



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Correlación morfo-anatómica durante el
desarrollo floral de *Marathrum rubrum*
(Podostemaceae)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A
P R E S E N T A
DIANA GUZMÁN MERODIO



DIRECTORA DE TESIS: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

<p>1. Datos del alumno Guzmán Merodio Diana 5515 87 17 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 097112785</p>
<p>2. Datos del tutor Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán</p>
<p>3. Datos del sinodal 1 Dra. Margarita Collazo Ortega</p>
<p>4. Datos del sinodal 2 M. en C. Rosenda Margarita Ponce Salazar</p>
<p>5. Datos del sinodal 3 M. en C. María de Lourdes López Curto</p>
<p>6. Datos del sinodal 4 M. en C. Karina Jiménez Durán</p>
<p>Datos del trabajo escrito Correlación morfo-anatómica durante el desarrollo floral de <i>Marathrum rubrum</i>, (Podostemaceae) 71 p 2006</p>

Esta tesis se realizó en el Laboratorio de Desarrollo en Plantas, FC-UNAM, con el apoyo del Proyecto PAPIIT IN-215303 de la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA)

AGRADECIMIENTOS

Al jurado revisor por el tiempo dedicado a esta tesis y por sus valiosos consejos y comentarios: Dra. Judith Márquez Guzmán, Dra. Margarita Collazo Ortega, M. en C. R. Margarita Ponce Salazar, M. en C. María de Lourdes López Curto y M. en C. Karina Jiménez Durán

A la Dra. Judith Márquez por ser excelente maestra y asesora, enseñando con amor y dedicación el interesante mundo de la botánica, reforzando el gusto de una gran cantidad de alumnos por la Biología y la Botánica. Por haber hecho crecer en mí a lo largo de los años no sólo el amor al mundo vegetal sino disciplina, responsabilidad y dedicación; y por impartir la mejor clase que he cursado.

A la Dra. Margarita Collazo por su invaluable apoyo en el campo; por sus consejos, porque mediante su crítica en presentaciones y manuscritos los trabajos llevados a cabo son de mayor calidad y por su importante ayuda en el laboratorio.

Al Dr. L. Alejandro Novelo Retana (†), quien nos introdujo al mundo de las Podostemáceas, compartiendo sus conocimientos sobre la familia. Por haber estado siempre presente y haber sido un gran apoyo para la elaboración de esta tesis. Por sus valiosos consejos y las colaboraciones que tuvieron lugar.

Al M. en C. Alejandro Martínez Mena y a la Biol Ana Isabel Bieler Antolín del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias por el tiempo y apoyo técnico dedicados en tomar las fotomicrografías para esta tesis.

A la M. en C. Lourdes López Curto, al Dr. Ricardo Wong, a la Dra. Sonia Vázquez Santana, a la Dra. Clara Esquivel, a la M. en C. Karina Jiménez Durán, a la Biol. Odeth Montero Alfaro y a la Biol. Mónica Karina Pérez Pacheco por toda la ayuda brindada para las técnicas utilizadas en esta tesis.

Al Biol. Raúl Luna Ramos por su invaluable ayuda en el campo y en laboratorio, por revisar este manuscrito y por la ayuda brindada para para la formación del presente trabajo.

Al Dr. Manuel Uribe por una excelente clase y por haberme enseñado a confiar en mí misma y adquirir confianza para exponer. Al Dr. Zenón Cano Santana, ya que su excelente clase me dejó marcada. A mis demás maestros, por compartir su conocimiento y ser piezas fundamentales para el desarrollo de la Biología en el país. Al Dr. Rodolfo Salas Lizana por sus clases excelentes y divertidas.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias.

A todo el laboratorio de Desarrollo en Plantas.

En memoria del Dr. L. Alejandro Novelo Retana

A mis papás por haber creído siempre en mí, por apoyar mis decisiones y haberme brindado una educación inigualable, tanto esolar como sentimental. Por ser mi sostén; por el amor y la paciencia que me han brindado hasta hoy. Para mis papás, me faltan las palabras. ¡Gracias!.

A Judith porque independientemente de ser mi asesora es mi mamá académica; por el interés que ha mostrado desde que fue mi maestra de Plantas II hasta el día de hoy. Por sus valiosos consejos académicos y personales. Por regresarme al camino cuando me he descarriado, por su cariño y la confianza, por ser un ejemplo como maestra, asesora de tesis y persona. Por ser una de las personas de las que más aprendo en la vida, a las que más admiro y a las que más quiero; para Judith también me faltan las palabras, pero esta tesis ¡va por ti!. ¡Gracias!.

A David, por el apoyo que me dio durante la realización de esta tesis y casi tres años de carrera. Por todo el amor que me diste y el interés constante en mi desempeño académico; por la ayuda en un sinnúmero de materias y en esta tesis (en la estadística y demás matemáticas, en la formación, imágenes, etc). Por haber sido mi luz, llevándome a ser mejor cada día y por haberme brindado estabilidad a lo largo de estos años, por enseñarme a ser más tolerante y creer en el amor. ¡Te amo, chiks!.

A Raúl, que si tuviera que escribir todo lo que agradezco jamás terminaría. Por ser el mejor amigo con el que se puede contar, por todo tu apoyo, por las interminables noches de desvelo estudiando, por tu ayuda en esta tesis desde el campo hasta la formación; por haber estado conmigo en los momentos más felices y también en los más angustiantes. Por todo el cariño y el apoyo brindado... ¡Te quiero mucho! ¡Gracias!.

A Mariel, la mejor amiga con la que se puede contar. Por la feliz convivencia durante una muy buena parte de la carrera, por los momentos felices y muy tristes; siempre juntas. Por ser mi confidente, mi cómplice y mi mejor amiga. Por jalarme las orejas cuando lo merezco y haber estado detrás de mí en esta tesis. ¡Te quiero mucho, pequeña!.

A Cristina, mi hermanita. Porque desde pequeña has sido mi ejemplo y mi adoración. Por tus consejos, tu preocupación y tu interés por mí. Por consentirme tanto y siempre estar pendiente. Por todas las cosas que hemos vivido y sobre todo, por darme un lugar tan importante en tu vida y corazón. ¡Te quiero de aquí al cielo!. A Ismael por ser una excelente persona, por ser el mejor “cuñado” desde hace ya muchos años y por todo el cariño. A Mateo porque desde antes de nacer fue una estrella que iluminó nuestras vidas y hoy es un motor para salir adelante y asumir una posición de ejemplo, ¡te quiero mucho!. ¡Gracias!..

A Chucho (mi hermanito Chuchito) por habernos divertido desde pequeños y peleado una infinidad de veces para querernos más y ser más tolerantes y maduros. Por aquellos tiempos, en los que nos divertíamos tanto jugando fútbol y tochito... Por haberme solapado una cantidad infinita de tonterías y ayudarme cuando te he necesitado. Sin duda, por un viaje en coche a Houston, ¿verdad? Donde en 36 horas aprendimos mucho más que en muchos años el uno del otro. ¡Te adoro y lo sabes!.

A Uli por ser la tía más maravillosa del mundo, por el amor y palabras bien bonitas (que recuerdo desde pequeña), por ser crítica pero consentidora, por tantos años en los que sólo puedo decir que eres un pilar fundamental en mi vida. A Chucho (Grande) por el amor que me ha brindado desde que tengo memoria, por ser objetivo y sincero, por estar siempre pendiente de mí e interesarse por mi carrera, siempre preguntando, siempre al tanto. ¡Gracias! ¡Los adoro!.

A Mague por ser mi maestra y amiga; por toda la confianza que ha depositado en mí, por estar al tanto de mis avances académicos y personales, por los jalones de oreja cuando me descarrio; por hacer de la convivencia en el campo y en el laboratorio un momento de gozo. ¡Gracias!.

A José por todo lo que vivimos durante la carrera; por seis años de amistad en los que hemos pasado de todo. Gracias por esta amistad cursi y extraña que “está más allá del bien y del mal”. Gracias por todo el apoyo, sobre todo a últimas fechas. Gracias a Adriana, Alan, Fabiola y Ricardo por estos años de amistad, por el cariño y apoyo, ¿saben?... ¡la del 81 es la mejor cosecha! ¡Salud!

A Gil por ser mi confidente, por ser el mejor consejero y por todo el cariño y apoyo que ha mostrado desde hace tantísimos años. Tu amistad es invaluable, ¡gracias!. A Huitzi por todos estos años, por la amistad y el cariño. ¡Gracias!. A ambos por la infinita diversión cuando los Demiurgos... je je je je. ¡Muchas gracias!.

A Sandra por ser como es; por la relación que tenemos, sólida aunque nos encontremos lejos, por lo que hemos vivido y por siempre seguir siendo amigas, a través del tiempo y los conflictos que han surgido. Por el cariño y la dedicación, por tu interés y la gran amistad, ¡gracias! ¡te quiero!. A Esther y Enrique por su paciencia y cariño, por consentirme y siempre estar al tanto, por su preocupación y por una infinidad de cosas, ¡gracias!, ¡los quiero!. A María Elena por sus consejos e interés, por las diferentes etapas que hemos superado, por el cariño y sobre todo, por la amistad. Por ser como eres y sobre todo, lo que eres para mí, ¡te quiero mucho! ¡Gracias!.

A Luis Alonso porque ya son 10 años de amistad, por haberme apoyado siempre en las cuestiones escolares, por escuchar mis quejas y mis lamentos, por haberme soportado en la adolescencia, por habernos divertido como locos y sobre todo por el gran cariño que nos tenemos, ¡muchas gracias!. ¡Eres de lo mejor!

A todos mis tíos, primos y sobrinos. A mis amigos: Dago, Dan, Diego, Guillermo, José Arcadio, Leonardo, Liliana, Marcos, Mike, Bianca, Melissa y Paulina; ya que de una u otra forma han contribuido a ser quien soy hoy en día y cada uno tiene un lugar muy importante en mi corazón. ¡Gracias!

Al *podosteam*: Dr. Alejandro Novelo (†), al Dr. C. Thomas Philbrick, a Judith, Mague, Raúl, Ociel, Guillermo, Ivonne, Karina, Lulú, y Adriana; a los pasados y a los futuros. Gracias por hacer de las salidas al campo momentos especiales y sobre todo, por ser un grupo de trabajo inigualable.

ÍNDICE

Resumen	17
Antecedentes	11
Angiospermas	11
Angiospermas acuáticas	11
Generalidades de la familia Podostemaceae	12
Descripción de la familia Podostemaceae	13
Hábitat y ecología	14
Importancia ecológica	14
Ciclo de vida	15
Crecimiento vegetativo	16
Reproducción	16
Relaciones filogenéticas	17
Distribución	18
Géneros presentes en México	19
Embriología	20
<i>Maratrum rubrum</i>	22
Hipótesis	25
Objetivos	25
Objetivo general	25
Objetivos particulares	25

Metodología	27
Sitio de estudio	27
Trabajo de campo	27
Trabajo de laboratorio	30
Resultados	33
Descripción de las etapas	33
Posición de la flor en la roca	45
Longitud de la flor por etapa	48
Morfología floral	49
Anatomía de las estructuras reproductoras	50
Pared de la antera	53
Pared del ovario	56
Óvulos	58
Granos de polen	59
Germinación de los granos de polen	60
Discusión	63
Conclusiones	67
Referencias	69

RESUMEN

La familia Podostemaceae es la mayor de las familias de angiospermas estrictamente acuáticas; estas plantas crecen ancladas a las rocas mediante rizoides y sustancias secretadas por cianobacterias que se encuentran en el tallo. El crecimiento vegetativo ocurre principalmente cuando la planta se encuentran sumergida; al bajar el nivel del agua, exponen los órganos reproductivos, aunque la fase gametofítica comienza cuando la planta aún se encuentra sumergida. En comparación con otras familias de angiospermas acuáticas, la reproducción sexual es claramente dominante y hay alta producción de flores, frutos y semillas.

En este trabajo se estudió la correlación entre la morfología floral y el desarrollo de *Marathrum rubrum* con la posición de las flores sobre la roca.

El estudio se llevó a cabo en el río Horcones, Jalisco. Se establecieron cinco etapas de desarrollo tomando en consideración cambios morfológicos evidentes; se comenzó con botones florales que se encuentran completamente protegidos por la espátula y la última etapa presenta flores que comienzan a secarse, adquieren coloración café y empieza la degeneración de las estructuras florales.

Se encontró que desde la primera etapa los óvulos y granos de polen están completamente desarrollados

y se presentan cambios sutiles en la pared del ovario, la pared de la antera y los estigmas. También pudo establecerse que los estigmas son receptivos en la etapa 4, cuando se produce la antesis; en esta misma etapa se observaron granos de polen germinando sobre los estigmas.

No se encontró relación entre la etapa de desarrollo y la posición de la flor en la roca; sin embargo, las dos primeras etapas deben encontrarse en contacto con el agua, aunque sea de manera indirecta.

ANTECEDENTES

Angiospermas

Las angiospermas se encuentran constituidas por 250 mil a 300 mil especies, hecho que las convierte en el grupo más diverso de plantas con semilla y el último en aparecer a lo largo de la escala evolutiva (Izco, *et al.*, 1997). Aparecen en abundancia en el registro fósil del Cretácico Inferior (hace aproximadamente 125 millones de años); estos fósiles muestran gran similitud con los grupos modernos. Las angiospermas tienen un sistema vascular más evolucionado que el de las gimnospermas, además de presentar dos estructuras nuevas interrelacionadas, que las distinguen del resto de las plantas: la flor y el fruto. En la flor se encuentran los órganos sexuales y en ella se lleva a cabo la reproducción sexual. Posteriormente a la fecundación, se forma un fruto que contiene las semillas (Curtis y Barnes, 2000).

El carpelo es la estructura reproductora femenina, que se piensa es una esporófila modificada. La base ensanchada del carpelo es el ovario, dentro del cual se encuentran los óvulos en los que se desarrolla el gametofito femenino a partir de una megaspora. El extremo del carpelo se especializa como estigma, en cuya superficie

germinan los granos de polen. El estambre, al igual que el carpelo, se considera que es una esporófila; consiste de una antera, que contiene microsporangios en los que se desarrollan los granos de polen, y del filamento, que actúa como sostén. Los granos de polen usualmente son transportados al estigma de otra flor, donde germinan y desarrollan tubos polínicos que crecen hacia el óvulo, llevando las células espermáticas al gametofito femenino (Curtis y Barnes, 2000).

Angiospermas acuáticas

Las angiospermas se diversificaron completamente, distribuyéndose en casi todos los ecosistemas terrestres; sin embargo, menos de 2% de las especies colonizó ambientes acuáticos. Las angiospermas acuáticas llevan a cabo el ciclo de vida completo en el agua o suelos inundados y pueden habitar en océanos, ríos, lagos y pantanos (Philbrick y Les, 1996). Las especies conservaron las mismas estrategias reproductivas de las angiospermas terrestres: óvulos protegidos por el ovario, polinización anemófila, entomófila y/o hidrófila, y transporte de los gametos masculinos por medio de un tubo polínico (Murguía-Sánchez, 2003).

Las plantas acuáticas muestran gran diversidad taxonómica, morfológica y ecológica; han llamado la atención de los botánicos debido a sus formas distintivas y a su presencia en tierra húmeda. La mayoría de las investigaciones en este grupo de plantas se ha concentrado en sistemática y ecología. Presentan dificultad para su clasificación, ya que poseen gran plasticidad fenotípica y variada formas de crecimiento, historia de vida y sistemas reproductivos peculiares. La heterogeneidad existente en estas plantas se representa por las diferentes adaptaciones que presentan: desde especies capaces de tolerar suelos inundados hasta plantas que se encuentran sumergidas en lagos profundos y ambientes marinos (Barret *et al.*, 1993).

En general estas plantas tienden a reemplazar la reproducción sexual por la vegetativa, aunque la mayor parte conserva la habilidad de producir flores, frutos y semillas; el crecimiento vegetativo, combinado con una alta producción de propágulos vegetativos, provoca una reducción o pérdida de la reproducción sexual (Philbrick y Novelo, 1995).

Las plantas acuáticas son el grupo de plantas vasculares que presenta mayor diversidad de sistemas reproductivos; hay una alta incidencia de reproducción vegetativa y

los sistemas de polinización son los mismos que los de las plantas terrestres (Barret *et al.*, 1993). Muchas plantas que están sumergidas presentan un sistema de polinización único (Cox, 1988; Philbrick, 1991).

