

Morfología general del tacaco, *Sechium tacaco* (Cucurbitaceae)

Jorge Morales Alistun

Centro Universitario de Occidente, Apartado Postal 12, Quetzaltenango, Guatemala.

(Rec. 19-V-1993. Acep. 25-X-1993)

Abstract: *Sechium tacaco* is a climbing cucurbitaceous, endemic to Costa Rica, where it grows wild and semidomesticated. The vegetative and reproductive morphology of this plant were studied by light and scanning electron microscopy and compared to its close relative *Sechium edule*. Similarities include the vegetative anatomy, multicellular and gland trichomes on several parts of the plant, conic multicellular-base trichomes on adaxial leaf surface, anomocytic stomata on vegetative and reproductive organs, and the structure of floral nectaries. The main differences are the number of apertures in pollen grains, pollen grain size, ability of *S. tacaco* seeds to germinate outside the fruit and the leaf dimorphism between young and adult *S. tacaco* plants.

Key words: *Sechium tacaco*, Cucurbitaceae, Sicyoeae, anatomy, morphology, SEM.

Cucurbitaceae es una familia de dicotiledóneas que comprende unos 130 géneros y más de 900 especies (Jeffrey 1980). Su importancia económica es menor que la de otras familias (Whitaker & Davis 1962).

Sechium tacaco (Fig.1) es una especie endémica en Costa Rica (Bukasov 1981, CATIE-GTZ 1979, León 1987, Pittier 1957, Standley 1938, Williams 1981). Crece silvestre y semidomesticada en diversos lugares de la región central de Costa Rica, a altitudes menores de 1600 msnm (León 1987); usualmente se le encuentra cerca de corrientes de agua o en las inmediaciones de viviendas rurales. Perteneció a la tribu Sicyoeae, compuesta por unos seis géneros (Jeffrey 1980), de los cuales el más importante económicamente es *Sechium*, con una especie cultivada, el chayote, *Sechium edule* (Aung *et al.* 1990, Newstrom 1985).

La especie fue descrita por Pittier como *Polakowskia tacaco* Pittier (Pittier 1910). Más tarde, Wunderlin (1976) redujo el género *Polakowskia* a una sección del género *Frantzia*.

Por su parte Jeffrey (1978) propuso una nueva concepción del género *Sechium* que por mucho tiempo había sido considerado monotípico, proponiendo incluir en él a varias especies de géneros relacionados y estableciendo la nueva clasificación de *Sechium tacaco*. Lira (1990) considera que la taxonomía del género *Sechium* aún no puede considerarse definitiva, debido a que las evidencias empleadas en los distintos casos son incompletas e indica, además, que el problema concreto por resolver consiste en definir los límites del género *Sechium* respecto de los géneros relacionados y de la inclusión o no en *Sechium*, de las especies de éste último.

Para la realización del presente trabajo se tomó en consideración la falta evidente de información disponible sobre las especies involucradas en este complejo controversial, así como la importancia que ellas tienen por la relación que guardan con el taxón cultivado *Sechium edule*.

El objetivo fue estudiar la morfología de órganos vegetativos y reproductivos de *Sechium tacaco*. Se espera señalar suficientes

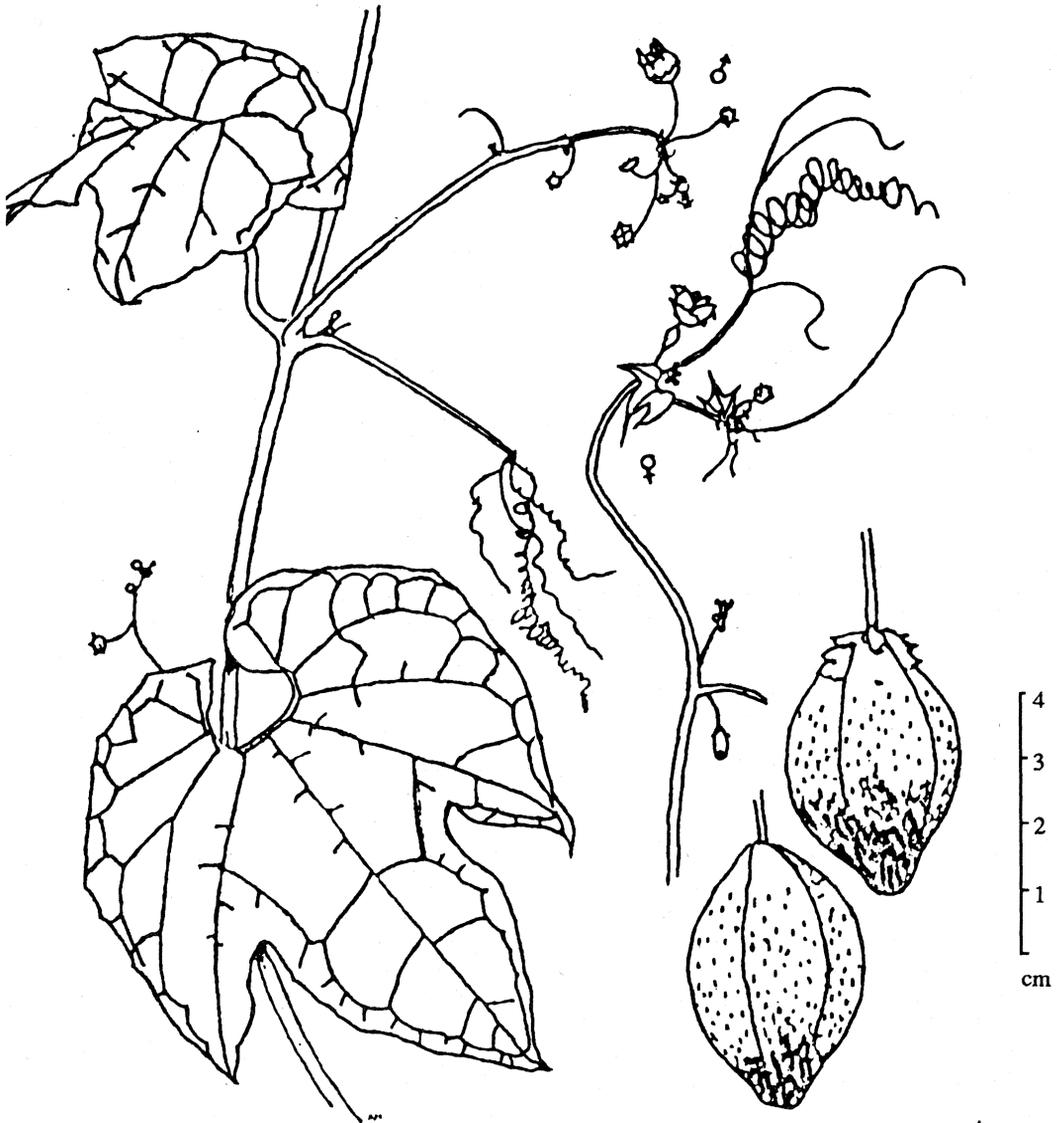


Fig. 1. *Sechium tacaco*, parte aérea y hábito de floración.

