



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Análisis de la Ecofisiología de
Podostemáceas**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

ANA LAURA DÍAZ VASQUEZ

TUTORA

DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA

2012



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



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.

1. Datos del alumno

Díaz

Vasquez

Ana Laura

56459536

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

301256412

2. Datos del tutor

Dra.

Margarita

Collazo

Ortega

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Judith Guadalupe

Márquez

Guzmán

4. Datos del sinodal 2

Dra.

María Ivonne

Reyes

Ortega

5. Datos del sinodal 3

M en C.

Yuriana

Martínez

Orea

6. Datos del sinodal 4

M en C.

Guillermo Raúl

Castillo Sánchez

7. Datos del trabajo escrito

Análisis de la Ecofisiología de las Podostemáceas

71 p

2012

8. Palabras clave

Podostemáceas, germinación, Ecofisiología, fotosíntesis, desarrollo temprano

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Margarita Collazo, por haberme aceptado en este seminario, dirigido esta tesis, por brindarme su confianza, todo su apoyo para concluirla y sobre todo por su sincera amistad. Muchas Gracias Mague.

A la Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dra. María Ivonne Reyes Ortega, a la M. en C. Yuriana Martínez Orea y a el M. en C. Guillermo Raúl Castillo Sánchez, por aceptar ser mis sinodales, darse el tiempo de leer y releer este trabajo y hacer las correcciones para mejorarla. Gracias.

A todos los investigadores que han dedicado muchos años a estudiar a las podostemáceas, por sus grandes aportaciones en el conocimiento de estas. Pues sin ellos no hubiera conseguido saber lo que hoy se y que desconocía completamente.

A la M. en C. Yuriana Martínez Orea por la asesoría, por ayudarme con las traducciones de artículos que para mí decían algo totalmente distinto. Por tus acertados comentarios y correcciones. Gracias por hacerme un espacio en tu valioso tiempo.

A el Biol. Aldebaran Camacho Velázquez por su invaluable apoyo en la mejora de este trabajo. Muchas gracias por ver más allá de lo evidente.

A todos los que habitan en el Laboratorio de Desarrollo en Plantas, por facilitarme la estancia ahí, desde contestarme una simple pregunta hasta hacerme reír con todas sus ocurrencias. Se los agradezco en verdad.

Al el Herbario de la Facultad de Ciencias y al Herbario Nacional de México por permitirme el uso del material.

A la M. en C. Martha Olvera García y a la Biol. Gilda Ortiz Calderón, que me facilitaron las imágenes hasta ese momento olvidadas de el Dr. Novelo. Gracias.

DEDICATORIAS

A mis padres, Mario Díaz Martínez e Isabel Vasquez Ruíz por que sin ellos yo no seguiría aquí hoy, por tenerme tanta paciencia, por todos sus consejos, su amor, Dios sabe que les debo tanto que no puedo expresar todo el agradecimiento que siento en un pequeño párrafo, sin embargo quiero hacer una mención honorífica a mi madre, por que a través de estos largos 26 años se ha convertido en mi mejor amiga, en mi mayor inspiración, mami eres la mujer más hermosa que conozco en todos los aspectos, te amo gracias por jamás haberme dejado tirar la toalla en esos momentos de crisis.

A mi hermano Choche, a Evita mi cuñada, por estar cerca de mí en los buenos y malos momentos.

A mis sobrinos Rai y Tahira, por que sacrificaron sus ratos de juego con tal de darme un espacio para concentrarme en escribir.

A mi George por acompañarme en las largas noches y no dejarme sola.

A los "muppets" (Magali, Quique, Diana, Normis, Lupita, Dav, Mike y Jose Luis) por qué en todo este camino me han dejado tantos momentos de alegría y de felicidad, espero comprendan que han sido un pilar enorme en mi vida, pudimos habernos conocido en otro tiempo pero cada uno llego a mi vida en el momento que tenía que llegar, gracias por permanecer en ella. I love mucho reteharto.

A mis queridísimos profesores Carlos Teutli y Rafael Serrano por su inmensurable apoyo desde que nos conocimos, por que más que profesores supieron ser mis amigos y no olviden que seguiremos luchando por que se reconozca a la Etnobiología como se debe en esta facultad. No se quejen de que solo les dedique un pequeño párrafo. Los quiero mucho.

A todos mis profesores de la carrera, por que forjaron en mi una pasión y un amor por la biología.

A la Ana del pasado, por seguir tu corazón y elegir de entre tantas posibilidades esta bellísima carrera, la Ana del presente no se arrepiente y la Ana del futuro te lo agradecerá hasta el final de sus días.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de estar entre sus afortunados estudiantes, por que mi sangre es azul y mi piel dorada.

Y a todos los que han dejado una huella en mi, por que hay personas que siempre van a permanecer en mi corazón, aunque ya no estén en mi vida.

INDICE

| | |
|--|-----------|
| Resumen | 1 |
| Introducción | 2 |
| Objetivos | 4 |
| Objetivos particulares | 4 |
| Capítulo 1. Características Generales | 5 |
| Hábitat, ciclo de vida y morfología | 17 |
| Capítulo 2. Germinación y desarrollo temprano | 25 |
| Generalidades de la germinación | 25 |
| Factores que afectan la germinación | 28 |
| Quiescencia y latencia | 30 |
| Germinación y desarrollo temprano en plantas acuáticas | 31 |
| Germinación y desarrollo temprano en Podostemaceae | 33 |
| Capítulo 3. Fotosíntesis | 51 |
| Fotosíntesis en plantas acuáticas | 55 |
| Fotosíntesis en Podostemaceae | 58 |
| Capítulo 4. Conclusiones | 63 |
| Bibliografía | 67 |

RESUMEN

En este trabajo se realizó una investigación documental sobre la germinación, desarrollo temprano y aspectos fotosintéticos de la familia Podostemaceae, temas de los que hay escasa información. Esta familia es la más grande con aproximadamente 48 géneros y 270 especies, de las angiospermas acuáticas estrictas. En México existen 8 especies distribuidas en las regiones tropicales. Su ciclo de vida está estrechamente relacionado con los cambios en el nivel del agua de los ríos que habitan, cuando el nivel es alto –época lluviosa- se presenta la fase vegetativa, y cuando el nivel es bajo –época seca- se desarrolla la fase reproductiva. La morfología de las plantas es muy variable y se alejan del patrón estructural de las angiospermas. La germinación es alta en las semillas de las especies estudiadas en condiciones de laboratorio. El patrón de desarrollo morfológico posterior a la germinación es, por lo general, similar en las especies estudiadas. La fotosíntesis, contenido de pigmentos y biomasa varía entre las etapas vegetativa y reproductiva.

INTRODUCCIÓN

El presente ensayo tuvo como finalidad realizar una investigación documental sobre los resultados reportados a la fecha en revistas científicas, foros académicos y tesis acerca de la germinación, el crecimiento y la fotosíntesis en especies de la familia Podostemaceae. Esta familia es la más diversa dentro de las angiospermas estrictamente acuáticas (Philbrick y Novelo 1995; Cook, 1996). Comprende tres subfamilias: Podostemoideae, Tristichoideae y Weddellinoideae (Jäger-Zürn, 1997; Rutishauser, 1997; Kita y Kato, 2001) con aproximadamente 48 géneros y 270 especies dulceacuícolas, de amplia distribución en los trópicos y subtrópicos de todo el mundo (Cook, 1996).

La importancia de esta familia radica, además de ser estrictamente acuática, en que varias especies son endémicas de México (Novelo y Philbrick, 1997). Los estudios realizados a la fecha son básicamente sobre su taxonomía, anatomía y morfología, pero son escasos los relativos a su germinación, crecimiento y fisiología. Por ello se revisó la información al respecto dada la necesidad de conocerlos. Existe una gran dificultad para realizar experimentos en campo dado que crecen adheridas a rocas localizadas generalmente en medio de los ríos donde la corriente, en época de lluvias, es extremadamente fuerte y es cuando está en desarrollo la fase vegetativa del ciclo de vida. Debido a que las condiciones de su ambiente natural son difíciles de recrear, la

inmensa mayoría de los estudios son realizados en condiciones de laboratorio, en las cuales se ha tratado de mantener a las plántulas.

El ensayo se divide en cuatro capítulos. El primero expone las características generales de las podostemáceas, su distribución y hábitat; el segundo su germinación y desarrollo temprano; el tercero la fotosíntesis y por último las conclusiones.

OBJETIVO GENERAL

Obtener información sobre aspectos fisiológicos de las podostemáceas

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Aportar información sobre las características generales de las podostemáceas, particularmente de su germinación, crecimiento temprano y fotosíntesis.
2. Elaborar una base bibliográfica con toda la información consultada y registrada.

CAPÍTULO 1. CARACTERÍSTICAS GENERALES

La familia Podostemaceae Rich. ex C. Agardth (Magnoliopsida) es la única de las angiospermas estrictamente acuática; habita ríos de corriente rápida en las zonas tropicales y subtropicales del mundo; y se distribuye en México y Sudamérica en el Nuevo Mundo, en África central, Madagascar, el este de Asia, noreste de Australia y Nueva Guinea (Cook, 1990; Fig 1). Son una familia relativamente grande de dicotiledóneas (48 géneros, ca. 270 spp; Grubert, 1991; Cook, 1990; Mohan Ram y Sehgal, 1992; Philbrick y Novelo, 1993, 1995). El 70% de las especies se agrupa en cuatro géneros: *Apinagia* Tul. con 50, *Marathrum* Humb. & Bonpl, con 25, *Rhyncholacis* Tul. con 25 y *Podostemum* Michx, con 10 (Philbrick y Novelo, 1995). Numerosos autores han resaltado el alto nivel local de endemismo en esta familia (Royen, 1951; Cook, 1996). En el continente Americano hay un 48% de endemismo (Scultorphe, 1967; Novelo y Philbrick, 1997); de los 19 géneros que hay en América, 14 de ellos contienen especies endémicas (Philbrick y Novelo 1995).

Son plantas herbáceas, anuales o perennes; sus raíces emergen lateralmente, son acintadas, y se adhieren fuertemente a rocas u otros objetos sólidos, usualmente son fotosintéticas y muy ramificadas, presentan rizoides en la superficie inferior. Sus tallos son alargados o muy reducidos, opuestos o subopuestos, o foliosos, homo o heteromorfos; las hojas con frecuencia están reducidas o ausentes, cuando están presentes son extremadamente variables en tamaño y forma, pueden estar sumergidas

y generalmente son muy flexibles; las estípulas y pecíolos están presentes o ausentes, estos últimos son lisos o rara vez están armados con proyecciones (Rutishauser, 1997).

Crece en ríos o cascadas tropicales y subtropicales y comúnmente están ancladas a un sustrato rocoso. Es por esto que se llaman haptofitas o rheofitas. Respecto a las características reproductivas (por ejemplo el número de estambres y de tépalos por flor o las costillas de la cápsula) existe un polimorfismo considerable en todos los niveles taxonómicos e incluso entre individuos.



Figura 1. Mapa de distribución mundial de podostemáceas, tomado y modificado de http://www.thecompositaehut.com/www_tch/webcurso_spv/familias_pv/podostemaceae.html

Novelo y Philbrick (1997) reportan que en México se distribuyen cinco géneros y ocho especies de Podostemaceae: *Marathrum* Humb & Bonpl. (*M. rubrum* Novelo y

Philbrick, *M. schiedeanum* (Cham.) Tul., *M. tenue* Liebm), *Oserya* Tul y Wedd (*O. coulteriana* Tul, *O. longifolia* Novelo y Philbrick), *Podostemum* Michx (*P. ricciiforme* (Liebm) P. Royen), *Tristicha* Du Petit-Thouars (*T. trifaria* (Bory ex Willd) Spreng) y *Vanroyenella* Novelo y Philbrick (*V. plumosa* Novelo y Philbrick). De éstos, el género (*Vanroyenella*) y cuatro especies (*M. rubrum*, *O. coulteriana*, *O. longifolia* y *V. plumosa*) son endémicas; aunque comúnmente sólo se establece una especie de podostemáceas por río, en algunos de ellos, como el Horcones, en Jalisco, México, se han recolectado hasta cuatro especies diferentes que corresponden a los géneros *Marathrum*, *Oserya*, *Tristicha* y *Vanroyenella*.

Recientemente *M. rubrum* y *M. schiedeanum* se han ubicado como *M. foeniculaceum*, y a *Oserya coulteriana* como *Noveloa coulteriana* (Tippery *et al.*, 2011). Para efectos del presente ensayo se mantienen los primeros nombres que son con los que se reportan los trabajos revisados.