Generalidades de la familia Podostemaceae

Se considera una familia antigua debido a que se han encontrado fósiles que datan del Eoceno Superior (aproximadamente 40 millones de años), aunado a que poseen traqueidas con engrosamientos anulares y espirales ampliamente espaciados (Murguía-Sánchez, 2003).

Es la más grande de todas las familias de angiospermas estrictamente acuáticas: 49 géneros y 270 especies (Philbrick y Novelo, 1998). Se distribuyen principalmente en las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Philbrick y Novelo, 1995).

La familia Podostemaceae se restringe a ríos rápidos o cascadas, lugares en los que las angiospermas no crecen típicamente. Las podostemáceas crecen en áreas en las que los rayos solares inciden directamente y el agua se encuentra bien aireada (Philbrick y Novelo, 1993). Están firmemente ancladas a los sustratos de

rocas por medio de rizoides con forma de pelos radicales y hapteras (Jäger-Zürn y Meinhard, 2000) y a sustancias adhesivas secretadas por cianobacterias asociadas a la planta (Rutishauser, 1997). Esta familia no presenta la raíz típica de angiosperma (Philbrick y Novelo, 1993). Las adaptaciones morfológicas de las podostemáceas al ambiente acuático han derivado en una organización poco ortodoxa, por lo que se les ha asociado a líquenes, algas y briofitas (Les *et al.*, 1997); con frecuencia muestran un cuerpo vegetativo taloide debido a que las raíces, los tallos o ambos se han comprimido dorsiventralmente. Las hojas pueden tener formas variadas y tamaños de hasta 2 m de largo (en el género *Mourera*), o bien estar reducidas a pequeñas escamas de una sola capa de células que las hacen parecer musgo, como en el género *Tristicha*. Hay un considerable polimorfismo en distintos niveles taxonómicos y aun entre individuos (Murguía Sánchez *et al.*, 2001)

Esta familia, en contraste con la mayoría de las angiospermas acuáticas, presenta una alta producción de flores, frutos y semillas, y ausencia de reproducción vegetativa (Philbrick y Novelo, 1997).

Las podostemáceas están poco estudiadas y son escasos los estudios que

se han publicado desde que van Royen (1950) presentó su monografía. La escasez de colecciones herborizadas completas restringe el estudio taxonómico e impide señalar su alcance en cuestiones ecológicas y evolutivas, así como determinar el grado de endemismo y la historia de vida de la familia (Philbrick y Novelo, 1995). Los sistemas reproductivos de la familia aún se encuentran poco entendidos (Philbrick y Novelo, 1998).

Descripción de la familia Podostemaceae

Son hierbas anuales o perennes, raíces de forma acintada, taloides o foliosas, usualmente fotosintéticas con rizoides en la superficie inferior. Tallo muy reducido u originado lateralmente a lo largo de las raíces, opuestos o subopuestos. Hojas ausentes, presentes o reducidas, extremadamente variables en tamaño y forma, estípulas presentes o ausentes. Flores solitarias o en inflorescencias, pediceladas, envueltas por una espátela o por algunas hojas o varias flores dentro de una sola espátela; hermafroditas, actinomorfas o zigomorfas. Perianto cuando presente, 2, 5-lobado o reducido a tépalos parecidos a escamas, tépalos 2 a numerosos, usualmente

alternando con estambres. Estambres de uno a numerosos, en uno o dos verticilos completos o en un verticilo incompleto confinado a un lado de las flores, libres o unidos, algunas veces dos o raramente dos o tres estambres nacen en un andropodio; filamentos comúnmente deciduos después de la antesis o persistentes y endurecidos; anteras basifijas o dorsifijas, con dehiscencia longitudinal con dos aberturas, introrsas o extrorsas; polen en mónadas, diadas o en grupos; ovario súpero, 1,3-locular, algunas veces asentado sobre un ginóforo corto, carpelos iguales o desiguales; placenta axilar con dos a numerosos óvulos anátropos; estigmas de uno a tres, muy variables en forma y tamaño; fruto con una cápsula, con dos o tres valvas, valvas externamente apostilladas, aquilladas o lisas; semillas de dos a numerosas, sin endospermo. Crecen en cascadas, en ríos con rápidos, en aguas claras, adheridas a rocas u otros objetos sólidos (Novelo y Philbrick, 1997).

Hábitat y ecología

La familia Podostemaceae se desarrolla básicamente en los trópicos, en un tipo de hábitat único para las angiospermas: adheridas a las rocas, en los ríos y pequeñas caídas de agua (Philbrick y Novelo, 1995).

Las características generales de la historia de vida de las Podostemaceae reflejan la naturaleza del hábitat estacional en el que se desarrollan. El fruto capsular requiere desecación para la dehiscencia, dejando caer las semillas sobre las rocas. Su dispersión puede ser por agua en un mismo río y se cree que entre diferentes ríos podría ser por aves. Una vez sobre la roca, la capa más externa de la cubierta de la semilla se expande al ser hidratada y forma un mucílago que, al secarse, se adhiere firmemente al sustrato (Philbrick y Novelo, 1998).

Importancia ecológica

La presencia de podostemáceas generalmente es indicio de gran diversidad en el hábitat, pues se encuentran generalmente invertebrados acuáticos, peces, anfibios, algas y musgos acuáticos. Forman un lecho sobre las rocas que puede proveer una estructura biótica en los ambientes de los ríos; su importancia como potencial ecológico reside en que estas plantas generalmente son las macrofitas dominantes de los ríos tropicales (Philbrick y Novelo, 1998). El valor ecológico de la familia Podostemaceae en los ambientes de ríos tropicales es indudablemente importante; sin embargo, también es poco conocido (Philbrick y Novelo, 1995).

Los científicos de algunos países han destacado la importancia de estas plantas, con lo que se ha comenzado a considerar a la familia dentro de planes de conservación. Algunos ejemplos de esto son Australia (Queensland), Camerún, Estados Unidos (Arkansas, Delaware, Maryland, Massachussets, Nueva Hampshire, Nueva York, Ohio, Pennsylvania, Rhode Island y Vermont), India y Japón (Philbrick y Novelo, 2006).

En México se encuentran tres especies de la familia Podostemaceae en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001; éstas son *Blandowia myriophylla*, *Marathrum rubrum* y *Vanroyenella plumosa*, todas ellas señaladas como “sujetas a protección especial”, y las dos últimas, además, categorizadas como especies endémicas.

La biota de los ríos es afectada considerablemente por factores antropogénicos. Los ríos representan el hábitat tropical acuático más contaminado y aumenta conforme la población humana incrementa en regiones tropicales, ya que los ríos se utilizan para cubrir necesidades domésticas, industriales y agrícolas, por lo que la actividad humana en ríos tropicales puede ser devastadora para las poblaciones

de podostemáceas (Quiroz *et al.*, 1997).

Ciclo de vida

Las podostemáceas se encuentran bajo gran estrés debido a la gran cantidad de agua que las rodea y a estar ancladas a rocas inmersas en rápidas corrientes. El ciclo de vida de las podostemáceas refleja la naturaleza del hábitat estacional en el que se hallan. Están inmersas en dos marcadas estacionalidades: nivel de agua alto y nivel de agua bajo; de esta forma se determina su ciclo de vida. Crecen sumergidas en el agua, en cascadas y ríos; en la época de lluvias estas plantas alcanzan su mayor desarrollo vegetativo, y en la época seca, cuando baja el nivel del agua, exponen sus órganos reproductivos al ambiente aéreo (Philbrick y Novelo, 1998) y frecuentemente pierden las hojas maduras (Suzuki *et al.*, 2002); se ha reportado polinización anemófila y entomófila.

Algunas de estas especies son anuales y otras son perennes, ya que permanecen sumergidas en el agua (Murguía-Sánchez, 2003). Las plantas maduras se encuentran sumergidas en las corrientes rápidas, de donde toman los nutrientes y gases disueltos. Cuando el nivel del agua comienza a bajar, empieza la floración; el fruto requiere desecación para que ocurra la

dehiscencia (Philbrick y Novelo, 1993). Los frutos se desarrollan fuera del agua, cuando la planta madre ya se ha secado (Philbrick y Novelo, 1994).

Tanto la etapa de producción como la de germinación de la semilla son periodos especialmente vulnerables en el ciclo de vida de estas plantas, pues, mientras las angiospermas terrestres disponen de una capa de suelo o de hojarasca directamente relacionada con la semilla, las de ríos con corriente rápida carecen de esta capa de protección, siendo éstos dos momentos críticos para su proliferación y establecimiento. Para el anclaje la semilla se encuentra cubierta por una capa mucilaginosa, que al momento de hidratarse provoca expansión de las células, lo que adhiere firmemente la semilla al sustrato (Philbrick y Novelo, 1997).

La reducción floral en podostemáceas se acompaña de un amplio desarrollo de las estructuras vegetativas, las cuales mueren rápidamente cuando se exponen a condiciones secas (Philbrick y Novelo, 1995).

Crecimiento vegetativo

Las hojas son de formas variadas y llegan a medir hasta dos metros de largo, aunque algunas se encuentran reducidas a pequeñas escamas (Philbrick y Novelo, 1994). La

longitud promedio de las hojas en las poblaciones de podostemáceas es de 75 a 100 cm y encuentran las condiciones adecuadas para su crecimiento en cascadas y rápidos con temperaturas de 14 a 27° C (Murguía-Sánchez, 2003).

Reproducción

Los sistemas reproductivos, que son los que tienen la mayor influencia en la dinámica de las poblaciones de las plantas y su naturaleza (fenología floral, sistemas de incompatibilidad, grado de entrecruzamiento y polinizadores), son aún desconocidos en podostemáceas (Philbrick y Novelo, 1998).

Las flores son hermafroditas, comúnmente solitarias o rara vez en fascículos (van Royen, 1953). La familia tiene flores perfectas, aunque se caracteriza por presentar reducción de las partes florales en número y tamaño. Los estambres están asociados a los tépalos y son de tamaño muy pequeño (Murguía-Sánchez, 2003).

Es probable que esta familia se haya derivado de un grupo de plantas terrestres debido a que la estructura de la flor y el fruto son típicas de plantas terrestres (Charu *et al.*, 2000).

La fase gametofítica comienza cuando el cuerpo vegetativo se encuentra sumergido y tanto la floración como la

germinación de las podostemáceas están firmemente relacionadas con la época de lluvias; la floración se presenta al término de ésta y la germinación en el inicio de la siguiente temporada.

Relaciones filogenéticas

En la familia Podostemaceae hay presencia de características similares a las monocotiledóneas; las podostemáceas poseen un “pseudosaco embrionario” producto de la desintegración de las células nucleares debajo del saco embrionario. También es importante recalcar que estas plantas no desarrollan endospermo (Battaglia, 1980). Lo anterior da como resultado una morfología poco convencional, una embriología inusual y una anatomía reducida, lo cual lleva a opiniones muy diferentes respecto a las relaciones filogenéticas de estas plantas. Hasta ahora no hay ninguna hipótesis establecida o aceptada acerca de la filogenia de la familia Podostemaceae. Generalmente se ha considerado que está filogenéticamente aislada. A la familia se le ha relacionado con Alismataceae, Butomaceae y Juncaceae, que son monocotiledóneas, y hasta mediados del siglo XIX se demostró que el embrión es dicotiledóneo (Les *et al.*, 1997). Cusset y Cusset (1988) sugirieron que la familia

debía tratarse como una tercera clase de angiospermas, Podostemopsida, pero la propuesta no se ha aceptado. Se le ha tratado como superorden Podostemiflorae (Dahlgren, 1980), aunque generalmente se incluye en el orden Podostemales, superorden Rosanae o Rosidae. Recientemente se encuentran incluidas en el orden Malpighiales (Stevens, 2003).

En 1951 van Royen concluyó que la familia Saxifragaceae es el grupo hermano de un complejo formado por Rosaceae, Crassulaceae y Podostemaceae. A mediados del siglo XX, utilizando criterios embriológicos, se consideró que Podostemaceae y quizá también Hydrostachyaceae constituían descendientes avanzados y especializados de las familias terrestres ya mencionadas (Murguía-Sánchez, 2003).

Para establecer las relaciones filogenéticas de las podostemáceas con otras familias de angiospermas se hicieron estudios utilizando el análisis de las secuencias de nucleótidos del gen *rbcL* del cloroplasto, los cuales apoyaron las afinidades propuestas a partir de caracteres embriológicos. Así, Uedal *et al.* (1997) incluyeron tres especies de dos géneros de podostemáceas asiáticas (*Cladopus* e

Hydrobryum) junto a numerosos grupos de angiospermas y concluyeron que la familia Podostemaceae es grupo hermano de Crassulaceae, del cual puede haber derivado para después especializarse. Esto apoya la hipótesis de Cronquist (1988), quien postula que las podostemáceas derivaron de las familias Saxifragaceae y de Crassulaceae. Los caracteres que han apoyado este criterio son flores hipóginas, ovario bicarpelar, óvulos numerosos y placentas agrandadas (Murguía-Sánchez, 2003).

Se realizaron análisis de filogenia utilizando las secuencias de los genes rcbL, matK y 18S rDNA, que indican que la familia Podostemaceae pertenece al orden Malpighiales (cuadro 1), en el grupo eurosids I. Aunque se necesitan más estudios moleculares, se sugiere que las familias más cercanas a Podostemaceae dentro de este grupo son Hypericaceae, Bonnetiaceae y Clusiaceae (Kita y Kato, 2001).

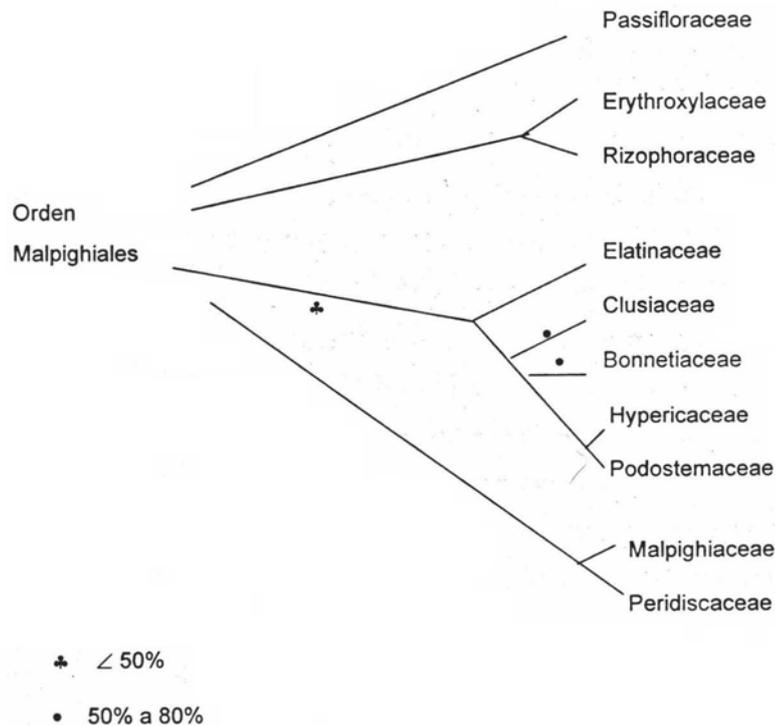
Ha habido pocos estudios sobre las relaciones filogenéticas intrafamiliares (Rutishauser *et al.*, 1999). No obstante, estudios recientes aportan nuevos conocimientos, como es el caso del análisis de la secuencia de nucleótidos del gen rcbL de cloroplastos, que muestra que los grupos basales de la familia son las subfamilias

Tristichoideae, Weddellinoideae y los géneros del Nuevo Mundo *Apinagia*, *Marathrum*, *Mourera* y *Oserya* (Les *et al.*, 1997; Kita y Kato, 2001).

Distribución

La distribución de las especies está restringida a pequeñas áreas geográficas y cerca de 48% de todas las especies americanas es endémico (Philbrick y Novelo, 1993). Las especies de la familia Podostemaceae presentan una alta incidencia local (Philbrick y Novelo, 1998).