caracteres para una adecuada descripción de la especie, así como contribuir con información básica que puede servir para su fitomejoramiento. De manera particular se compara la morfología de esta especie con la de su pariente cercano el chayote, *Sechium edule*.

MATERIAL Y METODOS

Se recolectó material vegetal (raíces, tallos, hojas, flores y plantas) ubicadas en las provin-

cias de San José (San Pedro de Montes de Oca), Heredia (San Joaquín de Flores y Santa Bárbara) y Alajuela (Grecia). La recolección se llevó a cabo entre enero y septiembre de 1991. Además, se obtuvieron frutos en diferentes mercados entre los años 1990 y 1991.

Se sembraron varias plantas en el invernadero de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica y parte de ese material fue depositado en el herbario de ésta (USJ).

Se estudió el proceso de germinación, para lo cual se pusieron cincuenta frutos enteros a

germinar en suelo húmedo en el invernadero, así como cien semillas que fueron extraídas de los frutos y puestas a germinar, cincuenta de ellas en suelo húmedo y el resto envueltas en hojas de papel absorbente húmedo y colocadas sobre bandejas de malla. Las semillas fueron desinfectadas con un fungicida (Vitavax) y el 50% fue es-carificado mecánicamente, para lo cual se eliminó parcialmente la cubierta seminal.

Se determinó el peso seco de la fibra del fruto y el peso seco de la cubierta seminal. En el primer caso se obtuvo una muestra de 50 frutos constituida a su vez por cinco submuestras de diez frutos cada una y procedentes de cinco sitios. Los frutos se sometieron a cocción durante 15 min para ablandar la fibra; ésta se separó por maceración y lavado del mesocarpo, luego se colocó en horno de secado a 60°C durante 24 hr y finalmente se obtuvo el promedio de peso seco.

Para determinar el peso seco se separó la cubierta seminal, de 50 semillas y junto con el respectivo embrión se sometieron a 60°C por 24 hr.

Se estudió la morfología vegetativa y reproductiva de la planta por medio de microscopía de luz y electrónica de barrido. Para el estudio con microscopía de luz, las muestras fueron sometidas al procedimiento usual de preparación de muestras (Johansen 1940, Sass 1958). Las muestras se fijaron en formalina-ácido acético-alcohol etílico o en CRAF I y II, se deshidrataron en una batería ascendente de alcohol etílico-alcohol butílico terciario; se infiltraron en paraplast plus de punto de fusión de 57 grados centígrados. Se hicieron cortes a 8-15 µm de grosor y se tiñeron en una batería de tinción modificada de Sharman (Biological Stain Commission 1973).

La cubierta del fruto se infiltró en resina, se seccionó en ultramicrotomo (3-4 µm), se tiñó con toluidina azul y paragón múltiple.

Para microscopía electrónica de barrido (a 15 kw) las muestras se fijaron en FAA, se transfirieron a una solución amortiguadora de fosfatos, se deshidrataron en una batería ascendente de alcohol etílico-alcohol butílico terciario, se llevaron a punto de secado crítico y se cubrieron con una película de oro en el cobertor iónico.

Los granos de polen fueron observados en el microscopio electrónico de barrido sin extraerlos de los lóculos de la antera. Para ello, se tomaron flores en antesis, se fijaron, se deshidra-

taron por calor y se cubrieron con una película de oro durante 5 min.

RESULTADOS

Fruto

El fruto maduro es una baya elipsoidal aplanada, indehiscente, que mide de 4 a 7 cm de largo, de 2 a 3 cm de grosor y de 3 a 4.5 cm de ancho. Es de color verde claro al principio, pero se oscurece después. Presenta cinco suturas longitudinales, numerosas lenticelas y un número variable de espinas cortas y gruesas concentradas en el extremo basal que al principio son suaves y se tornan duras en la madurez. Existen, sin embargo, frutos que carecen de espinas, producidos por plantas que se han originado a partir de semillas procedentes a su vez de un fruto sin espinas.

El fruto encierra una sola semilla en la parte central. La superficie de aquel presenta células con paredes onduladas.

El epicarpio presenta una epidermis unise-riada, una hipodermis compleja formada por 2 1/3 capas de células y varias capas de esclerén-quima (Fig. 2). El mesocarpo está constituido por parénquima de almacenamiento, con numerosos gránulos de almidón que miden de 4 a 8 µm de diámetro; además presenta fibras que acompañan a los elementos vasculares y que lo atraviesan en distintas direcciones.

El peso seco de la fibra varía desde prácticamente cero en algunos frutos hasta cerca de un gramo.

Los frutos de tacaco, al igual que ocurre con otras cucurbitáceas, segregan látex al cortarse; éste causa irritación en la piel y mancha en las manos.

Semilla

La semilla es ovalada, dorsiventralmente comprimida, de color pardo claro. Mide de 3 a 4 cm de largo, de 2 a 2.5 cm de ancho y 0.6 cm de grosor. Está formada por la cubierta seminal y por el embrión, del cual la parte más conspicua son los cotiledones.