La NOM-059-SEMARNAT-2010 (Página en red: D.O.F., 2010) reporta en la categoría de especies en riesgo de extinción a *Marathrum rubrum*, *M. minutiflorum* Engl. (la que de acuerdo al Missouri Botanical Garden tiene como sinónimo a *T. trifaria*; Página en red: Tropicos, 2012), *Oserya coulteriana*, *Oserya longifolia*, *Podostemum ricciiforme*, y *Vanroyenella plumosa*. Éstas y *M. schiedeanum*, se distribuyen en la vertiente del Pacífico desde Baja California Sur y Sonora, hasta Chiapas; y en el Golfo de México, desde Tamaulipas hasta Tabasco, y en el centro de México en los estados de Michoacán, Jalisco y Morelos (Novelo y Philbrick, 1997). Las podostemáceas mexicanas se pueden ubicar principalmente en ocho provincias fisiográficas, según la

clasificación de Rzedowski (1988), las cuales corresponden a la planicie costera noroccidental, la Sierra Madre Oriental, el Eje Volcánico Transversal, la planicie costera nororiental, la depresión del Balsas, la Sierra Madre del Sur, el sistema montañoso de la región norte de Oaxaca y la planicie costera suroriental (Novelo y Philbrick, 1997).

En las figuras 2 a 9 se presentan, dependiendo de la información obtenida, las imágenes de herbario, su fotografía *in vivo*, el esquema y mapa de distribución de las ocho especies endémicas de México.

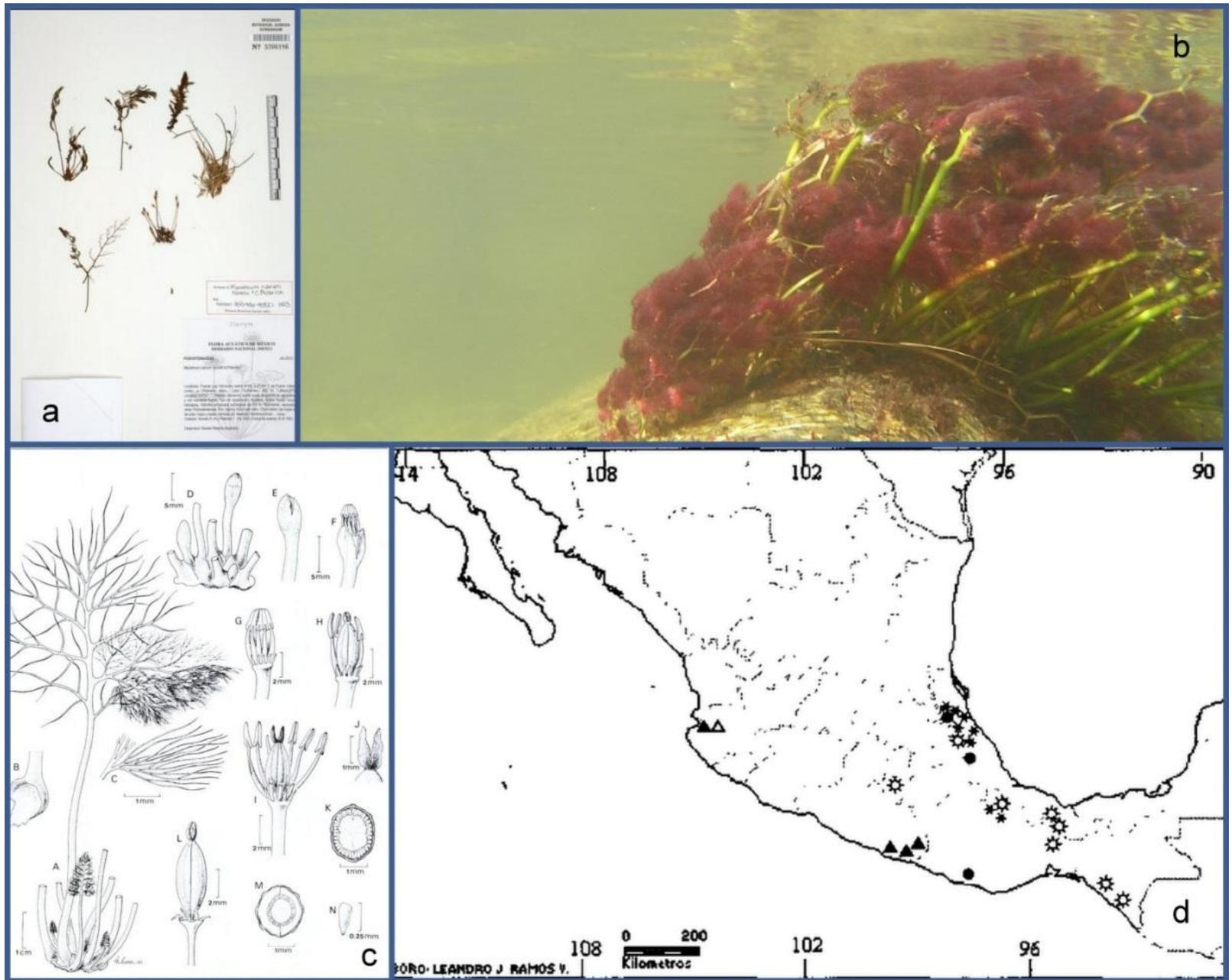


Figura 2. *Marathrum rubrum* a. Foto de herbario (Missouri Botanical Garden). b. *in vivo* (cortesía de Diana Guzmán Merodio) c. Esquema (Novelo y Philbrick, 1997). d. distribución (Novelo y Philbrick, 1997).

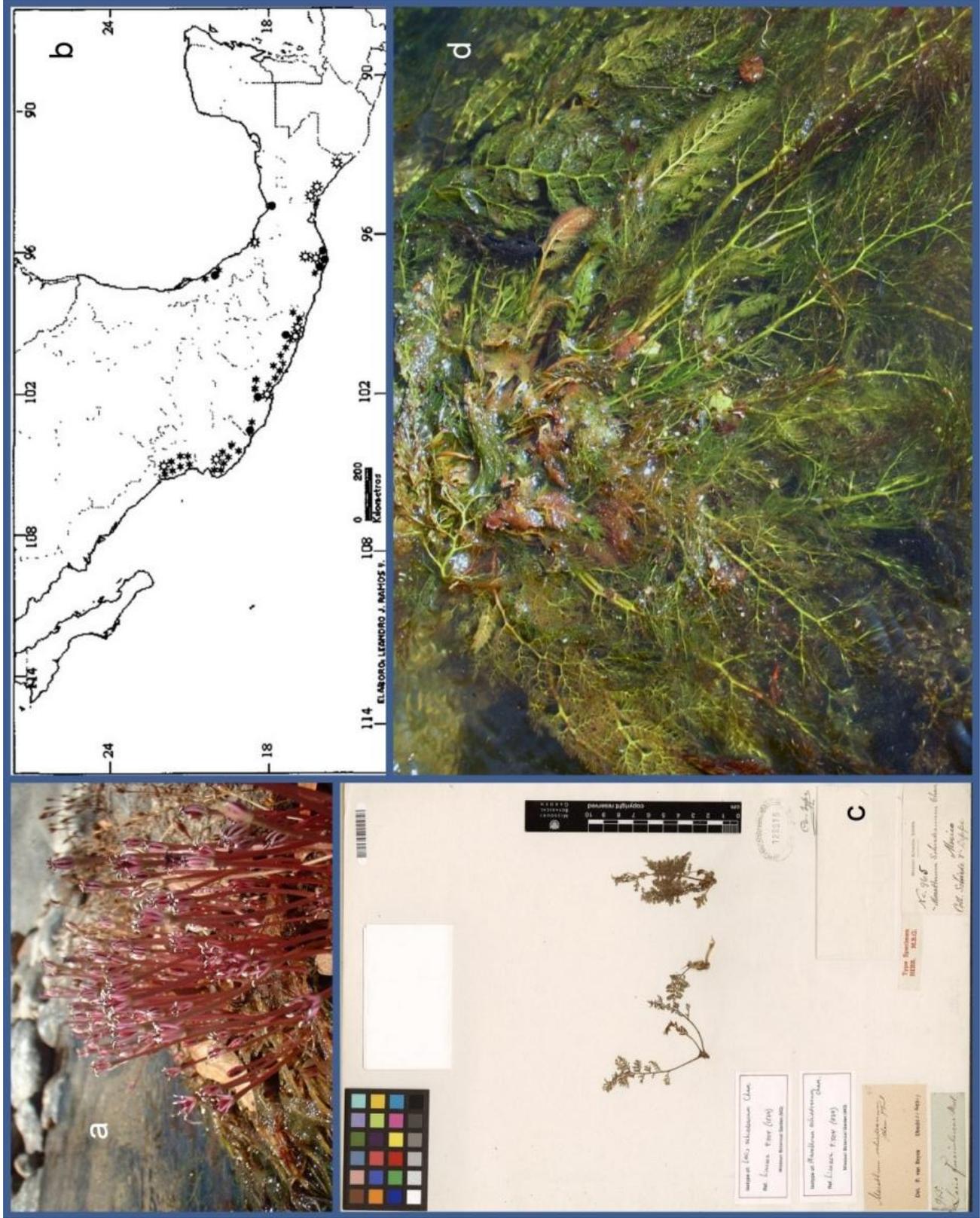


Figura 3. *Marathrum schiedeanum* a. Foto in vivo (cortésia de Karina Jiménez Durán b. Distribución (Novelo y Philbrick, 1997). c. Foto de herbario tomado de Misouri Botanical Garden. d. Foto in vivo (cortésia de Raúl Luna Ramos)

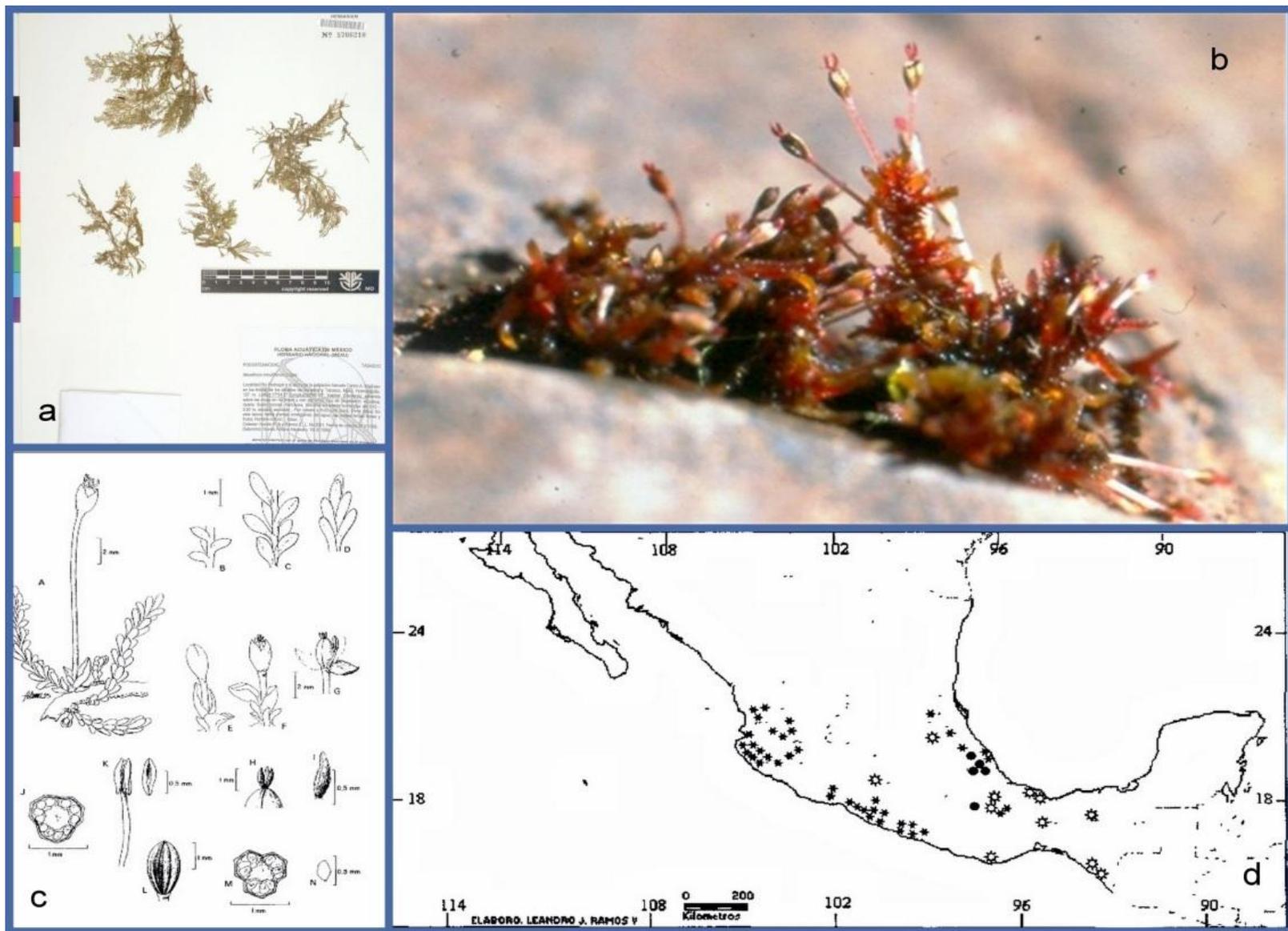


Figura 4. *Tristicha trifaria*. a. Foto de herbario tomado de Missouri Botanical Garden b. foto *in vivo* c. Esquema tomado de Novelo y Philbrick (1997). d. Distribución en México tomado de Novelo y Philbrick (1997).