Las relaciones de género y especie son vagas y muchas especies son conocidas únicamente por pequeñas colecciones que se encuentran incompletas; de hecho, flores y frutos no han sido colectados (Philbrick y Novelo, 1998). Por ser una familia pantropical, se encuentran pocas especies en regiones templadas, como *Podostemum ceratophyllum*, que habita en el este de Estados Unidos y Canadá, y es la única especie encontrada en regiones templadas del Nuevo Mundo; debido a esto es entendible que la mayoría de los biólogos acuáticos en Norteamérica conozca poco sobre esta familia (Philbrick y Novelo, 1993).



Cuadro 1.
Relaciones filogenéticas de la familia Podostemaceae en el orden Malpighiales a partir de estudios moleculares (Stevens, 2001, en Murguía-Sánchez, 2003)

Géneros presentes en México

Novelo y Philbrick (1997) realizaron el inventario de las podostemáceas en la mayor parte de la República Mexicana y registraron cinco géneros y ocho especies. Todas se encuentran en el límite norte de la distribución tropical de la familia en el Nuevo Mundo, como se muestra en el cuadro 2 (Murguía-Sánchez, 2003). Según la clasificación de van Royen (1951), en

México están representados cuatro géneros de la subfamilia Podostemoideae: *Marathrum* Humb. Et Bonpl., *Oserya* Tul., *Podostemum* Michaux y *Vánroyenella* Novelo y Philbrick, mientras que la subfamilia Tristichoideae solamente incluye al género *Tristicha* Du Petit-Thouars.

Marathrum es uno de los géneros americanos con mayor diversidad; está

compuesto por 25 especies, distribuidas en las Antillas Mayores, México y Centroamérica, hasta el noreste de Sudamérica. En México es el más diverso y tiene tres especies: *M. rubrum* Novelo y Philbrick, *M. schiedeanum* (Cham.) Tul. y *M. tenue* Liebmann (Novelo y Philbrick, 1997).

Marathrum rubrum es endémica de las partes bajas de la vertiente del Pacífico mexicano, en los estados de Jalisco y Guerrero, hasta los 400 m de altitud. *Marathrum schiedeanum* es de amplia distribución; alcanza hasta los mil metros de altitud, desde Nayarit a Chiapas por el Pacífico y, en Veracruz, por el Atlántico. *Marathrum tenue* es común en las costas del Atlántico, en la zona del centro y en la parte sur de las costas del Pacífico mexicano; alcanza regiones de climas más templados a una altitud cercana a los 1 500 msnm.

Embriología

En *Vanroyenella plumosa* se identificaron dos patrones de desarrollo en la pared de la antera, tres en el estigma, dos en la pared del ovario y en los tegumentos y tres en la nucela. Estos resultados hacen posible distinguir las especies estudiadas de la familia. Además, los patrones del tegumento y de la formación del plasmodio nuclear definen dos subfamilias:

Podostemoideae y Tristichioideae (Jäger-Zürn, 1997).

La ausencia de endospermo en Podostemaceae es un caracter inusual en las angiospermas, lo que puede sugerir que no ocurre doble fecundación (Battaglia, 1980).

Murguía-Sánchez *et al.* (2001) realizaron un estudio detallado en *Vanroyenella plumosa* y observaron que el primordio de antera está formado por células parenquimáticas rodeadas por la protodermis que originará la epidermis; las células arquesporales se dividen periclinalmente formando dos capas: una parietal primaria en posición hipodérmica y otra más interna, que dará origen al tejido esporógeno. La capa parietal primaria se divide periclinalmente, formando la capa parietal secundaria externa, adyacente a la epidermis, y la capa parietal secundaria interna, que rodea al tejido esporógeno. La capa parietal secundaria interna se divide periclinalmente y forma una capa media interna y el tapete; después, la capa parietal secundaria externa se divide periclinalmente formando el endotecio y una capa media externa. Este desarrollo de la pared de la antera es de tipo básico. En los botones florales mayores de 5 milímetros (grandes), las anteras contienen células madres de las

microsporas, rodeadas por una pared de calosa. En los botones florales menores de 5 milímetros (pequeños), las anteras producen tétradas tetraédricas resultantes de la meiosis. Cuando la pared de calosa desaparece, las microsporas unicelulares se liberan en el lóculo de la antera. En los botones florales más grandes, las células del tapete se desintegran y los restos de ellas se adhieren a la pared de los granos de polen. Cada grano de polen, cuando se libera, tiene dos células, una vegetativa y otra generatriz. Los granos de polen contienen carbohidratos, lípidos y proteínas. Los estigmas se encuentran juntos en etapas tempranas; delimitados por una epidermis monoestratificada adyacente al tejido parenquimático y en la hipodermis se forman idioblastos cuyo citoplasma contiene un núcleo prominente y una vacuola que aumenta de volumen. Posteriormente el idioblasto contendrá carbohidratos e inclusiones proteicas. La epidermis estigmática posee una cutícula que presenta reacción positiva a lípidos y el citoplasma contiene carbohidratos. La pared del ovario está formada por cuatro a seis capas celulares, que incluyen la epidermis externa e interna monoestratificadas y un parénquima intermedio entre éstas. En etapas tempranas las células de la pared del

ovario no presentan sustancias de reserva; posteriormente aparecen gotas de lípidos; la epidermis se encuentra muy engrosada (Murguía-Sánchez, *et al.*, 2001).

En los botones florales pequeños se observa el crecimiento y la curvatura inicial de la nucela. En los botones más grandes la nucela ha completado su curvatura y presenta en el extremo micropilar a la célula arqueosporial. Posteriormente se forman los tegumentos, el plasmodio nucelar y el saco embrionario. En los botones florales más pequeños de esta fase se adquiere la forma característica de óvulo anátropo. Mientras ocurre la meiosis, en la célula madre de la megaspóra se inicia la degradación de las paredes celulares de la nucela, excepto en el extremo micropilar y de esta manera se forma un plasmodio nuclear. La diada calazal completa la meiosis II, produciéndose dos núcleos haploides; de éstos, el núcleo del extremo micropilar de la diada calazal es el que origina, por dos procesos mitóticos, un saco embrionario monospórico y tetracelular del tipo Apinagia (Murguía- Sánchez, 2003).

Cuadro 2.
Géneros y especies
de la familia
Podostemaceae
presentes en México
(Murguía-Sánchez,
2003)

Géneros	Especies
<i>Marathrum</i> Humb. & Bonpl.	<i>M. rubrum</i> Novelo y Philbrick <i>M. schiedeanum</i> (Cham.) Tul. <i>M. tenue</i> Liebm
<i>Oserya</i> Tul. & Wedd.	<i>O. coulteriana</i> Tul. <i>O. longifolia</i> Novelo y Philbrick
<i>Podostemum</i> Michx.	<i>P. rciiforme</i> (Liebm.) P. Royen
<i>Tristicha</i> Du Petit-Thouars	<i>T. trifaria</i> (Bory ex Wild.) Spreng.
<i>Vanroyenella</i> Novelo y Philbrick	<i>V. plumosa</i> Novelo y Philbrick

Marathrum rubrum (Philbrick y Novelo, 1998)

Son plantas anuales y tienen un fruto con abundantes semillas. Las flores son bisexuales y exhiben desarrollo protógino: el estigma es receptivo antes de la dehiscencia de la antera. Hay evidencia experimental que indica que *M. rubrum* es autocompatible. La especie es endémica de las partes bajas de la costa del Pacífico mexicano. Se ha encontrado en dos localidades, una en el río Horcones, Jalisco, y otra en el río El Velero, en Guerrero.

La floración de *M. rubrum* se presenta cuando las plantas se exponen a bajos niveles de agua durante la temporada seca.

Las plantas son bisexuales y actinomorfas. Las flores, en su etapa más temprana como botón floral, están rodeadas por un tejido llamado espátela; la ruptura de la espátela se produce como consecuencia del alargamiento del pedicelo. Los pedicelos crecen de 10 a 24 mm y empujan la flor hacia afuera de la espátela. La duración de la floración, desde la ruptura de la espátela hasta que las anteras están maduras y el ovario se expande, es de tres a cuatro días. Los estigmas son receptivos antes de la dehiscencia de la antera y se ha observado que la receptividad del estigma dura tres días. Tomando como primer día el momento en el que se rompe la espátela, la duración de la flor, hasta que las anteras se desprenden y el ovario expande su pared (desarrollo del fruto), es de tres a cuatro días; después de este tiempo el polen se seca.

Las cápsulas que contienen las semillas se encuentran maduras al noveno día después de la ruptura de la espátela; para entonces todos los tejidos fotosintéticos se han vuelto cafés y se encuentran secos. Las semillas no están completamente maduras antes del día 22, 13 días después de que la cápsula aparentemente estaba madura.

Se ha observado polinización cruzada, autogamia y polinización anemófila en esta especie.

Se encuentran tres especies de *Marathrum* en Jalisco: *M. elegans*, *M. schiedeanum* y *M. rubrum*. Las tres especies crecen en ríos oligotróficos que provienen de las montañas del centro de Jalisco y desembocan en el océano Pacífico. En Jalisco la especie *Marathrum rubrum* (figuras 1 y 2) aparentemente es endémica del río Horcones.



Figura 1. Plantas de *M. rubrum* sobre una roca en el río Horcones, Jalisco. Se observa la fuerte corriente a la que se encuentran expuestas estas plantas



Figura 2. Cuerpo vegetativo de *M. rubrum*. Se observa la coloración rojiza característica de las hojas de esta especie y en la parte superior los pedicelos y el tallo de la planta.

La familia Podostemaceae se encuentra poco estudiada y, por lo tanto, los sistemas reproductores están poco entendidos. La escasa información hace necesarios trabajos en el ámbito de la reproducción de estas plantas. Para estudios de diferentes tipos es útil conocer la etapa de desarrollo en la que se encuentran las flores basándose en la morfología; de esta forma se puede conocer la etapa en la cual los estigmas son receptivos y la etapa en la que los granos de polen germinan. *Marathrum rubrum* es una planta endémica de México y se encuentra categorizada como especie sujeta a protección especial. Como miembro de la familia Podostemaceae, esta especie es indicadora de ríos limpios; es muy vulnerable a los cambios de la calidad del agua de los ríos resultante de la actividad humana. Los estudios en podostemáceas específicamente, en el ámbito de la reproducción, son de suma importancia, tanto por su vulnerabilidad como por su desarrollo *sui generis*, además de mostrar características poco usuales dentro de las angiospermas.

Con el propósito de ampliar los estudios de la biología de la reproducción se estudió en este trabajo

la posición de las flores en las rocas para determinar, tomando en cuenta que el desarrollo floral se asocia a una disminución en el nivel del agua, si existe una relación entre posición y desarrollo.

HIPÓTESIS

Las etapas de desarrollo más tempranas deben encontrarse en la parte más cercana al agua, sobre la roca, y las etapas posteriores, en posiciones más alejadas del nivel del agua.

OBJETIVOS

General

- Correlacionar la morfología floral y la etapa de desarrollo de las estructuras reproductoras de *Marathrum rubrum* con la posición de las flores sobre la roca.

Particulares

- Establecer diferentes etapas de desarrollo con respecto a la morfología floral.
- Correlacionar cada una de las etapas previamente establecidas con la etapa de desarrollo que presentan los órganos sexuales.
 - Determinar la etapa en la cual los estigmas son receptivos.
 - Determinar si las flores que corresponden a las diferentes etapas de desarrollo previamente establecidas guardan correspondencia con su ubicación en la roca.

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

El sitio de estudio se encuentra en el río Horcones, Jalisco (México), localizado en el municipio de Cabo Corrientes, 27 kilómetros al sur de Puerto Vallarta, con rumbo a Chamela. El sitio se encuentra a 350 msnm, con coordenadas 20° 27' 45'' N y 105° 17' 30'' W (figuras 3-7).

Trabajo de campo

Se llevaron a cabo cuatro visitas a la zona de estudio, en temporada seca, entre 2003 y 2005, con el fin de caracterizar diferentes etapas de la flor de *Marathrum rubrum*, coleccionar material, medir el pedicelo de las flores en diferentes etapas de desarrollo, esquematizar la posición de la flor en las rocas y fotografiar diferentes poblaciones (rocas con plantas).

La primera visita se llevó a cabo en noviembre de 2003, donde se realizó la caracterización de la morfología floral para establecer cinco etapas de desarrollo en las flores de *M. rubrum*: ejemplares de referencia: Novelo & Tellez 982 (MEXU); Novelo & Philbrick 1035 (MEXU); Novelo & Tellez 979 (MEXU).

Figura 3. Mapa de México. En un círculo rojo puede apreciarse el estado de Jalisco



Figura 4. Mapa parcial del estado de Jalisco donde se resaltan Puerto Vallarta (con un círculo negro) y el municipio de Cabo Corrientes (con un círculo azul), sitio en el cual se encuentra el río Horcones, en el cual se llevó a cabo el trabajo de campo





Figura 5. Sitio de estudio. En este mapa del municipio de Cabo Corrientes se destaca en un círculo rojo la localización del lugar en el que se trabajó en el río Horcones, sitio específico de estudio



Figuras 6. Vista del río Horcones comenzando la temporada de secas (noviembre)



Figura 7. Vista del río Horcones al término de la temporada de secas (marzo)

En las visitas posteriores se reunieron flores de *M. rubrum*, que se fijaron en FAA (formaldehído, alcohol etílico 96°, ácido acético glacial y agua, en una proporción de 5:50:10:35), y se procesaron posteriormente para estudiar su anatomía.

Se realizaron dos muestreos para medir la longitud de la flor de acuerdo con las etapas de desarrollo que se establecieron midiendo desde la base del pedicelo hasta los estigmas de la flor; el primero se llevó a cabo en marzo de 2004, midiéndose cinco poblaciones (rocas) que sumaron un total de 340 flores y el segundo en noviembre de 2004, midiéndose flores de 10 poblaciones de rocas, que sumaron un total de 583 flores.

La receptividad del estigma se determinó utilizando el procedimiento propuesto por Zeisler (1938), al exponer los estigmas de flores de *M. rubrum* en diferentes etapas a una solución de peróxido de hidrógeno a 6% durante un minuto. En caso de haber burbujeo en la superficie del estigma la reacción es positiva (debido a la reacción del peróxido con enzimas peroxidasas) y el estigma se encuentra receptivo (Kearns e Inouye, 1993).

Trabajo de laboratorio

Las muestras fijadas en FAA fueron deshidratadas en una serie gradual creciente de alcohol etílico (30%, 50%, 70%, 85%, 96% y 100%); posteriormente se infiltraron gradualmente en Paraplast (xilol I, paraplast I:I xilol, paraplast I) y se incluyeron formando bloques de Paraplast que fueron montados para realizar los cortes. El material incluido se cortó en un microtomo de rotación, obteniendo cortes de 8 µm de grosor, que posteriormente fueron teñidos con safranina-verde rápido en metilcelosolve y montados con resina sintética (López Curto *et al.*, 2005). Se obtuvieron fotomicrografías en el Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM, utilizando un microscopio marca Olympus Provis AX70 y las fotografías fueron tomadas con rollo Kodak Ektachrome.

En la Figura 8 se presenta de manera resumida la metodología seguida en campo y laboratorio.

