



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN ANATÓMICA DE
Marathrum y Vanroyenella **GÉNEROS DE**
PODOSTEMÁCEAS MEXICANAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE LICENCIADA EN BIOLOGÍA
PRESENTA:

ADRIANA GARCÍA MENDOZA

DIRECTORA: Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas

CODIRECTOR: Dr. Alejandro Novelo Retana

Querétaro, Qro.

Junio de 1998

No Adq. MS8764

No. Título _____

Clas. 583.921

G216d

A mi Padre, por haber motivado en mi el interés y respeto por la naturaleza, por su cariño y por su valioso esfuerzo en ayudarme a lograr esta meta.



A mi Madre, por su cariño incondicional y por alentarme a seguir adelante.

A mis Hermanos, por su comprensión y apoyo

A Egan, por todo su cariño, confianza y apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS

A Dios.

A la Universidad Autónoma de Querétaro.

A mi directora de tesis Dra. Mahinda Martínez y codirector Dr. Alejandro Novelo por haber aceptado dirigirme, por su valiosa ayuda y consejos.

A mis sinodales Dr. Luis Hernández, M. en C. Maricela Gómez y M. en C. Valentina Serrano por sus apreciados comentarios y sugerencias.

A la Universidad Autónoma de Querétaro y a FOMES por las becas otorgadas.

A la Escuela de Medicina de la UAQ, en especial al Técnico Ernesto Rosales por su valiosa ayuda con los cortes histológicos.

Al Instituto de Botánica de la UNAM y a la Biol. Sara Fuentes por su ayuda con el uso del Microscopio Electrónico de Barrido.

A la Biol. Norma Oropeza, por su ayuda en la colecta y consejos.

A Ana y Aldo por su ayuda en el proceso de impresión de las figuras.

A Oliverio Arredondo por el diseño de portada.

A mis tías que de alguna manera me han impulsado a seguir adelante.

A Mahinda y Luis por motivarme en el estudio de la Botánica y por su valiosa amistad.

A Brenda y Julian por su amistad, ayuda y apoyo.

A la Escuela de Biología y a todos los maestros que contribuyeron en mi formación.

A mis amigos(as) por su amistad y apoyo.

ÍNDICE

I. RESUMEN.....	1
II. INTRODUCCIÓN	2
III. JUSTIFICACIÓN	5
VI. ANTECEDENTES	7
V. OBJETIVOS	9
V.1. OBJETIVO GENERAL	9
V.2. OBJETIVOS PARTICULARES	9
V.3. DESCRIPCIÓN DE LA MORFOLOGÍA VEGETATIVA DE <i>Marathrum rubrum</i> y <i>Vanroyenella plumosa</i>	10
VI. METODOLOGÍA	13
VII. RESULTADOS	16
VII.1. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE <i>Marathrum rubrum</i>	16
VII.2. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE <i>Vanroyenella plumosa</i>	19
VII.3. DESCRIPCIÓN DE LOS CRISTALES DE SÍLICE	22
VII.4. COMPARACIÓN ENTRE LOS DOS GÉNEROS	23

VIII. DISCUSIÓN	25
VIII.1. RELACIÓN DE LA ANATOMÍA CON EL AMBIENTE	25
VIII.2. COMPARACIÓN DE <i>Marathrum</i> y <i>Vanroyenella</i> CON OTROS GÉNEROS DE PODOSTEMÁCEAS.....	30
VIII.3. COMPARACIÓN DE PODOSTEMACEAE CON FAMILIAS CERCANAS.....	33
VIII.4. CARACTERES ANATÓMICOS ÚTILES PARA LA TAXONOMÍA DE LA FAMILIA	34
IX. CONCLUSIONES	36
X. BIBLIOGRAFÍA	56

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Comparación entre los dos géneros	23
Cuadro 2. Comparación de Podostemaceae con familias cercanas	33

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Modelo clásico raíz-tallo <i>vs</i> tallo de Podostemáceas	4
Fig. 2. Ilustración de <i>Marathrum rubrum</i>	11
Fig. 3. Ilustración de <i>Vanroyenella plumosa</i>	12
Fig. 4. Epidermis de hoja de <i>M. rubrum</i> vista en MEB	37
Fig. 5. Corte transversal del pecíolo de <i>M. rubrum</i>	37
Fig. 6. Corte transversal de la epidermis del pecíolo de <i>M. rubrum</i>	38
Fig. 7. Corte longitudinal de la epidermis y córtex del pecíolo de <i>M. rubrum</i>	38
Fig. 8. Corte longitudinal del pecíolo de <i>M. rubrum</i>	39
Fig. 9. Corte transversal de filamentos de la hoja de <i>M. rubrum</i>	39
Fig. 10. Corte transversal del pie del vástago de <i>M. rubrum</i>	40
Fig. 11. Corte transversal del pie del vástago de <i>M. rubrum</i>	40
Fig. 12. Corte longitudinal del pie del vástago de <i>M. rubrum</i>	41
Fig. 13. Corte longitudinal del pie del vástago de <i>M. rubrum</i>	41
Fig. 14. Corte longitudinal del pie del vástago de <i>M. rubrum</i>	42
Fig. 15. Corte transversal de la raíz de <i>M. rubrum</i>	42
Fig. 16. Corte transversal del córtex de la raíz de <i>M. rubrum</i>	43
Fig. 17. Corte transversal de la sección inferior de la raíz de <i>M. rubrum</i>	43

Fig. 18. Corte longitudinal de la raíz de <i>M. rubrum</i>	44
Fig. 19. Corte longitudinal del haz vascular de la raíz de <i>M. rubrum</i>	44
Fig. 20. Aclaramiento de hoja de <i>M. rubrum</i>	45
Fig. 21. Macerado de <i>M. rubrum</i>	45
Fig. 22. Macerado de <i>M. rubrum</i>	45
Fig. 23. Epidermis de la hoja de <i>V. plumosa</i> vista en MEB	46
Fig. 24. Cristales en epidermis de <i>V. plumosa</i> vista en MEB	46
Fig. 25. Corte transversal de hoja de <i>V. plumosa</i>	47
Fig. 26. Corte transversal de la epidermis y córtex de la hoja de <i>V. plumosa</i>	47
Fig. 27. Corte transversal del córtex y haces vasculares de la hoja de <i>V. plumosa</i>	48
Fig. 28. Corte transversal de parénquima con espacios intercelulares en hoja de <i>V. plumosa</i>	48
Fig. 29. Corte transversal de hoja de <i>V. plumosa</i>	49
Fig. 30. Corte longitudinal de hoja de <i>V. plumosa</i>	49
Fig. 31. Corte longitudinal de haces vasculares en hoja de <i>V. plumosa</i>	49
Fig. 32. Corte transversal de filamentos de hoja (plumas) de <i>V. plumosa</i>	50
Fig. 33. Corte transversal del pie del vástago de <i>V. plumosa</i>	50
Fig. 34. Corte longitudinal del pie del vástago de <i>V. plumosa</i>	50
Fig. 35. Corte longitudinal del pie del vástago de <i>V. plumosa</i>	51
Fig. 36. Corte transversal de la raíz de <i>V. plumosa</i>	51
Fig. 37. Corte transversal de rizoides en raíz de <i>V. plumosa</i>	52
Fig. 38. Corte longitudinal de la raíz de <i>V. plumosa</i>	52
Fig. 39. Aclaramiento de hoja de <i>V. Plumosa</i>	53
Fig. 40. Cristales de sílice de <i>M. rubrum</i> vistos en MEB	53
Fig. 41. Cristales de sílice de <i>V. plumosa</i> vistos en MEB	54
Fig. 42. Corte trasversal de un cristal de sílice visto en MEB	54
Fig. 43. Cristales de sílice en MEB	55
Fig. 44. Vista superficial de un cristal de sílice en MEB	55

I. RESUMEN

Las Podostemáceas son Angiospermas que crecen únicamente en ríos con corriente y agua clara, adheridas a substratos sólidos como rocas y troncos. Para subsistir en estos ambientes han desarrollado estructuras inusuales como un pie del vástago (equivalente a un tallo), pelos radiculares que secretan mucílago y también cuentan con una gran cantidad de cuerpos de sílice. Con el fin de conocer la anatomía de las distintas estructuras vegetativas se estudiaron dos poblaciones distintas de *Marathrum rubrum* Novelo y Philbrick y *Vanroyenella plumosa* Novelo y Philbrick endémicas a México, usando técnicas histológicas clásicas, como macerados, aclaramientos y aislamiento de cristales de sílice. Las preparaciones se observaron en microscopio óptico y microscopio electrónico de barrido. Se encontraron y describieron los siguientes caracteres anatómicos: epidermis unicelular y fotosintética en las hojas y raíz, en los cuales no se encontraron estomas ni emergencias; el córtex de todos los tejidos formado por parénquima; hay mayor cantidad de espacios intercelulares en *V. plumosa* que en *M. rubrum*; los haces vasculares presentan pocos engrosamientos de la pared secundaria y todos de tipo anular y espiral; no se observaron elementos del floema; hay rizoides mucilaginosos en la raíz y en el pie del vástago y abundantes cristales de sílice en peciolo y raíz dispuestos en la misma orientación que los haces vasculares.

II. INTRODUCCIÓN

La familia Podostemaceae es notable por su alto grado de especialización y endemismo. Estas angiospermas acuáticas habitan únicamente en ríos con agua clara y corriente rápida, adheridas a las rocas, a una temperatura de 14 a 27°C (Willis, 1914). Han desarrollado una morfología inusual, como un tallo aplanado que no concuerda con el modelo clásico raíz-tallo "cRs model" (Fig. 1) típico de las angiospermas (Rutishauser y Huber, 1991) y al cual se le nombra pie del vástago (Rutishauser *et al.*, inédito). Las hojas son muy segmentadas y la raíz cuenta con rizoides mucilaginosos en la superficie de contacto con la roca que le ayudan a adherirse a ella.

Esta familia ha sido considerada filogenéticamente aislada debido a su peculiar morfología vegetal y reducida anatomía. Les *et al.* (1997) resumen las relaciones filogenéticas que han dado algunos taxónomos y han ubicado a la familia Podostemaceae en el orden Podostemales Lindley con una sola familia Podostemaceae Rich. ex C. Agardh (Cronquist, Steenis y Cook) o en dos familias distintas Tristichaceae Willis y Podostemaceae (Willis, Cusset y Cusset). Usualmente se reconocen dos subfamilias, Tristichoideae y Podostemoideae (Van Royen, Takhtajan y Thorne).

Las podostemáceas han sido consideradas estrechamente relacionadas con la familia Hydrostachyaceae, debido a su afinidad en habitar ríos. Les *et al.* (1997) ofrecen una compilación completa sobre la historia taxonómica de la familia Podostemaceae. Para tratar de aclarar la posición filogenética del grupo Les *et al.* (1997) llevaron a cabo un análisis filogenético con secuencias *rbcL* de ocho especies que representan ocho géneros distintos de Podostemáceas, comparándolos con 84 géneros de otras angiospermas y 11 géneros de plantas sin semilla, de este

estudio concluyeron que Tristichaceae y Podostemaceae aparecen como familias separadas, y proponen que las familias Hydrostachyaceae y Podostemaceae son taxa hermanos que están relativamente cercanos a las familias Crassulaceae y Haloragaceae. En otro estudio reciente de filogenia molecular, Uedal *et al.* (1997) utilizaron secuencias de nucleótidos (genes *rbcL*) de dos géneros y tres especies de podostemáceas, junto con representantes de otras familias de plantas con flores y concluyeron que la familia Crassulaceae es el grupo hermano de Podostemaceae.

En las podostemáceas se presenta una extrema reducción en los espacios aéreos, probablemente por el crecimiento en aguas torrenciales que proporcionan abundante oxígeno. Estas características las apartan de las otras plantas vasculares acuáticas enraizadas en las que se presentan grandes espacios aéreos (aerénquima), tallo elongado y raíz que penetra en el suelo. Otra característica sobresaliente en esta familia es la abundancia de cuerpos de sílice entre los tejidos y la presencia de látex o resina en algunas especies (Cronquist, 1981). Sin embargo, aun no se conoce la función de estas estructuras.

Esta familia cuenta con 49 géneros y 250 especies (Philbrick y Novelo, 1994) crece generalmente en climas tropicales, en América desde México hasta Sudamérica, África, Madagascar, este de Asia y Australia (Cook, 1990). Algunas especies como *Podostemum ceratophyllum* Michx. crecen en climas templados desde el sur de Canadá hasta el sur de los Estados Unidos de América (Philbrick y Crow, 1983). Alrededor del 60% de las especies habitan en el Nuevo Mundo (Philbrick y Novelo, 1995). En México se conocen cinco géneros y ocho especies (Novelo y Philbrick, 1997).

Las especies que representan los géneros que se usaron para este trabajo son endémicas a México, *Marathrum rubrum* se encuentra sólo en algunos ríos de los estados de Guerrero y Jalisco en el Pacífico mexicano, *Vanroyenella plumosa* está restringida a dos ríos uno en el estado de

Jalisco y el otro en Oaxaca y sólo se encuentra en zonas con corriente rápida (Novelo y Philbrick, 1997). Se escogieron estas especies por estar restringidas a México y por no haber sido estudiadas previamente bajo un enfoque anatómico.

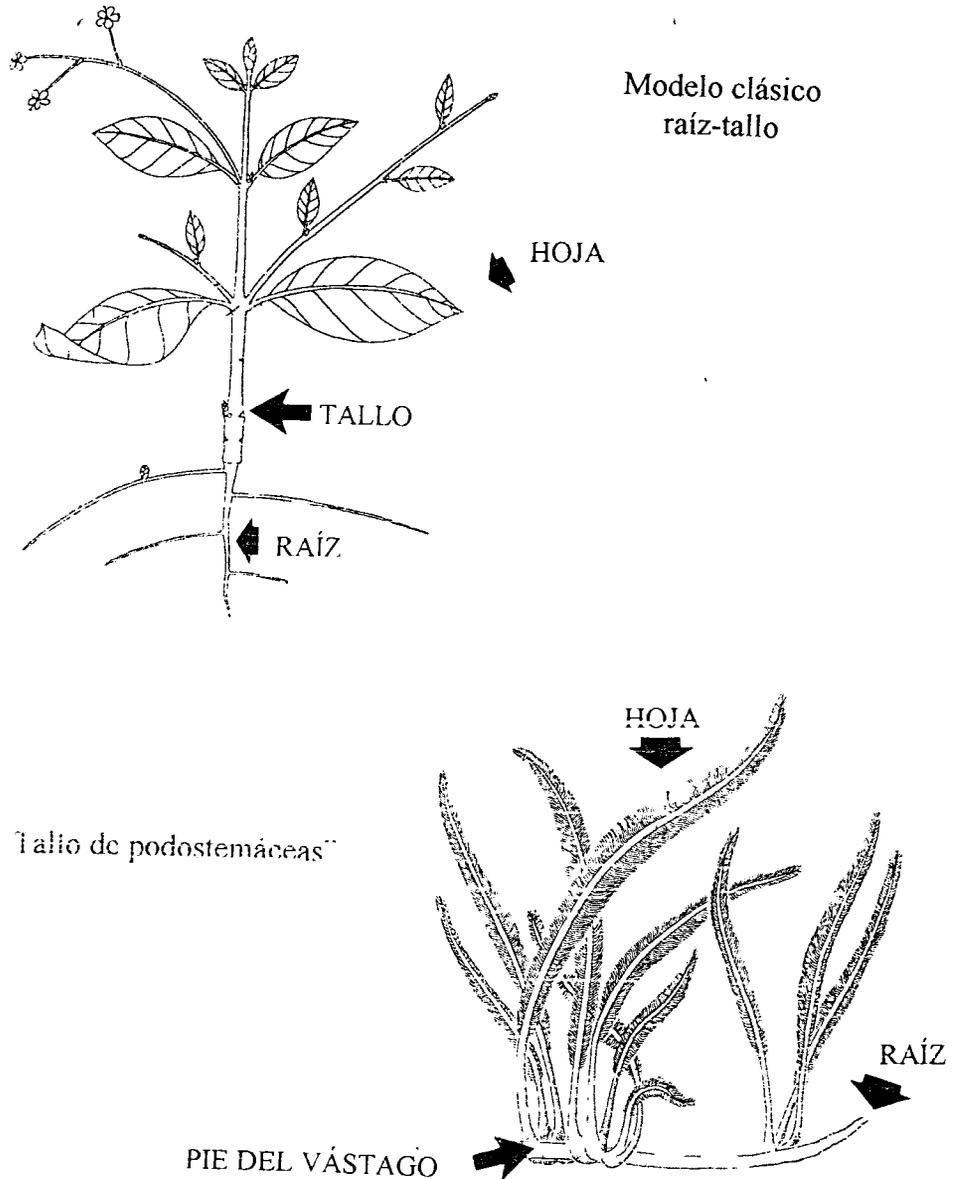


Fig. 1. Modelo clásico raíz-tallo (tomado de Bell, 1991) vs tallo de *V. Plumosa* (Podostemaceae) (Novelo y Philbrick, 1993^b).

III. JUSTIFICACIÓN

La ubicación taxonómica de la familia ha sido problemática debido en parte a que está muy aislada filogenéticamente (Cronquist, 1981). Los estudios anatómicos son muy útiles para resolver problemas taxonómicos en grupos con dificultad en su clasificación. Por lo anterior, el estudio anatómico de las podostemáceas puede ayudar a aclarar las dudas taxonómicas que presenta el grupo. Además de que en México no se había elaborado, hasta el presente, ningún estudio sobre la anatomía vegetativa de las podostemáceas.

Philbrick y Novelo (1995) destacan la deficiencia en estudios taxonómicos de las Podostemáceas del Nuevo Mundo, con sólo seis publicaciones (incluyendo las descripciones de especies que hicieron hasta ese año), en comparación con las aproximadamente 37 publicaciones que se han hecho de las especies del Viejo Mundo. Existen más investigaciones sobre esta familia pero no han sido suficientes para aclarar la ubicación taxonómica, así como la historia de este grupo, debido a las modificaciones estructurales que presenta.

En México los estudios de las podostemáceas se han enfocado a las descripciones de especies, germinación de semillas y aspectos ecológicos y evolutivos, elaborados principalmente por Philbrick y Novelo (1993, 1994, 1995). Recientemente Murgía-Sánchez *et al.* (comunicación personal) han iniciado los estudios sobre la anatomía reproductiva en algunos géneros mexicanos. Rutishauser *et al.* (inédito) trabajaron con la morfología del desarrollo de especies de *Marathrum* y *Vanroyenella*.