El eje embrionario es corto, spatulado, situado en la base de la semilla. Los cotiledones, obovados y carnosos, están constituidos por

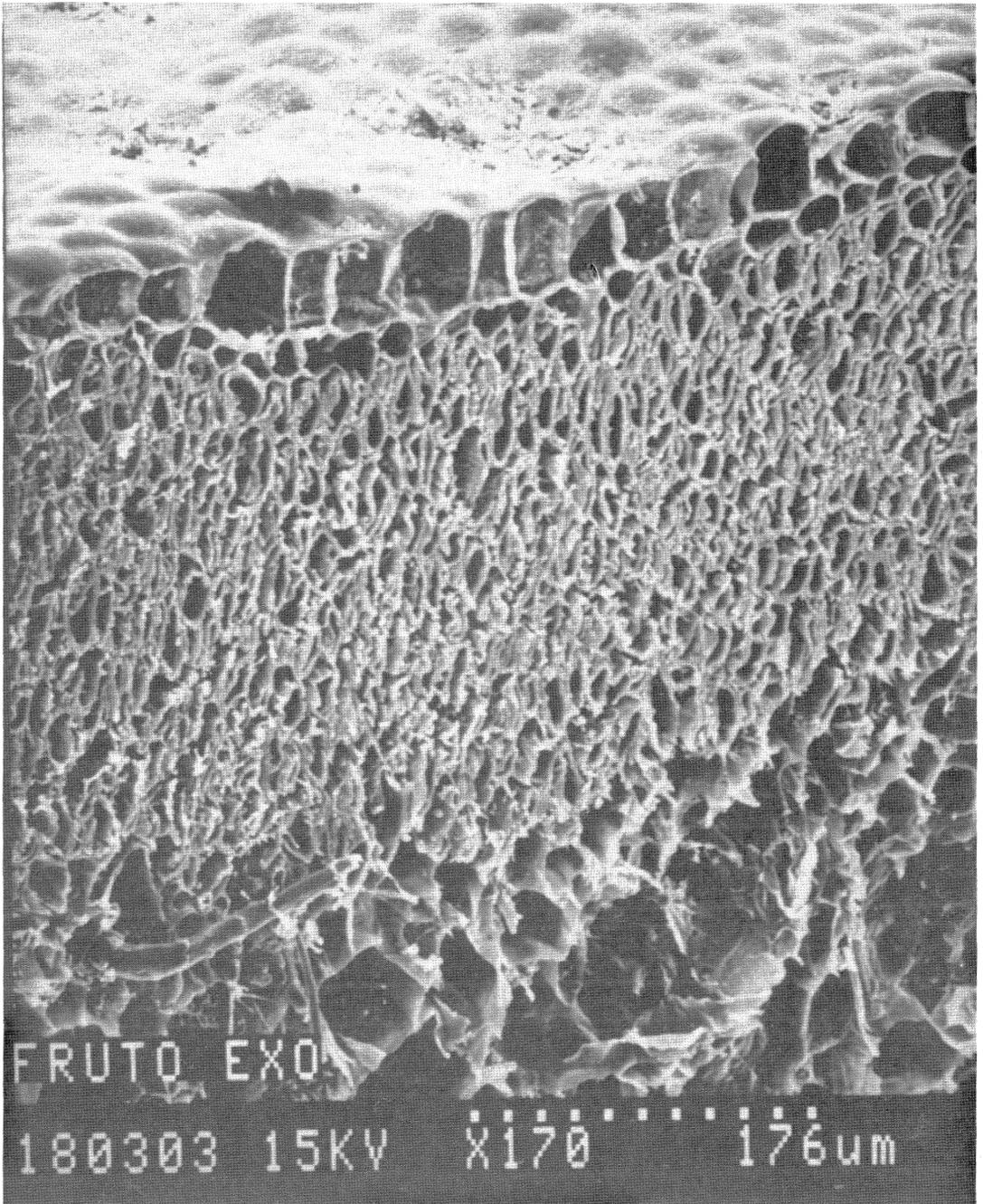


Fig. 2. Sección transversal de la cubierta del fruto de *Sechium tacaco*.

una epidermis uniseriada en ambas superficies y por parénquima de almacenamiento con numerosos granos de almidón (4 a 18 μm de diámetro). Cada cotiledón recibe tres trazas vasculares que se ramifican en la base.

La cubierta seminal tiene un grosor de 0.7-0.8 mm y está formada de afuera hacia adentro por epidermis, hipodermis, esclerénquima, aerénquima y clorénquima (Fig. 3). Debido a que la semilla mantiene un estrecho contacto con el mesocarpo, al extraerla del fruto casi siempre se hace acompañar de una o más capas de mesocarpo que pueden confundirse con su epidermis.

La hipodermis y el aerénquima están formados por varias capas de células, mientras que el esclerénquima está formado por una capa de células de sección cuadrada en el plano transversal; el clorénquima interior forma una delgada capa que envuelve a los cotiledones y puede ser fácilmente separada en la semilla madura.

La cubierta seminal representa, en promedio, un 48% del peso seco total de la semilla.

Germinación y plántula

La germinación es endocárpica y criptocotilar. En condiciones naturales, la germinación ocurre después de que los frutos caen al suelo y se desintegra el mesocarpo y se ablanda el exocarpo. El proceso requiere varias semanas. En condiciones artificiales, la germinación puede acelerarse notablemente, eliminando la cubierta seminal total o parcialmente, para colocarla en arena o suelo húmedo, previa desinfección de la semilla o del substrato. Después de unos días emerge la radícula, la cual pronto se atrofia y es sustituida por un sistema de raíces adventicias que se origina en el nudo cotiledonar y los peciolos cotiledonares; éstas raíces son de origen endógeno y se desarrollan en la zona adyacente a los haces vasculares. Se observaron también algunas raíces adventicias de origen epicotilar de desarrollo tardío.

El hipocotilo es muy reducido y carnoso. En sección transversal muestra una epidermis uniseriada, una corteza parenquimática, una endodermis apenas perceptible y un anillo de haces vasculares procambiales, así como una médula parenquimática.

El epicotilo tiene surcos externos, en forma similar a los tallos trepadores. Consta de una

epidermis uniseriada, bandas de colénquima subepidérmico y hacia el interior existen dos o tres capas de clorénquima y un anillo de fibras de dos o tres células de grosor. Hay 9-11 haces vasculares bicolaterales dispuestos en dos anillos, uno interno y otro externo. La médula es parenquimática pero pronto se desintegra, lo cual puede apreciarse al hacer sucesivos cortes en sentido acrópeta en el epicotilo.