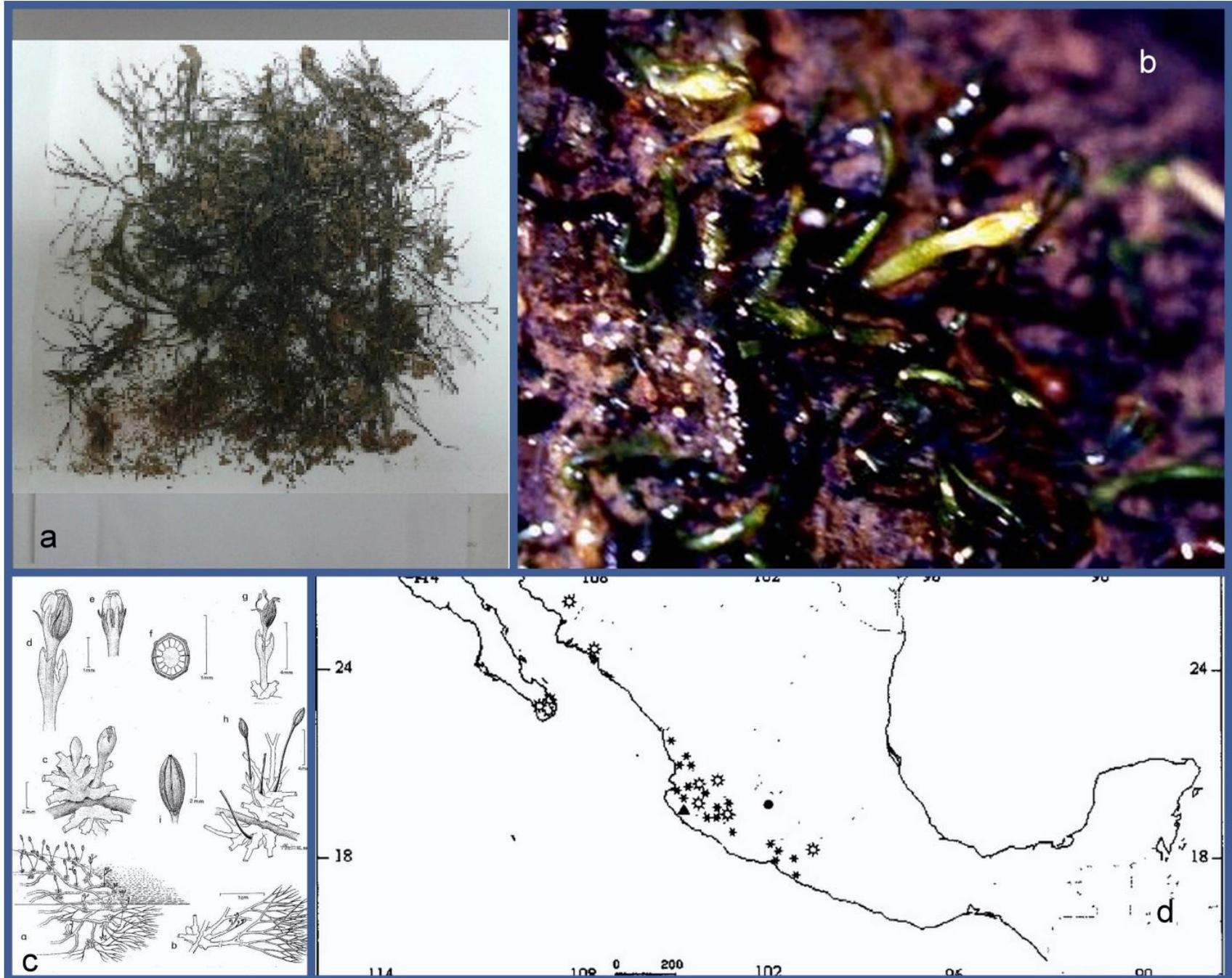


Figura 5. *Oserya coulteriana*. a: Foto de herbario (Facultad de Ciencias). b: *in vivo* Novelo, IBUNAM. c: Esquema (Novelo y Philbrick, 1997). d: distribución (Novelo y Philbrick, 1997).

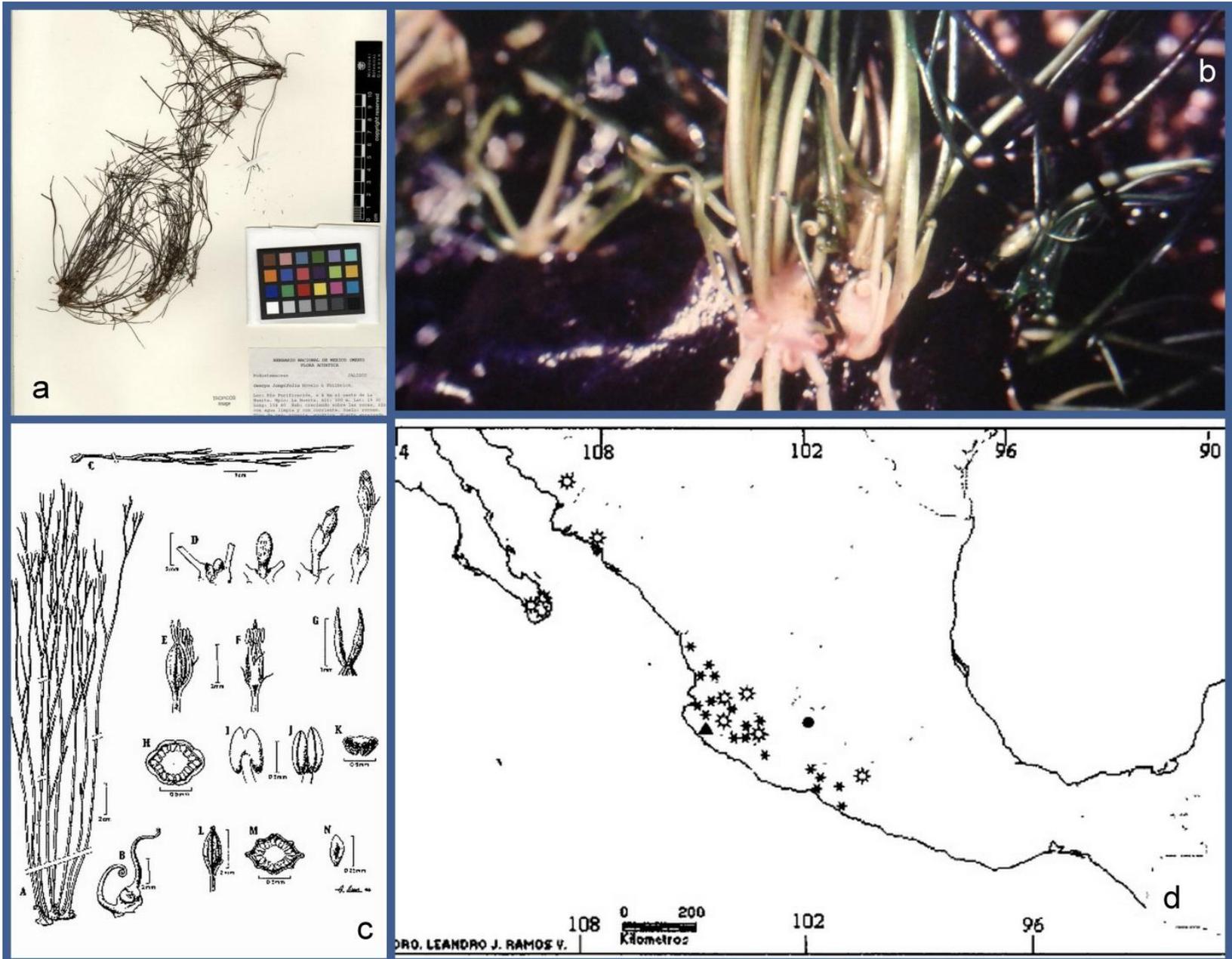


Figura 6. *Oserya longifolia* a: Foto de Herbario (Missouri Botanical Garden). b: Foto *in vivo* Novelo, IBUNAM. c: Esquema (Novelo y Philbrick, 1997). d: Distribución (Novelo y Philbrick, 1997).

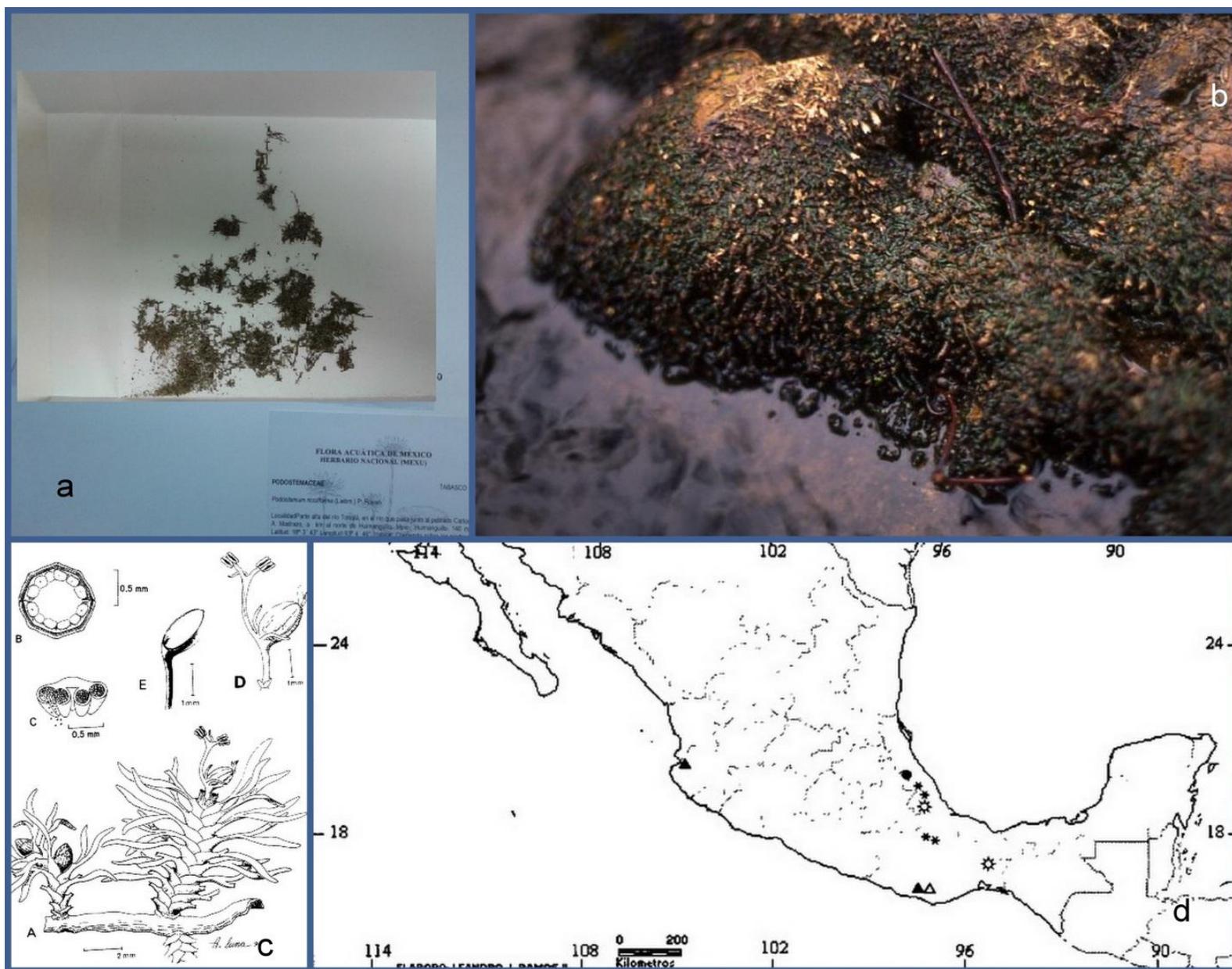


Figura 7. *Podostemum ricciiforme*. a: Foto Herbario (MEXU). b: Foto *in vivo* Novelo (IBUNAM), c: esquema (Novelo y Philbrick, 1997). d: Distribución (Novelo y Philbrick, 1997).