El hábitat en el que crece este grupo de plantas es altamente selectivo, por lo que desarrollan estructuras sumamente modificadas, con una anatomía única dentro de las angiospermas, haciendo sumamente interesante el investigar tales características.

IV. ANTECEDENTES

Desde su creación por L. C. Richard en 1815, la familia Podostemaceae ha llamado la atención de los botánicos. En 1847, Gardner se ocupó de la estructura, así como también Warming en 1880, Engler en 1930, Metcalf y Chalk en 1857 (Schnell, 1967).

Hammond (1937) en su estudio menciona algunas características anatómicas de la raíz de *Podostemum ceratophyllum*, como el xilema ubicado en el cilindro central y floema poco diferenciado rodeando el xilema.

Metcalf y Chalk (1950) hacen notar el tejido mecánico usualmente en forma de colénquima, desarrollándose alrededor de los elementos vasculares que en algunas partes de las plantas se transforma en esclerénquima. También describen la presencia de cuerpos de sílice, células y cavidades secretoras. Los engrosamientos de la pared del esclerénquima los encontraron del tipo anular y espiral. Estas características las encontraron en *Mourera aspera* (Bong.) Tul., *Podostemum* sp. y *Marathrum* sp.

Pontiroli (1955) presentó un trabajo sobre las podostemáceas argentinas y destacó los siguientes caracteres anatómicos: frecuente ausencia de espacios aéreos intercelulares, tejido mecánico poco desarrollado, a veces en forma de colénquima, ausencia de estomas, epidermis y células subyacentes con clorofila, cuerpos de sílice en tejidos periféricos y elementos secretores.

Schnell (1967) recopila los datos anatómicos encontrados hasta entonces, menciona algunas características fundamentales como la ausencia de lagunas en el parénquima, ausencia de endoderma en el periciclo, engrosamiento de la pared en anillos y espirales y destaca la

abundancia de sílice en los órganos, siendo Bertoldi de Pomar quien describe la forma de los corpúsculos silíceos (Ancibor,1990).

Romano y Dwylar (1971) en su trabajo demuestran la existencia de floema en especies de *Marathrum* y *Tristicha*, en el cual destacan los elementos del tubo criboso solitarios o agrupados, que se presentan ordenados de modo orbital alrededor del xilema.

Ancibor (1990) investigó la anatomía de las especies argentinas de *Podostemum* y resaltó algunos aspectos como la ausencia de estomas y pelos, la presencia de floema con placas cribosas y áreas laterales y una marcada escasez de tejido mecánico.

Recientemente, Rutishauser *et al.* (inédito) se dedicaron a investigar la morfología del desarrollo de especies mexicanas de *Marathrum* y *Vanroyenella* y describieron cada parte de las plantas, además de que también mencionan algunos aspectos anatómicos.

Murgía-Sánchez *et al.* (comunicación personal) trabajaron recientemente con la anatomía reproductiva de especies mexicanas.

V. OBJETIVOS

V. 1. OBJETIVO GENERAL

- Generar conocimiento básico de la anatomía vegetativa de las podostemáceas mexicanas

V. 2. OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir la anatomía vegetativa de dos géneros de podostemáceas mexicanas *Marathrum* Humb. & Bonpl. (25 especies) representado por la especie *rubrum* y *Vanroyenella* Novelo y Philbrick. (monotípica).
- Comparar el patrón anatómico de las especies a estudiar.
- Buscar caracteres anatómicos taxonómicamente útiles para el grupo.
- Correlacionar la anatomía con el ambiente donde se desarrolla este grupo de plantas.

V. 3. DESCRIPCIÓN DE LA MORFOLOGÍA VEGETATIVA DE *Marathrum rubrum* Novelo y Philbrick y *Vanroyenella plumosa* Novelo y Philbrick.

La siguiente descripción se tomó de las publicaciones de Novelo y Philbrick (1993), de las colectas y se complementó con la investigación de Rutishauser *et al.* (inédito) sobre la morfología del desarrollo de *Marathrum* y *Vanroyenella*.

Marathrum rubrum. Hierba acuática perenne, con un tallo postrado largo y aplanado (Rutishauser le nombró pie del vástago y es el nombre que se usará en este trabajo) de más de 1 cm de diámetro, fuertemente adherido a la roca. Hojas alternas de más de 20 cm de longitud, peciolo casi cilíndrico y subcomprimido (Rutishauser *et al.*, inédito) de 2.5-9 cm de largo, con más de 0.8 mm de diámetro con base ensanchada. Limbo de hasta 4-6 veces pinnado en un patrón tridimensional. Las últimas divisiones de las hojas son filiformes, 0.6-4.5 mm de longitud, 0.02-0.06 mm de ancho, ápice agudo. Las hojas son rojas en el haz y en el envés. Raíz de varios cm de longitud, no ramificada excepto por yemas o brotes endógenos que surgen de los flancos de la raíz, tiene forma de listón de 1-2 mm de ancho, con rizoides pegajosos a lo largo de la superficie inferior. En individuos jóvenes las raíces son verdes y fotosintéticas (Rutishauser *et al.*, inédito) (Fig. 2).

Vanroyenella plumosa. Hierba acuática anual, con un pie del vástago largo y usualmente redondeado y con varios grupos de hojas (Rutishauser *et al.*, inédito). Hojas de 1-5, 4-12 cm de largo, 0.8 - 1 cm de ancho ; la base del peciolo 3 veces más ancha que el peciolo, peciolo 1-3 cm de longitud, con más de 2 mm de diámetro; ápice de la hoja agudo a redondeado; limbo ensiforme, plumoso, las divisiones surgen directamente de los dos flancos del raquis. Estos

últimos segmentos de la hoja son enteros o 1-3 divididos, de mas de 6 mm de largo y 0.1 mm de ancho (Rutishauser *et al.*, inédito), ápice agudo. Raíz de varios cm de longitud no ramificada excepto por los brotes que surgen de los lados (Fig. 3).

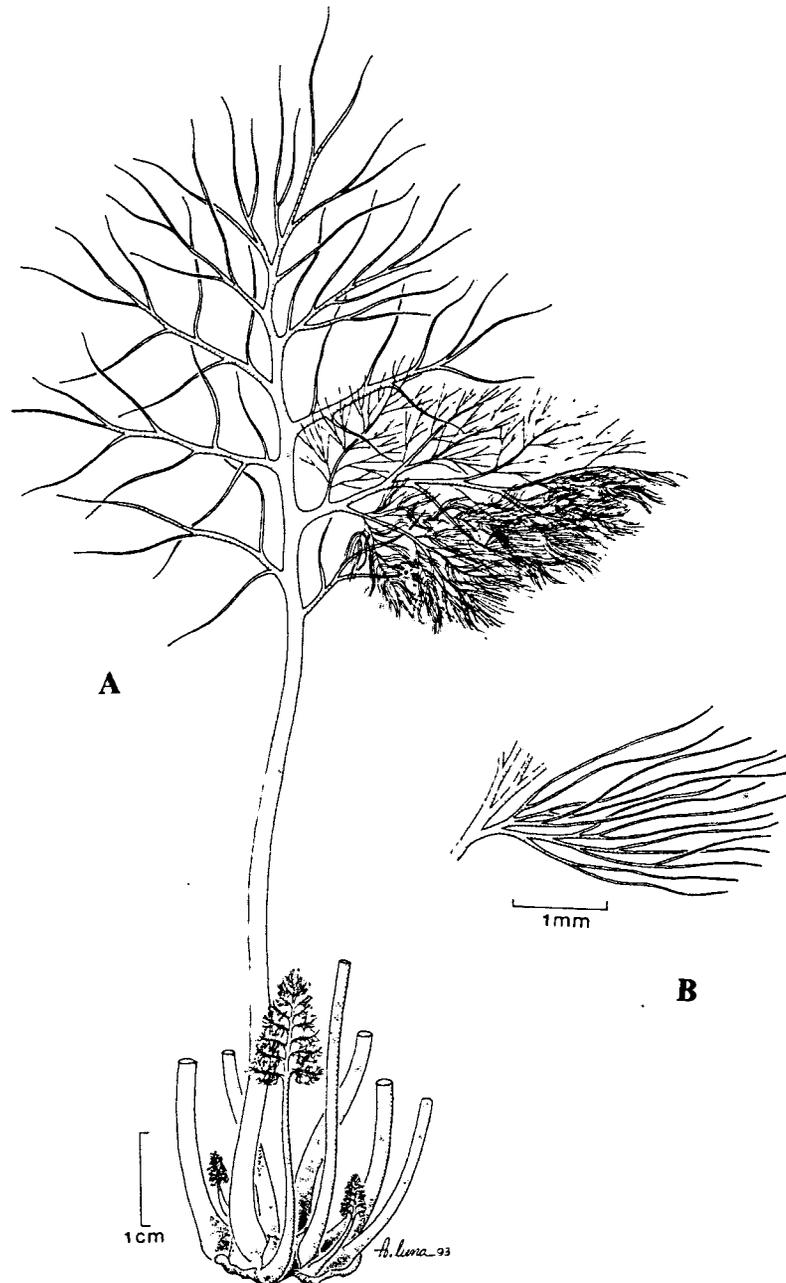


Fig. 2. Ilustración de *Marathrum rubrum*. Tomada de Novelo y Philbrick (1993)^a. A. Parte vegetativa de la planta. B. Divisiones capilares de la hoja.

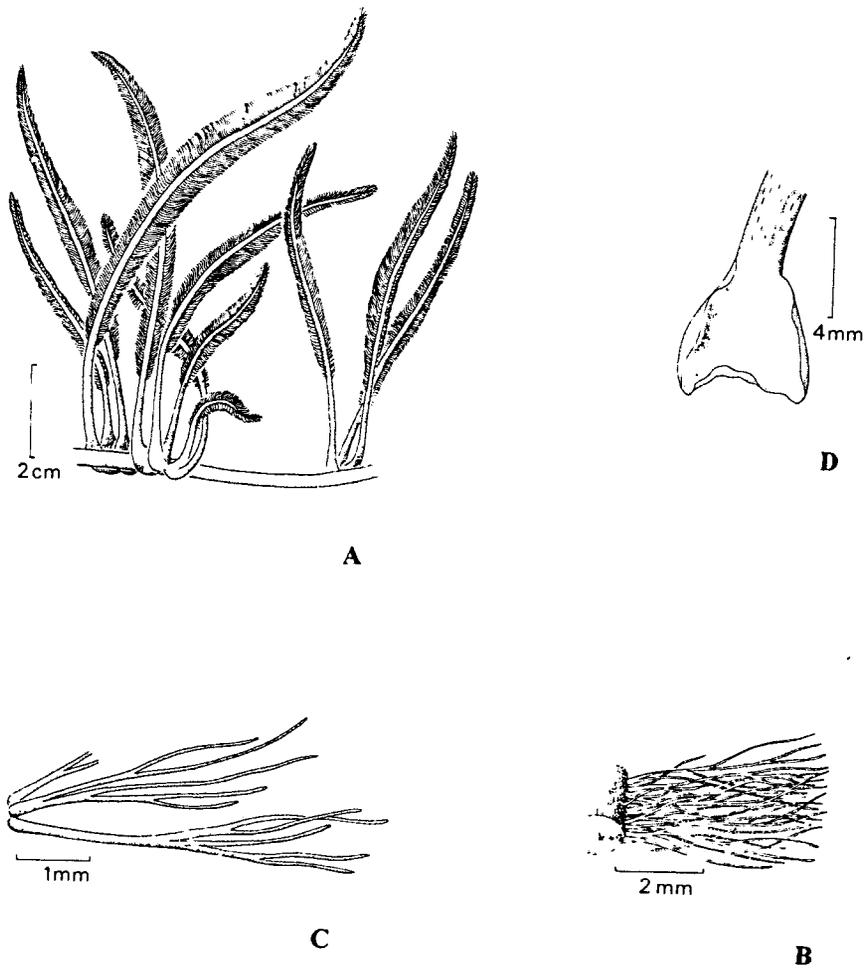


Fig. 3. Ilustración de *Vanroyenella plumosa*. Tomada de Novelo y Philbrick (1993)^b. A. Parte vegetativa de la planta. B. Detalle de la hoja mostrando una sección transversal del raquis y divisiones. C. Divisiones capilares de la hoja. D. Base de la hoja con pecíolo.

VI. METODOLOGÍA

Para llevar a cabo este estudio anatómico se requirió seguir cierta metodología en la cual se incluyeron, algunos métodos para el fijado del tejido, técnicas clásicas como cortes histológicos, macerados y aclaramientos, observaciones y mediciones en microscopio óptico y microscopio electrónico de barrido, todo esto para obtener una descripción completa de los órganos y tejidos que se estudiaron.

Los ejemplares de estudio *Marathrum rubrum* y *Vanroyenella plumosa*, fueron proporcionados por el Dr. Alejandro Novelo del Instituto de Biología de la UNAM y provienen de colectas de Oaxaca y Jalisco. De cada especie se estudiaron dos individuos de localidades diferentes para la confiabilidad en los resultados. Los ejemplares de referencia se encuentran depositados en el Herbario Nacional MEXU, de *Marathrum rubrum* los ejemplares: *Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361 5/diciembre/1994* y *Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825 19/marzo/1997*, de *Vanroyenella plumosa* *Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392 10/diciembre/1994 y Oropeza y Murguía s/n*.

Luego de la colecta, los ejemplares se fijaron en FAA y en Navashins (Martínez y Hernández, 1997). Posteriormente se seccionaron las partes de la planta en hoja, pie del vástago y raíz. Cada una de las partes se desilicificó en ácido fluorhídrico al 25% por cinco días, seguido de un lavado con agua (Schnell, 1967). Esto se hizo con el fin de quitar los cristales de sílice que se encuentran en gran cantidad en la planta e impiden una observación clara de los tejidos, además de que se facilita el corte del tejido con el microtomo. Las partes seccionadas se colocaron en

frascos pequeños en los cuales se llevó a cabo la deshidratación por medio de una serie de alcoholes (etílico, EtOH) a diferentes concentraciones (50%, 70%, 85%, 95% y 100%), en cada cambio se dejó el material entre dos y cuatro horas, excepto en el de 70% que duró 12 horas. Después del último cambio de 100%, se hicieron tres con alcohol terbutílico (TBA) puro, luego del último cambio, se llenaron los frascos con parafina y se dejaron por una noche hasta que se evaporara el TBA para que solubilizara la parafina.

Posteriormente se cambió la parafina y se elaboraron los bloques con el tejido incluido. Se hicieron cortes en microtomo rotatorio manual (American Optics Spencer 820) de entre 10-12 μm y se pegaron con Haupt sobre un portaobjetos, se continuó con la tinción sugerida por Martínez y Hernández (1997) comenzando con baños de xileno para quitar los restos de parafina, luego una serie de alcoholes para rehidratar, se continuó con la tinción en Safranina O por 24 horas después se lavaron con agua y se sumergieron por cuatro minutos en ácido crómico para contrastar, se volvieron a enjuagar con agua, se deshidrataron nuevamente y se hundieron unos segundos en verde rápido, se lavaron con alcohol absoluto y se pasaron a la solución de enjuague y a la aclaradora por diez minutos en cada una, finalmente se metieron en xileno dos veces por 15 minutos cada una y se montaron con Permount.

Se llevaron a cabo aclaramientos de hojas siguiendo la metodología de Johansen (1940) para observar la venación y el patrón de distribución de los tejidos. El material seleccionado se puso en EtOH 80% por más de cinco días, se rehidrató y posteriormente se hundió en una solución de NaOH y fucsina básica por cuatro horas a 60° C. Después se lavó con agua y se deshidrató en una serie de alcoholes utilizando al final tres cambios de alcohol absoluto, se continuó poniendo el material en una solución de alcohol absoluto y HCl concentrado (3:1) por 15 minutos, luego se

lavó con alcohol absoluto, finalmente se pasó por dos baños de xileno de 15 minutos cada uno y se montaron con Permount.

También se hicieron macerados usando el método de Sanderson (1994), para determinar los engrosamientos de la pared celular en hoja y pie del vástago. Primero se seccionó el material en pedazos pequeños que se cubrieron con una solución de ácido nítrico por 12 horas, luego se lavó con agua hasta quitar los residuos, se tiñó con safranina al 1% por una hora, posteriormente se deshidrató en una serie de alcoholes (50%, 90% y 100%), se enjuagó con xileno y finalmente se puso sobre el portaobjetos con permount para deshacer el tejido, se cubrió y se dejaron secar.

Las preparaciones teñidas con verde rápido y safranina O, los macerados y aclaramientos, se observaron en el microscopio óptico Carl Zeiss Standars 25, se hicieron las mediciones utilizando una reglilla ocular calibrada con un portaobjetos y descripciones de los tejidos, dibujos y se tomaron fotografías.

Para las observaciones con microscopio electrónico de barrido se siguió la metodología de Postek *et al.* (1980) con la cual los cortes se hicieron de 30 μm , el tejido obtenido se pegó con adhesivo de Haupt (Johansen, 1940) a un cubreobjetos, posteriormente se fragmentó y los pedazos se pegaron a una charola para cubrirlos con oro. Los cristales de sílice que se obtuvieron de la desilicificación se deshidrataron en tres cambios de alcohol al 70, 90 y 100%, se dejaron secar y se cubrieron con oro. Para observar la epidermis se cortaron pedazos pequeños de hoja y pie del vástago que se deshidrataron con tres cambios de alcohol al 70, 90 y 100%, se llevaron a punto crítico y se bañaron con oro. El material se observó con el microscopio electrónico de barrido Hitachi 52460N del Instituto de Biología de la UNAM. Se tomaron impresiones en papel fototérmico y fotografías.

VII. RESULTADOS

Se describirá primero la anatomía de *Marathrum rubrum* y posteriormente la de *Vanroyenella plumosa*. No se encontraron diferencias significativas entre las dos muestras de cada especie, sólo hubo variaciones atribuibles al tamaño y edad de las plantas. Los resultados se explicarán en el siguiente orden: vista superficial (VS), corte transversal (CT) y finalmente corte longitudinal (CL), observados en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio óptico. Las estructuras analizadas son hoja, pie del vástago y raíz. En el caso de las observaciones de los cortes, la descripción será de la región externa del tejido, hacia los tejidos internos contemplando epidermis, mesófilo o córtex (parénquima) y haces vasculares. Se utilizó el término córtex en el sentido de Esau (1976). Finalmente se señalarán las características encontradas para cada especie en los aclaramientos y macerados.