La estructura del hipocotilo y epicotilo es esencialmente similar a la descrita para el caso de *Sechium edule* (Flores 1989) y es de hacer notar que la estructura del epicotilo responde a un patrón que en lo esencial se repite para el tallo, peciolo, zarcillo y pedicelos florales.

Hoja

Lámina foliar: Es siempre, alterna, trilobulada, de base cordada. Varía mucho en intensidad de color y forma (profundidad de los lóbulos) entre individuos. La venación es palmada-reticulada, con cinco venas mayores que se proyectan hacia el envés. Presenta dientes pequeños en el margen y en ocasiones es áspera al tacto. Mide de 6 a 12 cm de largo y de 7 a 14 cm de ancho.

La planta presenta una clara heterofilia: las hojas de plantas jóvenes presentan cinco lóbulos y son muy divididas, mientras que las hojas de plantas adultas presentan tres lóbulos y son más enteras.

En la superficie adaxial hay tricomas cortos de forma cónica y base multicelular (90 tricomas/cm² en la hoja adulta); son visibles a simple vista como puntos en la superficie de la hoja y son los responsables del carácter áspero de la hoja.

Tanto la superficie adaxial como abaxial presentan estomas de tipo anomocítico si bien éstos son más abundantes en ésta última.

La sección transversal revela una estructura dorsiventral. A nivel de la vena media se presenta bandas de colénquima angular subepidérmico en ambas superficies, así como un haz vascular bicolateral en medio del mesófilo. Los elementos traqueales presentan engrosamientos de tipo helicoidal.

Peciolo: Mide de 3 a 6 cm de largo, es succulento, angular o casi cilíndrico y longitudinalmente surcado. La epidermis presenta tricomas

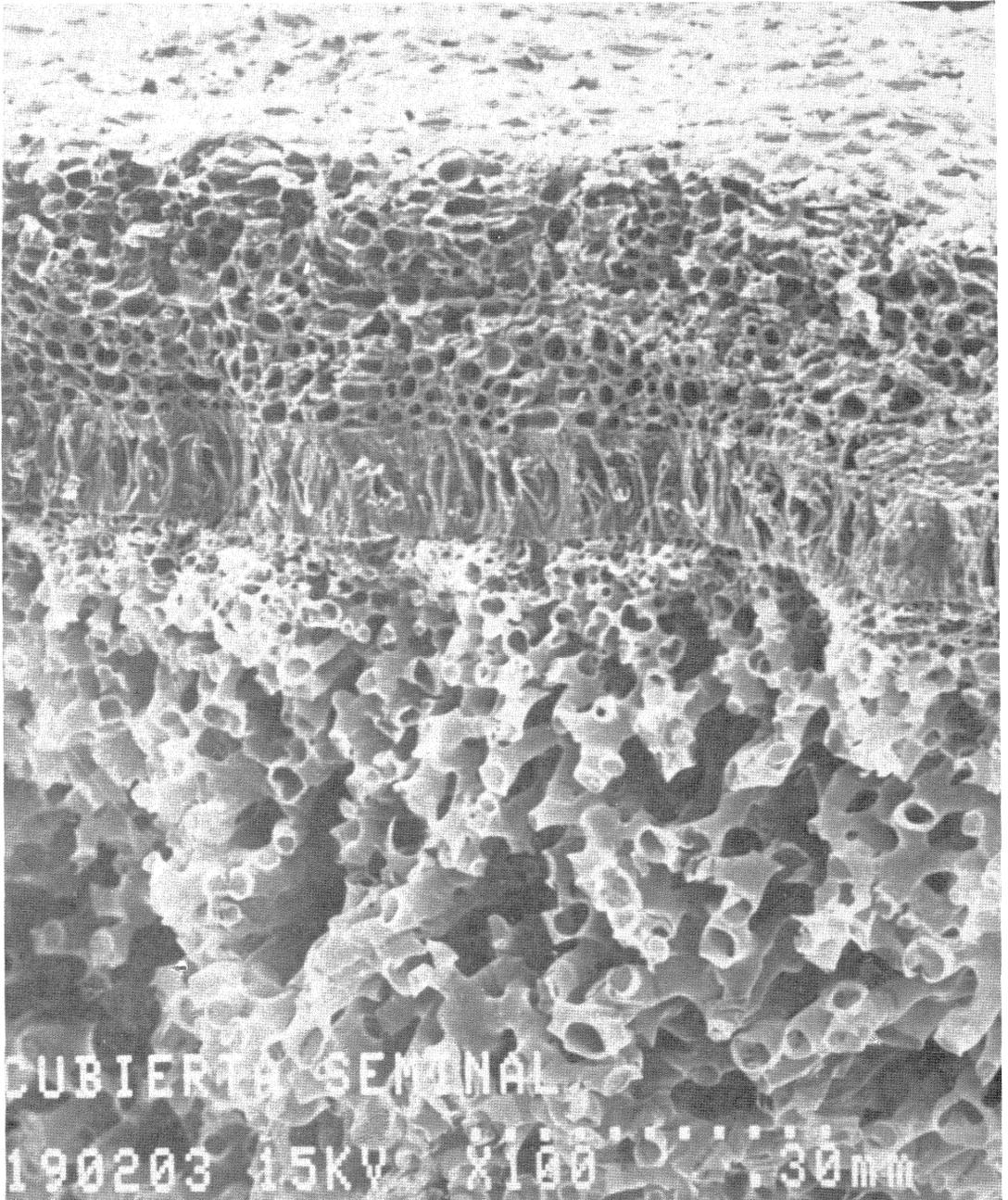


Fig. 3. Sección transversal de la cubierta seminal de *Sechium tacaco*.

multicelulares uniseriados y de cabeza glandular, así como estomas de tipo anomocítico.

La sección transversal muestra una epidermis uniseriada, bandas de colénquima de dos o tres

capas de grosor opuestas a los haces vasculares; éstos se presentan en número de ocho o nueve y son bicolaterales y de distribución anular. La corteza es clorénquimática y la médula es hueca.

Zarcillo

Mide de 4 a 6 cm de largo desde la base hasta el punto de ramificación; existen tres o cuatro ramas por zarcillo, cuya longitud total es 30 cm o más.

