en cuenta, desde luego, las diferencias que existen entre una célula vegetal y una animal.

1) Las células de las lorantáceas dentro del hospedero son como en el cáncer, células que no pertenecen a la estructura normal del organismo en que habitan escapando al control que este puede ejercer sobre ellas. Dichas células vegetales no se han originado en el cuerpo mismo de la planta, sino han llegado de afuera, pero pertenecen a una fanerógama como las del hospedero. En el caso del autoparasitismo (parasitismo de un ejemplar de una especie sobre otro ejemplar de la misma especie) o del hiperparasitismo (parasitismo entre especies de la misma familia) el caso es más semejante aún.

2) Tanto las células de las lorantáceas como las del cáncer son células parásitas.

3) En ambos casos algunas células conservan una apariencia embrionaria. Además se caracterizan por un núcleo y nucléolo grande.

4) En ambos casos hay desarrollo de células infecciosas en el interior del organismo en que viven y la actividad incesante de ellas las hace invadir áreas vecinas y producir hipertrofias.

5) Se acumula fósforo en los puntos donde se encuentran las células parásitas.

El parasitismo vegetal podría dar cierta luz en lo siguiente: según Mercer (35) "la cura del cáncer podría lograrse descubriendo más sobre los mecanismos de control del cuerpo, sirviendo esto para controlar las células

malignas o bien y gran parte de la investigación está basada en esto, encontrando suficientes diferencias entre la célula normal y la célula del tumor con el fin de idear un veneno para la segunda."*

Es muy probable que a nivel biológico molecular los procesos cancerosos pudieran ser similares al caso del parasitismo vegetal y que así la información adquirida sobre parasitismo vegetal ayude a aclarar algunos aspectos del enigma del cáncer animal.

* Traducción del inglés.

VI. RESUMEN

Se realizaron estudios taxonómicos, morfológicos, anatómicos y fisiológicos de algunas lorantáceas tropicales. El principal objetivo de estos estudios básicos fue saber algo más acerca de las relaciones entre parásitos y hospedero para encontrar en el futuro una forma eficaz de controlar al primero.

Los estudios taxonómicos se llevaron a cabo con material colectado principalmente en la región de Turrialba. Se encontró que las especies más comunes fueron Oryctanthus occidentalis y Phthirusa pyrifolia. Estas parasitaban tanto plantas cultivadas como plantas silvestres, en algunas ocasiones se presentaban ambas en el mismo hospedero.

El estudio morfológico y anatómico versó sobre Phthirusa pyrifolia. Se comprobó una gran variabilidad en la forma y tamaño de las hojas de este parásito. Raíces epicorticales estaban siempre presentes tanto hacia arriba como hacia abajo del punto de inserción del parásito en el hospedero. Mediante cortes en un micrótomo se hicieron preparaciones tanto de tejidos sanos como infectados. Además de observaciones microscópicas y mediciones, se tomaron fotomicrografías de las características más sobresalientes. Se estudiaron las células haustoriales de P. pyrifolia así como algunas alteraciones inducidas en los tejidos de Vernonia sp. y Salix babylonica. Entre estas alteraciones se pueden indicar, por ejemplo, el aumento del ritmo del cambio vascular del hospedero y la modificación de la forma y tamaño de los radios medulares.

En los estudios fisiológicos se utilizaron las siguientes plantas:

<u>Phthirusa pyrifolia</u>	parasitando sobre	<u>Salix babylonica</u>
<u>Phthirusa pyrifolia</u>	" "	<u>Aphelandra sp.</u>
<u>Oryctanthus occidentalis</u>	" "	<u>Salix humboldtiana</u>

Se arraigaron estacas en tierra de los hospederos respectivos con las lorantáceas mencionadas, que parasitaban estas estacas. Se usó el radioisótopo ^{32}P tanto para los experimentos de absorción radical como para los experimentos de absorción foliar. Se siguió el movimiento del radiofósforo durante el transcurso de la absorción, tanto radical como foliar, mediante un detector G.M. conectado a un escalímetro. Al final de los ensayos se hicieron recuentos después de secar y subdividir el material. Mediante algunos autorradiogramas se hizo visible la presencia del ^{32}P en el complejo parásito-hospedero.