VII. 1. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE *Marathrum rubrum* Novelo & Philbrick.

HOJA. Pecíolo y raquis. En VS con MEB, no se observaron estomas ni emergencias, las células de la epidermis son de forma rectangular bastante uniformes en tamaño y forma (Fig. 4). Se encontraron varios cristales de sílice con forma de prisma hexagonal depositados en la superficie epidérmica.

CT: El pecíolo y raquis se encontró de forma circular (Fig. 5). La epidermis presenta células de forma un poco alargada, miden de 10-20 μm de ancho y de 20-30 μm de largo, contienen una gran cantidad de cloroplastos que se encontraron en la parte inferior de las células. En el córtex se observaron células de parénquima de diversos tamaños, debajo de la epidermis hay una capa de una a dos células de forma irregular con un diámetro de 35 a 70 μm (Fig. 6), entre el primer estrato de células se descubrieron tres células conteniendo cristales de sílice con una apariencia algodonosa cristalina (Fig. 5). El resto del córtex está formado por parénquima de células grandes y redondeadas de 30-150 μm de diámetro, entre éstas se observaron pocos espacios aéreos intercelulares, las células grandes se localizan en la parte media y las más pequeñas alrededor del haz vascular (Fig.5). No se observaron engrosamientos secundarios, sólo diferencias en tamaño y forma celular. Los haces vasculares están en el centro y miden aproximadamente 230 μm de diámetro cada uno, las células del xilema de 5-10 μm . No se distingue el floema.

CL: Las células de la epidermis se observan igual que en CT. En el córtex las células del parénquima aparecen muy irregulares con 50-100 μm de largo (Fig. 7 y 8), y en el interior de las células que se hallan en los estratos próximos a la epidermis, se encontraron gránulos de almidón (Fig. 8). Las células en el haz vascular miden 40 ó más μm de largo. Se encontraron muy pocos engrosamientos secundarios de forma anular y espiral.

Lámina: Los filamentos de la lámina de la hoja que continúan del pecíolo presentan la misma estructura, sólo va cambiando el número de haces vasculares, conforme son mas finos los filamentos menos haces vasculares presentan. Los filamentos mas finos o últimos segmentos de las hojas se encuentran formados por una capa de células epidérmicas a modo de una rosquilla de 45 μm de diámetro con 9 a 14 células casi cuadradas que miden de 10-12 μm por lado (Fig. 9).

PIE DEL VÁSTAGO. CT: La epidermis presentó células redondeadas de 10-20 μm de diámetro, sin cloroplastos. El córtex presentó células de parénquima con diversas formas, por ejemplo: isodiamétricas, alargadas e irregulares. Miden de 20-100 μm de diámetro, 20-80 μm de largo y 10-60 μm de ancho (Fig. 11), algunas de las células contienen cristales de sílice que aparenta una bola de algodón cristalina (Fig. 10). La zona oscura que se observa en la figura 11 no parece corresponder a un carácter anatómico, pueden ser restos de mucilago.

CL: La epidermis se observó igual que el CT. En la parte inferior hay abundantes rizoides mucilaginosos de hasta 200 μm de largo (Fig. 13), las células subyacentes forman una capa de dos células de 20 μm de diámetro (Fig. 13). En el córtex las células parenquimatosas se notaron de forma redondeada con 20-70 μm de diámetro (Fig. 13) y en algunas también se encontró el contenido de sílice (Fig. 12). Los haces vasculares presentaron traquéidas con engrosamientos helicoidales y algunos anulares. No se distinguen los elementos del floema.

RAÍZ. CT: Presentó un contorno ovalado ventralmente aplanado (Fig. 14). La parte que está en contacto con el sustrato presentó rizoides mucilaginosos y adheridas a ellos hay una gran cantidad de diatomeas (Fig. 15). La epidermis contiene células irregulares de 20-30 μm de largo por 10-20 μm de ancho, con cloroplastos y/o almidón (Fig. 15). En el córtex el parénquima está formado por células redondeadas de 25-60 μm de diámetro, las más grandes hacia el centro, las células de los dos primeros estratos después de la epidermis contienen gránulos de almidón (Fig. 16). Sobre los rizoides se encuentra una capa de parénquima con células alargadas de 10-15 μm de ancho y 15-25 μm de largo (Fig. 17), rodeando el haz vascular se encuentran células de 15-25 μm de diámetro (Fig. 14 y 16). Las células del haz vascular son redondas con 5-10 μm de diámetro, no se observan los elementos del floema.

CL: Las células epidérmicas tienen de 20-60 μm de largo (Fig. 18). El parénquima del córtex se observa irregular de 20-50 μm de ancho y 20-70 μm de largo (Fig. 18). El haz vascular contiene fibras de más de 40 μm de largo y traquéidas anulares de 5 μ de diámetro (Fig. 19). En algunos elementos del haz vascular se hallaron depósitos de cristales de sílice de formas alargadas, como si estuvieran contenidos en las células del haz (Fig. 18 y 19).

En el aclaramiento se observó una gran cantidad de cuerpos de sílice en toda la hoja, se encuentran dispuestos con la misma orientación que los haces vasculares con formas alargadas, algunos parecen puntas y están dispuestos en la misma orientación del movimiento del contenido del xilema (Fig. 20). También se encontraron una gran cantidad de diatomeas (Fig. 17). En el macerado se observaron las células del parénquima grandes y redondas, los componentes del haz vascular con traquéidas anulares y espirales (Fig. 21 y 22)

VII. 2. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE *Vanroyenella plumosa* Novelo & Philbrick.

HOJA. VS con MEB no se observaron estomas, pelos, ni emergencias. La epidermis es uniforme, con células de formas irregulares (Fig. 23), la superficie con una gran cantidad de cristales de sílice (Fig. 24).

CT: El raquis presenta un contorno ovalado, hacia los extremos laterales emergen los segmentos finales de la lámina (plumosos) (Fig. 25 y 28). La epidermis aparece bastante regular, las células son alargadas miden de 10-20 μm de ancho por 30 μm de largo y contienen cloroplastos (Fig. 26). En el córtex del raquis hay una capa de parénquima debajo de la epidermis de tres células

redondeadas que miden de 20-35 μm de diámetro (Fig. 27). El resto del parénquima contiene células irregulares de 50-170 μm de largo y 50-100 μm de ancho, entre las células más grandes hay algunos espacios intercelulares (Fig. 28). Rodeando los haces vasculares hay células de parénquima de 20 μm de diámetro (Fig. 27). Se encontraron cinco haces vasculares dispuestos en la línea ecuatorial de la hoja (Fig. 25), las células que los conforman miden de 5-15 μm de diámetro. Los haces de los extremos se continúan con los últimos segmentos filiformes de la hoja (Fig. 29). No se distinguen los elementos del floema.

CL: Las células de la epidermis se observan igual que en CT. El córtex contiene parénquima con células alargadas que van del 50-260 μm de largo por 30-80 μm de ancho, algunas contienen gránulos de almidón. Las células de los haces vasculares o fibras miden más de 40 μm de largo y de 10-15 μm de ancho, se encontraron muy pocos engrosamientos y fueron anulares (Fig. 30 y 31).

Los segmentos filiformes de las hojas están conformados por células epidérmicas formando una rosquilla de 30-60 μm de diámetro, son algo cuadradas, miden de 10-20 μm por lado y contienen muchos cloroplastos (Fig. 32).

PIE DEL VÁSTAGO. CT: Se encontraron casi solamente células del parénquima y algunos haces vasculares. El parénquima está constituido por células redondeadas de diversos tamaños que van desde 20-100 μm de diámetro (Fig. 33). Los haces vasculares tienen traquéidas con engrosamientos anulares y en espiral que miden aproximadamente 10 μm de diámetro (Fig. 33). Las traquéidas se presentan de forma anular y espiral en agrupamientos de cuatro a diez dentro del haz vascular. No se encontró el floema.

CL: Las células parenquimatosas que forman el córtex se aprecian irregulares, algunas redondas miden de 50-130 μm de diámetro, otras son alargadas miden de 40-60 μm de ancho y 50-145 μm

de largo (Fig. 34 y 35) en algunas células se encontró sílice en su interior y se observó como una bola de algodón cristalina (Fig. 34). Las células que forman el haz vascular miden de 5-15 μm de ancho y más de 40 μm de largo. Se encontraron haces vasculares completamente formados por traquéidas con engrosamientos anulares y espirales.

RAÍZ. CT: Presenta un contorno ovalado, aplanado ventralmente (Fig. 36). La epidermis se encuentra constituida por células con formas irregulares que miden de 20-40 μm de diámetro, contienen cloroplastos y/o almidón (Fig. 36). Las células parenquimatosas que forman el córtex son de forma redondeada con un diámetro de 50-100 μm . Las células del córtex que rodean al haz vascular miden de 20-30 μm de diámetro (Fig. 36). Entre el parénquima que rodea el haz y los rizoides hay una capa de dos a cuatro células redondeadas que miden de 20-50 μm de diámetro (Fig. 37). Hacia la parte en contacto con el sustrato se encuentran los rizoides mucilaginosos que miden 100 μm de largo, el rizoides mide 10 μm de ancho y la célula basal 20 μm de manera que cada rizoides se va angostando (Fig. 37). El haz vascular que se encuentra hacia el centro del raquis contiene células circulares de 5-15 μm de diámetro, en la periferia del haz vascular se observaron algunas células conteniendo sílice (Fig. 36). No se distinguen los elementos del floema.

CL: La epidermis no está diferenciada, las células se observan iguales a las del parénquima cortical y en éstas se notan cloroplastos y/o almidón. Las células del córtex tienen formas irregulares y alargadas que llegan a medir de 50-110 μm de largo y de 25-30 μm de ancho (Fig. 38), en las células de los primeros estratos siguientes a la epidermis hay gránulos de almidón (Fig. 38). Algunas células del parénquima contienen sílice (Fig. 38). El haz vascular tiene células cuya longitud no se pudo medir debido a que no se distingue claramente la parte final de la célula, las

traquéidas se presentan con engrosamiento anular y espiral, aquí también se encontraron células conteniendo sílice de forma alargada como si estuviera dentro de los elementos del haz vascular (Fig. 38).

En el aclaramiento se observó una gran cantidad de cristales de sílice en casi toda la planta, algunos cristales se encuentran dispuestos con la misma orientación que el haz vascular como si estuvieran contenidos en él y avanzaran hacia la parte terminal de las hojas. Estos cristales son de forma alargada y parecen puntas (Fig. 39).

En el macerado se encontraron células del parénquima muy grandes y redondas, otras con perforaciones, los elementos del haz vascular se encontraron como fibras.

VII. 3. DESCRIPCIÓN DE LOS CRISTALES DE SÍLICE

El sílice es depositado en las plantas como sílice amorfo hidratado ($\text{Si}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) por medio de la polimerización del ácido monosilíceo ($\text{Si}(\text{OH})_4$) que es absorbido por las plantas (Dayanandan *et al.*, 1983). Usando ácido fluorhídrico se extrajo el sílice de las plantas, observándose en forma de cristales.

En las dos especies estudiadas, los cristales se encontraron con la misma forma, sólo variaron en el tamaño, algunos son cortos y delgados, otros son mas gruesos. Los cristales vistos en MEB presentaron una forma de prisma hexagonal, las bases son hexágonos y las caras laterales son rectangulares. En todos se observaron perforaciones irregulares en toda su superficie. Miden $60 \mu\text{m}$ de diámetro aproximadamente y de lado $30 \mu\text{m}$ (Fig. 40-44).

VII.4. COMPARACIÓN ENTRE LOS DOS GÉNEROS

El patrón anatómico general en ambos géneros es el mismo, la epidermis con células fotosintéticas y uniformes en las hojas, el parénquima con células más grandes y de paredes delgadas, los haces vasculares hacia el centro y con traquéidas anulares y espirales. En el cuadro siguiente se muestran las semejanzas y las diferencias que se encontraron entre los dos géneros.

	<i>Marathrum rubrum</i>	<i>Vanroyenella plumosa</i>
Epidermis	Sin estomas, pelos, ni emergencias Unicelular Cristales de sílice en la superficie	Sin estomas, pelos, ni emergencias Unicelular Cristales de sílice en la superficie
Raquis	Contorno transversal circular 3 haces vasculares agrupados en el centro Pocos espacios intercelulares en el parénquima	Contorno transversal ovalado 5 haces vasculares distribuidos en la línea ecuatorial Espacios intercelulares en el parénquima
Lámina de la hoja	Segmentos filiformes unicelulares	Segmentos filiformes unicelulares
Raíz y pie del vástago	Células conteniendo sílice Engrosamientos de la pared secundaria anulares y espirales	Células conteniendo sílice Engrosamientos de la pared secundaria anulares y espirales
Rizoides	En raíz y en pie del vástago Unicelulares	En raíz y en pie del vástago Unicelulares

Cuadro 1. Comparación entre los dos géneros.

No se encontraron estomas, pelos, ni emergencias en la epidermis. La superficie sólo presenta cristales de sílice que son iguales en forma y tamaño en las dos especies y algunas

diatomeas. La epidermis unicelular se encontró igual en las dos especies, también se observó la misma estructura de la epidermis en los últimos segmentos filiformes de las hojas de *M. rubrum*, y las plumas de *V. plumosa*. Las células que conforman los haces vasculares tienen el mismo diámetro en las dos especies. También los engrosamientos secundarios de los haces vasculares son de la misma forma en ambas especies: anulares y espirales

En el raquis de la hoja de *V. plumosa* se encontraron más espacios intercelulares en el parénquima, en comparación con *M. rubrum* en donde se hallaron muy pocos espacios. Una diferencia más en el raquis de las hojas es el arreglo de los haces vasculares que en *Vanroyenella* son cinco y se encuentran dispuestos en la línea ecuatorial de la hoja (vista en un corte transversal), en cambio en *Marathrum* son tres y se encuentran en la parte central (vista en corte transversal) y no están alineados; esta diferencia no se relaciona con la edad de las hojas, lo que puede variar es el número de haces vasculares pero la disposición permanece como se describió en cada especie.

En el parénquima cortical del pie del vástago de cada especie se encontraron células con sílice en su interior, con el aspecto de una bola de algodón cristalino a diferencia del resto de las células del parénquima, en las que no se observa nada en su interior.

En la raíz ambas presentan rizoides unicelulares en la superficie en contacto con el sustrato, los cuales tienen la misma forma celular. También en la raíz de las especies estudiadas se hallaron células conteniendo sílice en el parénquima cortical y en los haces vasculares.

VIII. DISCUSIÓN

VIII. 1. RELACIÓN DE LA ANATOMÍA CON EL AMBIENTE

Las hidrófitas sumergidas son un grupo biológico homogéneo, los órganos vegetativos permanecen siempre bajo el agua y desarrollan una anatomía y morfología similar como reacción al medio (Sculthorpe, 1967). En las podostemáceas se presentan la mayoría de las características propias de las hidrófitas sumergidas que señala Sculthorpe (1967), quien destaca que no poseen un eje erecto dominante debido al apoyo que les proporciona el agua y a la flotabilidad de los tejidos, lo que mitiga la necesidad de rigidez y fuerza mecánica. El tejido vascular de tallos, pecíolos y hojas tienen poca lignina o carecen de ella. El colénquima y el esclerénquima están casi siempre ausentes. La capa de cutícula es extremadamente delgada, la forma filiforme de la lámina de las hojas y la presencia de cloroplastos en las hojas son adaptaciones a la vida acuática, esto se puede explicar como reacciones a la ausencia de una radiación solar suficiente, que es el resultado de la restringida penetración de luz en el agua, las condiciones de iluminación en el agua son muy similares a las que se presentan en las plantas de sombra (Sculthorpe, 1967).

La peculiar anatomía que presenta la familia puede comprenderse fácilmente si la relacionamos con el ambiente en el que se desarrollan. La corriente del agua y la concentración de gases y minerales disueltos en ella pueden influir en las características que se observan en el grupo. La dificultad de obtener la cantidad adecuada de nutrientes y gases es mitigada por la permeabilidad de la delgada cutícula y la epidermis, los gases disueltos pueden pasar por difusión hacia dentro o fuera a través de la superficie de la planta. Los nutrientes minerales pueden ser absorbidos en ciertas partes de la epidermis (Sculthorpe, 1967).

En las plantas acuáticas que habitan en lugares con flujo lento de agua, se retarda el escape de oxígeno producido durante la fotosíntesis y ocurre la consecuente formación de lagunas y espacios intercelulares aéreos en el parénquima (Sculthorpe, 1967). En las podostemáceas ocurre lo contrario, la corriente rápida del agua y la abundancia de oxígeno hacen que no se formen lagunas ni espacios aéreos en los tejidos, además de que se facilita la salida del gas por la delgada epidermis. De la misma manera, Arber (1963) menciona la extremada reducción de espacios aéreos intercelulares como la característica anatómica más importante de las podostemáceas la cual contrasta notablemente con otras plantas acuáticas.

Las hojas de *Marathrum* y de *Vanroyenella* se presentan repetidamente pinnadas o con divisiones capilares, lo que ofrece poca resistencia a la corriente del agua. Los segmentos se mueven libres con el agua, esta característica estructural puede contribuir en la habilidad de las especies de la familia a colonizar los ríos con corriente (Sculthorpe, 1967). Los filamentos delgados evitan que la hoja se rasgue y también podemos relacionarlos con la ausencia de estomas, con lo cual los gases pueden ser tomados por difusión a través de la delgada capa de células que componen a los filamentos de las hojas, además de que la estructura de las hojas también ofrece una mayor superficie para la toma de nutrientes e intercambio gaseoso.

Los tejidos fotosintéticos bajo el agua tienen que afrontar dos problemas: la absorción adecuada de carbono disuelto y la recepción de suficiente luz. El rango de difusión de gases en solución es generalmente de dos a tres veces más bajo que en el aire (Sculthorpe, 1967). En las Podostemáceas la gran superficie/área/volumen que se presenta en las hojas hace más sencilla la penetración de luz y la difusión de gases disueltos a los tejidos internos. El incremento en la distribución de cloroplastos en las hojas, pecíolos y raíces facilita la toma de una adecuada cantidad de luz necesaria para la fotosíntesis. En estas funciones también ayuda la ausencia de

cutícula y la delgada capa epidérmica. En las hojas y raíces fotosintéticas el córtex y/o mesófilo sirven como almacén de gránulos de almidón y la epidermis viene a ser el sitio principal de fotosíntesis (Sculthorpe, 1967).