La epidermis presenta tricomas similares a los del peciolo, así como estomas anomocíticos. La sección transversal muestra epidermis uniseriada, bandas de colénquima opuestas a los haces vasculares y situadas por debajo de la epidermis, un anillo de fibras, corteza clorénquimática, 6-7 haces vasculares bicolaterales dispuestos en anillo y médula hueca.

Tallo

Los tallos jóvenes son verdes, trepadores, costillados, pubescentes especialmente a nivel de los nudos. Presentan una anatomía similar a la descrita para el epicotilo.

Los tallos basales con crecimiento secundario son de color grisáceo y acanalados. El crecimiento secundario en ellos está limitado a los haces vasculares internos. Como resultado de esta actividad, el anillo externo de haces vasculares es desplazado hacia la periferia y la médula, hueca al principio, tiende a rellenarse y a distorsionarse. Los elementos traqueales son grandes y visibles a simple vista con engrosamientos de tipo reticulado en la pared secundaria.

Raíz

La raíz es pentarca. En sección transversal presenta una epidermis uniseriada, corteza parenquimática, endodermis no evidente y cinco brazos de xilema con grandes vasos que alternan con zonas de floema.

El sistema radical de la planta adulta es adventicio y fibroso; las mayores raíces pueden alcanzar varios metros de longitud; no se observaron raíces de almacenamiento.

Inflorescencia estaminada

La inflorescencia estaminada es un racimo de hasta 12 cm de largo que se origina en el mismo nudo en que ocurre la inflorescencia femenina. Las flores se agrupan en verticilos a lo

largo del racimo. La maduración de las flores no sigue una secuencia acrópeta a lo largo del racimo.

Flor estaminada: Mide de 5 a 8 mm de diámetro y consta de cinco sépalos, cinco pétalos, cinco estambres y diez nectarios. Los pétalos son verde-amarillentos y, al igual que los sépalos presentan estomas anomocíticos y tricomas multicelulares uniseriados.

En la base de la corola se localiza el anillo nectarífero con dos nectarios cóncavos por pétalo que sobresalen como protuberancias en la superficie abaxial de los sépalos. Los nectarios son circulares y están cubiertos por numerosos tricomas multicelulares glandulares (Figs. 4 y 5). Los haces vasculares que entran en la flor se ramifican extensamente en la base del perianto y muchas de estas ramificaciones terminan en el parénquima subglandular de los nectarios.

El androceo está formado por cinco estambres, cuyos filamentos adnatos forman una columna estaminal. La sección transversal de ésta revela la presencia de cinco haces vasculares anficribales.

En el extremo basal de la columna estaminal los haces están dispuestos en tres grupos, dos de ellos formados a su vez por un par de haces; sin embargo, en el extremo distal se separan en cinco haces individuales.

Las anteras están dobladas en forma de herradura; debido a dicha curvatura, la sección transversal del conjunto de anteras muestran diferentes aspectos según el nivel de la sección (Fig. 6).

Antes de la dehiscencia, dos lóculos esporangiales contiguos llegan a ser confluentes debido a la ruptura del tabique o pared intermedia. La pared de la antera está formada por epidermis y un endotecio fibroso.

Los granos de polen son globosos, equinados y provistos de ocho surcos (Fig. 7). Miden de 100 a 110 µm de diámetro.

Inflorescencia femenina

El patrón básico es una flor solitaria. A veces se producen dos flores en la misma axila; en todo caso se producen en el mismo nudo en que aparece la inflorescencia estaminada.