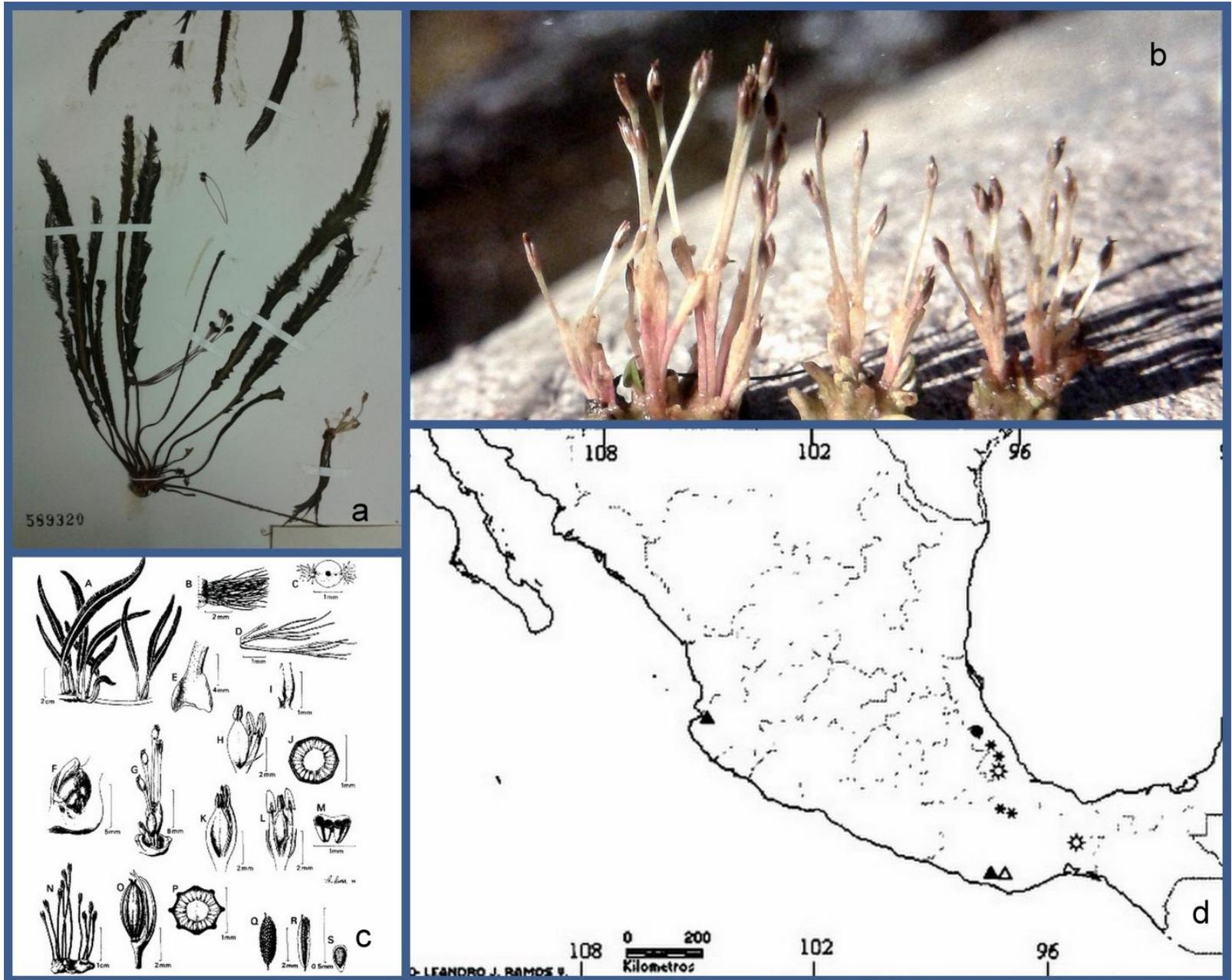


Figura 8. *Vanroyenella plumosa*. a: Foto herbario (Facultad de Ciencias). b: Foto *in vivo* Novelo (IBUNAM). c: Esquema (Novelo y Philbrick, 1997). d: Distribución (Novelo y Philbrick, 1997).

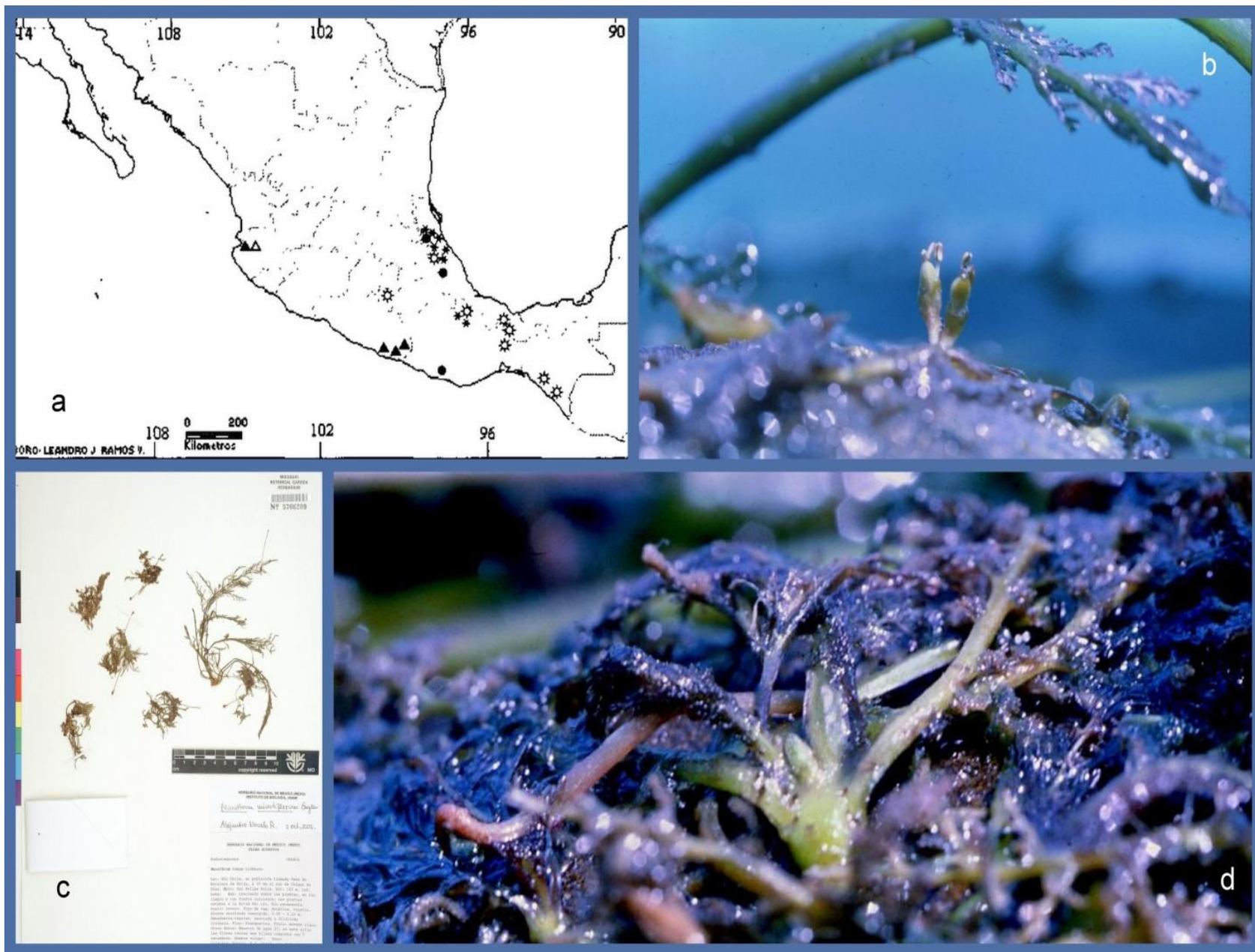


Figura 9. *Marathrum tenue*. a: distribución (Novelo y Philbrick, 1997), b: Foto *in vivo* Novelo (IBUNAM), c: Foto Herbario (Missouri Botanical Garden), d: Foto *in vivo* Novelo (IBUNAM).

Hábitat, ciclo de vida y morfología

Las podostemáceas tienen un hábitat asociado con su morfología y su plasticidad fenotípica (Rutishauser, 1997); se encuentran restringidas a corrientes torrenciales, cascadas y ríos caudalosos con aguas transparentes, bien oxigenadas, temperaturas entre 14 y 27°C y profundidades de hasta un metro (Sculthorpe, 1967; Philbrick y Novelo 1995), donde viven pegadas a un sustrato sólido mediante los rizoides (pelos adhesivos unicelulares) y un biofilm de cianobacterias (Jäger-Zürn y Grubert, 2000).

El ciclo de vida de estas especies está asociado a la variación en el nivel del agua de los ríos (cambios estacionales) y a su ubicación en rocas localizadas en lugares abiertos y soleados, donde golpea la corriente (Philbrick y Novelo 1995; Fig. 10). Los órganos vegetativos de la planta madura se encuentran sumergidos, anclados al sustrato rocoso, y presentan un máximo desarrollo vegetativo durante la temporada de lluvias. Al bajar el nivel del agua durante la estación seca, la mayoría de las hojas maduras se pierde, produciéndose hojas secundarias con apariencia muy diferente a las hojas completamente sumergidas (Philbrick y Novelo, 1995). Una vez que el río alcanza un nivel lo suficientemente bajo comienza el proceso de floración (Moham Ram y Sehgal, 1992; Fig. 11). Aunque la antesis es aérea (Philbrick y Novelo, 1993), la fase gametofítica del ciclo de vida se inicia con el cuerpo vegetativo sumergido, ya que las flores se forman dentro del talo de las plantas (Murguía-Sánchez *et al.*, 2001; Murguía-Sánchez, 2003).



Figura 10. Río Horcones, Jalisco. (1) época de secas y (2) época de lluvias. (Con autorización de Margarita Collazo Ortega).

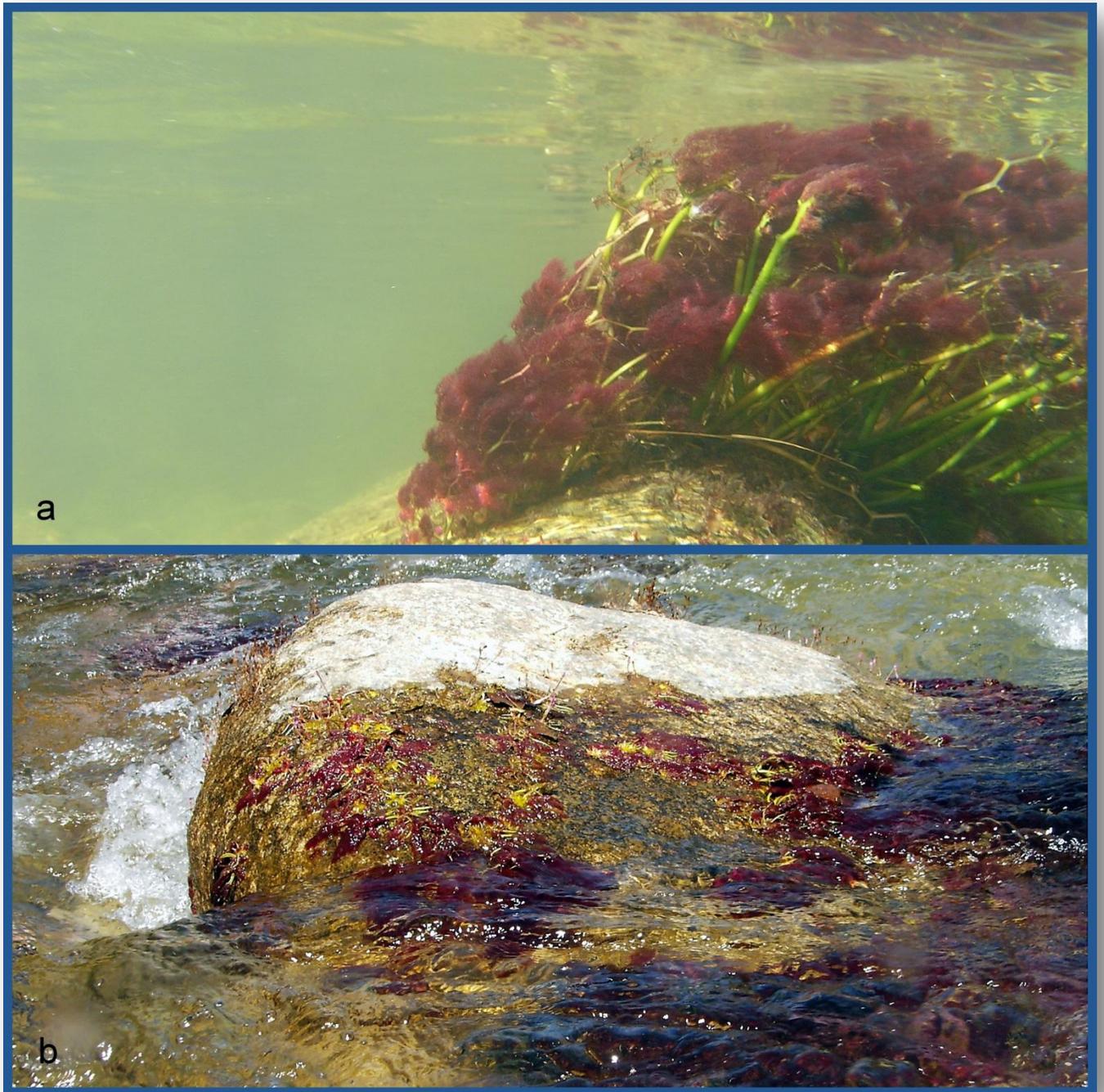


Figura 11. *Marathrum rubrum* a: época de lluvia (etapa vegetativa) (cortesía de Diana Guzmán Merodio) y b. época de secas (etapa reproductiva). Río Horcones, Jalisco.