La modificación del sistema vascular es la reducción en el número y el grado de lignificación de los elementos conductores del xilema, en órganos elongados como la raíz la condensación de varios o todos los elementos vasculares en un cilindro central (Sculthorpe, 1967). En *Marathrum rubrum* y *Vanroyenella plumosa* se forman varios grupos de haces vasculares en las hojas y en el pie del vástago, en la raíz hay un solo haz vascular central. En CT y CL de pie del vástago de las dos especies los haces vasculares se observan muy similares o con la misma orientación, debido tal vez a que en las partes seccionadas de la planta había haces dispuestos horizontalmente (los que van a raíz o a otras partes del pie del vástago) y verticalmente (los que van hacia las hojas). Aunque los haces están separados, su estructura es reducida, los elementos conductores son traquéidas anulares o espirales.

La poca cantidad de esclerénquima es una característica que se relaciona con la elasticidad que deben tener las plantas para resistir la fuerza de la corriente que lleve el agua, el esclerénquima las hace flexibles y tal vez por esto sólo se presenta en forma anular y espiral. Podría ser también que el xilema se encuentre poco lignificado, como ocurre con las monocotiledóneas, para facilitar el movimiento de agua e iones entre los tejidos. A diferencia de otras hidrófitas sumergidas en donde el floema se encuentra más desarrollado que el xilema, en las Podostemáceas tratadas en este trabajo no se observó el floema. Es difícil de explicar la ausencia de elementos del floema en las especies estudiadas, tal vez algunas de las fibras que componen los haces vasculares llevan a cabo la función del floema, sin embargo, es necesario un estudio fisiológico del hecho.

Sculthorpe (1967), destaca un carácter con el cual estas plantas difieren del resto de las hidrófitas, que es la cantidad de sílice en los tejidos. El sílice les sirve como un sistema de protección contra el choque de rocas que arrastre la corriente, la desecación, así como contra la herbivoría, para lo cual estas angiospermas han desarrollado un sistema que les permite retener el sílice entre y sobre los tejidos (Arber, 1969., Cronquist, 1981., Metcalfe y Chalk, 1950., Subramanyan y Sreemadhavan, 1969). Kaufman *et al.* (1985) investigaron la estructura y función del sílice en gramíneas y postulan que los cuerpos de sílice deben actuar para facilitar la transmisión de luz del tejido epidermal hacia el mesófilo fotosintético por medio de un incremento en la cantidad y dispersión de luz, basados en esto proponen que los cuerpos de sílice que se depositan en las células epidérmicas funcionan como ventanas que facilitan el paso de luz. Tomando en cuenta la función anterior que se propuso para el sílice, podemos suponer que en las podostemáceas el sílice también actúa como una ventana que aumenta la transmisión y la dispersión de luz hacia los tejidos fotosintéticos y así mitiga la falta de radiación que ocurre en el agua.

Otra adaptación de este grupo de plantas al medio en que se desarrollan es la presencia de rizoides en la superficie inferior de las raíces y el pie del vástago. Con el mucílago que secretan se adhieren a las rocas u otros objetos sólidos como piedras y troncos de árboles y de esta forma evitan ser arrastradas por el agua. También, la forma aplastada del pie del vástago (tallo) y las raíces ayudan a la planta a no ser arrastrada por el agua, es como si aparentaran ser parte de la superficie de la roca, así no rompen el flujo laminar del agua y evitan el choque con la misma.

Sculthorpe (1967) coincide con Arber (1963) en señalar la estructura interna de las podostemáceas, muy similar a la de otras plantas sumergidas en la reducción del xilema, ausencia de estomas y la presencia de clorofila en la epidermis. La reducción en el sistema vascular se debe

a una disminución en el número y grado de lignificación en los elementos conductores del xilema y a la condensación de haces o elementos vasculares en un cilindro central. En algunas especies de *Ranunculus*, *Nymphaea* y *Pontederia*, se presentan haces vasculares distribuidos principalmente en tallos y pecíolos. En *Potamogeton* el sistema vascular se encuentra reducido a lagunas de xilema rodeadas por floema y endodermis. En especies de *Callitriche* el sistema vascular consta de elementos de xilema dispersos rodeados por floema, en estas y otras especies de acuáticas los engrosamientos secundarios del xilema son anulares y espirales (Sculthorpe, 1967). En los integrantes de la familia Podostemaceae se encuentra aún más simplificado el sistema vascular, ya que en la mayoría de las especies no se distingue el floema y el xilema se llega a encontrar, en algunos casos, constituido solo por fibras sin engrosamientos anulares ni espirales, además de que en estas nunca encontramos endodermis. Podemos decir que es la familia con la anatomía vascular más reducida dentro de las hidrófitas sumergidas.

La ausencia de estomas es una característica que comparten las podostemáceas con especies de acuáticas sumergidas de los géneros: *Elodea*, *Egeria*, *Enhalus*, *Halophylla*, *Thalassia*, *Vallisneria*, *Hydrostachys*, *Althenia*, *Cymodocea*, *Posidonia*, *Zosteria*, *Ceratophyllum*, *Isoetes* y *Potamogeton* entre otros (Sculthorpe, 1967).

La presencia de cloroplastos en la epidermis de hojas y tallos es característica de especies de los géneros *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Cymodocea*, *Posidonia* y *Zostera*, además de los integrantes de la familia Podostemaceae, pero en estos también se encuentran cloroplastos en la epidermis de la raíz (Sculthorpe, 1967).

Los caracteres que no comparten las plantas de este trabajo con el resto de las acuáticas, son la ausencia de espacios aéreos intercelulares y la presencia de cristales de sílice. En las acuáticas que presentan espacios intercelulares pueden encontrarse en gran cantidad formando

un poco más engrosadas, pero en mi trabajo no se diferenciaba el engrosamiento secundario en las paredes celulares de la raíz.

En las Podostemáceas Argentinas, Pontiroli (1955) hace notar la presencia de espacios aéreos en el género *Apinagia* lo que coincide con los géneros de este trabajo, así como también la ausencia de estomas, la epidermis con clorofila y los cuerpos de sílice en los tejidos periféricos. En lo que difieren *Marathrum* y *Vanroyenella*, es en la presencia de colénquima alrededor de los haces vasculares y cavidades secretoras en *Podostemum*, pelos en hojas en *Dicraea*, *Apinagia* y *Podostemum*.

Subramanyam y Sreemadhavan (1969) describen en la raíz de *Mniopsis saldanha* Warm. un sistema vascular con dos grupos de xilema conteniendo algunos vasos. No diferenciamos los grupos de xilema, solamente el haz vascular con xilema. En *Willisia selaginoides* (Bedd.) Warm los elementos traqueales los destacan con perforaciones, como fibras con terminaciones afiladas con placas oblicuas con una o más perforaciones. En las observaciones de los elementos de los haces vasculares no se encontraron las fibras descritas por Subramanyam. Otras características que destacan, son los pelos en la región ventral del pie del vástago que son los que mantienen a la planta adherida al sustrato, los elementos del xilema anulares y espirales, ausencia de elementos cribosos, células de pared delgada rodeando los vasos, cuerpos de sílice en tejidos periféricos, en todo esto coinciden *Marathrum* y *Vanroyenella*. Los autores también hacen notar los elementos secretores en *Wedellina*, *Podostemum*, *Mourera*, *Marathrum* y *Oenone* que son ausentes en nuestras especies.

Una diferencia que cabe destacar es que en las especies que aquí se trabajaron el haz vascular está constituido por elementos de xilema y fibras, en cambio, Engler (1930) señala el

xilema ausente y el haz vascular que consiste sólo de floema soportado por colénquima, características que encontró en dos especies del género *Apinagia* y en *Mniopsis saldanhana*.

Coincidimos con Schnell (1937) en los engrosamientos secundarios en forma anular y en espiral en los haces vasculares y en la presencia de lagunas o espacios aéreos intercelulares que describió en *Apinagia flexuosa* (Tul.) van Royen., *Marathrum capillaceum* (Pulle) van Royen., *Mourera flaviatilis* Aubl. y *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Sprengel.

La presencia de floema la confirmaron Romano y Dwylér (1971) en especies del género *Marathrum* y describieron los elementos del tubo criboso como placas cribosas. Estos elementos cribosos los encontraron solitarios o agrupados y ordenados de manera orbital alrededor de los elementos del xilema. En el caso de *Marathrum rubrum* y *Vanroyenella plumosa* no se observaron los elementos del floema, ni aun rodeando al xilema. Sólo se observaron células pequeñas rodeando el haz o fibras alargadas que son las que forman el haz vascular.

Los caracteres anatómicos de *Marathrum* y *Vanroyenella* coinciden con los de *Indotristicha ramosissima* (Wight.) van Royen determinados por Rutishauser (1991) que son los siguientes: el cilindro central vascular con traquéidas anulares y espirales, no se detectaron elementos del floema diferenciados, algunas células epidérmicas y subepidérmicas conteniendo sílice, el parénquima con gránulos de almidón ovalados y cloroplastos en la epidermis.

En especies argentinas de *Podostemum* Ancibor (1990) encontró ciertas características que son semejantes a las aquí encontradas para *Marathrum* y *Vanroyenella* como el haz vascular con poco xilema en el centro de la raíz, espacios aéreos intercelulares, idioblastos aislados silíceos, parénquima de paredes finas, gránulos de almidón, traquéidas anulares y espirales, rizoides, ausencia de estomas, emergencias y pelos. Los caracteres que no coinciden son los siguientes: células moldes, floema, placas cribosas, fibras gelatinosas y pocos cloroplastos en las hojas.

VIII.3. COMPARACIÓN DE PODOSTEMACEAE CON FAMILIAS

CERCANAS

De acuerdo a los estudios recientes de Les *et al.* (1997) la familia Podostemaceae se encuentra emparentada con la familia Hydrostachyaceae como taxa hermano y estas a su vez relativamente cercanas a las familias Crassulaceae y Halarogaceae. A continuación se presenta un cuadro con las características anatómicas de estas cuatro familias tomadas de Cronquist (1981).

CARÁCTER	PODOSTEMACEAE	HYDROSTACHYACEA	CRASSULACEAE	HALAROGACEAE
Sistema vascular	reducido	reducido	complejo	reducido
Estomas	ausentes	ausentes	presentes	ocasionales
Espacios aéreos	ausentes	presentes	presentes	presentes
Cristales de	silíce	oxalato de calcio	oxalato de calcio	oxalato de calcio

Cuadro 2. Comparación de Podostemaceae con familias cercanas.

De acuerdo al cuadro anterior, las familias que presentan mayor relación o que comparten caracteres semejantes son las tres familias de hábitat acuáticos: Podostemaceae, Hydrostachyaceae y Halarogaceae. Estas semejanzas son consecuencia de su afinidad por el ambiente acuático, no por esto debemos descartar la relación de estas familias con las crassuláceas, ya que también tiene miembros acuáticos que pueden ser los que mantengan relacionadas a estas familias. Mauritzon (1933) postuló una teoría en la cual propone que las podostemáceas se derivan de las crassuláceas

por una reducción en sus tejidos, basándose en el desarrollo de haustorios suspensores encontrados en ambas familias y en la embriología similar entre algunas crassuláceas acuáticas y podostemáceas.

VIII.4. CARACTERES ANATÓMICOS ÚTILES PARA LA TAXONOMÍA DE LA FAMILIA

La anatomía que se presenta en la familia Podostemaceae nos proporciona datos útiles que nos pueden ayudar a distinguirla de otras familias de angiospermas acuáticas. Los cristales de sílice y las células silíceas son de valor sistemático a nivel de género o especie, se utilizan en varios grupos de plantas como por ejemplo en las familias Rapateaceae, Musaceae, Palmae y Gramineae, para lo cual se toman en cuenta el tamaño, la forma y el número de los cuerpos de sílice o la disposición de células silíceas en la epidermis (Metcalf y Chalk, 1950).

Uno de los caracteres útiles y más notables en la Podostemáceas son los cristales de sílice, su disposición y forma en la planta, en las especies estudiadas se encuentran en formas alargadas dispuestos en la misma orientación que los haces vasculares o sobre la superficie de la planta, en otra especie que se revisó (*Tristicha trifaria*) los cristales presentaron forma estrellada y disposición muy diferente a la de las especies analizadas; con esto podríamos considerar la utilidad de los cristales especialmente en su forma y tamaño, sobre todo a nivel de género. Este carácter separa a las Podostemáceas de otras hidrófilas sumergidas (Arber, 1963), principalmente de la familia Hydrostachyaceae que es la única con la que comparte el hábitat, en esta familia los cristales que se depositan son de oxalato de calcio y no de sílice.

Otro carácter importante para separar esta familia del resto de las acuáticas, es la reducción o ausencia de espacios intercelulares aéreos y lagunas. Aunque en las especies de este trabajo se encontraron algunos espacios aéreos intercelulares, no son significativos en comparación con la cantidad y el tamaño de los espacios que se encuentran en otras plantas acuáticas.

La ausencia de espacios intercelulares aéreos es la característica anatómica más considerada por los autores que se han dedicado al estudio de las Podostemáceas como, por ejemplo, Arber (1963) las considera como un grupo "anómalo" entre las hidrófitas debido a este carácter y lo menciona como el más importante en la anatomía de la familia, el cual ayuda a separarlas del resto de plantas acuáticas.

A nivel de género podemos usar otros caracteres como los que se mencionaron en las comparaciones, cada género o especie mantiene ciertos caracteres que lo distinguen del resto, por ejemplo, la presencia o ausencia de floema, los elementos secretores o la disposición de los haces vasculares en las hojas.

IX. CONCLUSIONES

La anatomía de *Marathrum* y *Vanroyenella* presentó el patrón anatómico básico de las podostemáceas y reúne las características propias de las hidrófitas sumergidas, además de otras dos características que las distinguen que son los cuerpos de sílice y la reducción en los espacios intercelulares. Las diferencias anatómicas encontradas entre los dos géneros se deben a la diferente morfología que presentan, ya que coinciden en muchos otros aspectos.

La manera en que se encontraron y la forma como se depositan los cristales de sílice entre los tejidos de las plantas nos puede ayudar en la ubicación taxonómica del grupo, así como también la reducción de los espacios intercelulares.

Con este trabajo se contribuyó al desarrollo del estudio anatómico de las Podostemáceas mexicanas y se abrieron nuevas perspectivas para continuar con trabajos anatómicos o fisiológicos que ayuden a un mejor entendimiento de la familia.

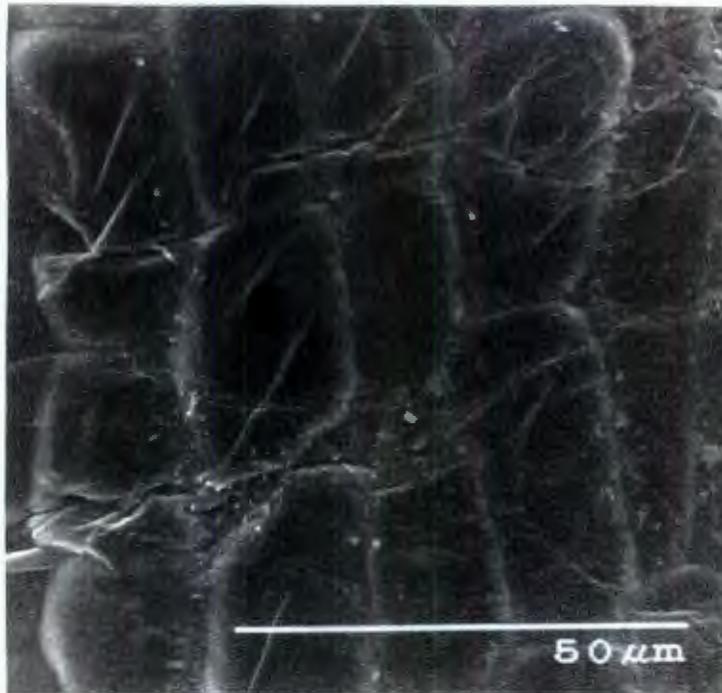


FIG. 4

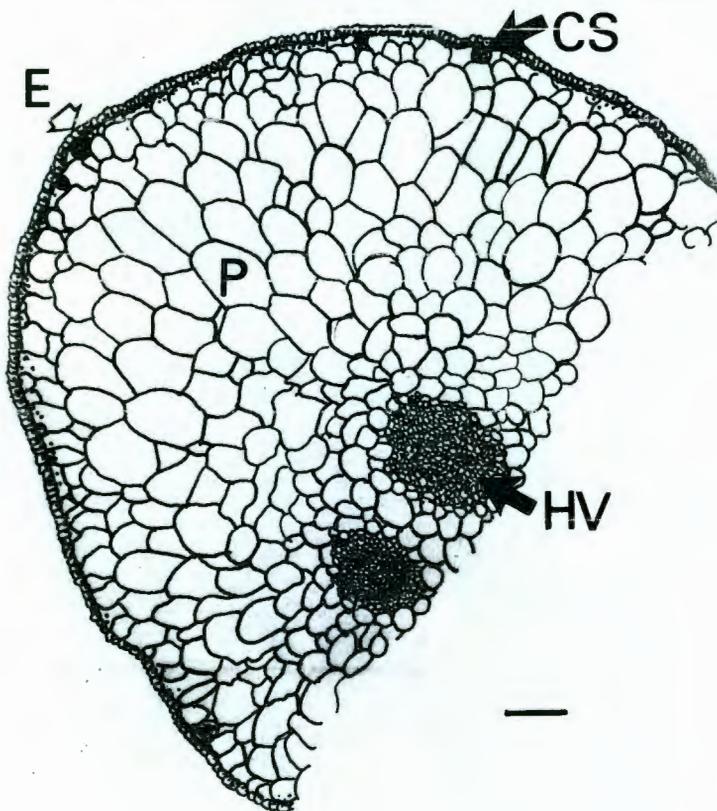


FIG. 5

Figuras 4 y 5. 4. Epidermis de hoja de *M. Rubrum* (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825) vista en MEB. 5. CT del pecíolo de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 100 μm . E. epidermis, P. parénquima, HV. haz vascular, CS. células con sílice.