La distribución del ^{32}P tanto en el parásito como en el hospedero está asociada a los órganos y tejidos de mayor actividad metabólica. Al aplicar el ^{32}P a las raíces, el punto de inserción de la lorantácea en el tronco del hospedero presentó mayores cantidades de fósforo radiactivo que regiones del tronco superiores a dicho punto. Se pudo comprobar también cierto grado de absorción foliar, tanto por las hojas del parásito, como por las hojas del hospedero. Hubo, aunque en forma muy limitada, traslado del ^{32}P absorbido por las hojas del parásito a los tejidos de los hospederos y viceversa.

VII. SUMMARY

Some taxonomical, morphological, anatomical and physiological studies were carried out with several tropical loranthaceae. The principal aim of these basic studies was to learn more about the relationships between parasite and host in order to develop in the future a more efficient form of control.

The taxonomical studies were conducted with material collected mainly in the Turrialba region. The more common species were: Oryctanthus occidentalis and Phthirusa pyrifolia. They were found parasitizing on cultivated plants as well as on wild plants. In some occasions both parasites were encountered upon the same host plant.

The morphological and anatomical studies were carried out with Phthirusa pyrifolia. A great variability of the form and size of the leaves of the parasite was noted. Epicortical roots were always present, running upward and downward on the host stem from the point where the parasite was attached to the host. Using a microtome for sectioning slides were prepared both of healthy and also infected stems. Besides microscopic observations and measurements, photomicrographs were taken of the outstanding features. Haustorial parenchymatic cells from P. pyrifolia in the host tissues were studied as well as other disturbances induced by the parasite tissue in Vernonia sp. and Salix babylonica. Among these alterations that could be mentioned, for example, the overproduction of cells by the vascular cambium of the host and the modification of the size and form in the infected medular rays of the hosts.

For the physiological studies the following plants were used:

<u>Phthirusa pyrifolia</u>	parasitizing on	<u>Salix babylonica</u>
<u>Phthirusa pyrifolia</u>	" "	<u>Aphelandra sp.</u>
<u>Gryctanthus occidentalis</u>	" "	<u>Salix humboldtiana</u>

Branches from these hosts, with the parasites attached, were prepared for planting as cuttings. After rooting they were used for the experiments on foliar and root absorption of the radioisotope ^{32}P . A G.M. counter in combination with a ratemeter was utilized for following the movement of the ^{32}P during the processes of absorption. At the end of the assays, the radioactive plant samples were counted after being dried and milled. With the aid of autoradiograms it was possible to visualize the presence of the radioisotope in the parasite-host complex.

When applied to the roots, the distribution of the ^{32}P in the parasite as well as in the host corresponded to the intensity of the metabolic processes.

The insertion point of the loranthaceae in the stem of the host exhibited higher activities of ^{32}P than regions of the stem above it. Some degree of absorption by both the host and the parasite leaves was determined mainly with the aid of autoradiograms. Although only on a limited scale, some translocation of radioactive phosphorus was noted, both from the host to the parasite as well as in the opposite direction.