El cuerpo vegetativo de las podostemáceas está sumamente modificado con respecto a otras plantas vasculares; algunas especies pueden ser fácilmente confundidas con organismos tan diversos como líquenes, algas, musgos o briofitas (Fig. 12), si es que no se encuentran en etapa de floración (Sculthorpe, 1967; Uedal *et al.*, 1997). Su morfología es sumamente variable y exhibe normalmente un cuerpo vegetativo taloide producto de la compresión dorsiventral de las raíces, tallos o el conjunto de éstos. Tal como se señaló en el acápite de características generales por Sculthorpe, 1967 y Rutishauser, 1997. Las hojas pueden ser complejas y de hasta dos metros de longitud, como en el caso de *Mourera* Aubl., o, por el contrario, verse reducidas a escamas compuestas por una sola capa celular, como sucede con *Tristicha* Du Petit-Thouars, cuyas hojas miden no más de dos milímetros de longitud (Rutishauser, 1997).

Una peculiaridad anatómica de las Podostemaceae es la ausencia de aerénquima. A este respecto contrastan fuertemente con otras plantas acuáticas (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967). Otras características anatómicas son los cuerpos de sílice encontrados en las células epidérmicas de la mayoría de las podostemáceas, excepto en *Podostemum ceratophyllum* (Hammond, 1937), y los tubos laticíferos encontrados en varios taxa neotropicales (Grubert, 1974, citado por Luna, 2006), sin especificar en donde se localizan. Poseen peculiaridades embriológicas tales como el plasmodio nucelar (pseudo-saco embrionario) y la falta de una doble fecundación. (Mohan Ram y Sehgal, 1992).



Figura 12. El cuerpo vegetativo de *Marathrum shideanum* en un planta fresca.

La floración se presenta cuando hay un descenso del nivel del agua (Philbrick y Novelo, 1993), después de lo cual se produce la fecundación. Los frutos se desarrollan fuera del agua, una vez que la parte vegetativa asociada con los mismos se ha secado (Philbrick y Novelo, 1994). La reproducción por semilla es fundamental para la familia,

lo que determina su gran diversidad, en contraste con otras angiospermas acuáticas (Philbrick y Novelo, 1995). En la familia se encuentra una tendencia floral marcada a la zigomorfía, lo cual puede implicar el reemplazo de la entomofilia por la anemofilia (Sculthorpe, 1967). Aunque la anemofilia parece tener gran importancia para la familia, se ha documentado autopolinización e incluso cleistogamia en varios miembros de Podostemoideae (Khosla *et al.*, 2000). La diversidad de síndromes de polinización es evidente, aunque hacen falta estudios para determinarlos de manera precisa en la mayoría de las especies (Philbrick y Novelo, 1998). Las flores son hermafroditas y la familia se caracteriza por presentar reducción floral, así como una disminución, en general, del número de órganos por verticilo y la ausencia de algunos de ellos (Fig. 13). El perianto suele estar sumamente reducido o ausente; los estambres se encuentran asociados con tépalos pequeños; hay presencia de un solo pistilo, pero el número de estigmas puede variar; las flores son generalmente casmógamas. Las flores son solitarias o agrupadas en inflorescencias, pediceladas, en algunas especies envueltas por una espatela, formada por dos brácteas, puede haber una o rara vez varias flores dentro de una sola espatela; las flores son actinomorfas o zigomorfas. El perianto, puede estar presente (3 o 5-lobado), o bien, reducido a tépalos; los tépalos pueden ser 2 o numerosos, usualmente alternando con los estambres. Se pueden presentar 1 o numerosos estambres, en 1 o 2 verticilos completos o en un verticilo incompleto y confinado a un solo lado de la flor, que pueden estar libres o unidos, algunas veces 2 o rara vez de 3 a 4. Los estambres nacen de un andropodio, filamentos lineales, generalmente deciduos después de la antesis, a veces persistentes y endurecidos,

anteras basifijas o dorsifijas, con dehiscencia longitudinal, introrsa o extrorsa. El polen está dispuesto en mónadas o díadas. El ovario es súpero (1 a 3-locular), ocasionalmente está presente un pequeño ginóforo, todos los carpelos son iguales pero en ocasiones uno suele ser ligeramente más grande. La placentación es axilar o central con 2 o numerosos óvulos anátropos. El estilo puede estar presente o ausente. Los estigmas (1 a 3- lobado) tienen tamaño y forma muy variable.



Figura 13. Flores de *Marathrum schiedeana*. Río Las Juntas, Jalisco. Cortesía de Karina Jiménez Durán. La fotografía está ampliada para que se aprecien las flores.

Los frutos son cápsulas dehiscentes, con 2 ó 3 valvas persistentes, o bien, una pequeña valva decidua cuando la cápsula tiene dos valvas de diferente tamaño. La cápsula externamente es acostillada, carinada o lisa, con el margen de las suturas a menudo engrosado; producen de 2 a numerosas semillas, sin endospermo (Novelo y Philbrick, 1997).

El patrón de desarrollo embriológico de las podostemáceas difiere de forma significativa del común en angiospermas (Jäger-Zürn, 1997), y es de particular interés la presencia de sacos embrionarios tetracelulares (Battaglia, 1987; Jäger-Zürn, 1997, Murguía-Sánchez et al., 2002) y de un plasmodio nuclear o pseudosaco embrionario que se desarrolla a partir de la nucela (Arekal y Nagendran, 1975), así como la ausencia de endospermo, lo cual se ha adjudicado frecuentemente (aunque sin pruebas suficientes) a la ausencia del proceso de doble fecundación (Kapil, 1970, citado en Raghavan, 2003).

CAPÍTULO 2. GERMINACIÓN Y DESARROLLO TEMPRANO

Generalidades de la germinación

La semilla es una unidad reproductiva compleja, característica de las plantas vasculares superiores, que se forma a partir del óvulo vegetal, generalmente después de la fecundación (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). La semilla es el óvulo fecundado y maduro; en las semillas maduras se distinguen las siguientes partes: embrión, reservas alimenticias y cubierta seminal (Cronquist, 1981; Taiz y Zeiger, 2010).

Es la etapa del ciclo de vida de la planta que mejor se adapta para resistir las condiciones ambientales adversas. Durante un periodo de tiempo más o menos largo, las actividades vitales de la semilla se reducen al mínimo, esperando que se den las condiciones favorables para la germinación. Cuando éstas se presentan la semilla germina, dando lugar a una nueva planta (Fuentes, 2001). El embrión es una planta en miniatura formada por un eje corto con uno o dos (con rareza más) cotiledones. La parte del eje que queda arriba del nodo cotiledónar es el epicótilo o plúmula, que se convierte en la yema terminal de la plántula. La parte del eje que permanece inmediatamente abajo del nodo cotiledónar es el hipocótilo, una región de transición de la raíz al tallo. El hipocótilo se prolonga en su base con la radícula, la cual se convierte en la raíz primaria de la plántula (Cronquist, 1997).

Las semillas desempeñan cuatro funciones importantes para la vida y la continuidad en el tiempo de las poblaciones vegetales: la reproducción, la diseminación

o dispersión dentro de la misma comunidad, la expansión hacia nuevos territorios o hacia otros hábitats, y finalmente la sobrevivencia del germoplasma (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

La germinación es el proceso que comienza en el momento de la imbibición de agua por las cubiertas seminales de la semilla y culmina con la emergencia de la radícula. La absorción de agua por la semilla desencadena una secuencia de cambios metabólicos que incluyen la activación del proceso respiratorio, la síntesis proteica y la movilización de las reservas. A su vez, la división y alargamiento celular en el embrión produce la ruptura de las cubiertas de las semillas (Raven y Johnson, 1999).

Normalmente este proceso se lleva a cabo en tres etapas (Fig. 14; Vázquez-Yanes 1997; Fuentes Yagüe, 2001):

Fase de hidratación. Comienza la absorción de agua por parte de los tejidos de la semilla. Esta absorción creciente de agua va acompañada de un incremento progresivo de la actividad respiratoria.

Fase de germinación. Se estabiliza la absorción de agua y la actividad respiratoria y se producen importantes transformaciones metabólicas, en donde las complejas sustancias de reserva se transforman en otras más sencillas, asimilables por el embrión.

Fase de crecimiento. Se inicia el alargamiento de la radícula y se incrementa de nuevo la absorción de agua y el consumo de oxígeno.

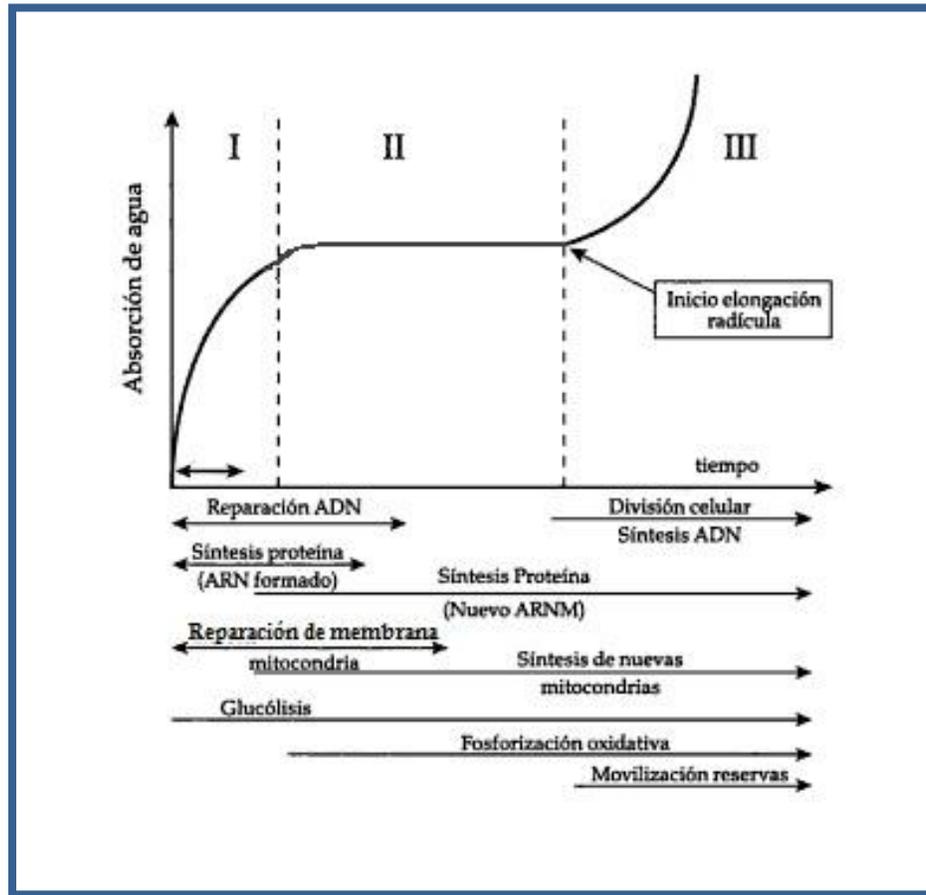


Figura 14. Curva de absorción de agua durante las diferentes fases de la germinación, y las actividades metabólicas asociadas a cada una. I. Fase de imbibición; II. Germinación *sensu stricto*; III. Crecimiento radícula (Modificado de Herrera *et al.*, 2006).