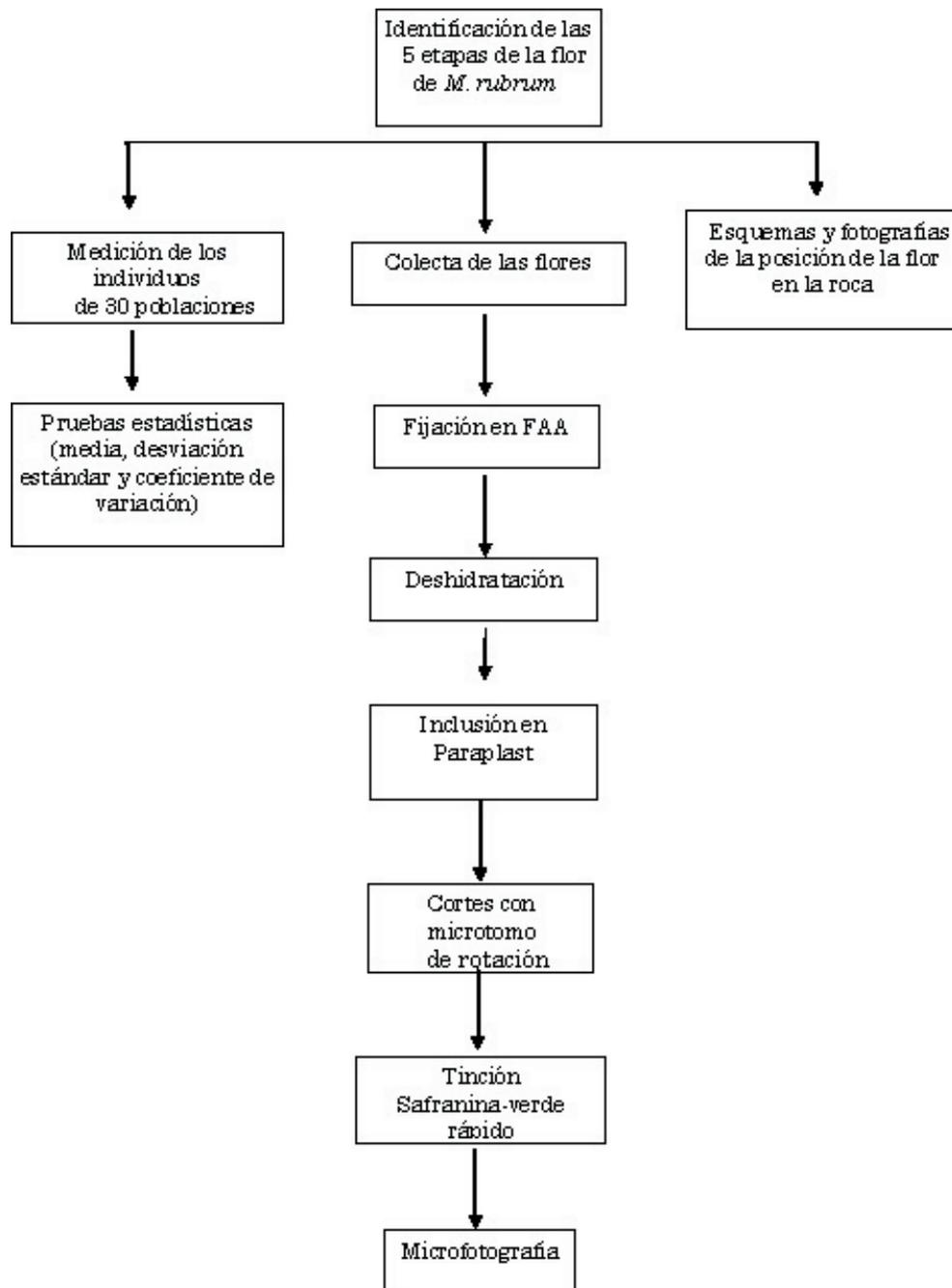


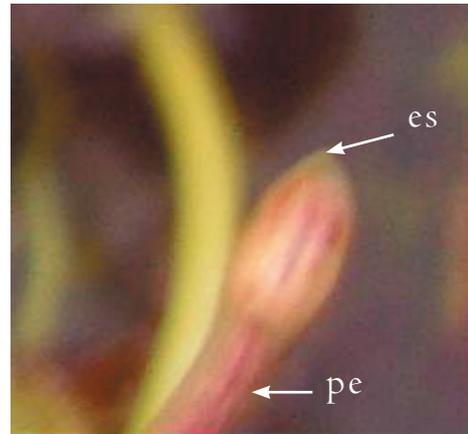
Figura 8.
Metodología resumida

RESULTADOS

Descripción de las etapas

En la primera visita al río Horcones se identificaron cinco etapas de desarrollo de la flor de *Marathrum rubrum* con base en caracteres morfológicos. Debido a que estos cambios son continuos, las etapas se clasificaron por los cambios más evidentes.

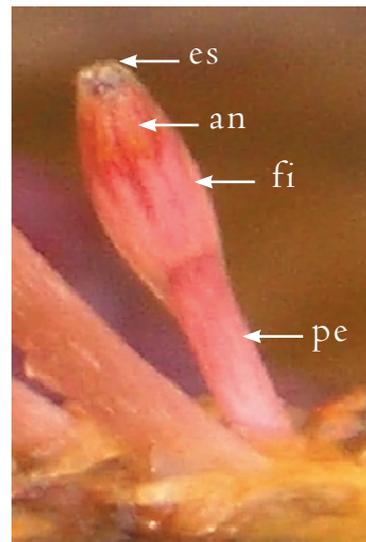
Etapa I. La flor se encuentra completamente cubierta por la espata con coloración verdosa; los filamentos de las anteras son color rosa pálido, las anteras son magenta pálido y los estigmas están juntos y son color púrpura. Las anteras presentan forma de flecha y los estambres se encuentran pegados al ovario (lámina I).



a)



b)



c)

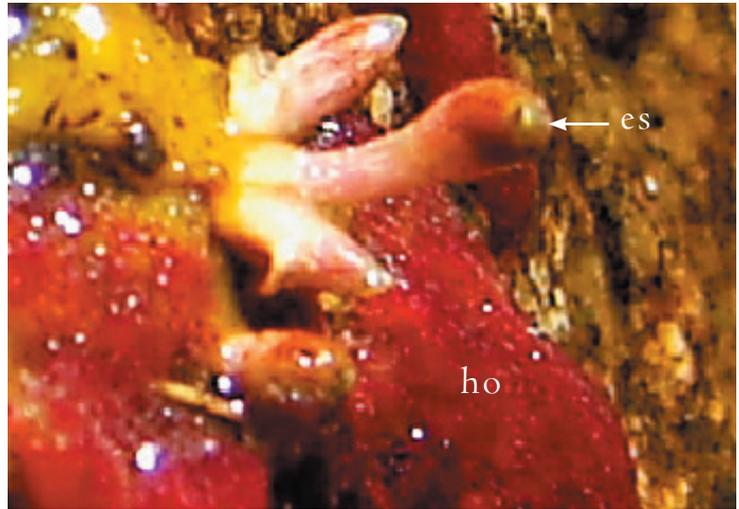
Lámina I. Flores de *M. rubrum* en Etapa I. Se puede apreciar la coloración verdosa que presenta la espata, principalmente en el ápice. La espata cubre completamente la flor.

Figuras *a) b), c) d), e) y f)*: Se observa la espata envolviendo completamente la flor.

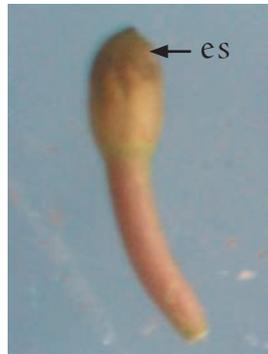
Figuras *a) y c)*: Se pueden observar a través de la pared membranosa de la espata los filamentos de la antera, de color rosa, al igual que el pedicelo. Las anteras presentan coloración magenta y verdosa en el ápice.

Figuras *d) y f)*: A los lados de los botones florales se distingue en color verde el tallo; también se observan en color rojo las hojas de la planta. Es evidente la abundancia de agua en la parte vegetativa de la planta.

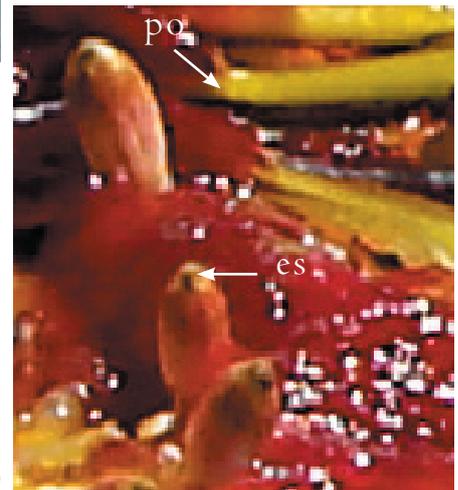
Figura *f)*: Se identifican en color púrpura los estigmas. Alrededor de los botones florales se distinguen claramente las hojas de la planta de color rojo; *es* (espata), *an* (antera), *fi* (filamento de la antera), *ho* (hoja), *pe* (pedicelo), *po* (peciolo)



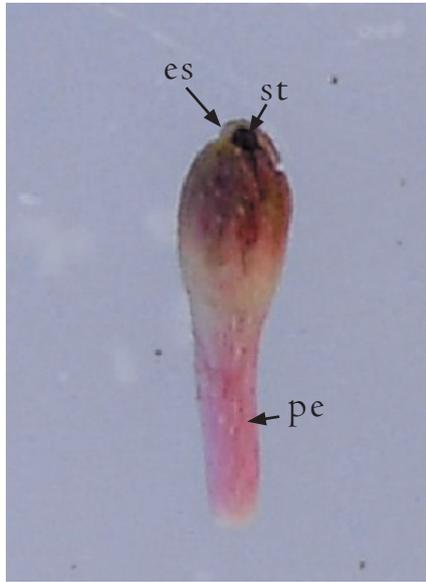
d)



e)

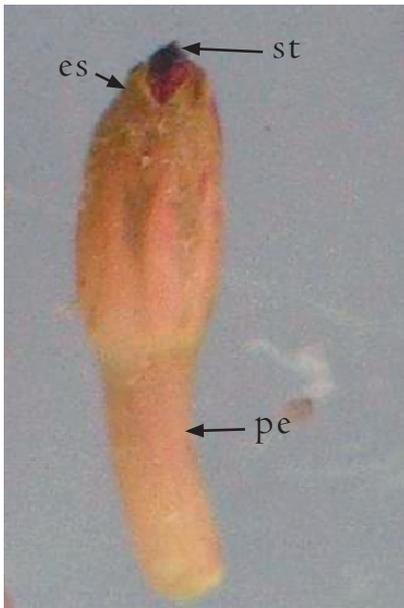


f)



a)

Etapa 2. El pedicelo comienza a alargarse, provocando la ruptura de la espata por el ápice. Esta etapa comprende desde que la espata presenta una pequeña ruptura en el ápice hasta el momento en el que aún permanecen algunas anteras dentro de ella. Los estigmas se encuentran juntos y son color púrpura; las anteras son de color magenta, en forma de flecha, con el ápice dirigido a los estigmas; los filamentos son color rosa; el ovario es magenta, en tono un poco más oscuro que las anteras (lámina 2).



b)

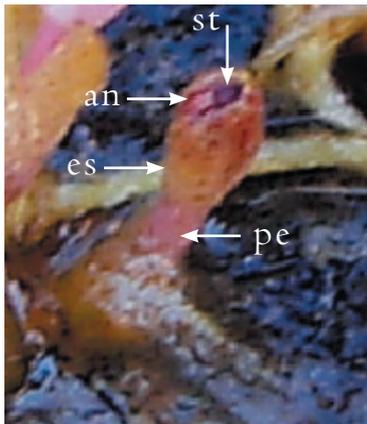


c)

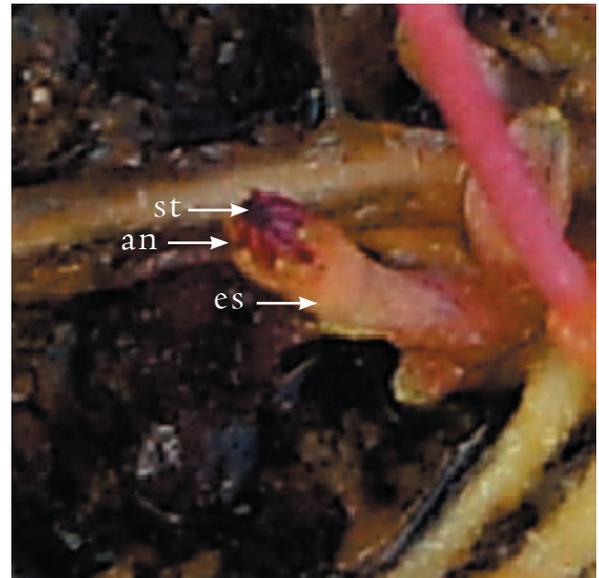
Lámina 2. Flores de *M. rubrum* en etapa 2. Figuras *a)* y *b)*: La espata se ha roto por el ápice, sin dejar expuestas las partes superiores de las anteras. Figuras *c)*, *d)* y *e)*: La espata se ha roto de manera irregular, dejando parcialmente expuestas las anteras y completamente expuestos los estigmas. Figura *f)*: Último momento perteneciente a la etapa 2, en el que las anteras están casi totalmente expuestas; *an* (antera), *es* (espata), *pe* (pedicelo), *st* (estigma).



d)



e)



f)

Etapa 3. El pedicelo se ha elongado, causando que la espata quede debajo del ovario o incluso más abajo, sobre el pedicelo; de esta forma, las estructuras reproductoras se encuentran completamente libres. Las anteras tienen forma de flecha, de color magenta y los filamentos, rosas; los estigmas continúan juntos, de coloración púrpura. El ovario es magenta, de un tono más oscuro que el de las anteras (lámina 3).

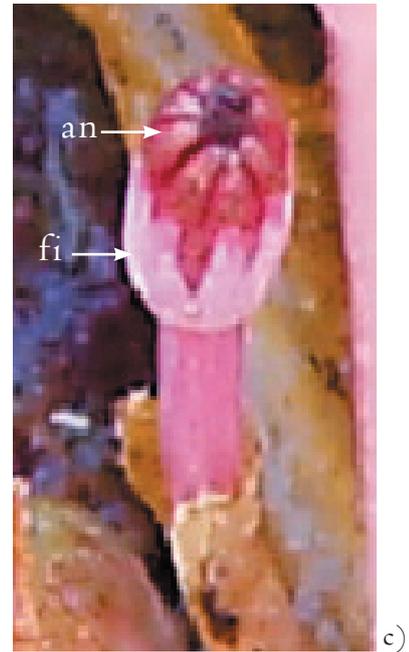
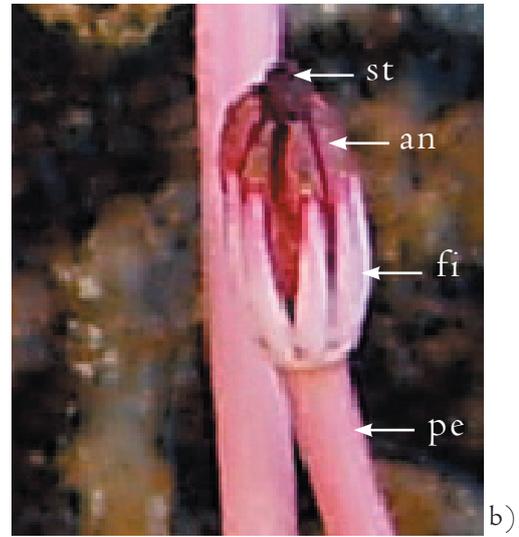
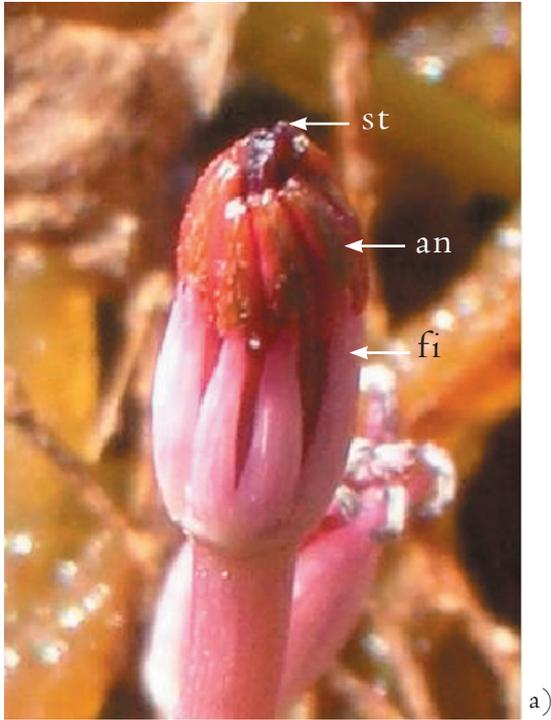
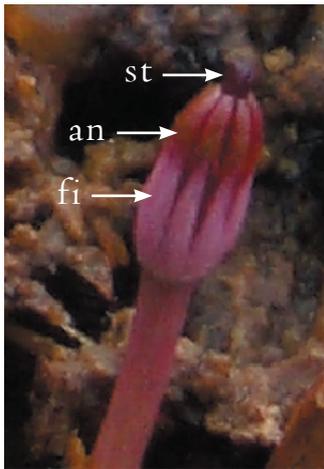
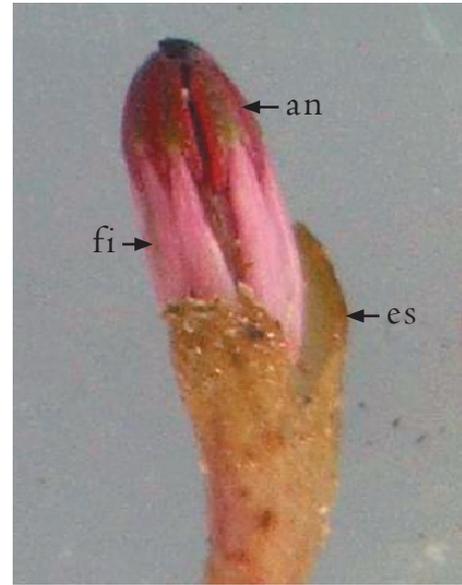