LITERATURA CITADA

1. BIDDULPH, O. et al. Circulation patterns for phosphorus, sulfur and calcium in the bean plant. *Plant Physiology* 33:293-300. 1958.
2. BONNIER, G. Sur l'assimilation des plantes parasites a chlorophyll. *Comptes Rendus* 113:1074-1076. 1891. (Original no consultado; citado en York, H.H. The anatomy and some of the biological aspects of the "american mistletoe": Phoradendron flavescens (Pursh) Nutt. Texas University. Scientific Series No. 13. 1909. p. 21)
3. BOROUGHS, H. y LABARCA, C. The use of wetting agents in foliar nutrition. *International Journal of Applied Radiation and Isotopes* 13:359-364. 1962.
4. BROYER, T. C. y STOUT, P. R. The macronutrient elements. *Annual Review of Plant Physiology* 10:277-300. 1959.
5. CANNON, W. A. The anatomy of Phoradendron villosum Nutt. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 28:374-390. 1901.
6. CARDOSO, A. P. DA SILVA y BOROUGHS, H. Experimentos sobre la absorción foliar y transporte del fósforo-32 en plantas jóvenes de cacao. *García de Orta* 8(3):675-702. 1960.
7. CHANISHVILI, Sh. Sh. Distribution of radiophosphorus in some varieties of grapevine. *Soobshcheniya Akademii Nauk Bruzin S.S.R.* 22:559-562. 1959
8. CHAPMAN, H. D. y PRATT, P. F. *Methods of Analysis for Soils, Plants and Waters.* California, University of California. Division of Agricultural Sciences, 1961. 309 p.
9. COMHAIRE, F. The evolution of absorption and distribution of phosphorus in Triticum vulgare infected with Erysiphe graminis. *Bulletin de l'Académie Royal de Belgique, Classe des Sciences* 48(9):944-959. 1962.
10. CRAFTS, A. S. *Translocation in plants.* New York, Holt, 1961. 182 p.
11. ECHANDI ZURCHER, R. Las loranthaceae que parasitan el laurel, Cordia alliodora (R. et Pav.) Cham. en Costa Rica y sus posibilidades de control con inyecciones de herbicidas al tronco del huésped. Tesis. Mag. Agr. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, 1958. 40 p. (Mecanografiada).
12. ENGLER, A. *Syllabus der Pflanzenfamilien.* Berlin, Gebruder Borntraeger, 1964. II Band, 666 p.

13. FREELAND, R. O. The american mistletoe with respect to chlorophyll and photosynthesis. *Plant Physiology* 18:299-302. 1943.
14. FONT QUER, F. *Diccionario de Botánica*. Barcelona, Editorial Labor, 1963. 1244 p.
15. GILL, L. S. Broomrapes, dodders and mistletoes. In U. S. Department of Agriculture. *Plant Diseases, Yearbook of Agriculture* 1963. Washington, US Government Printing Office, 1953. pp. 73-77.
16. HARDING, J. R. Control of mistletoe on Eucalyptus species by synthetic hormone weedicides. I. *Australian Forestry* 23(2):132-134. 1959.
17. HAWKSWORTH, F. G. Ballistics of dwarfmistletoe seeds. *Science* 130(3374): 504. 1959.
18. _____. Abnormal fruits and seeds in *Arceuthobium*. *Madroño* 16(3): 96-101. 1961.
19. _____. Observations on *Arceuthobium vaginatum* in Mexico. *Madroño* 16(1):31-32. 1961.
20. HOAGLAND, D. R. y ARNON, D. I. The water culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experiment Station. Circular No. 347. 1938. 32 p.
21. HOLDRIDGE, R. L. *Dendrología práctica de los trópicos americanos*. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, 1956. 32 p. (Mimeografiado).
22. KAMEN, M. D. *Isotopic Tracers in Biology; an Introduction to Tracer Methodology*. 3rd. ed. New York, Academic Press, 1962. 478 p.
23. KAMERLING, Z. Ueber die Wachstumsweise und ueber den Dimorphismus der Blätter von *Struthanthus flexicaulis* Mart. *Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais* 11:342-352. 1914.
24. KOERNICKE, M. W. Ueber die Rindenwurzeln tropischer Loranthaceen. *Verhandlungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Artze*. 80(2):186-187. 1908.
25. KUIJT, J. On the ecology and parasitism of the Costa Rican tree mistletoe, *Gaiadendron punctatum* (Ruiz et Pavon) G. Don. *Canadian Journal of Botany* 41:927-938. 1963.
26. _____. A revision of the loranthaceae of Costa Rica. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 83(3):250-326. 1964.