La duración de cada una de estas fases depende de ciertas propiedades inherentes a las semillas, entre las que destacan su contenido en compuestos hidratables y la permeabilidad de las cubiertas al agua y al oxígeno. Estas fases también están afectadas por las condiciones del medio, como el nivel de humedad, las características y composición del sustrato, la temperatura, etc. (García, 1993).

Factores que afectan la germinación

Asumiendo que no existan mecanismos de latencia que impidan la germinación, se requiere de la concurrencia de varios factores para que el embrión contenido en la semilla reinicie su desarrollo: agua, temperatura, luz y longevidad de la semilla. Además de lo anterior se requiere de un suplemento de energía originado a partir de las reacciones oxidativas que dependen de la presencia de oxígeno. La mayoría de las especies necesitan aireación y presencia de oxígeno para germinar.

Agua. La imbibición se caracteriza por un aumento en el volumen de la semilla y liberación de calor. La velocidad de imbibición varía según la especie, la permeabilidad del tegumento, las distintas partes de la semilla, la disponibilidad de agua, la temperatura, la presión hidrostática, el área de contacto semilla-agua, las fuerzas intermoleculares, la composición química y la condición fisiológica.

Temperatura. La temperatura afecta de manera distinta cada fase de la germinación. Se pueden identificar tres rangos críticos de temperatura cuyos valores dependen de la especie y del hábitat donde se desarrollan y que la afectan: mínima, aquella por debajo de la cual la germinación no es visible por un tiempo razonable; máxima, por encima de la cual no hay germinación; óptima, aquella a la cual germina el mayor número de semillas en un período de tiempo mínimo.

Luz. De acuerdo a su respuesta a la luz se ha clasificado a las semillas en: fotoblásticas positivas, requieren de luz para germinar y constituyen el 70% de las

especies; fotoblásticas negativas, su germinación se inhibe por la luz y conforman el 25% de las especies; indiferentes: su respuesta germinativa es insensible a la luz, conformando únicamente por un 5% (Baskin y Baskin, 2001; Herrera *et al.*, 2006).

Longevidad o edad de la semilla. Es el tiempo en que mantiene su capacidad de germinación. Varía mucho entre especies. Se divide en longevidad ecológica (capacidad para permanecer vivas y viables, sin germinar, por diferentes periodos en la comunidad a la que pertenecen), y longevidad potencial (capacidad para permanecer viables en una condición óptima de almacenamiento artificial por algún tiempo). De acuerdo a Vázquez-Yanes *et al.* (1997), la longevidad ecológica varía mucho entre las diferentes especies y tiene estrecha relación con las características del hábitat de las especies.

De acuerdo a la tolerancia a la desecación y al contenido de agua que tienen, las semillas se dividen en ortodoxas (pueden desecarse a niveles muy bajos de humedad, menos del 10%, sin perder su viabilidad por periodos prolongados de tiempo); recalcitrantes (presentan una longevidad mucho menor que las ortodoxas, si las condiciones son las óptimas germinan inmediatamente, su porcentaje de humedad es más alto, mayor o igual al 15%), e intermedias (tienen una mayor tolerancia a la desecación que las recalcitrantes, su porcentaje de humedad varía de 10 a 12.5%) (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997; Baskin y Baskin, 2001).

Quiescencia y latencia

La quiescencia es el estado en que se encuentra una semilla cuyo embrión no inicia su crecimiento debido a que las condiciones ambientales no son adecuadas, básicamente por falta de agua y por bajas temperaturas). La latencia es el periodo de interrupción del desarrollo debido al bloqueo químico, metabólico o estructural que impide la germinación aún cuando las condiciones ambientales sean las adecuadas (Bewley y Black, 1994; Mauser, 2003). En la Tabla 1 se presenta en forma resumida las diferentes clasificaciones sobre latencia.

Tabla 1. Tipos de latencia y su equivalencia de acuerdo a distintos autores.

| Harper, 1977 | Bewley y Black , 1994 | Baskin y Baskin, 2001 |
|--------------------------------|--------------------------------------|---|
| Innata o primaria* | Latencia embrionaria | Primaria o Endógena |
| | Latencia impuesta por los tegumentos | (inherente al embrión) Física (externa al embrión) |
| Inducida o secundaria** | | Secundaria |
| Impuesta o forzada *** | | Pseudolatencia |

Tipos de Latencia:

* Innata o primaria: La semilla se desprende de la planta madre en estado latente. Se puede deber a las siguientes tipos de latencia: morfológica, fisiológica, morfofisiológica

(estas tres inherentes al embrión), física (externa al embrión) o una combinación de los distintos tipos de latencia.

** Inducida o secundaria: La semilla adquiere esta latencia después de desprenderse de la planta madre debido a la presencia de factores ambientales desfavorables (ej: temperatura y luz) para su germinación. La semilla puede seguir sin germinar aun cuando el factor desfavorable haya desaparecido.

***Impuesta o forzada: Esta dada por factores ambientales como la luz o temperatura que impiden ocurra la germinación. Una vez que se eliminan los factores limitantes puede darse la germinación.

Germinación y desarrollo temprano en plantas acuáticas

Durante el crecimiento del embrión, suceden procesos de división y elongación celular, así como de diferenciación, lo que en conjunto se le denomina desarrollo. La duración de las fases desde plántula hasta planta adulta varía en dependencia de la especie, así como el patrón de desarrollo, está controlada por factores internos de la planta y externos (ambientales), que darán por resultado un fenotipo (Taiz y Zeiger, 2010).

Las semillas de la mayoría de las plantas acuáticas presentan grandes periodos de latencia, esta característica se debe principalmente a que el embrión es aprisionado mecánicamente por el pericarpo y a que el extremo micropilar suele estar fuertemente sellado por tejido funicular. Para que ocurra la germinación es necesario que el tapón formado por el tejido funicular sea retirado, que el endocarpo se rompa o se desgaste

permitiendo la entrada de agua al embrión, lo que promueve la germinación (Sculthorpe, 1985). Por lo que podrían considerarse ortodoxas. Baskin y Baskin (2001) plantean que las semillas de varias especies acuáticas pueden ser latentes condicionales, pudiendo presentar latencia fisiológica, física o morfofisiológica.

La desecación de las semillas en algunas especies puede provocar la ruptura del endocarpo o de la cubierta seminal e inducir la germinación, o puede reducirse su viabilidad. Las semillas de muchas especies acuáticas mantienen su viabilidad por muchos años cuando son mantenidas en cuartos frescos o a bajas temperaturas. Los periodos de viabilidad de semillas de plantas acuáticas pueden ir desde semanas hasta cientos de años. Algunos géneros tropicales presentan semillas vivíparas, como *Rhizophora mangle*, es decir, no presentan periodos de latencia y la semilla puede comenzar a germinar antes de haberse roto el pericarpo e incluso antes de liberarse de la planta madre (Sculthorpe, 1985). El oxígeno también juega un papel importante en la inducción o ruptura de la latencia en algunas especies de plantas acuáticas como (Baskin y Baskin, 2001).

Hay pocos trabajos que aborden aspectos de la biología reproductiva en los que se incluya producción de semillas, germinación y establecimiento de plántulas de podostemáceas; en plantas acuáticas marinas se han reportado más trabajos de germinación. Por ejemplo *Zostera capricorni* es una especie de pasto marino en la que los factores ambientales que intervienen en el proceso germinativo son principalmente la temperatura y la disponibilidad de oxígeno (Brenchley *et al.*, 1998), la salinidad del

agua no influye en la germinación (en experimentos realizados en el laboratorio), y temperatura afecta el crecimiento de las plántulas (Orth y Moore, 1983).

Las semillas de *Halophila engelmanni* germinan después de un tiempo promedio de 4 semanas posteriores a su colecta, lo que sugiere la presencia de una latencia endógena la cual se rompe con la luz; el desarrollo temprano de la plántula inicia con el surgimiento del hipocótilo en el extremo opuesto a los cotiledones, en la base del hipocótilo se desarrolla la radícula, posteriormente aparecen pelos unicelulares en éste; en la zona de la raíz se desarrollan pelos radiculares y se observa la elongación del extremo cotiledonario, momento en el que ocurre el surgimiento de la primera hoja verdadera (en el extremo cotiledonario) y el surgimiento de una raíz lateral que se elonga. De la vaina de la hoja anterior surgen las siguientes 3 hojas (Mc Millan, 1987).

Germinación y desarrollo temprano en Podostemaceae

La mayoría de las angiospermas acuáticas presentan una alta tendencia a la propagación vegetativa, como adaptación resultante de los costos que implica reproducirse sexualmente en ambientes acuáticos (Grace, 1993).

Philbrick (1984) describió el proceso de germinación y el desarrollo fenológico temprano de *Podostemum ceratophyllum*. El estudio se llevó en condiciones de laboratorio pero usando rocas como sustrato, en las que se colocaron las semillas y sometieron a diferentes tratamientos: 23°C (temperatura ambiente), 9°C (frío), y -12°C (congeladas). Observó que las semillas maduras germinaban fácilmente cuando se

sumergían en agua a temperatura ambiente (23°C) en condiciones de luz adecuadas. Sugirió que tenían latencia innata, aunque no se demostró, pero señaló que las semillas conservaban su viabilidad a los 2 meses cuando se repitieron los experimentos registrándose cerca del 100% de germinación en la mayoría de ellos. En campo (Boscawen, New Hampshire) observó (en mayo de 1982) la germinación de semillas dentro de 32 cápsulas persistentes colectadas, 13 poseían plántulas en vías de desarrollo y siete aún no habían abierto. Accorsi, 1953 (citado por Philbrick, 1984) informó de un fenómeno similar para una especie brasileña. En cuanto al desarrollo, el citado autor describe que la radícula de la plántula fue verde y aparentemente fotosintética. Esta capacidad fotosintética temprana puede estar relacionada con la ausencia de endospermo en la semilla, de manera que el embrión pueda usar los fotosintatos casi inmediatamente. De esta manera, la plántula parece ser parcialmente autosuficiente para todo su desarrollo.

Vidyashankari y Mohan Ram (1987), al realizar estudios sobre la germinación *in vitro* y el origen del tallo en *Griffithella hookeriana*, encontraron que al poner a prueba la viabilidad de la semilla y el porcentaje de germinación, (esta última fue del 100%) germinaron fácilmente en placas de Petri forradas con papel de filtro humedecido con agua de grifo o con agua destilada estéril, pero las plántulas resultantes no sobreviven más allá de 5-6 días. Una técnica de germinación de semillas *in vitro* fueron los cubos “thermocole”, los cuales flotaban en un medio líquido Murashige y Skoog (MS) (1/5 fuerza con 0,5% de sacarosa) a la luz continua (500-1000 lux). Además de detectar que

las semillas permanecían viables durante un año después de la recolección, cuando se almacenaron en seco y a temperatura ambiente de 10 a 15°C.

Castillo (2007), señala que el éxito de la metodología *in vitro* desarrollada por Vidyashankari y Mohan Ram proporcionó una excelente oportunidad a morfólogos y ecólogos para estudiar e interpretar la estructura, desarrollo, fisiología y características adaptativas de este grupo de plantas. Estos estudios han revelado que en las podostemáceas el embrión maduro carece de plúmula y la radícula no muestra zonación histológica, además de que el extremo polar (hipófisis y epífisis) pueden reconocerse sólo de manera topográfica. Sin embargo muchos aspectos generales acerca de la morfología de las plántulas y de su desarrollo hacia plantas maduras, tales como el destino del polo radicular en las plantas de forma taloide o la ontogenia del eje primario, así como su contribución a la forma adulta, sólo se conocen de manera superficial.

En 1988 Vidyashankari realizó otro estudio similar, pero esta vez en *Indotristicha ramosissima*, encontró que cada cápsula contenía en promedio 92 semillas muy pequeñas. Éstas fueron esterilizadas y se plantaron en la superficie de cubos de poliestireno (cubos de 'thermocol') que flotaban en medio nutritivo líquido. El extremo radicular del embrión fue el primero que emergió, y es donde se localizan los rizoides. Éstos segregan una sustancia pegajosa que ayuda a la plántula a sujetarse al sustrato. El ápice de este brote, cuya forma es de domo, se encuentra rodeado por los cotiledones elongados y da origen a estructuras parecidas a tallos de 3 a 4 cm de largo

ramificados y cilíndricos, donde se desarrollarán las estructuras parecidas a las hojas en un periodo de 70 a 80 días. El tejido de las plántulas consiste únicamente de parénquima; el xilema, floema y el aerénquima esta ausente.