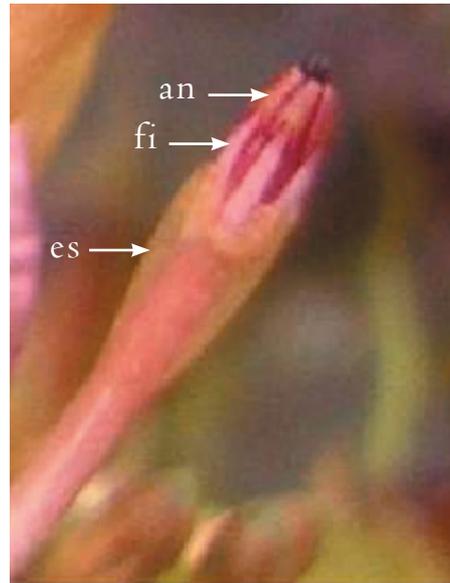
Lámina 3. Flores de *M. rubrum* en etapa 3. Figuras a), d), y e): Se distinguen las anteras de color magenta y los estigmas de color púrpura; al centro de las anteras se observa coloración verdosa. Los filamentos de las anteras son rosa pálido. La espátela no es visible debido a que el pedicelo se elonga, separándola de los órganos reproductores. Figura c): Vista superior de la flor en etapa 3, en la cual se observan claramente las anteras en forma de flecha, cuyo ápice apunta a los estigmas; también es notable que los estambres continúen pegados al ovario. Figuras d) y f): La espátela aún se encuentra cubriendo parte del ovario y de los estambres; sin embargo, ya no cubre las anteras, lo que indica el inicio de la etapa 3; *an* (antera), *es* (espátela), *fi* (filamento de la antera), *pe* (pedicelo), *st* (estigma).



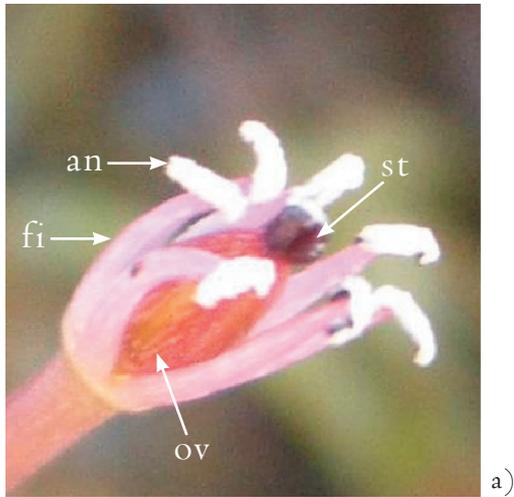
e)



d)



f)

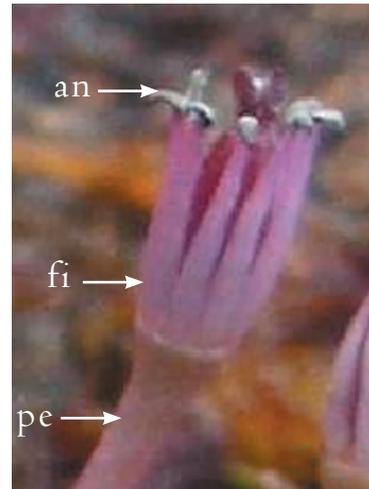


a)

Etapa 4. Las anteras comienzan a tomar una posición perpendicular respecto al filamento, comienzan con una antera y continúan con la adyacente, de manera consecutiva. Los estambres se separan del ovario. Las anteras presentan grandes cantidades de polen en su superficie y adquieren coloración morada. Los estigmas son púrpuras y pueden presentarse abiertos o cerrados, dependiendo de si la etapa es temprana o tardía; los estigmas ya están receptivos y se pueden observar repletos de polen (lámina 4).

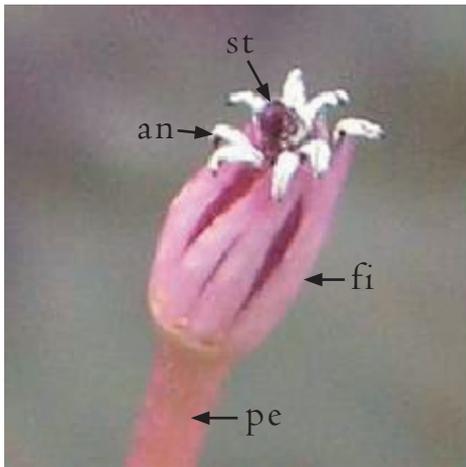


b)

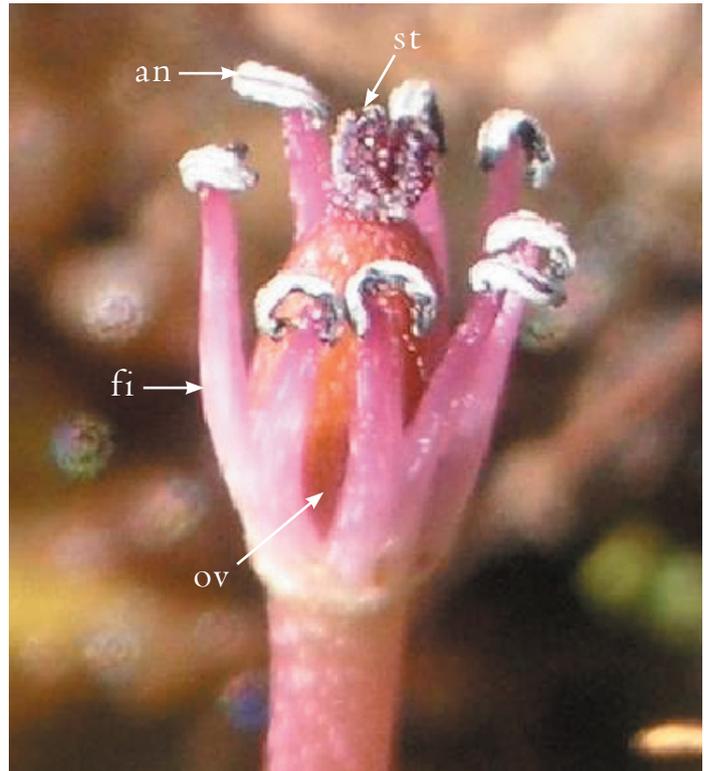


c)

Lámina 4. Flores de *M. rubrum* en etapa 4. Figuras *a*), *c*) y *e*): Los estigmas se encuentran separados, aún sin polen aparente en su superficie. Las anteras han cambiado de forma y se encuentran repletas de polen. Los estambres se han separado del ovario. Figuras *b*) y *d*): Los estigmas presentan polen en toda su superficie. Figuras *b*) y *d*): Puede observarse que las anteras cambiaron su coloración a púrpura y presentan gran cantidad de polen en su superficie, al igual que los estigmas; *an* (antera), *fi* (filamento de la antera), *ov* (ovario), *pe* (pedicelo), *st* (estigma).

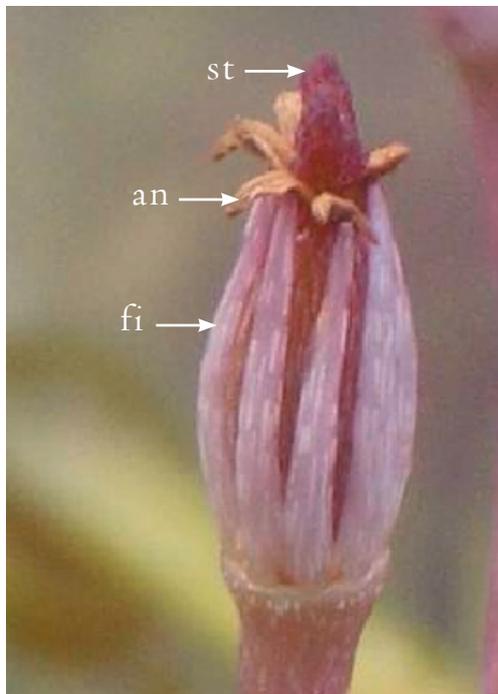


e)



d)

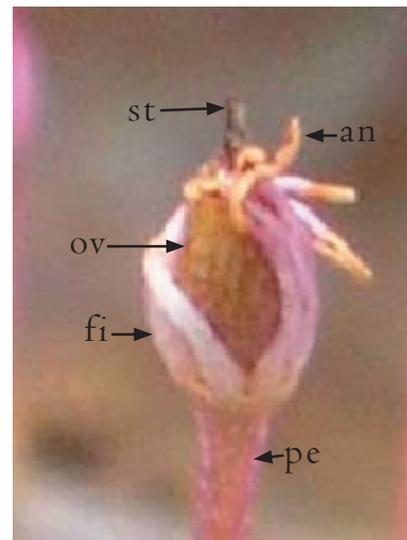
Etapa 5. El pedicelo toma coloración pálida, los estambres envuelven el ovario y se adhieren a él, las anteras comienzan a degenerar y posteriormente se pierden, los filamentos comienzan a verse color ocre desde la base y en ocasiones empiezan a torcerse. Las anteras también adquieren coloración ocre. Los estigmas se encuentran separados y pueden todavía presentar polen (lámina 5).



a)

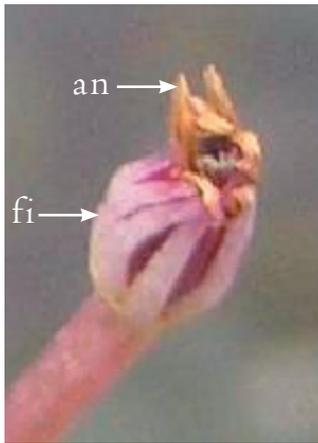


b)

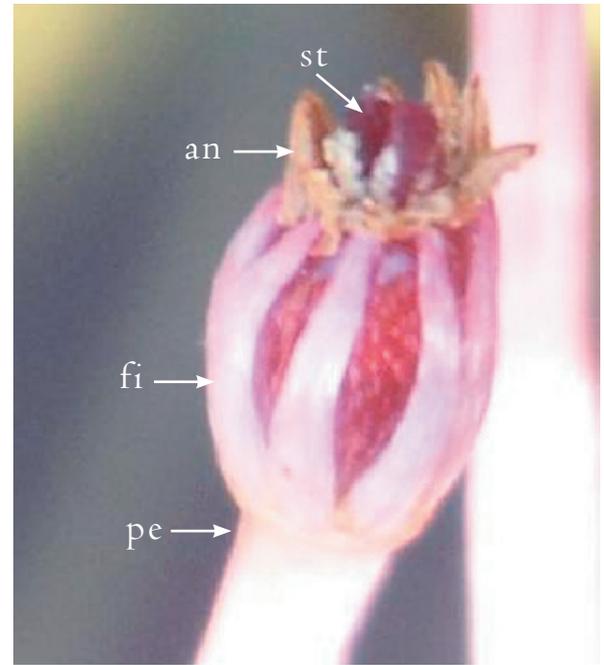


c)

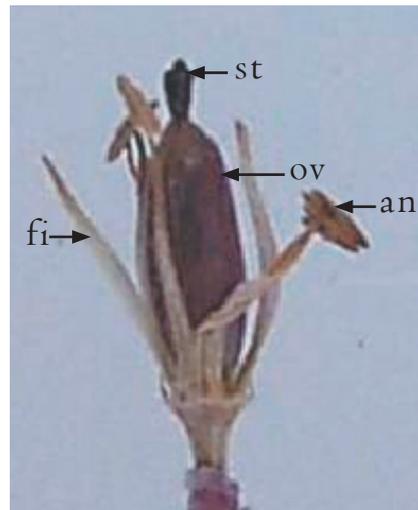
Lámina 5. Figuras *a*), *d*), *f*) y *g*): Las anteras comienzan a cambiar de coloración púrpura a ocre; el ovario aún es color magenta. Figuras *b*) y *c*): Los estambres se tuercen sobre el ovario, las anteras se encuentran sobre el ovario, las anteras se encuentran completamente secas. Figura *e*): Los filamentos se han torcido completamente sobre el ovario, las anteras han degenerado y el ovario cambia su coloración a una verdosa. Los estigmas comienzan a degenerar. Figura *h*): Los filamentos se encuentran secos, las anteras han degenerado e incluso algunas se han desprendido. El pedicelo también se ha secado, adquiriendo, al igual que los filamentos de la antera, color café pálido. El ovario comienza a tomar la coloración café que posteriormente caracterizará la cápsula en su posterior desarrollo; *ov* (ovario), *an* (antera), *fi* (filamento de la antera), *pe* (pedicelo), *st* (estigma).



d)



e)



f)

Las etapas descritas y su esquematización corresponden al momento más representativo de cada etapa. Con el fin de dejar claramente establecidos los intervalos de las etapas, se presenta el seguimiento de los cambios morfológicos, señalándose a cuál etapa corresponde cada cambio discreto (figura 9).

El cambio entre las etapas 3 y 4 se presenta cuando la primera antera cambia de posición. Este cambio se genera de manera consecutiva, comenzando por una antera y continuando con la siguiente hacia alguno de los dos lados (figuras 10 y 11).



Figura 9. Intervalos correspondientes a cada etapa de desarrollo



Posición de la flor en la roca

Para determinar si existía alguna relación entre la etapa de desarrollo de la flor y la posición que ésta tiene en la roca, se considera como hipótesis que la etapa I debería estar cerca del agua y la 5, alejada del agua (figura 15).



Figura 10. Se puede notar la primera antera en cambiar de posición

Figura 12 (derecha). Hipótesis. La etapa de desarrollo de la flor se encuentra relacionada con la posición que ésta tiene sobre la roca. La etapa 1 corresponderá a la posición del botón floral más cercano al agua y la etapa 5 de la flor, a la más alejada del agua



Se encontró que la etapa de desarrollo no está relacionada con la posición que ocupa en la roca (lámina 6). El único patrón que se encontró fue que las dos primeras etapas deben estar en un sitio húmedo en la roca, que puede provenir de la corriente del río o de agua retenida a su alrededor mediante hojas de la misma planta, ramas u otros objetos ajenos a la planta.

Figura 11 (izquierda). Puede observarse que el cambio de posición de la antera (de forma de flecha a perpendicular al pedicelo) es consecutivo; además, es simultáneo a la dehiscencia, ya que se encuentra con gran cantidad de polen en su

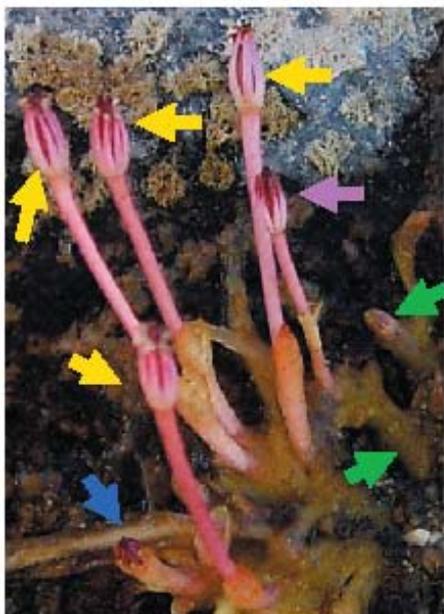


Lámina 6. Posición de la flor en la roca. Las flechas verdes corresponden a la etapa I, las azules a la etapa 2, las rosas a la etapa 3, las naranjas a la etapa 4 y las amarillas a la etapa 5. Se puede observar claramente que etapas avanzadas pueden encontrarse cerca del agua, dejando etapas más jóvenes alejadas de ésta.