27. KUIJT, J. Critical observations on the parasitism of New World Mistletoes. *Canadian Journal of Botany* 42:1243-1278. 1964.
28. _____. The anatomy of haustoria and related organs of Gaiadendron (Loranthaceae). *Canadian Journal of Botany* 43:687-694. 1965.
29. KUMMEROW, J. y MATTE, V. Anatomische Beobachtungen an Phrygilanthus tetrandrus (Ruiz et Pav.) Eichl., einer semiparasitischen Loranthacee. *Phytopathologische Zeitschrift* 39(4):321-326. 1960.
30. _____. Pilostyles berterii (Guill., eine wenig bekannte Rafflesiacee in Mittelchile. *Zeitschrift für Botanik* 50(4). 1962.
31. MAIN, A. Artificial propagation of Nuytsia floribunda. *West Australian Naturalist* 1(2):25-31. 1947.
32. MATTE H., V. Algunas observaciones anatómicas sobre las relaciones entre el álamo (Populus nigra L. cv. italica) y el quintral del álamo (Phrygilanthus tetrandrus (R. et Pav.) Eichl.). Tesis Ing. For. Santiago, Chile, Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de Chile, 1960. 21 p. (Mecanografiada).
33. _____. Un fitoparásito visto al microscopio electrónico, *Boletín de la Universidad de Chile.* (28) 1962.
34. MELCHIOR, R. Über den anatomische Bau der Saugorgane von Viscum album L. *Beiträge zur allgemeinen Botanik* 2:55. 1921.
35. MERCER, E. H. *Cells: their Structure and Function.* New York, Doubleday, 1962. 134 p.
36. MULLER, L. Morphologische und Biochemische Untersuchungen an der Mistel Viscum album L. Ph.D. thesis. Frankfurt am Main, J. W. Goethe Universität, 1952. 98 p. (Mecanografiada)
37. PITTIER, H. Ensayo sobre plantas usuales de Costa Rica. Costa Rica, Universidad. Serie Ciencias Naturales No. 2 1957. 264 p.
38. QUICK, C. R. Experimental herbicidal control of dwarfmistletoe on some California conifers. U.S. Forestry Service Research. Note No. PSW-47. 1964. 9 p.
39. REDISKE, J. H. y SHEA, K. R. The production and translocation of photosynthate in dwarfmistletoe and lodgepole pine. *American Journal of Botany* 48(6):447-452. 1961.
40. REICHE, K. F. Bau und Leben der hemiparasitischen Phrygilanthus-arten Chiles. *Flora* 97:375-400. 1907.

41. RIZZINI, C. T. Loranthaceae. In Woodson, R. E., Jr. y Schery, R. W. Flora of Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden 47: 263-290. 1960.
42. RODRIGUEZ, R. L. Apuntes y guía de laboratorio de botánica sistemática. Costa Rica. Universidad. Serie Ciencias Naturales No. 5. 1964 86 p.
43. SASS, J. E. Botanical microtechnique. 2nd. ed. Ames, Iowa, Iowa State College Press, 1951. 228 p.
44. SCHOLANDER, P. F. et al. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. Science 148(3668): 339-346. 1965.
45. SELEDZHANU, N. y GALAN-FABIAN, D. Nutrition of common mistletoe. Fiziologiya Rastenii 8(5):547-554. 1961.
46. SHEA, K. R. Silvicultural control of ponderosa pine dwarf mistletoe in south central Oregon. A five year study. Journal of Forestry 62(12):871-875. 1964.
47. SOLMS-LAUBACH, H. Über den Bau und Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Jahrbuch der Wissenschaftliche. Botanik 6:509-638. 1867.
48. SRIVASTAVA, L. M. y ESAU, K. Relation of dwarfmistletoe (Arceuthobium) to the xylem tissue of conifers. II. Effect of the parasite on the xylem anatomy of the host. American Journal of Botany 48:209-215. 1961.
49. STANDLEY, P. C. Flora of Costa Rica. Chicago Field Museum of Natural History, 1937. v. 18, pp. 402-408.
50. THODAY, D. The haustorial system of Viscum album. Journal of Experimental Botany 2:1-19. 1951.
51. _____. Modes of union and interaction between parasite and host in the loranthaceae, I. Viscoideae, not including Phoradendreae: Proceedings of the Royal Society (Ser. B) 145:531-548. 1956.
52. _____. Modes of union and interaction between parasite and host in the loranthaceae. II. Phoradendreae. Proceedings of the Royal Society (Ser. B) 146:320-338. 1957.
53. _____. Modes of union and interaction between parasite and host in the loranthaceae. III. Further observations on Viscum and Korthalsella Proceedings of the Royal Society. (Ser. B) 148:188-206. 1958.