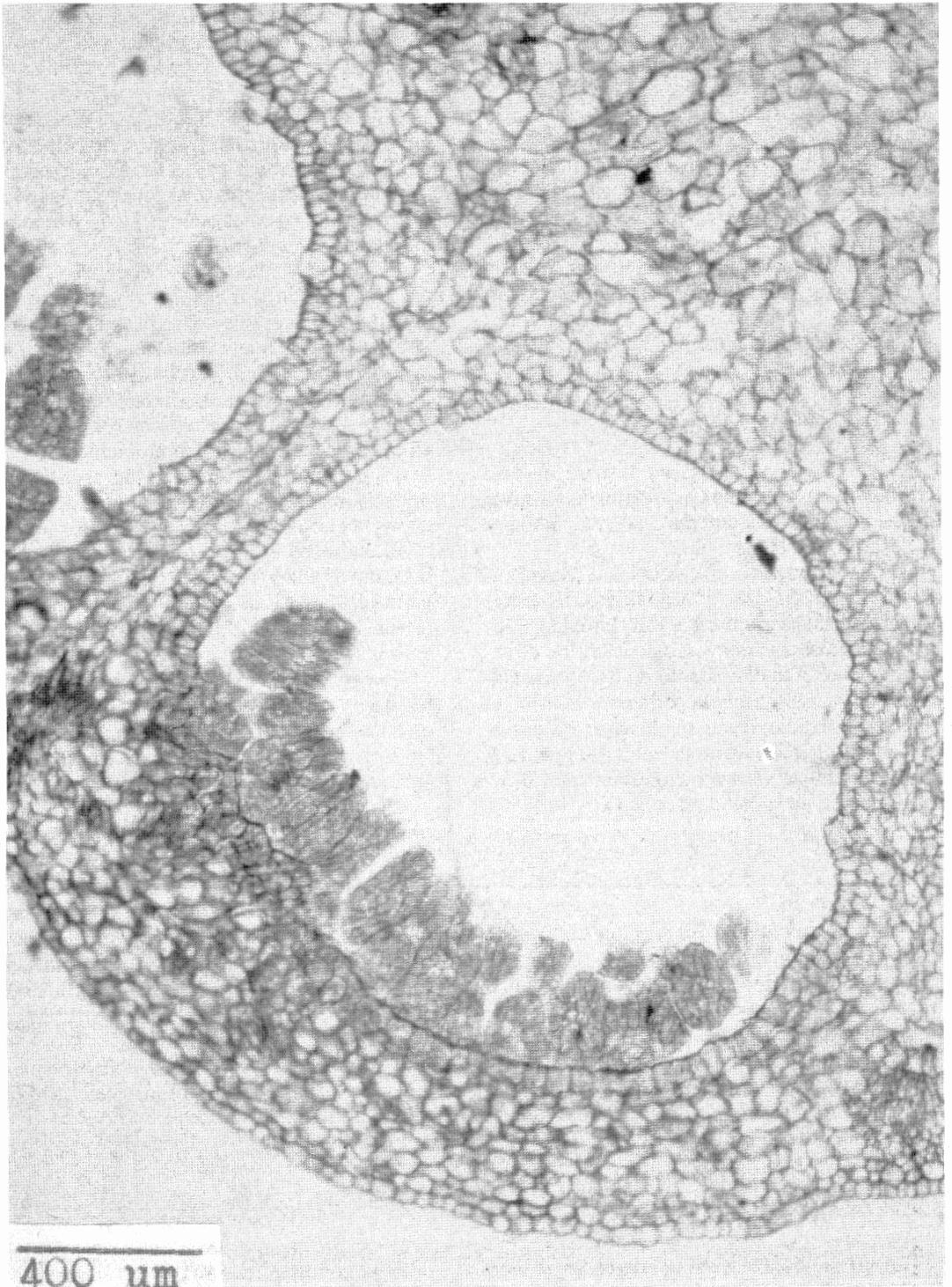


Fig. 4. Sección transversal de nectario de flor estaminada de *Sechium tacaco*. Se observa la sección circular del nectario con numerosos tricomas glandulares.

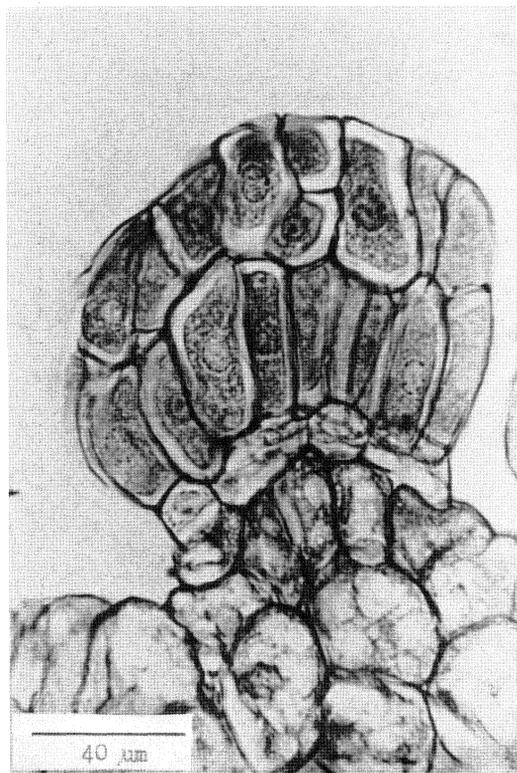


Fig. 5. Detalle de un tricoma glandular de nectario de flor estaminada de *Sechium tacaco*.

Flor femenina: Mide unos 8 mm de diámetro, es pedicelada y está formada por cinco sépalos, cinco pétalos, un carpelo y 5-10 nectarios. Los sépalos y pétalos presentan tricomas y estomas. El ovario es ínfero; el estigma es tri o tetralobulado con células epidérmicas glandulares; el estilo es único y posee un canal estilar glandular en toda su longitud.

En la base de la corola se localiza el anillo nectarífero compuesto por 5-10 nectarios; el número variable de nectarios se debe a fusión de nectarios adyacentes.

Rudimento seminal: El gineceo está adnato al perianto en dos tercios de su longitud. El rudimento seminal es anátropo, bitérmico y crasinucelado. La placentación es suspendida y existe un solo rudimento seminal por fruto. El

saco embrionario se encuentra en el extremo micropilar de la nucela; ésta forma una protuberancia característica llamada pico nucelar que sale del micrópilo. El integumento externo está formado por más de diez capas de células, mientras que el integumento interno se reduce a dos o tres capas (Fig. 8).

DISCUSION

Sechium tacaco no había sido suficientemente descrito, y en los pocos trabajos que se refieren a él (Lira 1990) figuran algunas apreciaciones inexactas, posiblemente influidas por la descripción original de Pittier (1910). Por ejemplo, se informa que el fruto es dehiscente por dos valvas, que el androceo está formado por cuatro estambres ditécicos y uno monotécico y que la flor femenina carece de nectarios.

Algunas plantas tienden a producir frutos sin espinas y éstos, a su vez, suelen estar asociados con un bajo contenido de fibra en el mesocarpo. La presencia de fibras mesocárpicas es un carácter indeseable desde el punto de vista alimentario.

La gran variación en el contenido de fibras entre frutos significa que existe un potencial de selección hacia ese carácter.

El patrón anatómico de la cubierta seminal corresponde al de la mayoría de cucurbitáceas (Singh & Dathan 1974, 1976).

La cubierta seminal en el tacaco constituye un 48% del peso seco total de la semilla, lo cual está de acuerdo con el ámbito indicado para la familia, con un mínimo de 18% para *Cucurbita pepo* y un máximo de 60% para *Lagenaria vulgaris* (Jacks *et al.* 1972).

Una diferencia notable de la semilla de tacaco respecto de la de *Sechium edule* (chayote) es que aquella germina fácilmente cuando se le extrae del fruto y se coloca en condiciones favorables; la semilla de chayote en cambio, es incapaz de germinar si se le extrae del fruto, a menos que éste se encuentre ya brotado (Newstrom 1989), lo cual sugiere diferencias importantes en la interacción mesocarpo-embrión, posiblemente a nivel de reguladores de crecimiento.

La unidad de dispersión en el tacaco es el fruto entero con su respectiva semilla. Cuando los frutos maduran se desprenden de la planta y es posible observar grandes cantidades de ellos