Longitud de la isla por el agua



Longitud de la flor por etapa

En el primer muestreo, de las 340 flores medidas, 115 pertenecieron a la etapa 1, 16 a la etapa 2, 78 a la etapa 3, 12 a la etapa 4 y 119 a la etapa 5. En el segundo muestreo, de las 583 flores, 152 corresponden a la etapa 1, 70 a la etapa 2, 121 a la etapa 3, 100 a la etapa 4 y 140 a la etapa 5.

En los cuadros 3 y 4 se presentan los valores promedio y la desviación estándar de la longitud de las flores por etapa de cada muestreo. La longitud se incrementó de la etapa 1 a la 5 y en el segundo muestreo la longitud fue mayor.

Cuadro 3. Promedio y medidas de dispersión para la longitud de la flor en el primer muestreo. Se presentan los datos por cada etapa en cada roca muestreada (cm)

Roca		Etapa 1	Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4	Etapa 5
	Promedio	0.825	1.9	2.135	2.85	3.565
Roca 1	Desv. est.	0.297		0.600	0.071	1.1375
	C.V.	36%		28%	2%	32%
	Promedio	0.888	1.6	1.912	2.66	3.284
Roca 2	Desv. est.	0.382		0.521	0.503	1.21
	C.V.	43%		27%	19%	37%
	Promedio	0.728	1.4	2.131	3	2.512
Roca 3	Desv. est.	0.264	1.039	0.652	0.2	0.504
	C.V.	36%	74%	31%	7%	20%
	Promedio	0.688	1.233	1.42	2	2.768
Roca 4	Desv. est.	0.353	0.231	0.427		0.919
	C.V.	51%	19%	30%		33%
	Promedio	0.98	1.062	1.638	1.9	2.428
Roca 5	Desv. est.	0.451	0.168	0.348	0.860	0.656
	C.V.	46%	16%	21%	45%	27%
	Promedio	0.821	1.244	1.937	2.485	2.884
Total	Desv. est.	0.370	0.473	0.575	0.068	0.999
	C.V.	45%	38%	30%	27%	34%

		Etapa 1	Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4	Etapa 5
	Promedio	0.461	0.725	2.157	2.583	3
Roca 1	Desv. est.	0.296	0.319	0.761	0.962	0.837
	C.V.	64%	44%	35%	37%	28%
	Promedio	0.56		1.528	2.35	2.987
Roca 2	Desv. est.	0.269		0.354	0.911	0.541
	C.V.	48%		23%	39%	18%
	Promedio	0.493	1.14	1.7	2.708	3.26
Roca 3	Desv. est.	0.138	0.207	0.630	0.527	0.674
	C.V.	28%	18%	37%	19%	21%
	Promedio	0.65	1.446	2.35	3.033	3.544
Roca 4	Desv. est.	0.167	2.304	1.042	0.461	1.087
	C.V.	26%	159%	44%	15%	31%
	Promedio	0.444	0.569	1.431	2.356	2.956
Roca 5	Desv. est.	0.126	0.162	0.581	0.895	0.877
	C.V.	28%	29%	41%	38%	30%
	Promedio	0.594	0.75	1.787	3.071	3.1
Roca 6	Desv. est.	0.274	0.212	0.835	0.461	1.012
	C.V.	46%	28%	47%	15%	33%
	Promedio	0.656	0.837	1.3	2.731	2.812
Roca 7	Desv. est.	0.268	0.219	0.566	0.765	0.971
	C.V.	41%	26%	44%	28%	35%
	Promedio	0.637	0.9	1.325	2.3	2.931
Roca 8	Desv. est.	0.239	0.081	0.330	0.772	0.739
	C.V.	38%	9%	25%	34%	25%
	Promedio	0.876	0.945	1.929	2.306	2.506
Roca 9	Desv. est.	0.361	0.416	0.382	0.641	0.473
	C.V.	41%	44%	20%	28%	19%
	Promedio	0.792	1.066	2.383	3.3	3.983
Roca 10	Desv. est.	0.559	0.208	0.990	1.414	0.565
	C.V.	71%	20%	42%	43%	14%
	Promedio	0.62	0.926	1.806	2.591	3.088
Total	Desv. est.	0.310	1.032	0.776	0.757	0.889
	C.V.	50.072%	111.5%	43%	29.2%	28.8%

Cuadro 4.
Promedio y medidas de dispersión para la longitud de la flor en el segundo muestreo. Se presentan los datos por cada etapa en cada roca muestreada (cm)

Morfología floral

Se correlacionaron las etapas tomando en cuenta la presencia y posición de la espata, la morfología de las anteras, la receptividad del estigma y la posición de la flor en la roca (cuadro 5).

Cuadro 5.
Correlación de las etapas de desarrollo

	Etapa 1	Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4	Etapa 5
Espata	Envolviendo el botón floral	Ápice roto sin dejar expuestas por completo las anteras	Ausente o presente sin envolver las estructuras reproductoras	Ausente	Ausente
Anteras	Color magenta, en forma de flecha; dentro de la espata	Color magenta, en forma de flecha; completa o parcialmente cubiertas por la espata	Color magenta, en forma de flecha.	Color púrpura, perpendiculares al pedicelo, llenas de polen en su superficie	Color café, en degeneración o ausentes
Estigma	No es receptivo	No es receptivo	No es receptivo	Receptivo	Receptivo
Posición en la roca	Variable, en contacto con agua	Variable, en contacto con agua	Variable	Variable	Variable

Anatomía de las estructuras reproductoras

En el cuadro 6 se presentan las descripciones de los estudios histológicos de las estructuras reproductoras para cada etapa

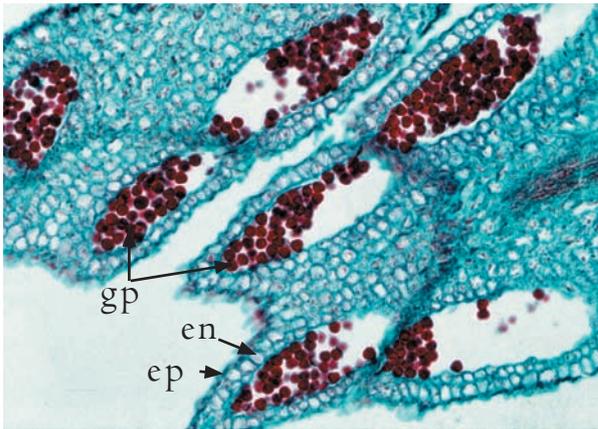
Estructura	Etapa 1	Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4	Etapa 5
Capas de la antera	Epidermis y endotecio; remanentes del tapete	Epidermis y endotecio; remanentes del tapete; Cuerpos de Ubish	Epidermis y endotecio; remanentes del tapete; cuerpos de Ubish	Epidermis y endotecio; remanentes del tapete; cuerpos de Ubish	Epidermis y endotecio
Dehiscencia de la antera	Ausente; la pared de la antera se encuentra intacta	Ausente; pequeñas rupturas en la pared de la antera poco profundas	La antera presenta estomios abiertos que resultan pequeños para liberar los granos de polen	Presente; en esta etapa se presenta la dehiscencia	Los granos de polen en su mayoría se han liberado
Endotecio	Delgado	Ligeramente engrosado	Muy engrosado	Muy engrosado	Muy engrosado
Estigmas	Juntos	Juntos	Juntos	Juntos/ separados	Separados
Nucela	Dos capas de células	Dos capas de células	Dos capas de células	Dos capas de células	Dos capas de células

Cuadro 6. Anatomía de las estructuras reproductoras

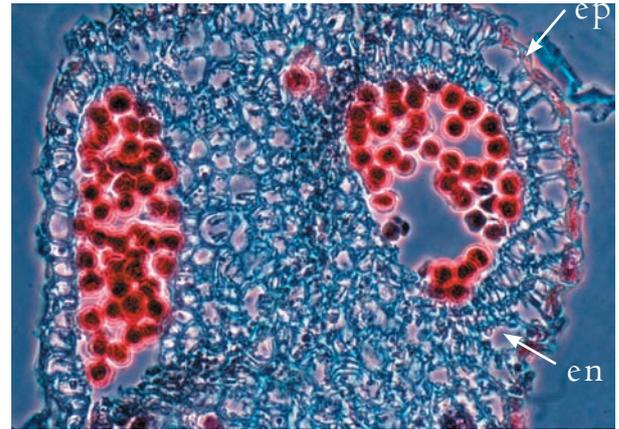
Pared de la antera

La pared de la antera se encuentra constituida desde la primera etapa por endotecio y epidermis. Los cambios encontrados en la pared de la antera son el engrosamiento del endotecio, que comienza en la etapa 2 y la dehiscencia, que acontece en la etapa 4 (lámina 7).

Etapa I

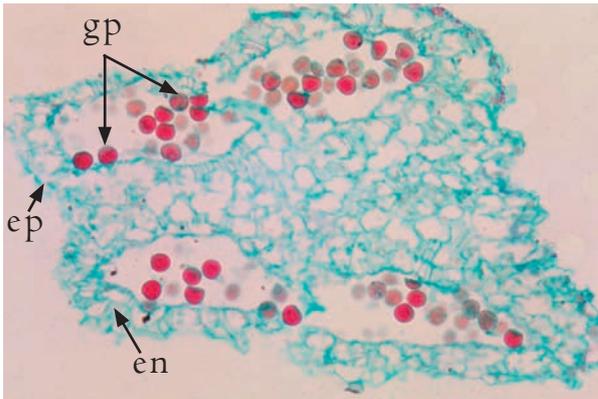


a)

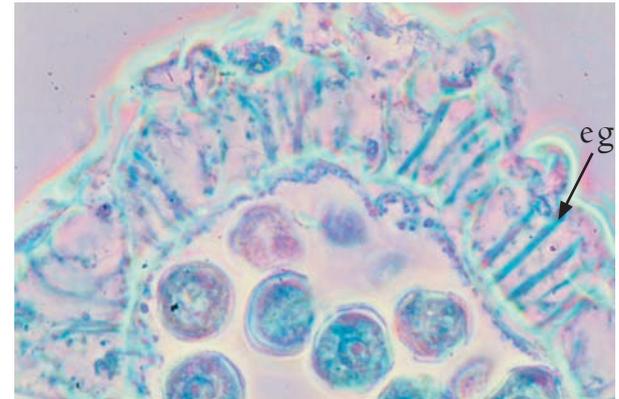


b)

Etapa 2



c)

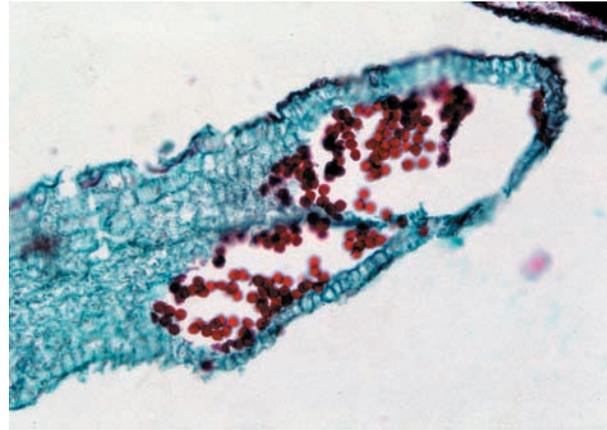


d)

Etapa 3

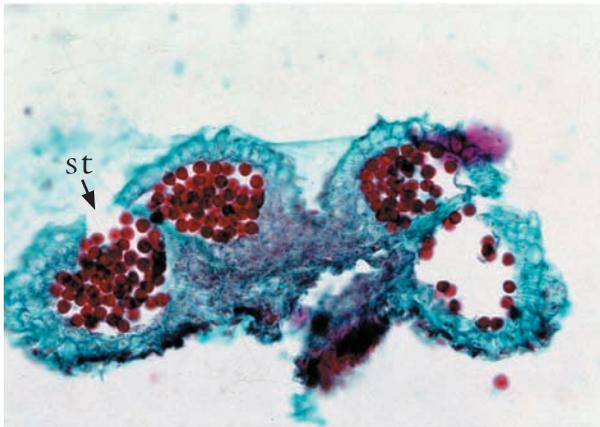


e)

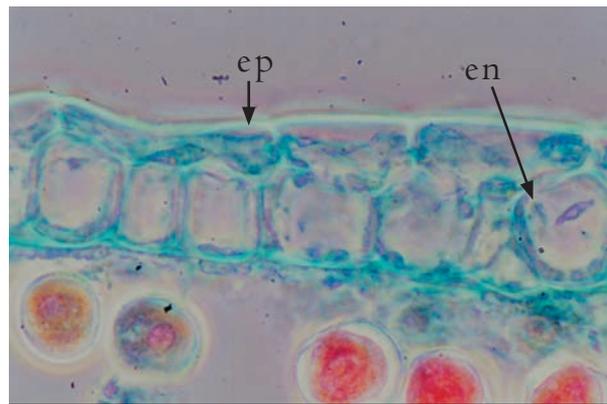


f)

Etapa 4

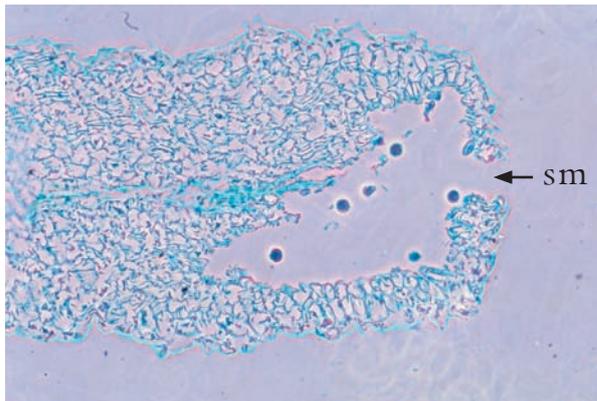


g)

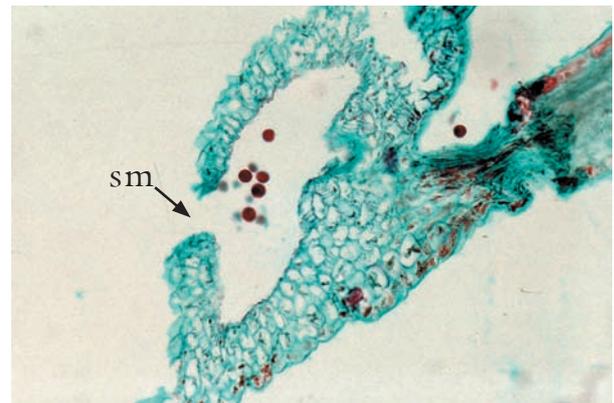


h)

Etapa 5



i)



j)

Lámina 7

en (endotecio), *ep* (epidermis), *gp* (grano de polen), *lo* (lóculo), *sm* (estomio).

Etapa 1: *a*) 50X. Antera con granos de polen, se pueden diferenciar dos capas en la pared de la antera, que son la epidermis y el endotecio, que aún no muestra engrosamiento; *b*) 100X. Contraste de fases. Corte en el que se muestran dos lóculos de la antera con granos de polen. Se observan la epidermis y el endotecio.

Etapa 2: *c*) 90X. El engrosamiento del endotecio causó pequeñas rupturas en la pared de la antera, que aún no son suficientemente grandes para liberar granos de polen; *d*) 410X (Contraste de fases). Se observan los engrosamientos del endotecio y granos de polen.

Etapa 3: *e*) 100X. El engrosamiento del endotecio es evidente, al grado en el que los lóculos están casi unidos; *f*) 57.5X. Los granos de polen continúan dentro de los lóculos; éstos se encuentran cada vez más cercanos debido al engrosamiento del endotecio.

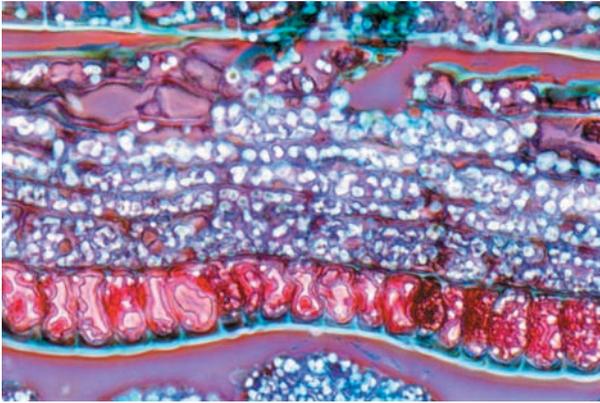
Etapa 4: *g*) 45X. Hay presencia de estomios y se genera la dehiscencia de la antera. En el lóculo inferior derecho se puede observar que los granos de polen, en su mayoría, se han liberado; *h*) 405X. Engrosamiento del endotecio.