54. THODAY, D. Modes of union and interaction between parasite and host in the loranthaceae. IV. Viscum obscurum on Euphorbia polygona. Proceedings of the Royal Society (Ser.)B) 149:42-57. 1958.
55. _____. Modes of union and interaction between parasite and host in the loranthaceae. V. Some south african loranthoideae Proceedings of the Royal Society (Ser. B) 152:143-162. 1960.
56. _____. Modes of union and interaction between parasite and host in the Loranthaceae. VI. A general survey of the loranthoideae. Proceedings of the Royal Society (Ser. B) 155:1-25. 1961.
57. _____. Modes of union and interaction between parasite and host in the loranthaceae. VII. Some australian loranthoideae with exceptional features. Proceedings of the Royal Society (Ser.B) 157: 507-516. 1963.
58. TRELEASE, W. The genus Phorandendron. A monographic revision. Urbana Illinois, University of Illinois Press, 1916. 224 p.
59. TUBEUF, C. V. Monographie der Mistel. München und Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1923. 832 p.
60. VALDIVIA SANCHEZ, J. de J. El muérdago enano (Arceuthobium sp.) en los bosques de la zona noreste de Michoacán. Tesis Ing. Agr. Chapingo, México, Escuela Nacional de Agricultura, 1963. 59 p. (Mimeografiada)
61. VARESCI, V. y PANNIER, F. Sobre la economía de agua de lorantáceas tropicales en su ambiente natural. Acta Biológica Venezuelica 1:159-179. 1953.
62. YORK, H. H. The anatomy and some of the biological aspects of the "american mistletoe": Pharadendron flavescens (Pursh) Nutt. Texas University. Scientific Series No. 13. 1909. 31 p.

APENDICE

Datos meteorológicos tomados en la estación situada a pocos metros al norte de la laguna del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica. Elevación 602 metros (1962 pies), latitud 9° 53'N, longitud 83° 38'W.

Temperatura	Octubre 1965	Noviembre 1965	Diciembre 1965	Enero 1966	Febrero 1966
Media	22.4 °C	23.3 °C	21.7 °C	21.88 °C	21.7 °C
Promedio de las máximas	27.0 °C	26.7 °C	25.9 °C	25.7 °C	25.9 °C
Promedio de las mínimas	17.8 °C	18.0 °C	17.5 °C	17.8 °C	17.6 °C
Máxima absoluta	30.5 °C	29.2 °C	28.1 °C	28.8 °C	28.2 °C
Mínima absoluta	15.6 °C	15.3 °C	14.0 °C	14.5 °C	13.5 °C
<u>Lluvia;</u>					
Total mensual	231.0 mm	318.0 mm	226.4 mm	371.0 mm	523.2 mm
Días con 0.1 ó más	26 días	26 días	26 días	25 días	19 días
Máximo por día	30.2 mm	72.4 mm	50.6 mm	164.9 mm	247.5 mm
<u>Brillo solar</u>					
Duración de la iluminación:					
Total mensual	151.5 horas	133.5 horas	99.6 horas	125.7 horas	119.5 horas
Radiación:					
Promedio diario	385.1 cal/cm ²	329.3 cal/cm ²	294.2 cal/cm ²	324.4 cal/cm ²	340.2 cal/cm ²
<u>Humedad relativa</u>					
Promedio diario	90.5 %	91.4 %	91.6 %	90.9 %	92.3 %
Promedio de las máximas	99.2 %	99.1 %	98.7 %	98.7 %	99.7 %
Promedio de las mínimas	64.7 %	65.4 %	67.8 %	69.2 %	69.1 %
Mínima absoluta	42 %	49 %	53 %	56 %	4.8 %