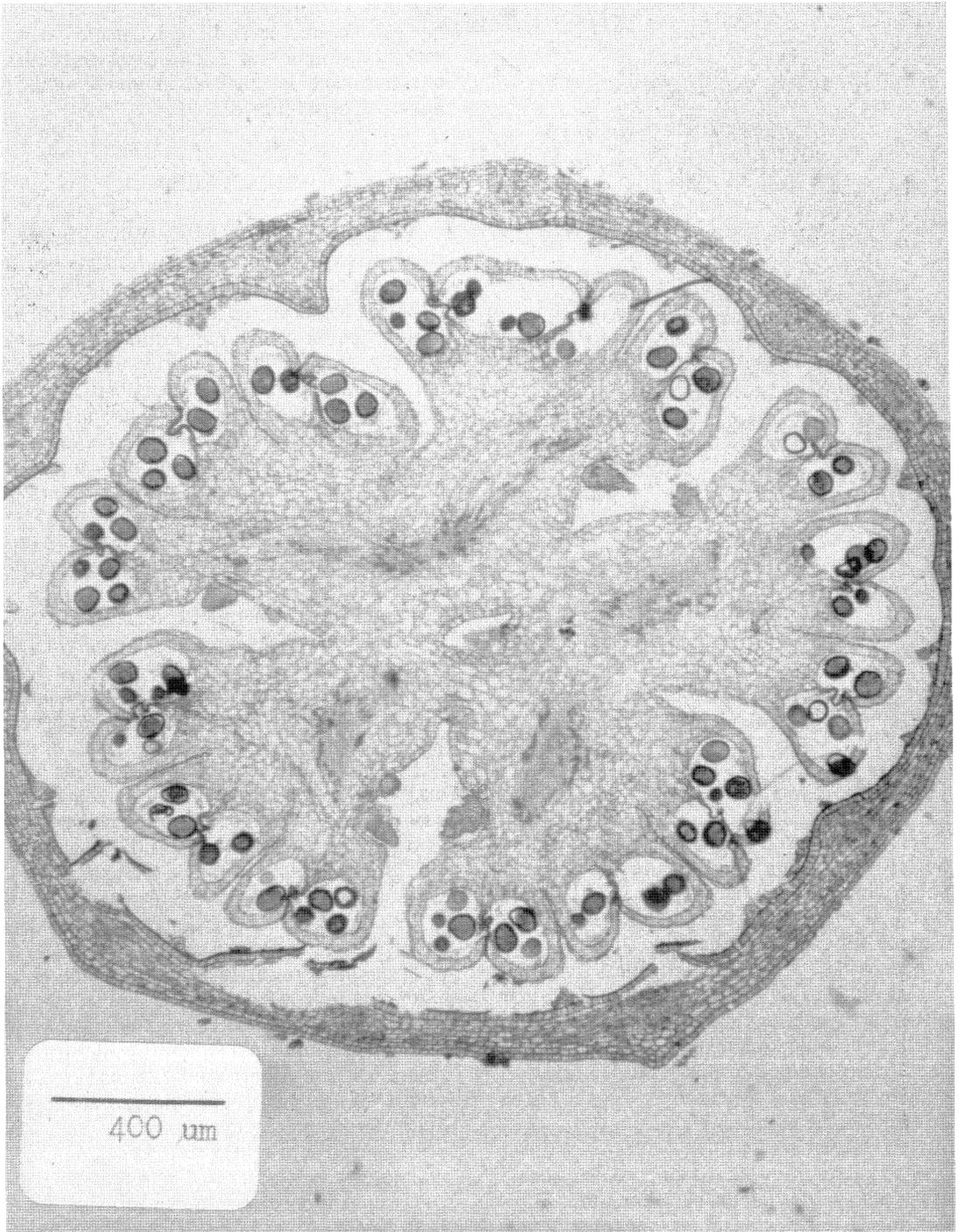


Fig. 6. Sección transversal del androceo de *Sechium tacaco*. Se observa el perianto rodeando al androceo; éste consta de cinco estambres cuyas anteras están dobladas en forma de herradura.

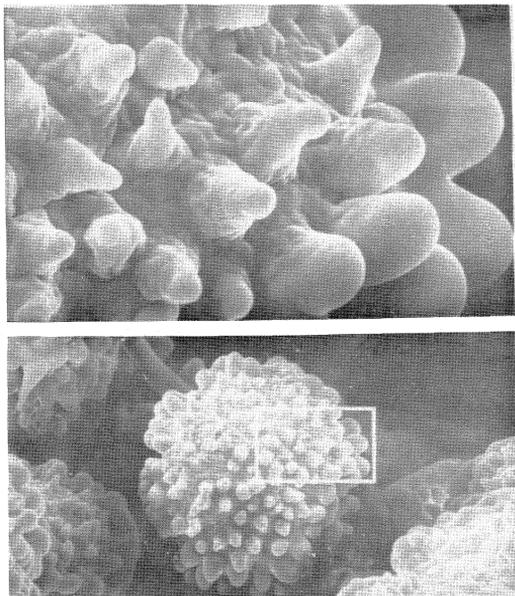


Fig. 7. Grano de polen y detalle de la exina en *Sechium tacaco*.

en el suelo en donde algunos logran germinar y sustituyen a la planta madre. Debido al tamaño del fruto y a la dureza del exocarpo, la dispersión natural de la planta es limitada. Se ha indicado (León 1987) que el tipo de unidad de dispersión en el tacaco puede ser uno de los factores que explican el endemismo de la especie.

La presencia extendida de estomas en prácticamente todos los órganos aéreos de la planta ha sido también confirmada para otras cucurbitáceas (Flores 1989, Okoli 1989) y señalan una distribución mesofítica de la especie.

Los nectarios de la flor estaminada presentan igual o mayor desarrollo que los nectarios de la flor femenina. En el chayote, por el contrario, usualmente los nectarios de la flor femenina están mucho más desarrollados. Este hecho sugiere una dinámica de polinización diferente, si bien algunos de los polinizadores deben de ser los mismos, a juzgar por la semejanza general en la estructura floral y hábito de floración (Wille *et al.* 1983).

El grano de polen es equinado y provisto de ocho surcos y corresponde al tipo presentado por la tribu Sicyoeae (Jeffrey 1964). Es ligeramente más grande que el del chayote.



Fig. 8. Sección longitudinal del rudimento seminal anátropo de *Sechium tacaco*.

El androceo está formado por cinco estambres ditécicos. Las anteras no solo presentan curvatura, sino que además, en ocasiones pueden estar parcialmente fusionadas entre sí. Este fenómeno ocurre en muchas cucurbitáceas y ha sido motivo de discusión en la correcta interpretación del androceo en esta familia (Chakravarty 1958).

Las primeras flores en formarse son las estaminadas, de tal manera que un vástago que comience la floración, mostrará varios nudos con primordios de flores estaminadas únicamente. Más tarde el vástago comienza a producir flores femeninas y estaminadas simultáneamente; se observa entonces, una secuencia en que los nudos más jóvenes muestran ambos tipos de flores y los nudos basales muestran sólo inflorescencias estaminadas.