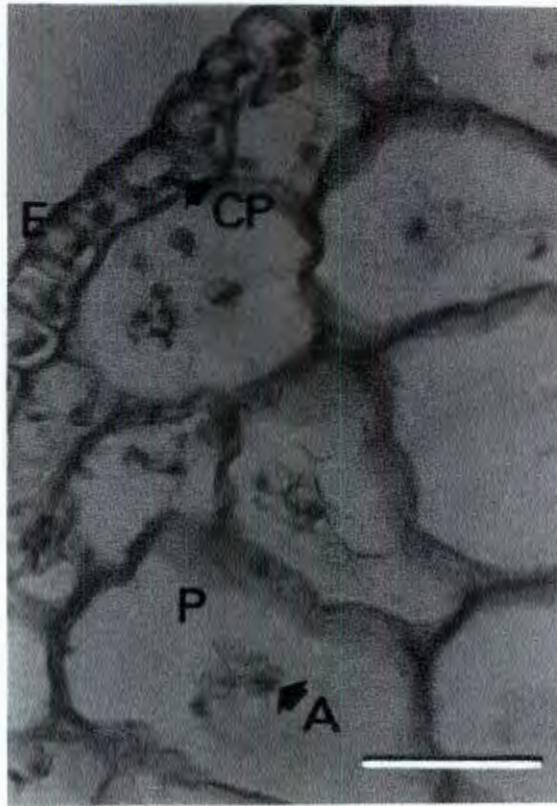


FIG. 6

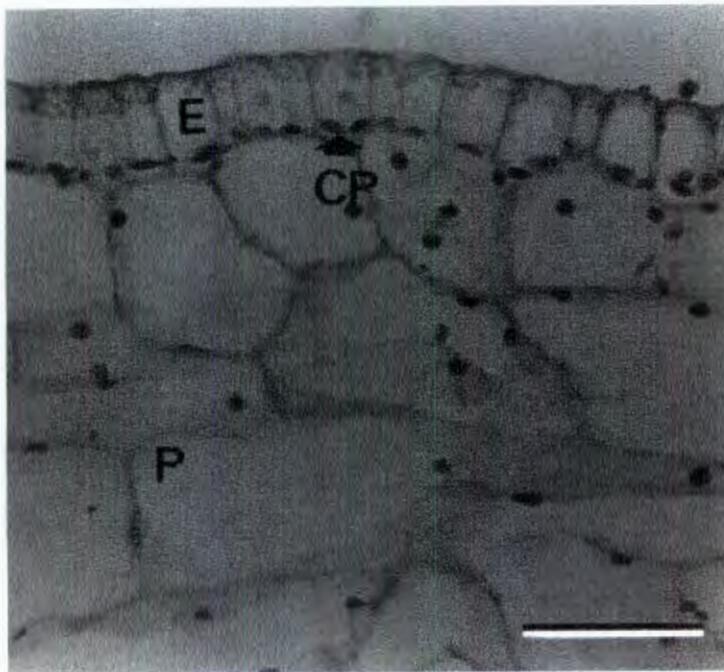


FIG. 7

Figuras 6 y 7. 6. CT de la epidermis del peciolo de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 50 μm . 7. CL de la epidermis y c3rtex del peciolo de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 50 μm . E. epidermis, P. par3nquima, A. almid3n, CP. cloroplastos.



FIG. 8

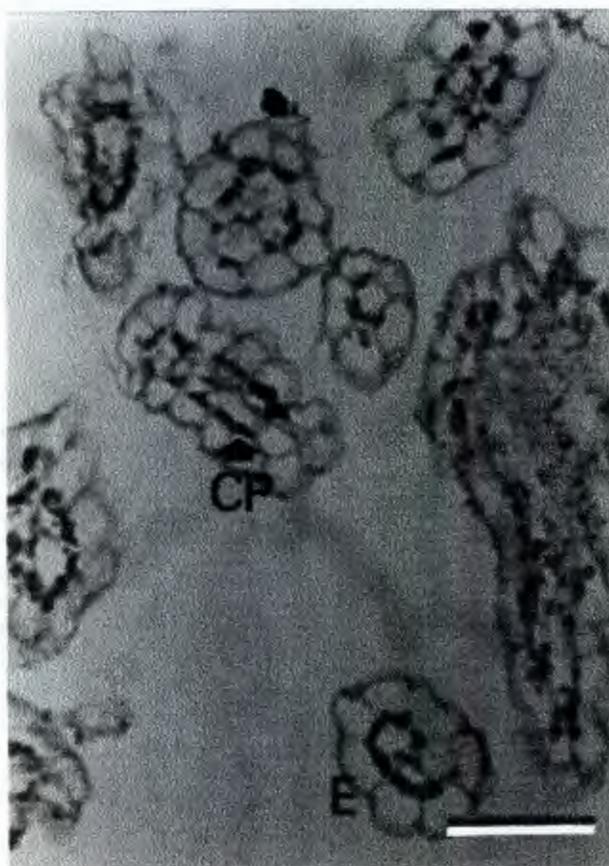


FIG. 9

Figuras 8 Y 9. 8. CL del pecíolo de *M. rubrum* (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825) escala 100 μ m. 9. CT de filamentos de la lámina de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 30 μ m. E. epidermis, HV. haz vascular, P. parénquima, CP. cloroplastos.

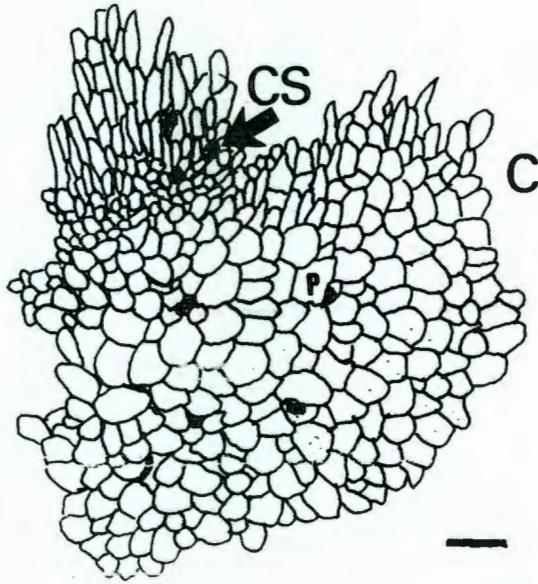


FIG. 10

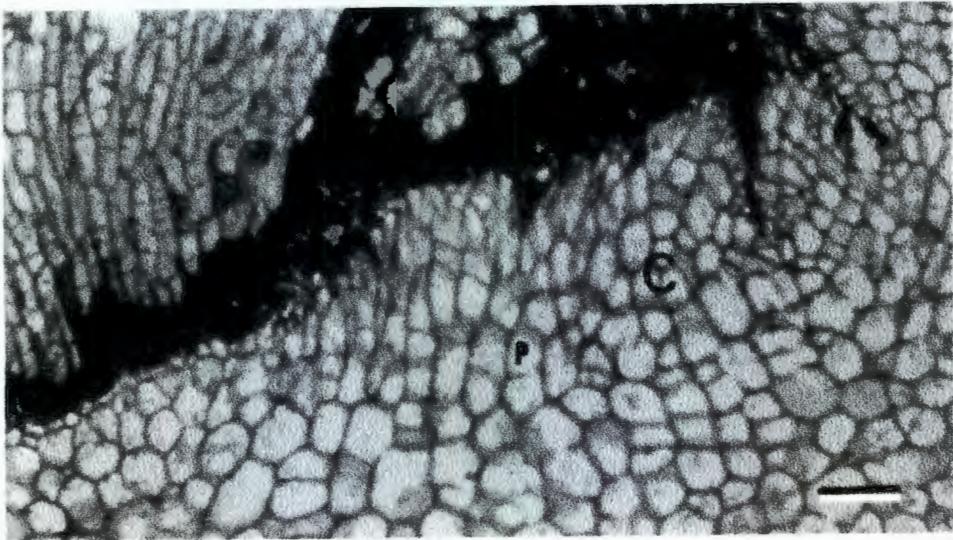


FIG. 11

Figuras 10 y 11. 10. CT del pie del vástago de *M. rubrum*. (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 100 μm . 11. CT del pie del vástago de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361 Novelo) escala 100 μm . C. córtex, Cs. células con sílice, P. parénquima.

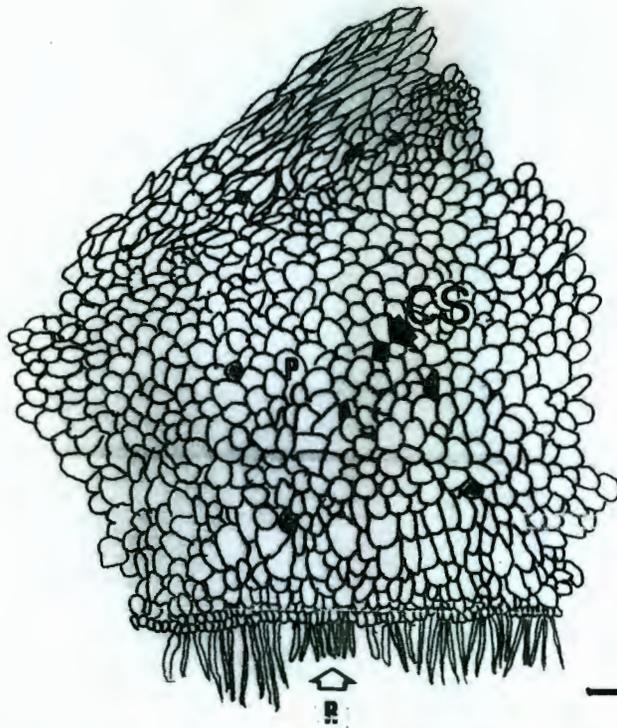


FIG. 12

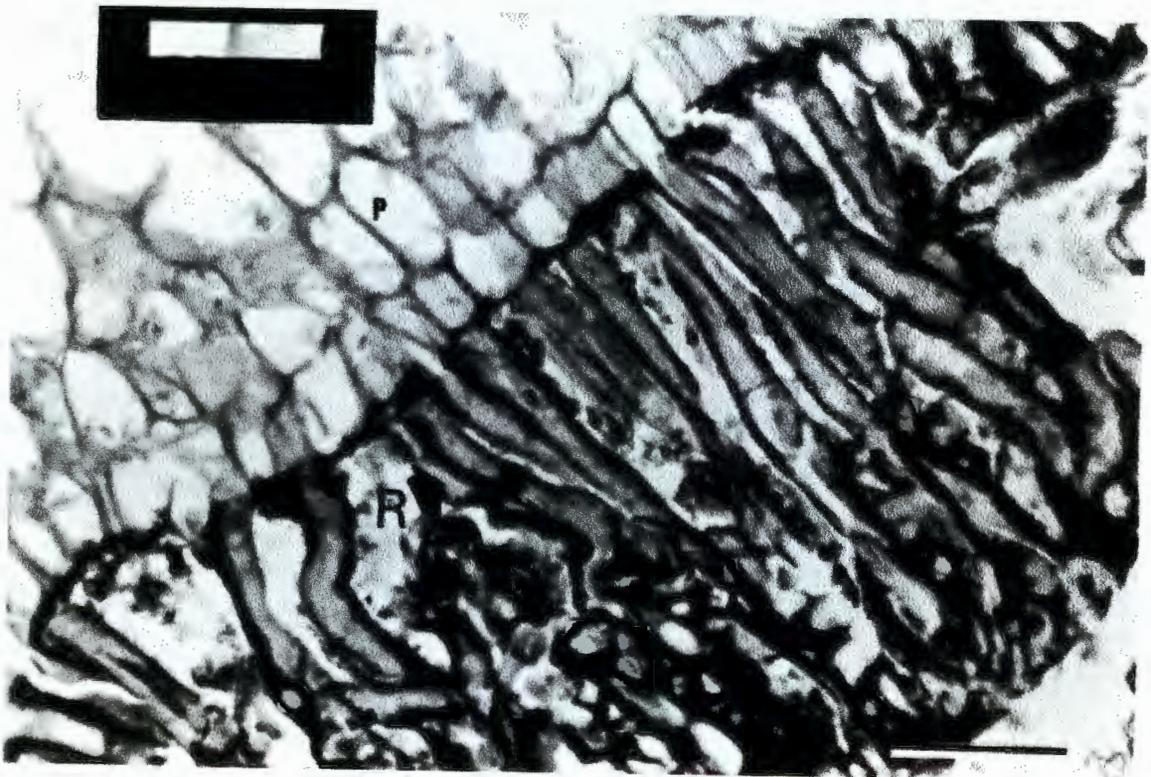


FIG. 13

Figuras 12 y 13. 12. CL del pie del vástago de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 100 μm . 13. CL del pie del vástago de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 50 μm . P. parénquima, CS. células con sílice, R. rizoides.



FIG. 14

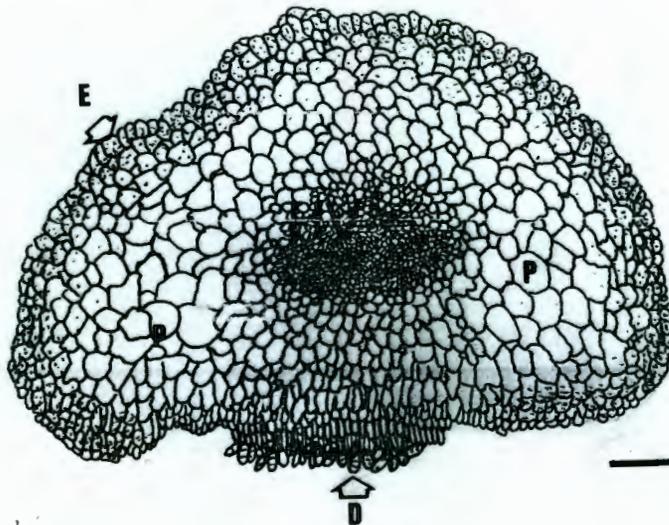


FIG. 15

Figuras 14 y 15. 14. CL del pie del vástago de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) , escala 100 μm . 15. CT de la raíz de *M. rubrum* (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825 Novelo) escala 100 μm . E. epidermis, P. parénquima, HV. haz vascular, R. rizoides, D. diatomeas.

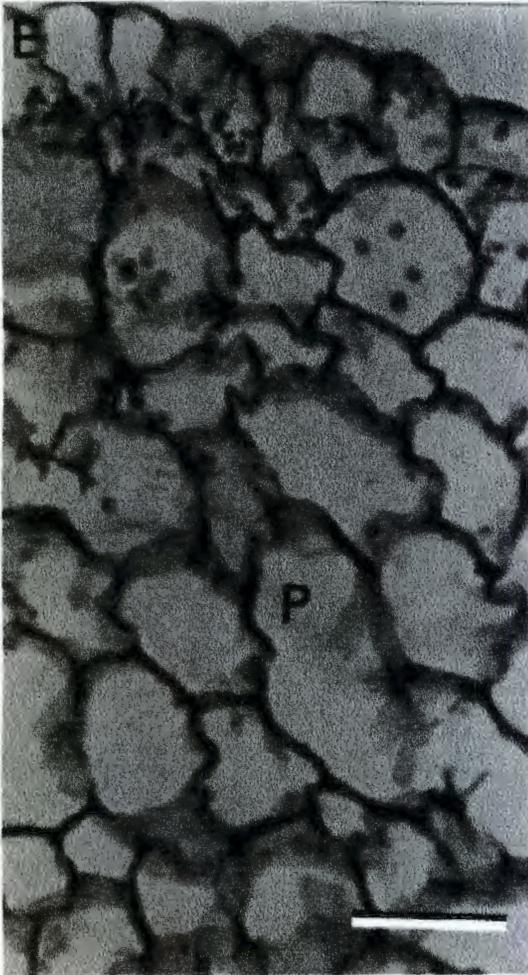


FIG. 16

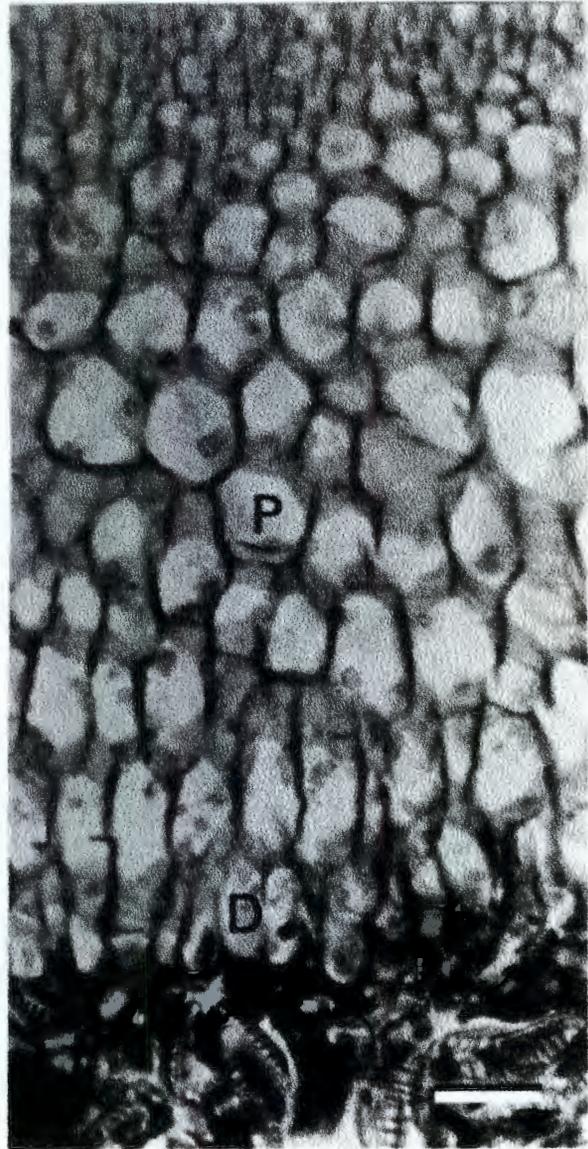


FIG. 17

Figuras 16 y 17. 16. CT del córtex de la raíz de *M. rubrum* (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825) escala 50 μm . 17. CT de la sección inferior de la raíz de *M. rubrum*. (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825) escala 50 μm . E. epidermis, P. parénquima, D. diatomeas.