Etapa 5: *i*) 67X. Antera con granos de polen remanentes. Se observa el estomio por el cual se liberaron los granos de polen; *j*) 55.5X. Antera dehiscente. Se observan granos de polen que no se han liberado; en la base de la antera se observa tejido en degeneración.

Pared del ovario

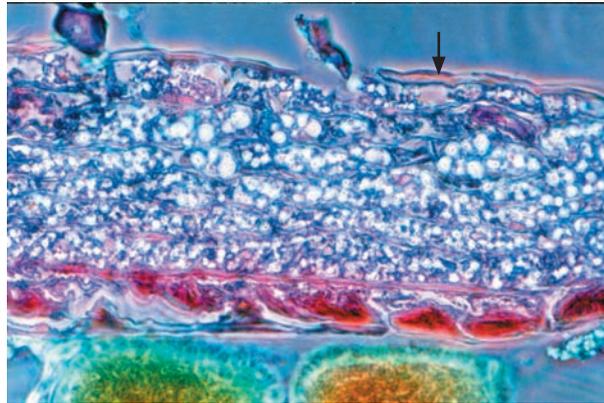
Se observó que la pared del ovario estaba llena de inclusiones lipídicas y carbohidratos desde la primera etapa. También se encontró una gran cantidad de taninos que al parecer va aumentando mientras las etapas son más avanzadas (lámina 8), se señala la cutícula externa.

Etapa I



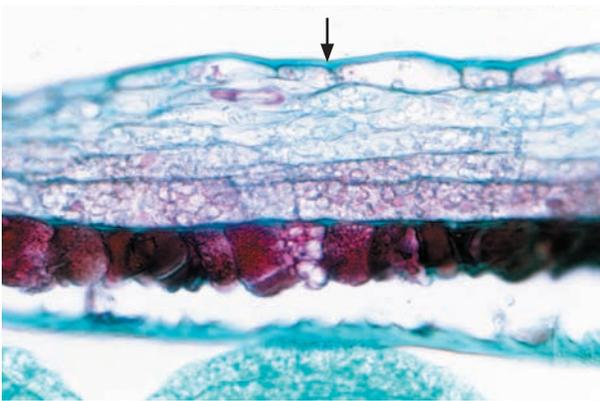
a)

Etapa 4



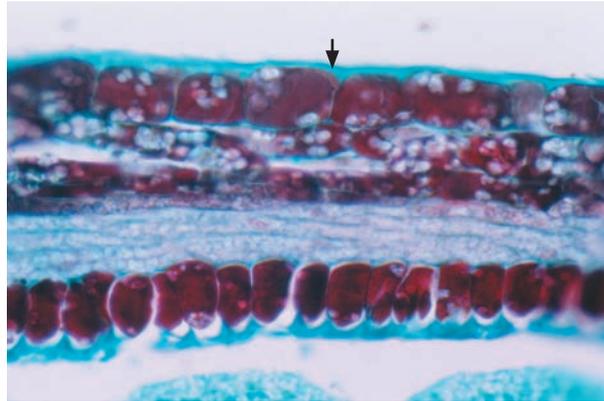
b)

Etapa 3



c)

Etapa 4



d)

Lámina 8

La parte superior corresponde a la parte exterior del ovario y la inferior a la interna, donde se encuentran los óvulos

Etapa 1: *a)* 184X. Contraste de fases. Se observa un gran número de inclusiones lipídicas, así como presencia de taninos en la capa más interna.

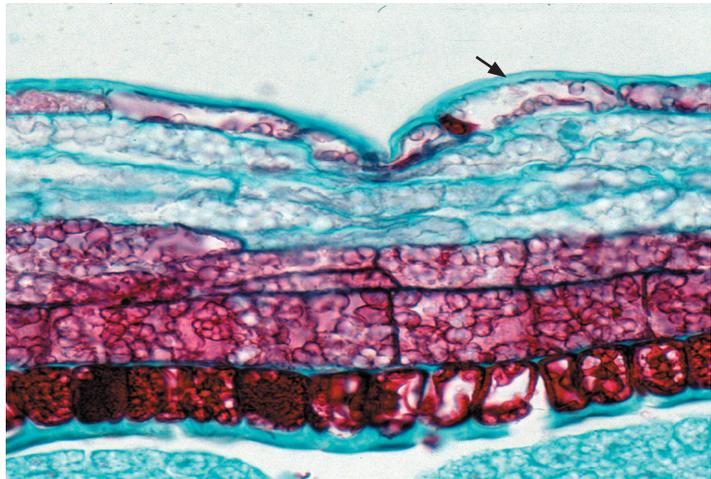
Etapa 2: *b)* 180X. Contraste de fases. Se encuentra una mayor cantidad de inclusiones lipídicas que en la etapa anterior; la capa que presenta taninos es la misma que en la anterior etapa.

Etapa 3: *c)* 141X. La cantidad de taninos es mayor que la encontrada en etapas anteriores; se observan inclusiones lipídicas entre las células de la capa más interna.

Etapa 4: *d)* 151X. Hay un gran número de inclusiones lipídicas, concentradas en la parte más externa de la pared del ovario. La concentración de taninos es mayor que en las etapas anteriores. Tanto la cutícula interna como la externa son muy gruesas.

Etapa 5: *e)* 132X. Se observa una gran cantidad de taninos en las capas más cercanas a las cutículas.

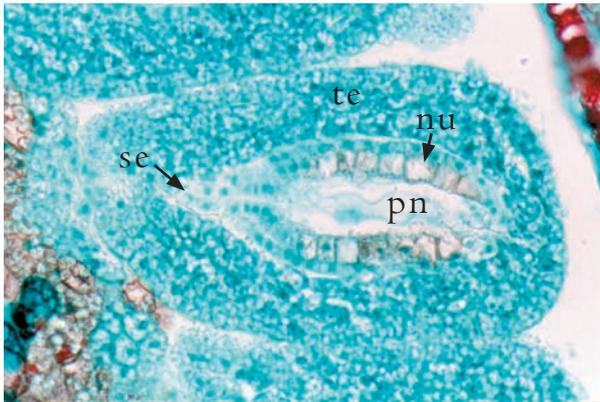
Etapa 5



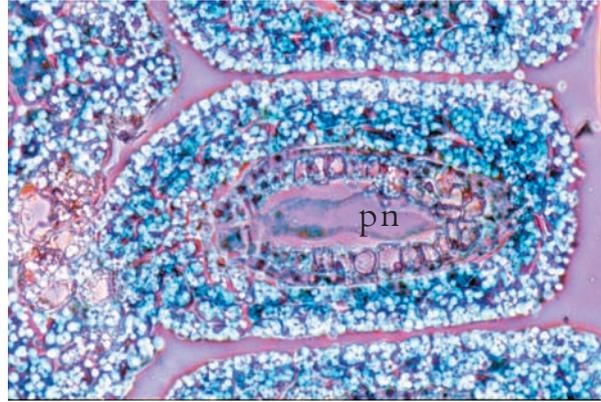
e)

Óvulos

Se observó que desde la primera etapa los óvulos se encuentran maduros y no se percibieron cambios en las demás etapas. El óvulo se encuentra formado por tegumento interno, tegumento externo, nucela (de dos capas celulares), plasmodio nucelar y saco embrionario (lámina 9).



a)



b)

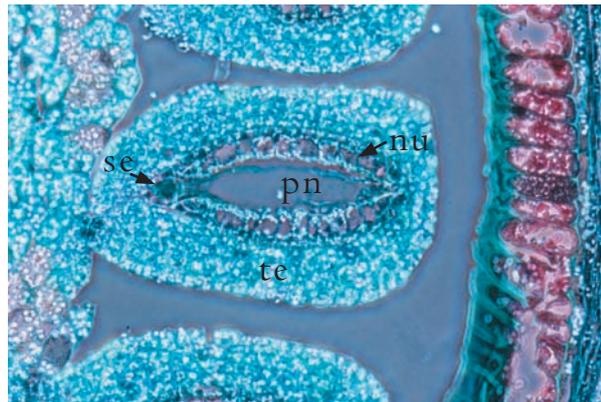
Lámina 9

Etapa 1: a) 136X. Contraste de fases. Puede observarse que la nucela presenta dos capas celulares que contienen taninos. Es perceptible el plasmodio nucelar.

Etapa 3: b) 137X. Contraste de fases. Se observa claramente la gran cantidad de taninos presentes en las dos capas celulares de la nucela, además de una gran cantidad de lípidos en el óvulo. El plasmodio nucelar se puede observar claramente.

Etapa 5: c) 100X. Contraste de fases. La nucela aún mantiene dos capas celulares y el plasmodio nucelar persiste. Hay una gran abundancia de lípidos

Nu (nucela), pn (plasmodio nucelar), se (saco embrionario), te (tegumento)



c)

Granos de polen

Desde la primera etapa los granos de polen se encuentran completamente desarrollados.

El grano de polen es bicelular, presenta una célula generatriz y una célula vegetativa (figura 13).

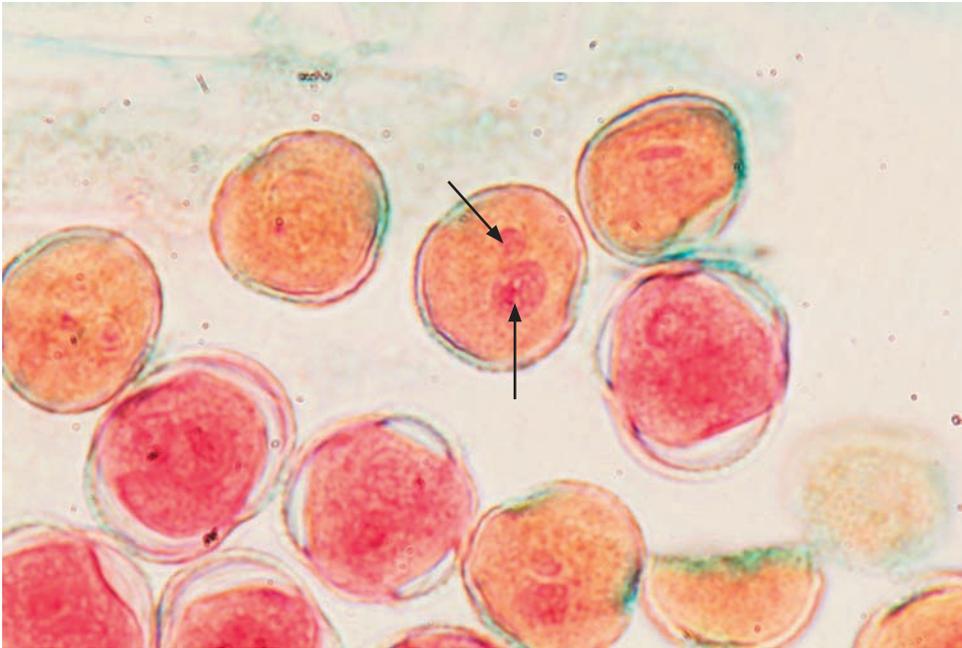
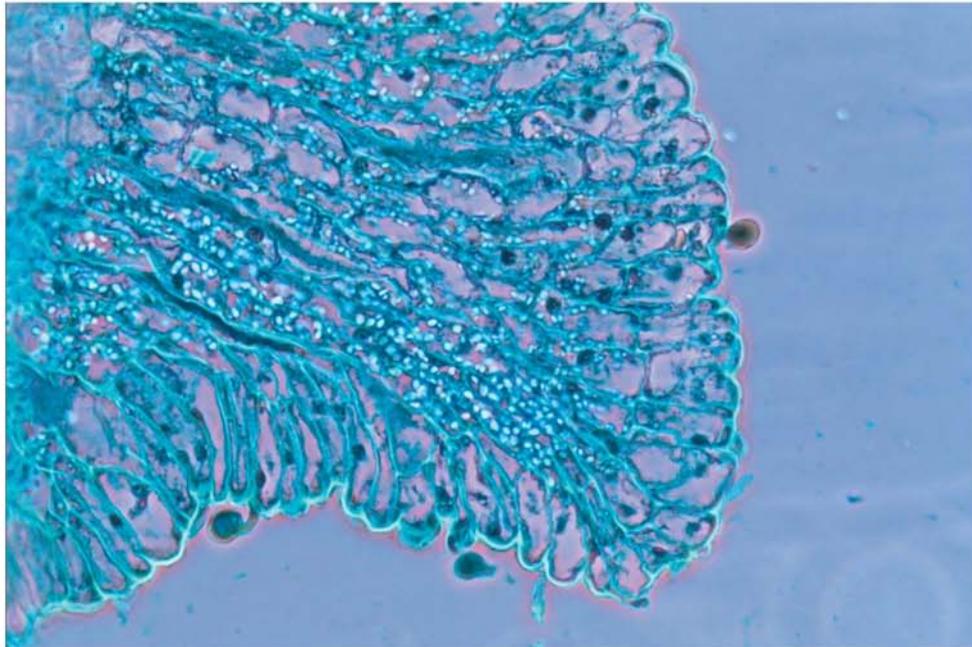


Figura 13. 500X.
Granos de polen
en los cuales se
aprecian la célula
generatriz y la
célula vegetativa. Se
observa claramente
que los granos son
tricolpados.

Germinación de granos de polen

Se encontró que la germinación de los granos de polen en los estigmas acontece en la etapa 4 de desarrollo (figuras 16 y 17).

Figura 14 (97.5X. Contraste de fases). Se observan granos de polen adheridos al estigma; en uno de ellos se ve claramente un tubo polínico y en el otro se encuentra otro tubo polínico roto, probablemente debido al corte.



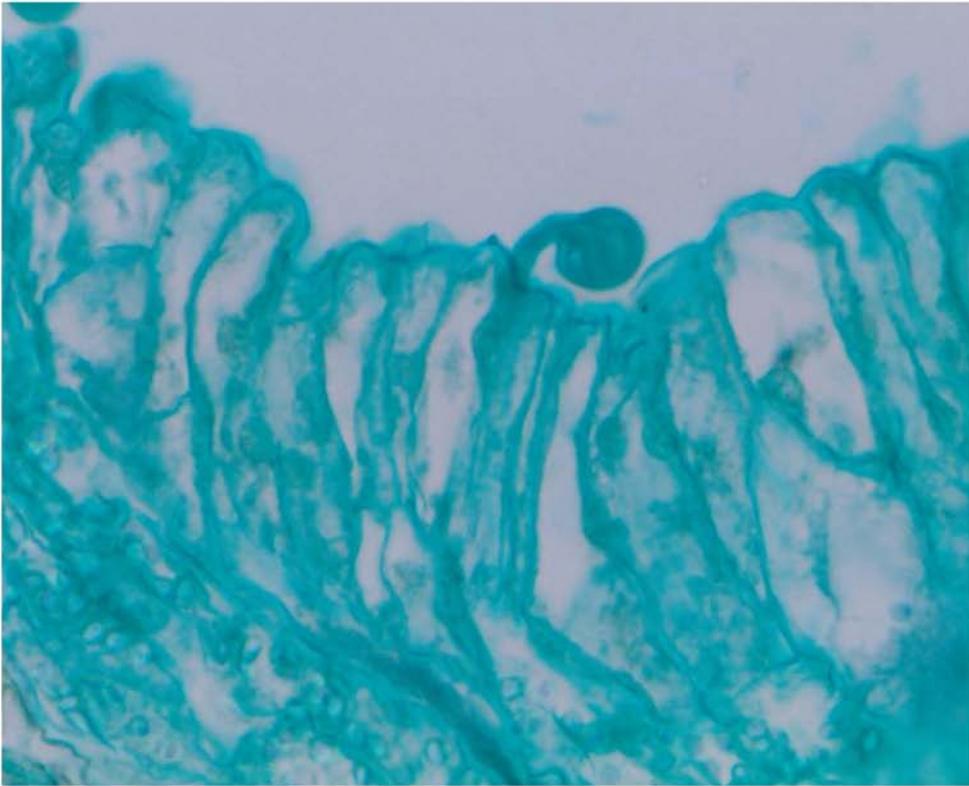
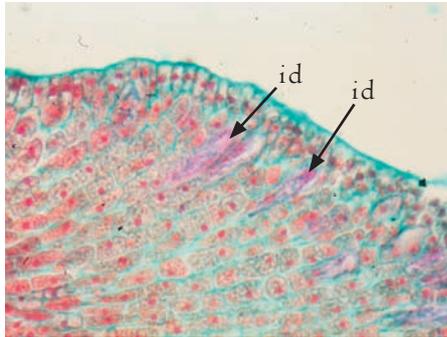


Figura 15 (200X).
Tubo polínico.
Estigma de una flor
de *M. rubrum* en
etapa 4.