Se puede hablar así de la existencia de un gradiente sexual que es propio de muchas cucurbitáceas (Merola 1946, Nitsch *et al.* 1952). Aunque las flores estaminadas son las primeras

en aparecer, la planta muestra una marcada protoginia.

Sechium tacaco es una especie endémica en Costa Rica, de importancia económica por el aprovechamiento de sus frutos como alimento. La pulpa del fruto quizá pudiera ser aprovechada industrialmente como base de distintos alimentos.

Es posible que se esté perdiendo diversidad genética en esta especie, debido a modificaciones en los hábitos de consumo y a modificación de los hábitats de la planta (como la transformación del tipo de vivienda rural al que ha estado asociada como especie domesticada).

Si se consideran los datos morfológicos aportados en el presente estudio y se analizan las semejanzas y diferencias con respecto al chayote, parece justificada la inclusión del tacaco dentro del género *Sechium*.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Eugenia Flores Vindas su colaboración.

RESUMEN

Sechium tacaco es una cucurbitácea trepadora, endémica en Costa Rica, en donde crece silvestre y semidomesticada. Se estudió su morfología vegetativa y reproductiva mediante microscopía de luz y electrónica de barrido y se comparó con su pariente cercano *Sechium edule*. Las similitudes incluyen la anatomía de los órganos vegetativos, los tricomas multicelulares y de cabeza glandular en varias partes de la planta, los tricomas cónicos y de base multicelular en la superficie adaxial de las hojas, la presencia de estomas anomocíticos en órganos vegetativos y reproductivos, así como la estructura de los nectarios florales. Las principales diferencias fueron el número de colpos en los granos de polen, su tamaño, la capacidad que tiene la semilla de *S. tacaco* para germinar fuera del fruto y el dimorfismo foliar entre plantas jóvenes y adultas de *S. tacaco*.

REFERENCIAS

- Aung, L.H., A. Ball & M. Kushad. 1990. Development and nutritional aspects of chayote (*Sechium edule*, Cucurbitaceae). *Econ. Bot.* 44: 157-164.
- Biological Stain Commission. 1973. *Staining procedures*. 3rd. ed. Williams & Wilkins, Baltimore. 289 p.
- Bukasov, S.M. 1981. Las plantas cultivadas de México, Guatemala y Colombia. Proyecto CATIE - GTZ de Recursos Fitogenéticos. Turrialba, Costa Rica. 168 p.
- CATIE-GTZ. 1979. Crop genetic resources in Central América. CATIE, Turrialba, Costa Rica 32 p.
- Chakravarty, H.L. 1958. Morphology of the staminate flowers in the Cucurbitaceae. *Lloydia* 21: 49-87.
- Flores, E.M. 1989. El Chayote, *Sechium edule* Swartz (Cucurbitaceae). *Rev. Biol. Trop.* 37 (Supl. 1): 1-54.
- Jaks, T.J., T. P. Hensarling & L. Y. Yatsin. 1972. Cucurbit seeds: I. Characterizations and uses of oils and proteins. A review. *Econ. Bot.* 26: 135-141.
- Jeffrey, C. 1964. A note on pollen morphology in Cucurbitaceae. *Kew Bull.* 17: 473-476.
- Jeffrey, C. 1978. Further notes on Cucurbitaceae: IV. Some New World taxa. *Kew Bull.* 33: 347-380.
- Jeffrey, C. 1980. A review of the Cucurbitaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 81: 233-247.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, Nueva York. 523 p.
- León, J. 1987. Botánica de los Cultivos tropicales. IICA, San José, Costa Rica. 445 p.
- Lira, R. 1990. Estudio taxonómico y ecogeográfico de las Cucurbitaceae de Latinoamérica. Primer reporte (enero-agosto 1990). Herbario Nacional de México, México, D.F. s.p.
- Merola, A. 1955. II gradiente sessuale in *Sechium edule* Sw. *Delpinoia* 8: 55-100.
- Newstrom, L. 1985. Report on IBPGR mission to collect germplasm of chayote (*Sechium edule*), and its wild relatives in Mexico. *Plant Gen. Res. Newsletter* 64: 14-20.
- Newstrom, L. 1989. Reproductive biology and evolution of the cultivated chayote *Sechium edule* Cucurbitaceae, p. 491-509. In J.H. Bock & Y.B. Linhart (eds.). *The evolutionary ecology of plants*. Westview, Boulder, Colorado.
- Nitsch, J.P., E.B. Kurtz, J.L. Liverman & F.W. Went. 1952. The development of sex expression in cucurbit flowers. *Amer. J. Bot.* 39: 32-42.
- Okoli, B. E. 1989. SEM study of surface characteristics of the vegetative and reproductive organs of *Telfairia* (Cucurbitaceae). *Phytomorphology* 39: 103-108.
- Pittier, H. 1910. *Polakowskia* a new genus. *Contr. U. S. Nat. Herb.* 13: 131-132.

- Sass, J.E. 1958. Botanical microtechnique. 3rd. ed. Iowa State University, Ames, Iowa. 228 p.
- Singh, D. & S. R. Dathan. 1974. Structure and development of seed coat in Cucurbitaceae. IX: Seeds of *Corallocarpus*, *Kedrostis* and *Iverbillea*. Bull. Torr. Bot. Club. 101: 78-82.
- Singh, D. & S. R. Dathan. 1974. Structure and development of seed coat in Cucurbitaceae. IX: Seeds of *Trichosanthes*. J. Indian Bot. Soc. 55: 160-168.
- Standley, P.C. 1938. Flora of Costa Rica. Field Museum of Natural History. Vol XVIII. Part III. p. 1385-1405.
- Whitaker, T. W. & G. Davis. 1962. Cucurbits. Botany, cultivation and utilization. Interscience, Nueva York. 250 p.
- Wille, A., E. Orozco & C. Raabe. 1983. Polinización del chayote *Sechium edule* (jacq.) Sw. en Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 31: 145-154.
- Williams, L. O. 1981. The useful plants of Central America. Ceiba 24: 97-99.
- Wunderlin, R.P. 1976. Two new species and a new combination in *Frantzia* (Cucurbitaceae). Brittonia 28: 239-244.