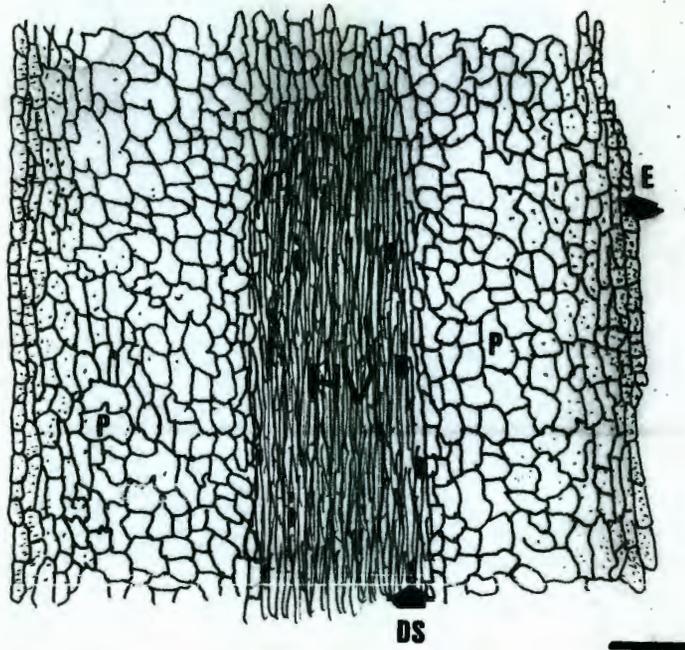


FIG. 18

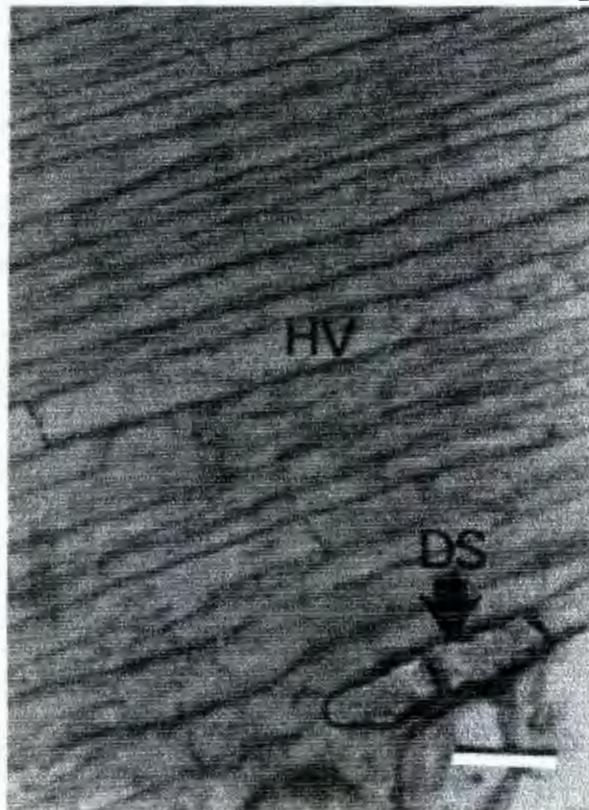


FIG. 19

Figuras 18 y 19. 18. CL de la raíz de *M. rubrum* (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825) escala 100 μm . 19. CL del haz vascular de la raíz de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 50 μm . E. epidermis, HV. haz vascular, DS. depósitos de sílice, P. parénquima.

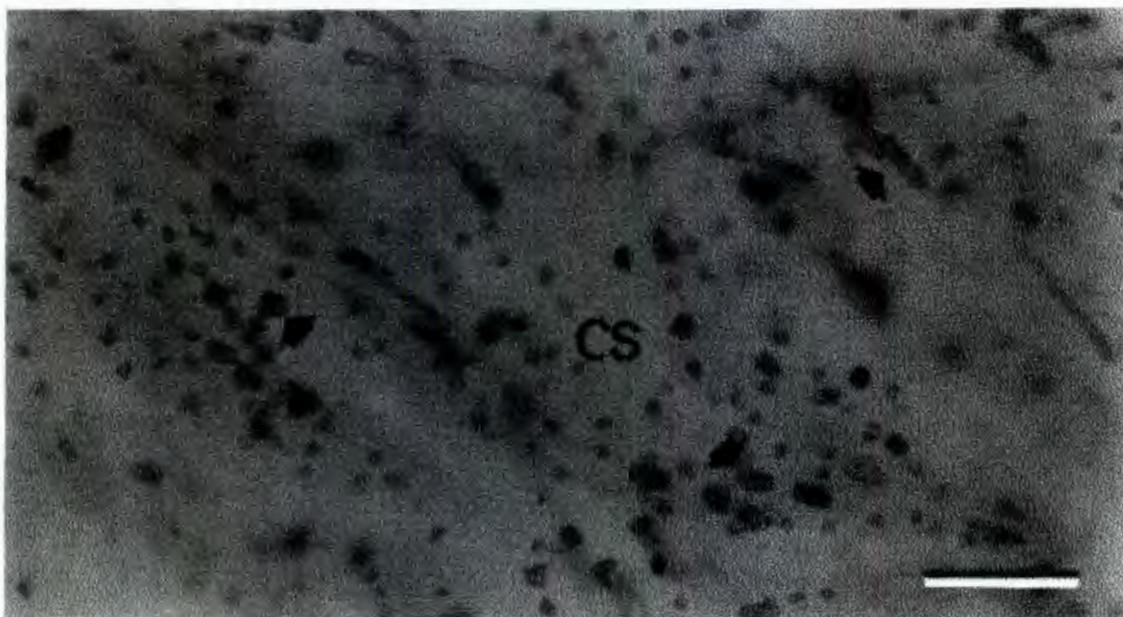


FIG. 20

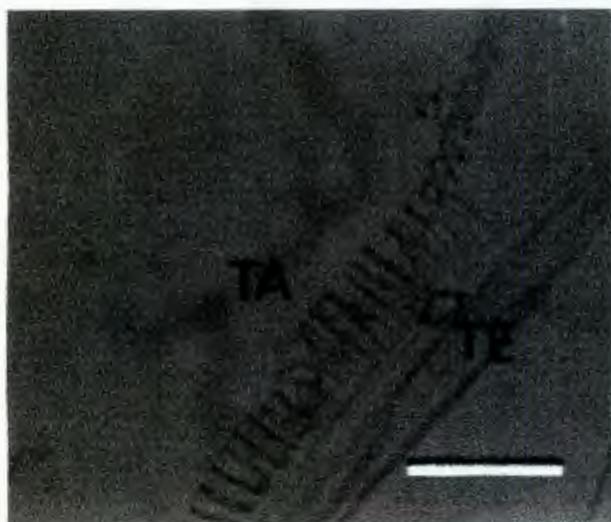


FIG. 21



FIG. 22

Figuras 20, 21 y 22. 20. Aclaramiento de hoja de *M. rubrum*. (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) escala 20 μm . 21. Macerado de *M. rubrum*. (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825) escala 50 μm . 22. Macerado de *M. rubrum*. (Novelo, Ramos, Oropeza, Murguía y García 1825 Novelo) escala 50 μm . CS. cristales de sílice, TA. traquéidas anulares, TE. traquéida espiral.

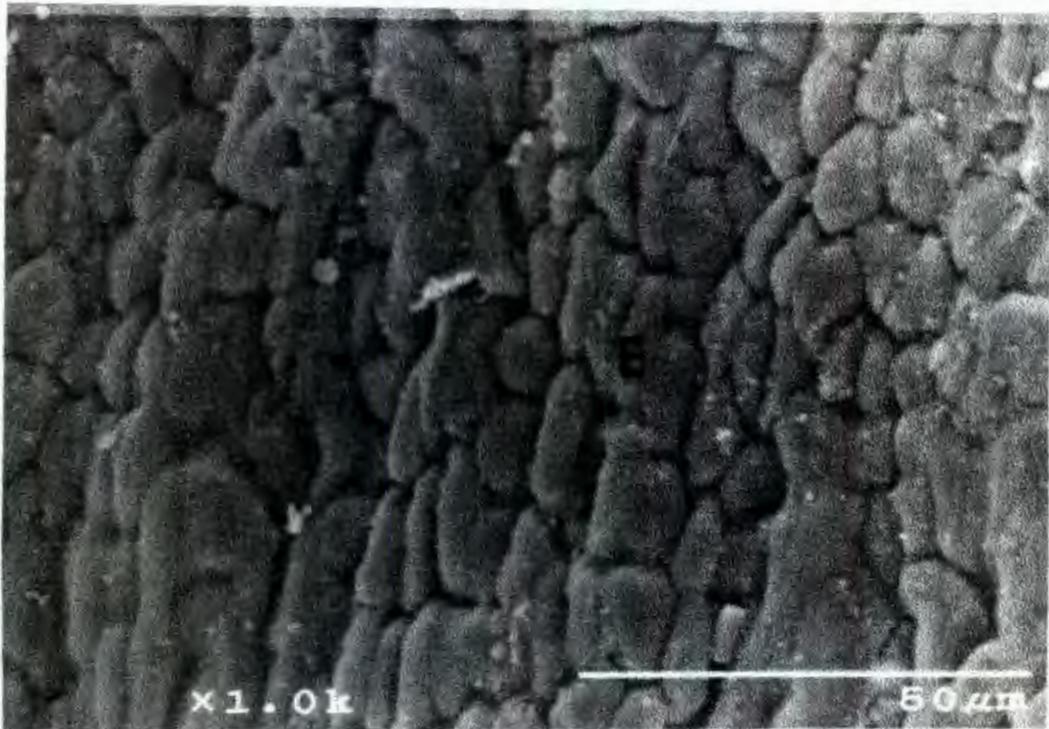


FIG. 23

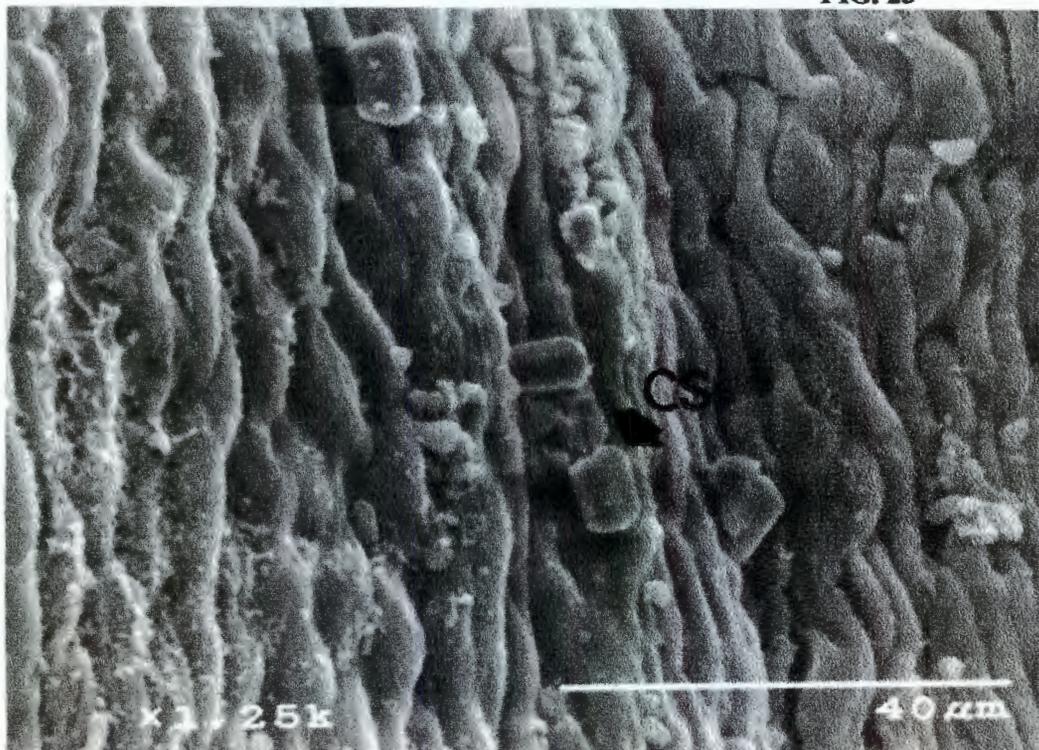


FIG. 24

Figuras 23 y 24. 23. Epidermis de la hoja de *V. plumosa* (Oropeza y Murgía s/n) vista en el MEB. 24. Cristales de sílice en epidermis de *V. plumosa* (Oropeza y Murgía s/n) vista en MEB. E. epidermis, CS. cristal de sílice.

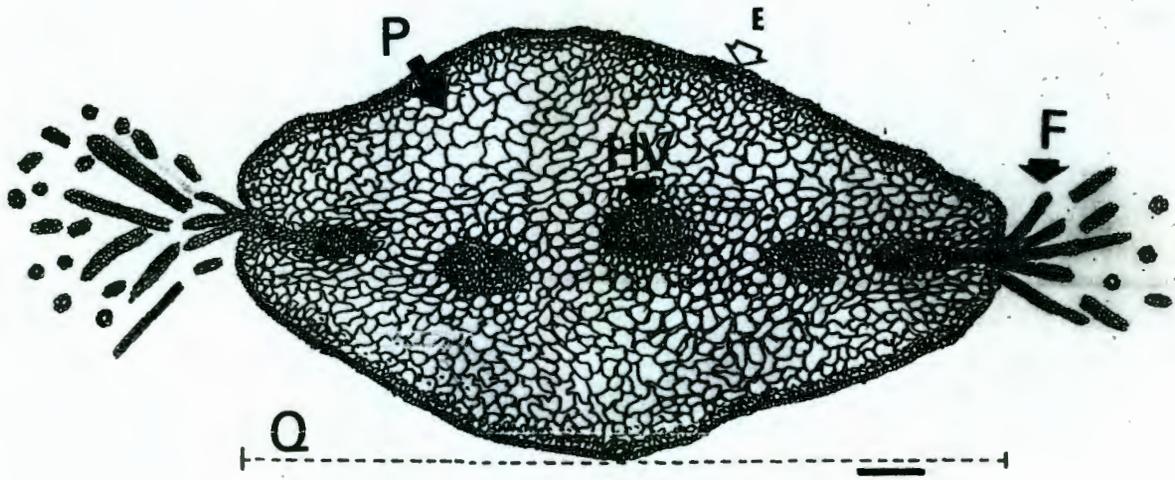


FIG. 25

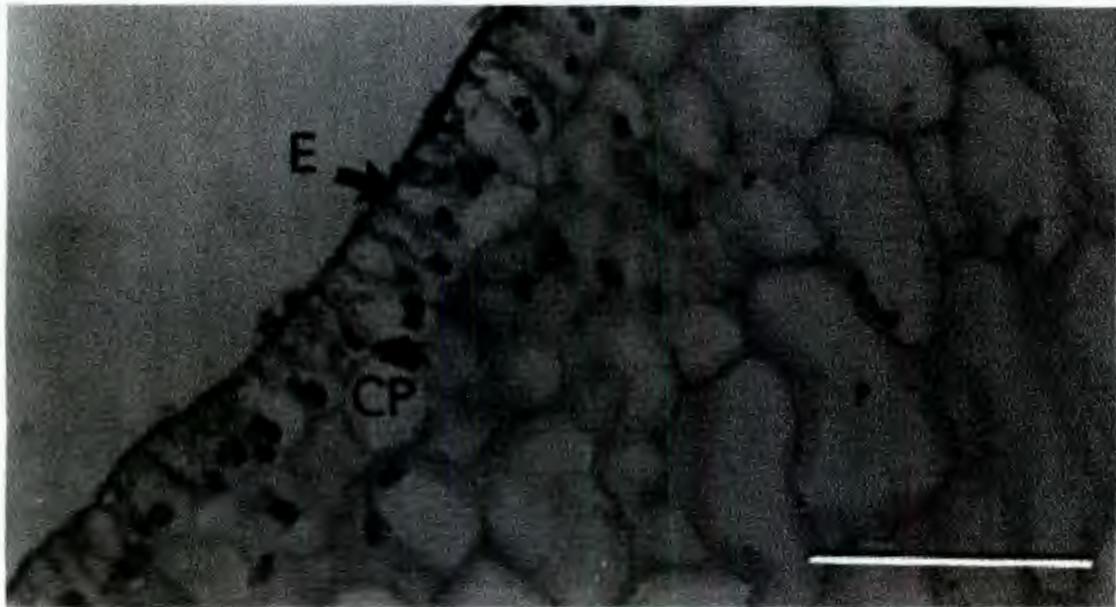


FIG. 26

Figuras 25 y 26. 25. CT de hoja de *V. plumosa*. (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 300 μm . 26. CT de la epidermis y cortex de la hoja de *V. plumosa*. (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 60 μm . E. epidermis, P. parénquima, HV. haz vascular, F. filamentos de la hoja, CP. cloroplastos, Q. raquis.