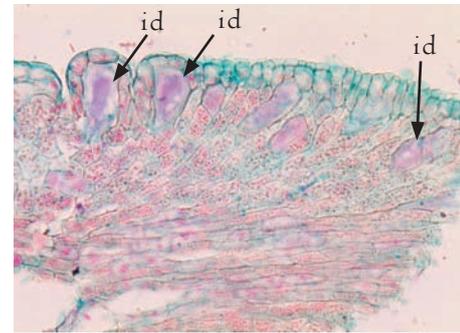
Estigmas

En la primera etapa los estigmas presentan idioblastos pequeños y conforme la etapa es más avanzada, aumentan en número y tamaño. En las etapas 3 y 4 los idioblastos logran su mayor tamaño y desaparecen para la etapa 5. (*id*): idioblastos

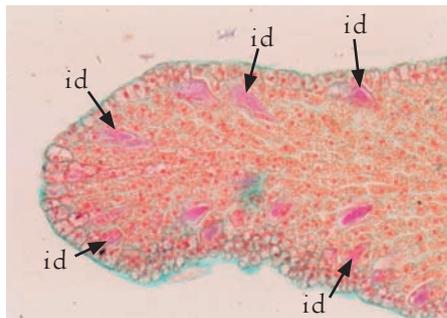
Etapa I



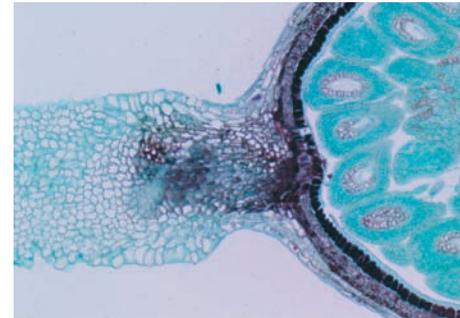
Etapa 3



Etapa 4



Etapa 5



DISCUSIÓN

El ciclo de vida de *Marathrum rubrum* está fuertemente relacionado con la temporada de lluvias, ya que el mayor crecimiento vegetativo se genera cuando la planta se encuentra sumergida en el agua, entre mayo y octubre (Philbrick y Novelo, 1993). Si bien la fase gametofítica inicia cuando la planta aún se encuentra sumergida (Murguía-Sánchez, 2003), la polinización, fecundación y desarrollo de la semilla se llevan a cabo cuando la planta ha expuesto sus órganos reproductivos; al descender el nivel del agua, entre los meses de noviembre a abril (Philbrick y Novelo, 1994). Esto fue comprobado durante la realización del presente trabajo.

La hipótesis con la que se inició esta investigación fue que las etapas más tempranas del desarrollo de la flor deberían estar asociadas con el agua, y conforme la flor se encontrara más alejada de ésta presentaría una etapa más avanzada de desarrollo. Sin embargo, se encontró que la posición de la flor en la roca no está directamente relacionada con su etapa de desarrollo, ya que observamos etapas más avanzadas más cerca del agua que etapas más tempranas y viceversa. Las dos primeras etapas necesitan

estar en contacto con el agua, ya sea directamente en la corriente del río, con agua salpicada e incluso con agua en orificios de la roca o atrapada en las estructuras vegetativas, en continua renovación. La mayoría de las especies es anual (Novelo y Philbrick, 1997) debido a que, cuando el nivel del agua desciende, la planta queda completamente expuesta en la superficie de la roca y se seca. Las especies perennes, si es que existen, deben superar la temporada seca permaneciendo sumergidas en el agua. Es posible que en estas estructuras secas se encuentren insertas semillas, producto de la dehiscencia de los frutos, lo cual no fue verificado en este trabajo.

Cuando la flor se encuentra expuesta al ambiente (aun dentro de la spatela), los granos de polen y óvulos se encuentran maduros y los cambios observados en las etapas de desarrollo establecidas son sutiles, principalmente en la pared de la antera, en la pared del ovario y en los estigmas. Esto coincide con lo reportado para *Vánroyenella plumosa* (Murguía-Sánchez *et al.*, 2001).

La antera es tetraesporangiada y desde la primera etapa, la pared de la antera presenta únicamente epidermis y endotecio. La presencia de únicamente membrana tapetal y cuerpos de Ubish indica que los

granos de polen se encuentran completamente desarrollados, ya que el tapete es del tipo secretor y se degrada cuando las microsporas están libres (Murguía-Sánchez, 2003). Los cambios en la pared de la antera únicamente corresponden a procesos relacionados con la dehiscencia, ya que los engrosamientos del endotecio comienzan desde que la espatela se rompe (en la etapa 2) y la dehiscencia se presenta en la anthesis (etapa 4).

Las podostemáceas son polinizadas de manera anemófila y, en casos particulares, entomófila (Novelo y Philbrick, 1993). Se ha reportado la ocurrencia de autogamia o cleistogamia (Khosla, *et al.*, 2000). El fruto se desarrolla cuando la planta madre se encuentra seca (Philbrick y Novelo, 1994).

Las podostemáceas tienen un saco embrionario tetracelular y un pseudosaco embrionario, así como la ausencia de endospermo (Battaglia, 1980). El pseudosaco embrionario es un plasmodio nucelar que se forma a partir de la degradación de las paredes celulares de la nucela y, de esta forma, puede sustituir al endospermo en la nutrición del embrión. En *M. rubrum* este plasmodio nucelar se forma antes de la etapa I, puesto que desde ésta ya se observa el plasmodio nucelar que continúa sin cambios hasta la última etapa, y la nucela, que desde

esta etapa hasta la última persiste con dos capas de células.

En la pared del ovario se observaron numerosas inclusiones lipídicas y carbohidratos, que aumentaron conforme la etapa de desarrollo fue más avanzada. Esto puede indicar la necesidad del fruto de almacenar sustancias para la nutrición del embrión, puesto que el fruto, durante su desarrollo, deja de recibir nutrimentos de la planta madre, desde etapas muy tempranas, al morir ésta y secarse completamente el pedicelo que sostiene al fruto durante el desarrollo.

Si bien el plasmodio nucelar puede sustituir al endospermo para nutrir al embrión, los lípidos y carbohidratos encontrados en forma abundante dentro de la pared del ovario también pueden representar una importante fuente de nutrición para el embrión hasta que la semilla se adhiera a una roca y logre prosperar mediante una plántula fotosintética. Además puede significar una cubierta impermeable al agua que impida su entrada a las semillas en desarrollo. La gruesa cutícula de la epidermis interna del ovario colabora en esta función.

Los estigmas presentan idioblastos que probablemente secretan sustancias para lograr que los granos de polen se adhieran

a los estigmas o bien podrían ser reservorios de sustancias nutritivas para nutrir el tubo polínico en su paso por el estigma. En etapas más avanzadas del desarrollo los idioblastos se observan de mayor tamaño. En las etapas contempladas los idioblastos del estigma desaparecieron en la etapa 5. En etapas anteriores a la antesis los estigmas pueden encontrarse juntos o separados. Teniendo en cuenta que la germinación de granos de polen y la prueba positiva de la receptividad del estigma (Zeisler, 1938) fueron positivas en la etapa 4, este cambio puede indicar el momento en el que se lleva a cabo la polinización. Además debe tenerse en cuenta que en esta misma etapa ocurre la dehiscencia de las anteras y, al haberse reportado que no existe autoincompatibilidad en *M. rubrum* (Philbrick y Novelo, 1998), es probable que la dehiscencia se encuentre asociada con la receptividad de los estigmas. Por otro lado, la mayoría de las veces, cuando los estigmas se encuentran separados, la superficie estigmática presenta grandes cantidades de polen.

Es interesante el hecho de que en la etapa I la espátula presente coloración verde, ya que probablemente podría ser fotosintética, aumentando los nutrientes utilizados en la producción de la flor. Es

importante mencionar que en las dos visitas al campo realizadas entre febrero y marzo se encontraron pocas flores en etapas 2 y 4, probablemente al enfrentarse a la temporada seca. La etapa 2, que necesita agua a su alrededor, dura unas cuantas horas; y en la etapa 4, que es la antesis, probablemente deba evitarse en lo posible la pérdida de agua. En temporada de secas, ésta, que es la última etapa dependiente del agua, dura poco tiempo, pues en la siguiente etapa la flor comenzará a secarse y perderá los estambres y los estigmas.

La longitud de la flor mostró que el pedicelo generalmente es más largo conforme más avanzada es ésta; sin embargo, hay un alto coeficiente de variación. Esto indica que muchos individuos de diferentes etapas pueden caer en el intervalo encontrado según la media para otra etapa. Usualmente las etapas más avanzadas tendrán mayor longitud del pedicelo, pero hay que tener en cuenta que una gran cantidad de flores de etapas más tempranas puede presentar mayor longitud del pedicelo que individuos de etapas más avanzadas, por lo tanto podría descartarse como parámetro útil para su ubicación dentro de una etapa determinada. Se encontró que el pedicelo de las flores medidas en noviembre tuvo mayor longitud;

quizá esto se deba a que entre febrero y marzo la temporada es más seca que en noviembre; las condiciones secas pueden crear condiciones de estrés para las plantas y por consiguiente la floración debe llevarse a cabo rápidamente.

La anatomía de las estructuras reproductoras en las diferentes etapas que se encontró en *M. rubrum* en el presente trabajo coincide con lo observado en *V. plumosa* (Murguía-Sánchez *et al*, 2001).

Por último, cabe mencionar que el objetivo de esta tesis se logró al relacionar las estructuras morfoanatómicas con las diferentes etapas del desarrollo y que la posición de la flor en la roca no tiene relación alguna con la etapa de desarrollo.

CONCLUSIONES

- Cuando la flor se encuentra expuesta al ambiente los granos de polen y óvulos se encuentran completamente desarrollados.
- Los cambios en la pared de la antera comienzan desde la segunda etapa y se encuentran asociados a la dehiscencia que ocurre en la cuarta etapa
- La posición de la flor en la roca no corresponde a la etapa de desarrollo de ésta
- La longitud del pedicelo en general es más grande mientras la etapa de desarrollo es más avanzada
- La germinación de los granos de polen ocurre en la cuarta etapa

REFERENCIAS

- Barrett, S.C.H., Eckert, C.G. y Husband, B.C. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquatic Botany*, **44**: 105-145.
- Battaglia, E. 1980. Embryological questions: 2. Is the endosperm of Angiosperms sporophytic or gametophytic? *Ann. Bot.*, (Roma), **39**: 9-20.
- Charu, K., Shivanna, K.R., Mohan Ram, H.Y. 2000. Reproductive biology of *Polypleurum stylosum* (Podostemaceae). *Aquatic Botany* **67**: 143-154
- Cox, P.A., 1998. Hydrophilous pollination. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 261-280.
- Cronquist, A. 1988. The evolution and classification on flowering plants. *The New York Botanical Garden*, Bronx, New York. 555 p.
- Curtis, H., Barnes, N.S.. 2000. Biología. Editorial Médica Panamericana. Madrid.
- Cusset, C. y G. Cusset. 1988. Etudes sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des *Tristichaceae*. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris*, Sér. 4 (section B, Adansonia, n 2), **10**: 149-177
- Dahlgren, R.M.T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.*, **80**: 91-124.
- Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Salvo, E., Talavera, S., Valdés, B.. 1997. Botánica. McGraw-Hill Interamericana. Madrid. 781 p.p.
- Jäger-Zürn, I. 1997. Embriological and floral studies in *Weddellina squamulosa* tul. (Podostemaceae, Tristichoideae). *Aquatic Botany*, **57**: 151-182.
- Kearns, C. A. y D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado. 583 pp.
- Kita, Y., y M. Kato. 2001. Intrafamilial phylogeny of the aquatic angiosperm Podostemaceae inferred from the nucleotide sequence of the *matk* gene. *Plant biol.*, **3**: 156-163.
- Les, Donald H., Philbrick, C. Thomas, Novelo R., Alejandro. 1997. The phylogenetic position of river-weeds (Podostemaceae): Insights from *rcbL* sequence data. *Aquatic Botany*, **57**: 5-27

López Curto, M. de L., G. J. Márquez-Guzmán, G. Murguía-Sánchez. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Murguía-Sánchez, G., A. Novelo, C. T. Philbrick y G. J. Márquez-Guzmán. 2001. Desarrollo de los verticilos sexuales de *Vánroyenella plumosa* Novelo & Philbrick (Podostemaceae). *Acta Botánica Mexicana*, **57**: 37-50.

Murguía-Sánchez G., A. Novelo, C. T. Philbrick y G. J. Márquez-Guzmán. 2002. Embryo sac development in *Vánroyenella plumosa*, Podostemaceae. *Aquatic Botany*, **73**: 201-210.

Murguía-Sánchez, M. 2003. Embriología comparada de los géneros de la familia Podostemaceae en México. Tesis de doctorado (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, 125 pp.

Novelo, R., y C. T. Philbrick. 1997. Taxonomy of Mexican Podostemaceae. *Aquatic Botany*, **57**: 275-303.

Philbrick, C.T., y A. Novelo. 1993. River weeds: a fascinating family of aquatic flowering plants. *Aquaphyte*, **13**: 6-7.

Philbrick, C.T., y A. Novelo. 1994. Seed germination of Podostemaceae. *Aquatic Bot*, **48**: 145-151.

Philbrick, C.T., y A. Novelo. 1995. New World Podostemaceae: ecological and evolutionary enigmas. *Brittonia*, **47**: 210-222.

Philbrick, C.T., y A. Novelo. 1997. Ovule number, seed number and seed size in Mexican and North American species of Podostemaceae. *Aquatic Botany*, **57**: 183-200.

Philbrick, C.T., y A. Novelo. 1998. Flowering phenology, pollen flow, and seed production in *Marathrum rubrum* (Podostemaceae). *Aquatic Botany*, **62**: 199-206.

Philbrick, C.T., y A. Novelo. 2006. The Podostemaceae page <http://people.wcsu.edu/philbrickt/new%20podo%20site/Conservation.htm>

Philbrick, C.T., 1991. Hydrophily: phylogenetic and evolutionary considerations. *Rhodora*, **93**: 36-50.

Quiroz, F., A. Novelo y C.T. Philbrick. 1997. Water chemistry and the distribution of Mexical Podostemaceae: a preliminary evaluation. *Aquatic Botany*, **57**: 201-212.

Van Royen, P. 1950. Podostemonaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 37(2): 124-237

Van Royen, P. 1951. The Podostemaceae of the New World. Part I. *Meded. Bot. Mus. Herb. Utrecht.*, **107**: 1-151.

Van Royen, P. 1953. The Podostmaceae of the New World. Part 2. *Acta Bot. Neerl.*, **2**: 1-21.

Van Royen, P. 1953. The Podostmaceae of the New World. Part 3. *Acta Bot. Neerl.*, **3**: 215-263.

Rutishauser R. 1997. Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river weeds). *Aquatic Botany*, **57**: 29-70.

Rutishauser, R., A. Novelo R. y C.T. Philbrick. 1999. Developmental morphology of New World Podostemaceae: *Marathrum* and *Vanroyenella*. *Int. J. Pl. Sci.*, **160**: 29-45

Stevens, P.F., 2003. Angiosperm phylogeny Website <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb>.

Suzuki, K., Kita, Y. y Kato, M.. 2002. Comparative Developmental Anatomy of Seedling in Nine Species of Podostemaceae (Subfamily Podostemoideae). *Annals of Botany*, **89**: 755-765.

Uedal, K., T. Hanyuda, A. Nakano, T. Shluchi, A. Seo, H. Okubo y M. Hotta. 1997. Molecular phylogenetic position of Podostemaceae, a marvelous aquatic flowering plant family. *J. Plant. Res.*, **110**: 274-281

Zeisler, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beiheft Botanisches Zentralblatt*. **58**: 308-318.