Sehgal *et al.* (1993) trabajaron con *Polypleurum stylosum* (Wight) Hall, una planta que se encuentra en el sur de la India. Probaron el medio líquido de Murashige y Skoog (1962) (MS) 1/20 con 2% de sacarosa, éste promovió un porcentaje óptimo de germinación de las semillas y un crecimiento sostenido de las plantas. Se ha descrito la capacidad de regeneración de la plántula. La incorporación de quinetina y ácido abscísico a diferentes concentraciones en el medio basal, no promovió su crecimiento. Se indujeron a floración cultivos de 4 meses mediante la transferencia del medio líquido a otro semi-sólido gelificado con 0.8% de agar. Este es el primer informe de la floración *in vitro* en Podostemaceae. Se sugiere que el estrés hídrico juega un papel crucial en el control de la floración *in vitro*. El alto grado de la reducción estructural y de sus estrategias adaptativas, ha sido tema de discusión para este grupo de plantas. *P. stylosum* es una especie altamente especializada y se aleja del modelo clásico de raíz-tallo típico de la mayoría de las angiospermas (Fig. 15).

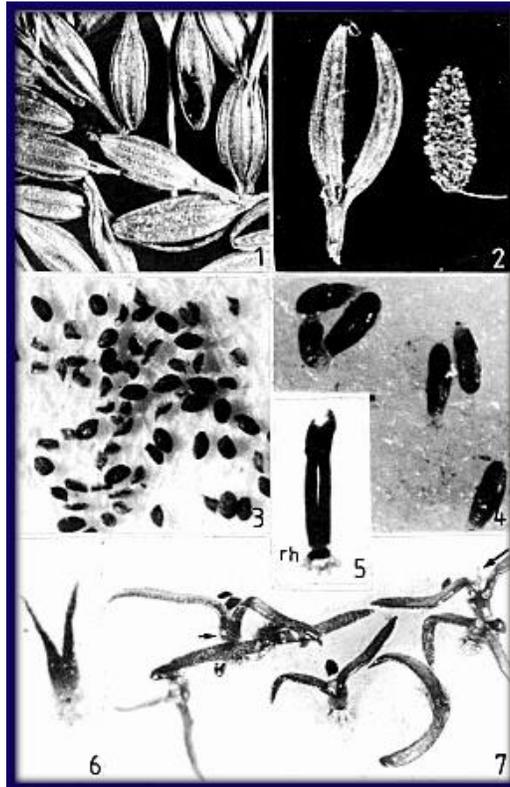


Figura 15. *Podostemum stylosum* llevado a floración *in vitro*. (Sehgal *et al.*, 1993).

Philbrick y Novelo (1994) realizaron el primer estudio comparativo sobre la biología de las semillas de podostemáceas. El objetivo principal fue conocer los requerimientos para la germinación y el tiempo de viabilidad bajo condiciones no controladas, en laboratorio, para cinco especies de la familia Podostemaceae: *M. haenkeanum*, *M. rubrum*, *N. coulteriana* (Tul.) C. Philbrick (antes *Oserya coulteriana* Tul.), *T. trifaria* y *V. plumosa*. Los frutos fueron almacenados hasta por 18 meses a una temperatura de 22° C con luz indirecta antes de la germinación. Los resultados mostraron que las cinco especies presentaron alta viabilidad (95%); la germinación comenzó al cuarto día y que el porcentaje de germinación máximo para todas las

especies se presentó al noveno día. No se registraron diferencias interespecíficas. Los datos que obtuvieron en laboratorio se presentan en la Tabla 2.

Tabla 1. Resultados de la investigación de germinación de Novelo y Philbrick (1997). Se indican las características de las especies estudiadas.

| Especie | Tipo de semilla | | Porcentaje de germinación | Tiempo de almacenamiento |
|--|----------------------------|---------------|---------------------------|--|
| <i>Marathrum haenckeanum</i> | Semillas ortodoxas | probablemente | 95% de germinación | Después de 18 meses de almacenamiento. |
| <i>Marathrum rubrum.</i> | Semillas ortodoxas | probablemente | 100% de germinación | Después de 18 meses de almacenamiento. |
| <i>Noveloa coulteriana</i> (<i>Oserya coulteriana</i>). | Semillas no recalcitrantes | | 97% de germinación | Después de 6 meses de almacenamiento. |
| <i>Tristicha trifaria.</i> | Semillas ortodoxas | probablemente | 97% a 100% de germinación | Después de 18 meses de almacenamiento. |

En este estudio los autores señalan la importancia de estudiar la producción de semillas, su dispersión y el establecimiento de las plántulas bajo condiciones experimentales y de campo.

En otro estudio realizado en 1997, Philbrick y Novelo analizaron datos empíricos de la producción de semillas y óvulos y el tamaño de las semillas características en las

siguientes especies de podostemáceas norteamericanas y mexicanas: *Oserya culteriana* (anual o perenne), *O. longifolia* (perenne), *P. ricciiforme* (perenne), *Marathrum schiedeanum* (perenne o anual), *M. rubrum* (perenne), *M. tenue* (perenne), *Tristicha trifaria* (perenne), *Vanroyenella plumosa* (anual). Encontraron que en todas las especies la producción de semillas fue considerablemente alta, especialmente en las anuales, ya que producen cantidades mayores respecto a las especies perennes como *P. ricciiforme* que raramente produce semillas. Encontraron diferencias significativas entre las especies anuales y perennes en el número promedio de óvulos y de semillas, entre especies en el grosor de la semilla, pero no diferencias interespecíficas respecto al tamaño y características de las semillas. Al comparar entre semillas secas e hidratadas (el porcentaje de contribución de la testa) encontraron en todas las especies una correlación positiva entre el tamaño de la testa y el de la semilla. Los autores mencionaron que aun se tenía que estudiar si estas diferencias se debían a las condiciones de cada río, por ejemplo diferencias en su micro hábitat, o analizar si reflejan una selección diferencial en términos del establecimiento de la plántula. Por lo tanto en este estudio aun quedaron por esclarecer algunos patrones de las relaciones entre la producción de semillas y la distribución geográfica de las especies bajo estudio.

Uniyal y Moham Ram (1996) realizaron la germinación *in vitro* y el desarrollo de la plántula de *Dalzellia zeylanica* (Gardner) Wigh, para lo cual pusieron a germinar semillas en medio estéril en cubos de poliestireno en medio líquido 1/5 de la solución

MS. El embrión maduro presentó dos cotiledones bien desarrollados pero carecía de plúmula y de una radícula diferenciada, y emerge de la semilla por medio de la elongación de los cotiledones, y del hipocótilo emergen las células de la epidermis en el polo radicular que se elongan para formar rizoides. La proliferación de las células del polo de la plúmula da origen a 6-8 primordios de hojas. Una protuberancia que se forma de manera endógena en la región hipocotiledonaria se desarrolla en un tallo (talo, de acuerdo al autor) verde. En Los márgenes del tallo también se encuentran hojas. Se observó en secciones paradérmicas de puntas del tallo la presencia de una banda de células meristemáticas pequeñas (de 5 o 6 capas de grosor) bajo el manto apical de células irregulares de mayor tamaño, y se sugiere que estas células participan en el crecimiento del tallo. Una sección vertical del tallo mostró tejido de la base del parénquima y una hebra de tejido vascular en la parte media del tallo que se divide para dar origen a las ramas del tallo. Los elementos de las traqueidas tienen engrosamientos en espiral. Los elementos de tubo cribosos reaccionaron a la tinción con azul de anilina y fueron observados con un microscopio de fluorescencia. Para promover el crecimiento de las plantas, los cubos de poliestireno que contenían a las plántulas jóvenes se transfirieron a matraces Erlenmeyer y se incrustaron parcialmente en agar 0.8%. Se vertió suavemente una pequeña cantidad de medio líquido MS en los matraces para cubrir parcialmente las plantas. El embrión maduro tenía dos cotiledones bien desarrollados, pero carecía de una plúmula y radícula diferenciadas. El embrión emergió de la semilla por el alargamiento de los cotiledones y hipocótilo. Los autores recalcan que hay una considerable cantidad de información disponible sobre la

embriología de *D. zeylanica* (Mukkada, 1962,1969; Battaglia, 1971 y Jäger-Zürn, 1995, citados por Uniyal y Moham Ram, 1996). Describieron que el hipocótilo crece lateralmente y produce un talo que lleva las hojas en la parte dorsal. Sin embargo, como en la mayoría de las podostemáceas, la germinación de las semillas y las primeras etapas de desarrollo son poco conocidas en esta familia. Los autores encontraron que, a comparación de lo que Mukkada (1969) había informado sobre la presencia de una plúmula madura prominente en el embrión, en su estudio ésta no se encontró. El presente estudio ha demostrado que el tallo de *D. zeylanica* es hipocotiledonario.

Mohan Ram y Seghal (1997) argumentaron que no se habían publicado observaciones de los siguientes procesos: la germinación de semillas, el destino del polo radicular del embrión, el origen del eje primario, la ubicación del sitio de iniciación del tallo y las variaciones de la morfología en las plántulas en tres miembros taloides de la subfamilia Podostemoideae: *Zeylanidium lichenoides* (S. Kurz) Engler, *Hydrobryopsis sessilis* (Willis) Engl. y *Willisiase laginoides* (Bedd.), los que describen en este estudio; adicionalmente se realizaron observaciones que se agregan a datos previamente publicados de la biología de la plántula de otras especies: *Cladopus hookerianus* (Tul.) C. Cusset, *Polypleurum stylosum* (Wight) Hall (Podostemoideae) y *D. zeylanica* (Gardn.) Weight (Tristichoideae). En *Indotristicha ramosissima* (Wight) Van Royen (Tristichoideae), observaron la secuencia de eventos desde las semillas hasta la floración, cabe aclarar que ésta es la única especie que parece corresponder al modelo

clásico raíz-tallo. Los primordios exógenos de la raíz surgieron de radículas aplanadas, de las cuales sólo tres se desarrollaron hasta raíces principales. A pesar de que las semillas maduras carecían de plúmula, un eje primario de crecimiento limitado se formó en el ápice. El cuerpo de la planta tuvo ramas largas y numerosas, y se desarrollaron raíces principales. La floración se estimuló al mantener a las plantas vegetativas en estrés hídrico y de nutrimentos. También se realizaron comparaciones del desarrollo temprano de las plántulas entre estas siete especies. Los autores se enfocaron a la determinación de la etapa en la ontogenia del eje raíz-tallo versus la divergencia de formas del crecimiento taloide. Asimismo, presentaron un modelo del desarrollo de la plántula que representa la variabilidad interespecífica entre estas especies. La homología del tallo en las podostemáceas aún queda por aclararse.

Philbrick y Novelo (1998) estudiaron el sistema reproductivo de *Marathrum rubrum*, en particular la fenología floral, flujo del polen y producción de semillas; reportaron que es una especie anual que florece abundantemente con una alta producción de semillas. La duración de su floración fue de 3-4 días. Sus flores bisexuales mostraron un desarrollo protógino, en el cual ocurre la receptividad del estigma antes de la dehiscencia de las anteras. Todos los individuos con flores desarrollaron frutos con semillas. Aquellas flores a las cuales les retiraron las anteras y en las que no permitieron la polinización no produjeron semillas. La evidencia experimental indicó que esta especie presenta autogamia; también se encontraron niveles similares en la producción de semillas en las flores control y las manipuladas

para impedir la polinización, lo que sugirió que la autogamia es un componente importante en el sistema reproductivo. El promedio de la producción de semillas en flores sin anteras y sin cubrir fue de 101 en el estudio realizado en 1992, y de 35 para el realizado en 1995. El promedio de la producción de semillas resultante del entrecruzamiento (relativo al número promedio de óvulos por fruto) fue de 10.7% (1992) y 3.7% (1995). Estos resultados ilustran que esta especie no es exclusivamente autógama. Los autores señalan la importancia de estudios posteriores que analicen las consecuencias genéticas de entrecruzamiento.

Murguía-Sánchez *et al.* (2002) en su estudio sobre *Vanroyenella plumosa*, encontraron dos de las tres características embriológicas que distinguen sistemáticamente a las Podostemaceae de otras angiospermas: (1) un saco embrionario tetracelular reducido a un cuarteto micropilar, (2) la ocurrencia de un plasmodio nucelar, (3) la ausencia de doble fertilización y de la formación de endospermo, y aunque no se ha confirmado para esta especie, es probable que si ocurra según estos autores.