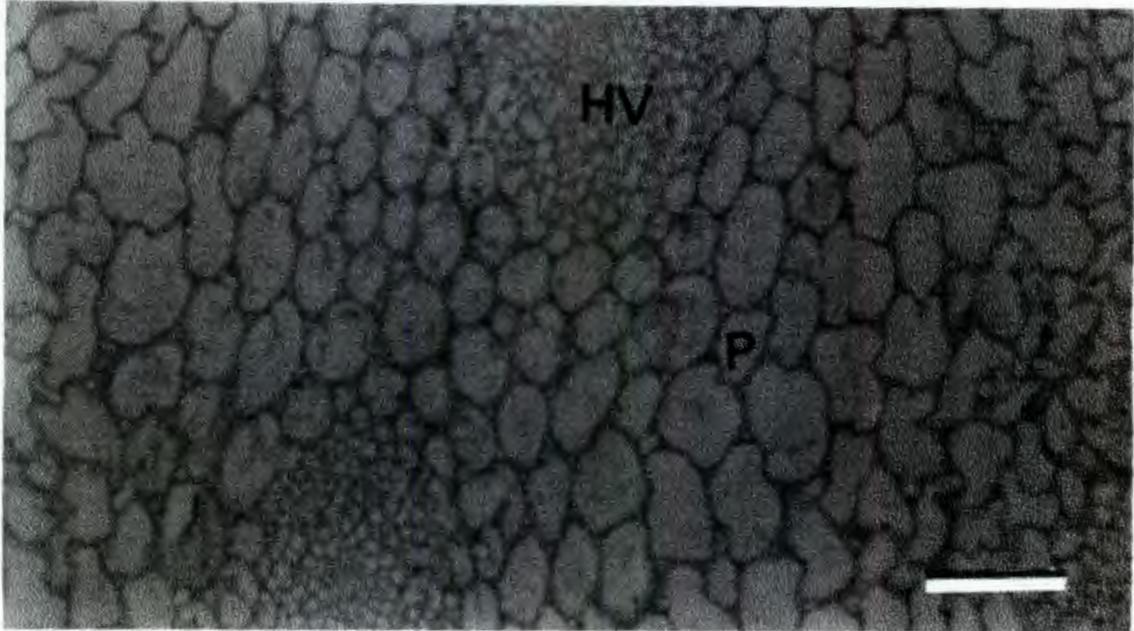


FIG. 27

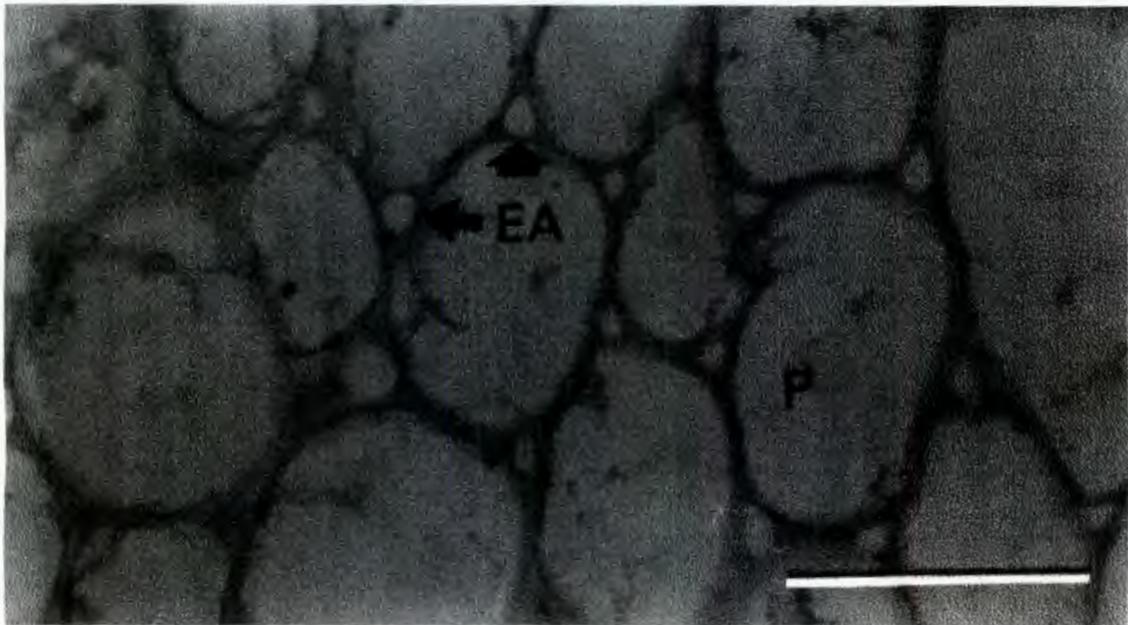


FIG. 28

Fig. 27 y 28. 27. CT del córtex y haces vasculares del raquis de la hoja de *V. plumosa*. (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 100 μm . 28. CT de parénquima con espacios intercelulares en el raquis de la hoja de *V. plumosa* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 100 μm . P. parénquima, HV. haz vascular, EA. espacios aéreos intercelulares.

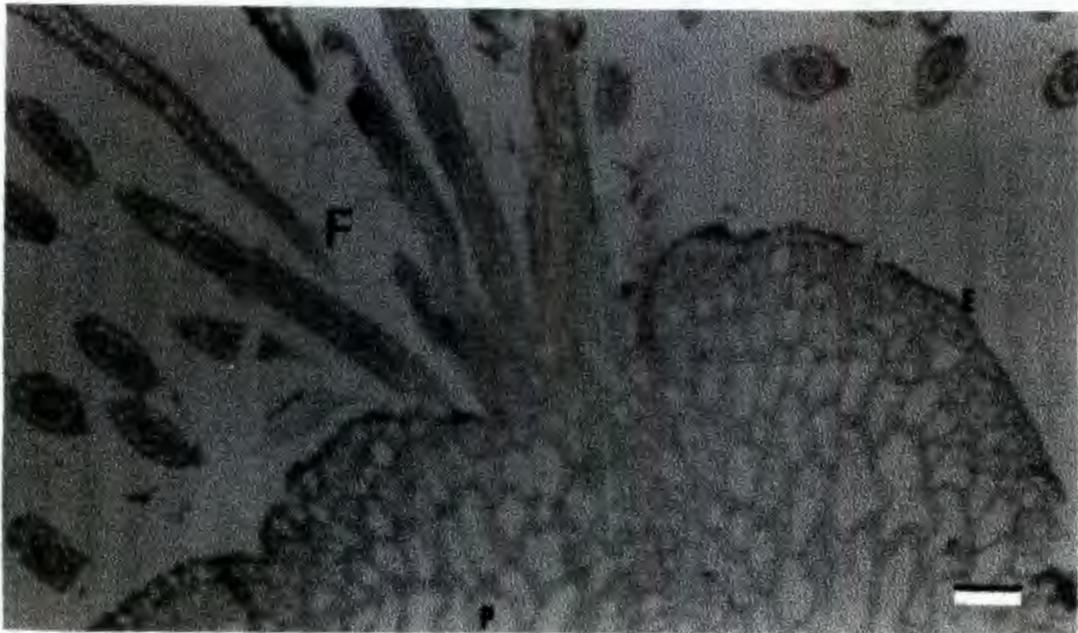


FIG. 29

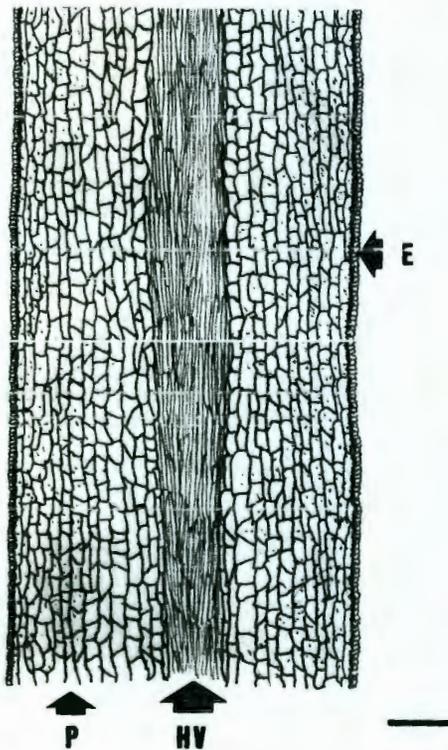


FIG. 30

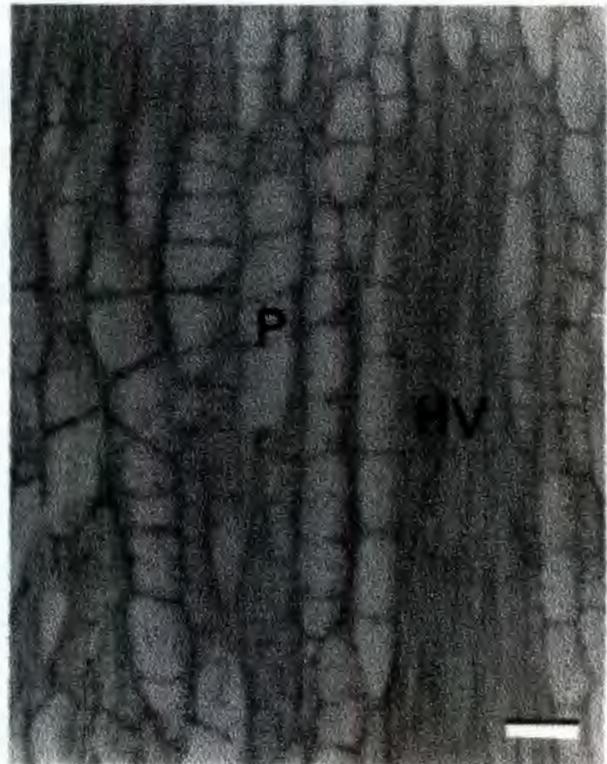


FIG. 31

Figuras 29, 30 y 31. 29. CT de hoja de *V. plumosa* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 60 μm . 30. CL de hoja de *V. plumosa* (Oropeza y Murgía s/n) escala 300 μm . 31. CL de los haces vasculares en hoja de *V. plumosa* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 60 μm . E. epidermis, P. parénquima, HV. haz vascular, F. filamentosos.

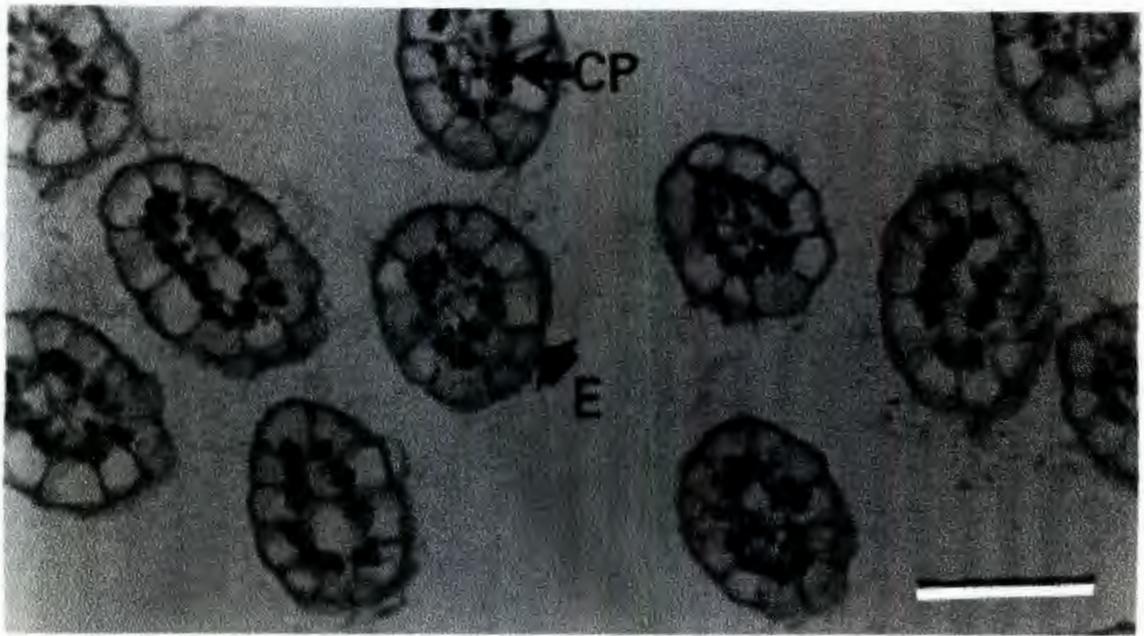


FIG. 32

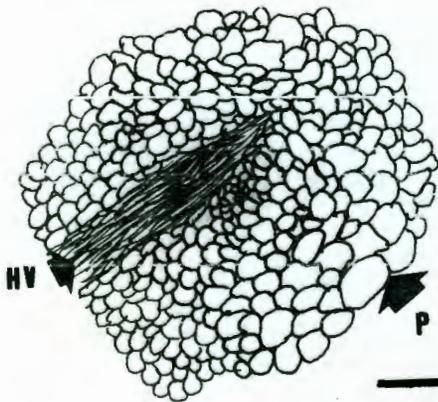


FIG. 33

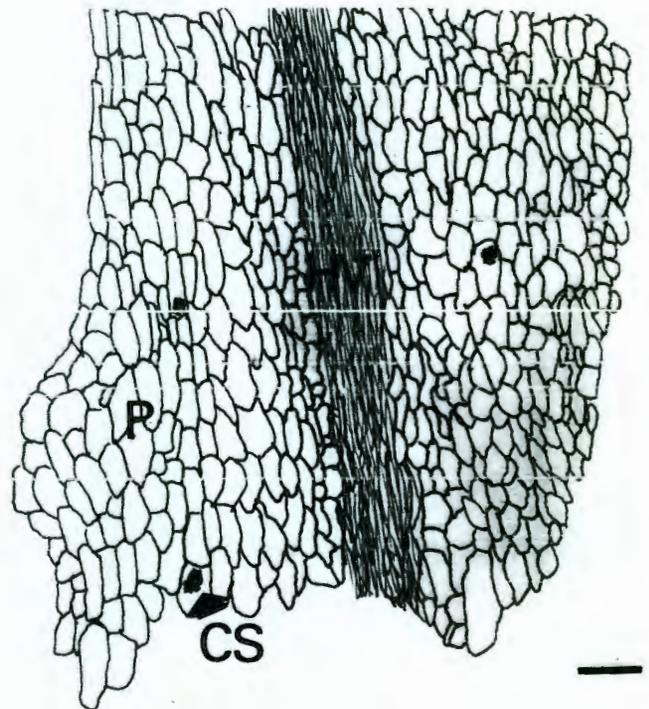


FIG. 34

Figuras 32, 33 y 34. 32. CT de los filamentos de la lámina de la hoja de *V. plumosa* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 50 μm . 33. CT del pie del vástago de *V. Plumosa* (Oropeza y Murgía s/n) escala 100 μm . 34. CL del pie del vástago de *V. plumosa* (Oropeza y Murgía s/n) escala 100 μm . E. epidermis, CP. cloroplastos, P. parénquima, HV. haz vascular, CS. células con sílice.

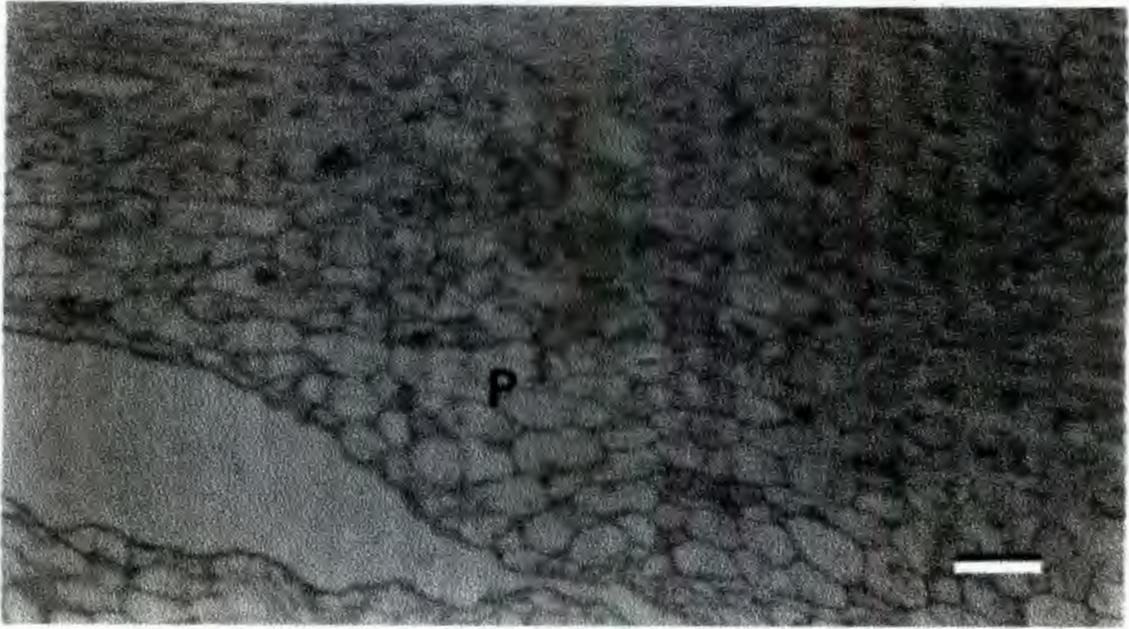


FIG. 35

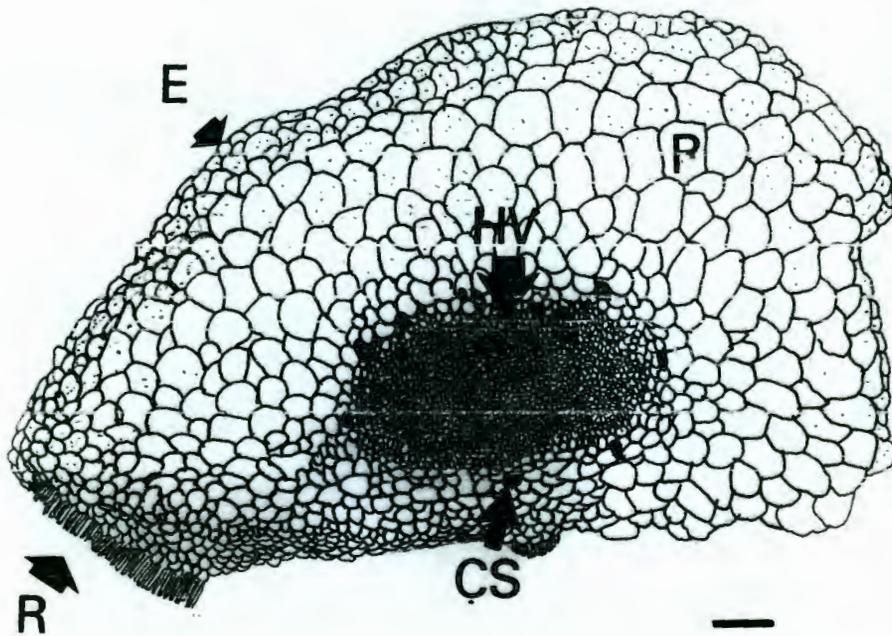


FIG. 36

Figuras 35 y 36. 35. CL del pie del vástago de *V. plumosa*. (Oropeza y Murgía s/n) escala 100 μm . 36. CT de la raíz de *V. plumosa* (Oropeza y Murgía s/n) escala 100 μm . E. epidermis, P. parénquima, HV. haz vascular, CS. células con sílice, R. rizoides.

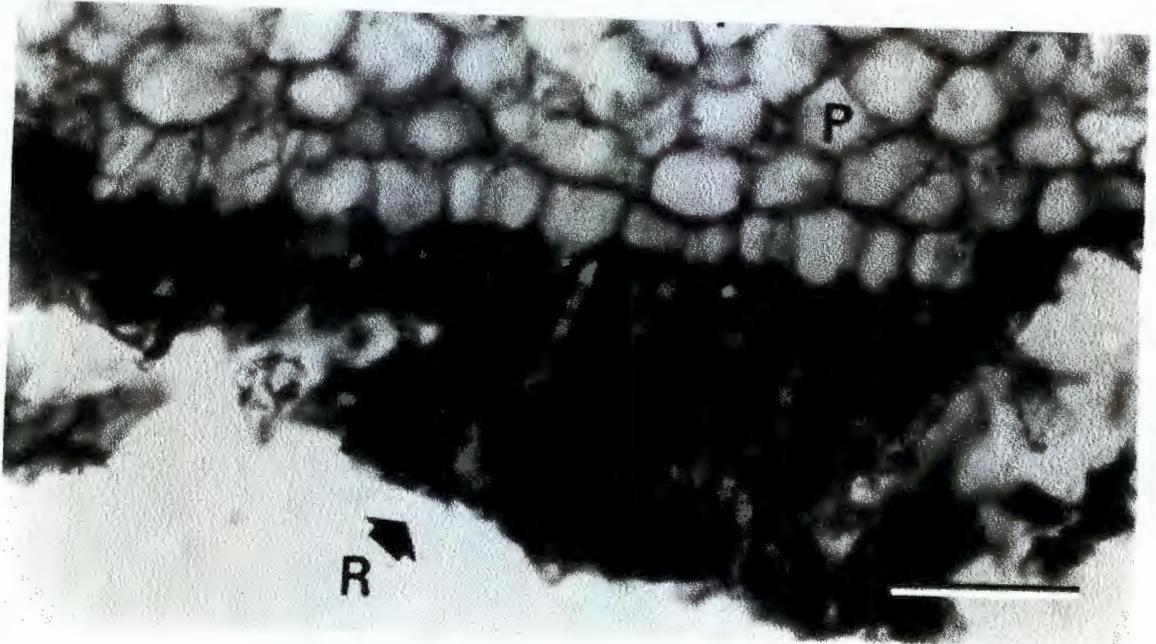


FIG. 37

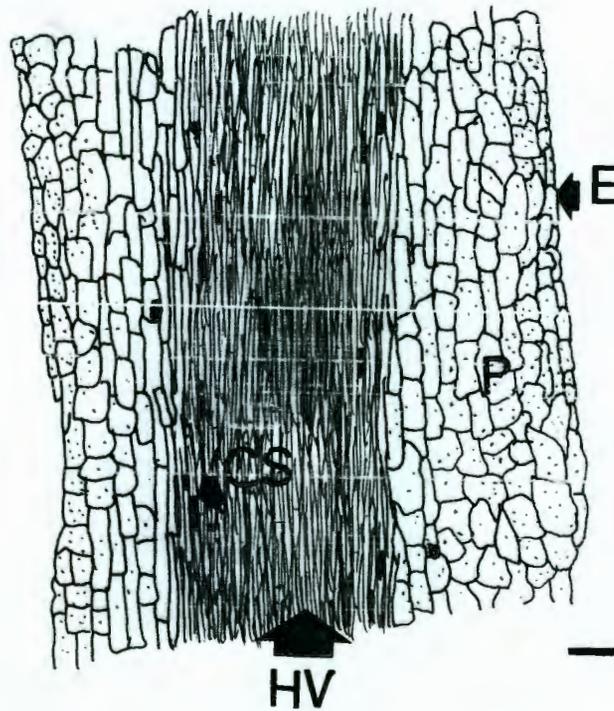


FIG. 38

Figuras 37 y 38. 37. CT de rizoides en la raíz de *V. plumosa*. (Oropeza y Murgía s/n) 50 μ m. 38. CL de la raíz de *V. plumosa* (Oropeza y Murgía s/n) escala 100 μ m. HV. haz vascular, C. córtex, P. parénquima, R. rizoides, CS. células con sílice.

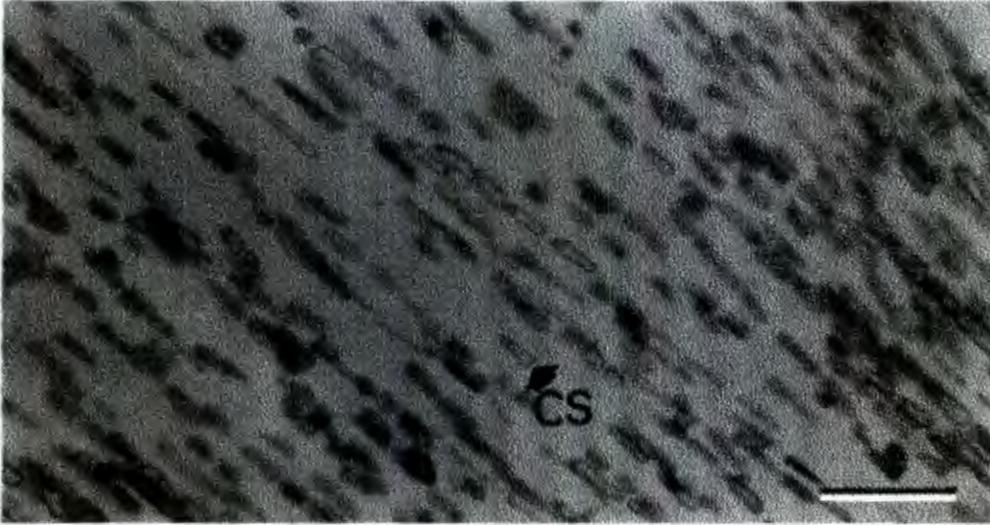


FIG. 39

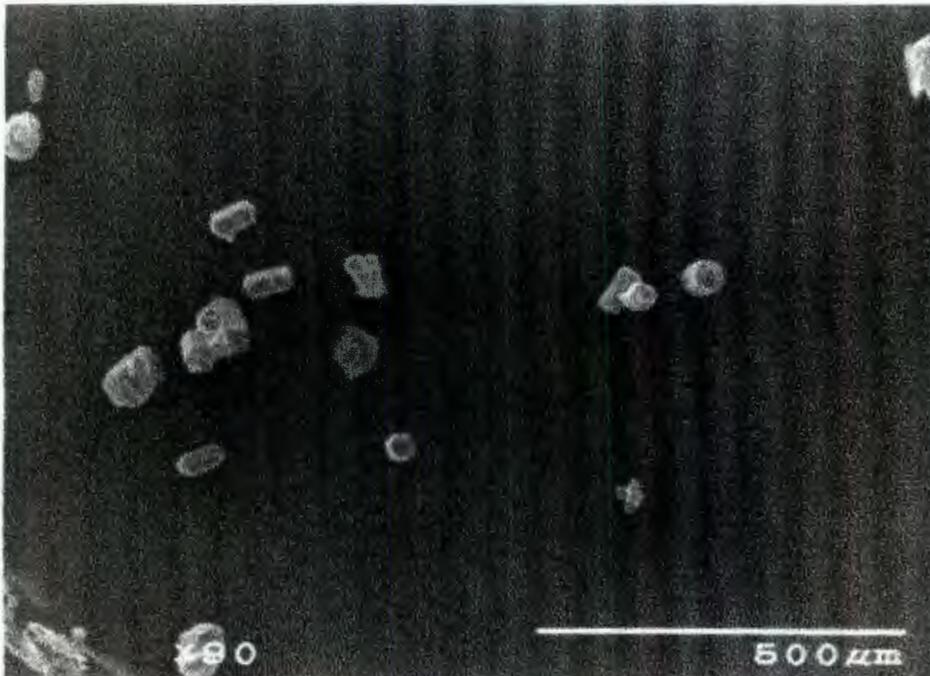


FIG. 40

Figuras 39 y 40. 39. Aclaramiento de hoja de *V. Plumosa*. (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) escala 20 μm . 40. Cristales de sílice de *M. rubrum* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1361) vistos en MEB. CS. cristales de sílice.



FIG. 41

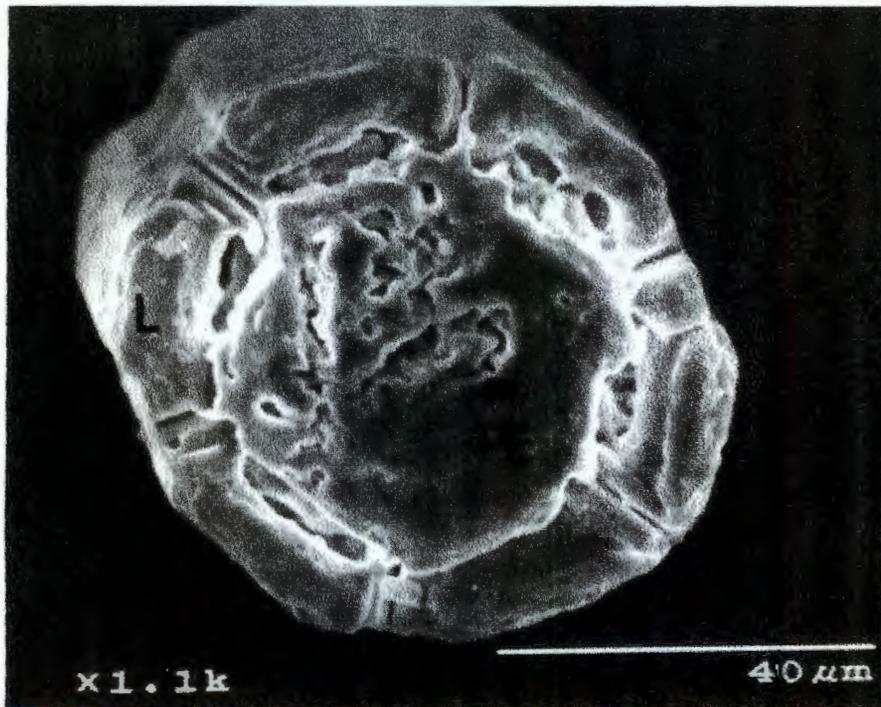


FIG. 42

Figuras 41 y 42. 41. Cristales de sílice de *V. plumosa* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) vistos en el MEB. 42. Corte transversal de un cristal de sílice visto en el MEB. L. cara lateral, PE. perforaciones.

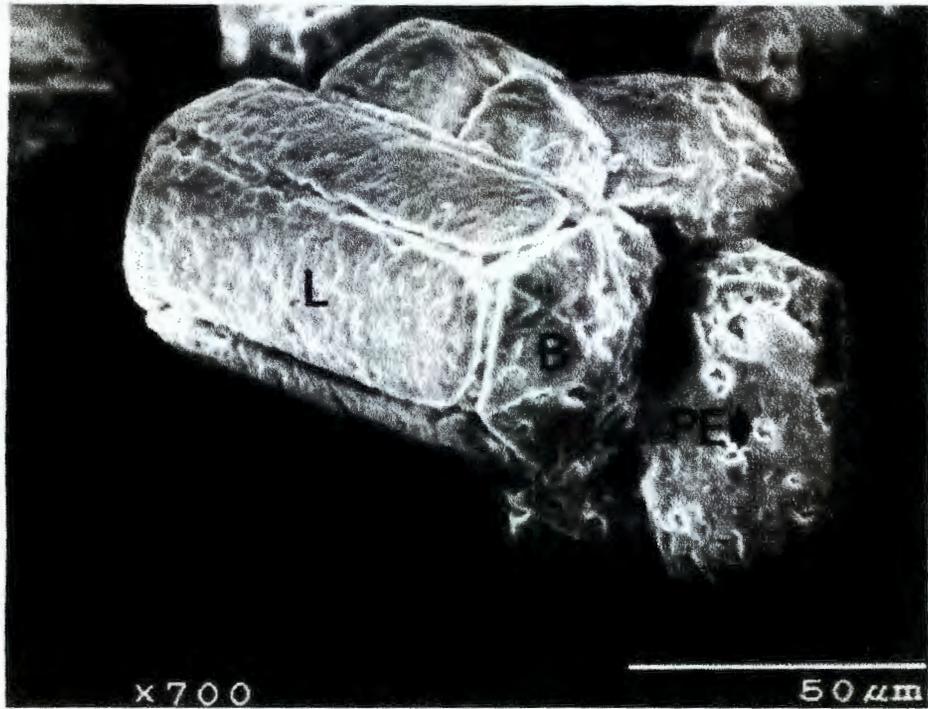


FIG. 43

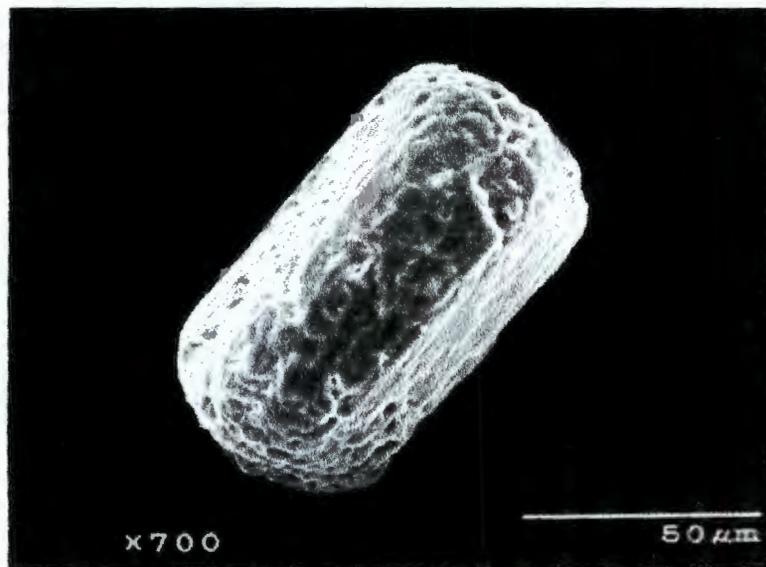


FIG. 44

Figuras 43 y 44. 43. Cristales de sílice de *V. plumosa* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) vistos en el MEB. 44. Vista superficial de un cristal de sílice *V. plumosa* (Novelo, Philbrick, Crow y Oropeza 1392) visto en el MEB. PE. perforaciones, B. base, L. cara lateral.

X. BIBLIOGRAFÍA

- Ancibor, E. 1990. Anatomía de las especies argentinas de *Podostemum* Michaux., (Podostemaceae). *Parodiana* 6 (1):31-47.
- Arber, A. 1963. Water Plants. Wheldon & Wesley, LTD. y Hafner Publishing Co. Codicote, Herts. New York, NY. 436 pp.
- Bell, A. 1991. Plant Form. An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Oxford University Press, Oxford, 354 pp.
- Cook, C.D.K. 1990. Aquatic Plant Book. SPB Academic Publishing, The Hague. 228 pp.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of clasificación of flowering plants. Columbia University press. London. 1262 pp.
- Dayanandan, P., P. B. Kaufman y C. I. Franklin. 1983. Detection of silica in plants. *Amer. J. Bot.* 70(7): 1079-1084.
- Engler, A. 1930. Podostemonaceae: In Engler and Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 18a:1-68.
- Esau, K. 1976. Anatomía Vegetal. Omega. Barcelona, España. 779 pp.
- Hammond, B. 1937. Development of *Podostemon ceratophyllum*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 64 : 17-36.
- Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. Mc Graw-Hill Book Co. Inc. N. York. 523 pp.

- Kaufman, P. B., P. Dayanandan, C. I. Franklin y Y. Takeoka. 1985. Structure and function of silica bodies in the epidermal system of grass shoots. *Ann. Of Botany*. 55:487-507.
- Les, D. H., C. T. Philbrick y A. Novelo R. 1997. The phylogenetic position of river-weeds (Podostemaceae): Insights from *rbcL* sequence data. *Aquatic Bot.* 57:5-28.
- Martínez, M. y L. G. Hernández. 1997. Manual de Prácticas de Laboratorio. Licenciatura en Biología. UAQ. Querétaro. México. 75 pp.
- Mauritzon, J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae and Saxifragaceae. Diss. Univ. Lund.
- Metcalfé, C. R. y L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Clarendon Press Oxford. 1500 pp.
- Novelo, R. A. y C. T. Philbrick. 1993^a. A new species of *Marathrum* (Podostemaceae) from Jalisco, México. *Novon* 3:456-458.
- _____ 1993^b. *Vanroyenella* : A new genus of Podostemaceae from Jalisco, México. *Sist. Bot.* 18:64-67.
- _____ 1997. Taxonomy of Mexican Podostemaceae. *Aquatic Botany*. 57: 275-303.
- Philbrick, C. T. y G. E. Crow. 1983. The distribution of *Podostemum ceratophyllum* Michx. (Podostemaceae). *Syst. Bot.* 9:166-174.
- _____ 1994. Seed germination of Mexican Podostemaceae. *Aquatic Botany*. 48:145-151.

- _____ 1995. New World Podostemaceae: ecological and evolutionary enigmas. *Brittonia* 47: 210-222.
- Pontioli, A. 1955. Podostemáceas Argentinas. *Bol. Soc. Arg. Bot.* VI. 1: 1-5.
- Postek, M. T., K. S. Howard., A. H. Jonhson., K. L. Mc Michael. 1980. Scanning electron microscopy. Lado. 305 pp.
- Romano, G. R. y J. D. Dwyler. 1971. A demonstration of phloem in the Podostemaceae. *Bull. Torrey Bot. Club.* 98 : 46-48.
- Rutishauser, R., A. Novelo., C. T. Philbrick. Inédito. Developmental morphology of Mexican Podostemeceae: *Marathrum* and *Vanroyenella*.
- Rutishauser, R. y K. A. Huber. 1991. The developmental morphology of *Indotristica ramosissima* (Podostemaceae, Tristichoideae). *Pl. Syst. Evol.* 178 : 195-223.
- Sanderson, J. B. 1994. Biological Microtechnique. Bios Scientific Publishers Limited. Oxford, UK. 224 pp.
- Sculthorpe, C. D. 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. St Martin's Press. N.Y. 610 pp.
- Subramanyam, K. C. P. Sreemadhavan. 1969. A Cunspectus of Families Podostemaceae and Tristichaceae. *Bull. Bot. Surv., India.* Vol. II. 161-168.
- Schnell, R. 1967. Études sur l'anatomie et la morphologie des Podostémecées. *Candollea* 22 (2) : 157-272.

Uedal, K., T. Hanyuda., A. Nakano., T. Shluchi., A. Seo., H. Okubo y M. Hotta. 1997.

Molecular Phylogenetic Position of Podostemaceae, a Marvelous Aquatic lowering Plant Family. J. Plant Res. 110 :87-92.

Willis, J. C. 1914. A new natural family of flowering plants: Tristichaceae. J. Linn. Soc., Bot. 43:49-54.