Kita y Kato (2005) estudiaron el desarrollo de plántulas de una especie de *Malaccostristicha* aun no descrita hasta ese momento, y que llamaron *Malaccostristicha sp.*, utilizando el cultivo de plántulas y microtomía para inferir la evolución del plan anatómico con un enfoque en la raíz, que es el órgano que guía el desarrollo en la mayoría de las Podostemaceae, y las implicaciones en la evolución de la anatomía de estas plantas. Obtuvieron plántulas a partir de la siembra de semillas en

cajas de Petri con medio 0.05% (v/v) HYPONeX (Hyponex Japan Ltd.,Tokyo) en agar 3%. Las cajas se mantuvieron a 26°C, 14/10 h de fotoperiodo. Durante el desarrollo de las plántulas, el agar se cubrió con agua o medio líquido (0.05% HYPONeX) para protegerlas de la desecación. Respecto a la germinación, solo mencionan que más de 50 semillas germinaron cuatro días después de haber sido escarificadas. La plántula joven desarrolló un pequeño brote en el meristemo apical primario y un meristemo apical primario radicular. El meristemo del tallo se desarrolló en una plúmula y el meristemo de la raíz en una radícula cilíndrica que carecía de una cubierta radicular. La radícula se transformó en una raíz primaria dorsiventral, aplanada y con cubierta. Una raíz adventicia se desarrolló endógenamente en el lado lateral del hipocótilo, similar a la raíz primaria. Esto constituyó un nuevo patrón en las podostemáceas. La comparación con los patrones ya descritos de estas especies (y de su grupo hermano Hypericaceae) sugiere que la radícula se perdió en la evolución temprana de las podostemáceas y fue remplazada por las raíces adventicias, siendo éstas el órgano que dirige el crecimiento.

El estudio anterior encontró en *Malaccostristicha* sp. un patrón novedoso en el desarrollo de la plántula en las podostemáceas con referencia a la raíz primaria, las especies de este género presentan una radícula cilíndrica sin cofia, pilosa e inusual, como una raíz primaria en una etapa inicial del desarrollo que no se había reportado en las podostemáceas; una radícula similar sin cubierta se desarrolla en *Malaccostristicha australis* (Cusset & G. Cusset) M. Kato, Y. Kita & Koi. Estos autores citan que sólo se

observó la etapa temprana del desarrollo y que de las subsecuentes se tenían algunas observaciones (Y. Kita, datos sin publicar); las plántulas son pequeñas (aproximadamente 0.5 mm de largo) y constan de dos cotiledones, un meristemo apical del tallo entre ellos, un hipocótilo y un meristemo apical radicular en la punta más baja del hipocótilo. El cotiledón presentó tres a cuatro células de grosor en la base y una célula en las partes distal y marginal, mostrando una similitud histológica con *Indotristicha ramosissima* (Nagendran *et al.* 1981; Vidyashankari y Mohan Ram, 1988, citados por Kita y Kato, 2005). A pesar de que la anatomía del embrión dentro de la testa de la semilla no fue similar en su histología a la del embrión de *I. ramosissima* (Mukkada y Chopra 1973, Nagendran *et al.* 1981, citados por Kita y Kato, 2005), es posible que el diminuto meristemo apical del tallo ya se haya formado en el embrión. El hipocótilo presentó cinco o seis células de largo y cuatro células del parénquima además de varias células procambiales de grosor. Es más grueso en una orientación hacia la hoja cotiledonaria. También se observaron pelos radiculares o rizoides cerca de la punta inferior del hipocótilo. El meristemo radicular posee una capa superficial de células. El procambium en el hipocótilo conecta a ambos meristemas, tanto del tallo como de la raíz.

Castillo (2007) y Castillo y Collazo-Ortega (2007, 2010) realizaron un estudio sobre la germinación y desarrollo temprano en plántulas de *Noveloa coulteriana* (antes *Oserya coulteriana*), planta endémica de México, y una de las de menor tamaño de la familia. Según estos autores existen pocos trabajos sobre germinación y

crecimiento, ya que la etapa vegetativa ocurre cuando el nivel de los ríos es alto y la corriente rápida; y que además es difícil mantenerlas en condiciones de laboratorio. Analizaron la influencia de la temperatura, la edad de las semillas y la calidad de luz sobre la germinación. Para ello se realizaron en laboratorio experimentos de germinación con lotes de semillas de 3 edades de almacenamiento: 3 meses, 8 meses (procedentes de una misma cohorte) y de 9 años. Las semillas se sometieron a tratamientos de temperatura constante (25°C) y alternante (15-25°C) y a tratamientos de calidad de luz (luz blanca, roja, roja lejana y oscuridad). Adicionalmente, se siguió mediante microscopía óptica y electrónica de barrido el desarrollo temprano de plántulas hasta los 30 días de edad después de la siembra. Se encontró que las semillas se comportaron como fotoblásticas positivas, termoblásticas y recalcitrantes. La velocidad de germinación en temperatura constante fue mayor que a temperatura alternante, independientemente de la edad de las semillas; la germinación a temperatura alternante fue intermitente, mientras que a temperatura constante fue periódica. Las semillas almacenadas durante 8 meses fueron viables, no así las de 9 años de almacenamiento. Las plántulas presentaron el patrón de desarrollo morfológico característico de la subfamilia Podostemoideae hasta los 30 días de edad. Cuando la semilla se humedece, las células de la testa secretan una sustancia mucilaginosa que las fija al sustrato; en cuanto germinan se desarrolla un biofilm; surgen, en orden, el polo radicular y el hipocótilo y se inicia la elongación; se desarrollan raíces adherentes que se fijan fuertemente al sustrato; posteriormente surgen los primordios foliares, posiblemente con disposición alterna. Presentan gran desarrollo de tricomas en los

cotiledones y en las puntas de los primordios foliares, los que pueden tener un papel importante en la absorción de agua, ya que en esta etapa aun no están sumergidas (Fig. 16).

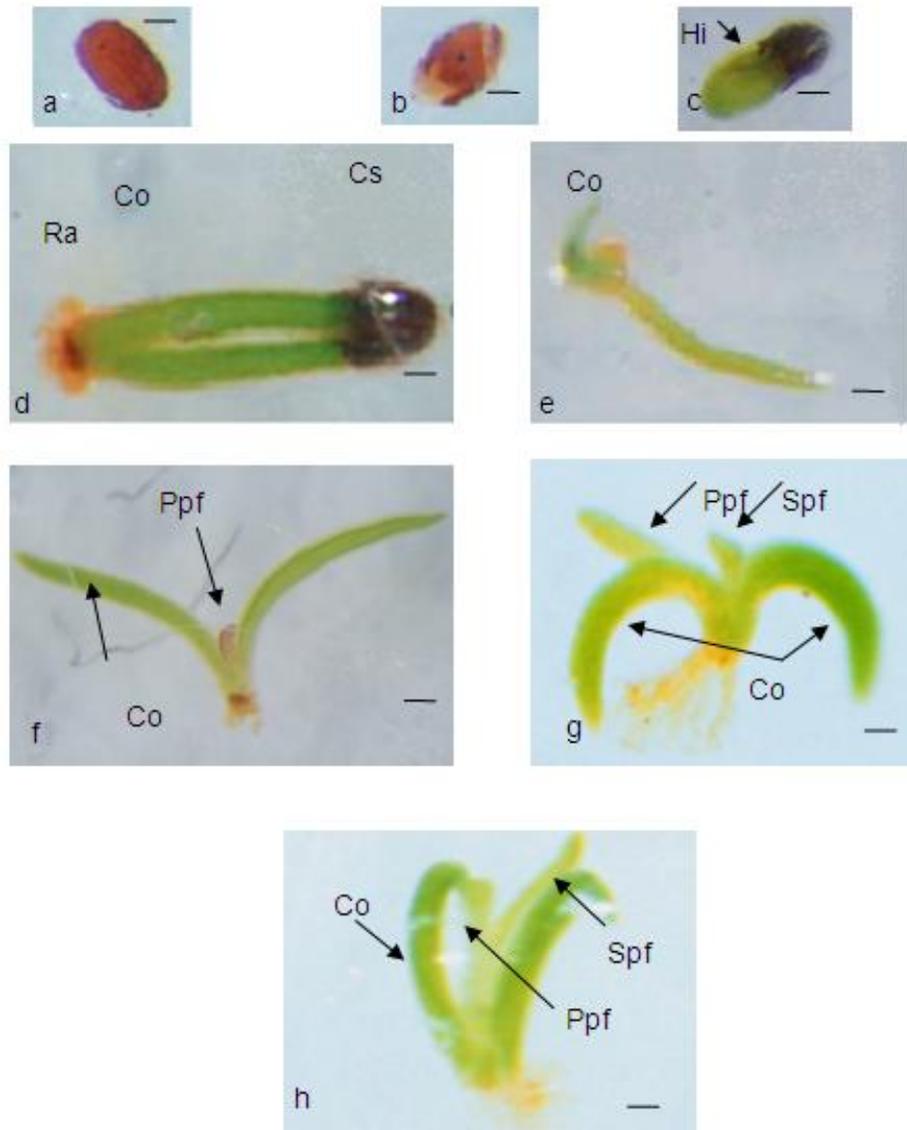


Figura 16. Patrón de germinación de semillas y surgimiento de estructuras en el desarrollo de plántulas de *Noveloa coulteriana*. La barra equivale a 130 μ m. a) Semilla sin germinar hidratada, b) Semilla germinada, aparición del polo radicular, c) surgimiento del hipocótilo impulsado por los 2 cotiledones que se elongan, d) las raíces adherentes se hacen evidentes, continúa el crecimiento de los cotiledones, e) liberación de los cotiledones de la cubierta seminal, las raíces se fijan al sustrato y las plántulas se van disponiendo de manera perpendicular a la superficie de éste, f) surgimiento del primer primordio foliar, g) surgimiento de un segundo primordio foliar y, h) elongación de los primordios foliares. (Co) Cotiledones, (Cs) Cubierta seminal, (Hi) Hipocótilo, (Ppf) Primer primordio foliar, (Ra) Raíces adherentes, (Spf) Segundo primordio foliar. (Con autorización de Castillo, 2007).

Reyes *et al.* (2009) y Reyes (2010) realizaron un estudio en el que corroboran el hecho de que *Marathrum schiedeanum* y *Marathrum rubrum* son podostemáceas anuales, por lo cual sus semillas son importantes para su dispersión y la persistencia en su hábitat. Inmediatamente después de la colecta las semillas se pusieron a germinar en luz blanca, roja y rojo lejano y oscuridad. En otros experimentos se probó, en luz blanca, el efecto de varios factores en la germinación: la temperatura constante (15, 20, 25, 30 °C) y alternante (20/30 °C), del potencial osmótico (-0.01 a -0.8 MPa), la proximidad a las fuentes de humedad y el almacenamiento de las semillas. Las semillas no presentaron latencia y mostraron una capacidad de germinación alta (96%). Fueron fotoblásticas positivas y a 15°C la germinación fue de cero, la tasa de germinación fue menor a 20°C y a 20/30°C que a 25°C. Una pequeña proporción de las semillas de ambas especies germinaron incluso a potenciales osmóticos muy bajos como -0.6 MPa (11%) para *M. rubrum* y -0.8 MPa (70%) para *M. schiedeanum*. Las semillas germinaron sólo cuando estuvieron cercanas a la fuente de humedad: 91.3 a 87.1% y 53.3 a 35.6% para *M. schiedeanum* y *M. rubrum*, respectivamente, y 2 años de almacenamiento en seco no modificó su capacidad para germinar. Al comienzo de la temporada de lluvias, la luz y la temperatura en los ríos pueden ser lo suficientemente altas para que ocurra la germinación. La capacidad para germinar a potenciales osmóticos bajos puede estar relacionado con la germinación temprana durante la época lluviosa. Esto puede ser debido a que el mucílago de las semillas ayuda a la difusión de agua desde el sustrato a la semilla. Ambas especies germinaron más rápido a -0.06 MPa que en agua destilada, lo que puede indicar condiciones apropiadas para

la germinación de estas especies.

Por último, se reportan los resultados de Luna *et al.* (2010), quienes, con un enfoque reproductivo, realizaron un estudio sobre dos especies del género *Marathrum*, un género Neotropical que ha sido reconocido por su alto grado de polimorfismo vegetativo, un claro ejemplo son *M. rubrum* y *M. schiedeana*. Son especies distintas o variantes morfológicas, que se diferencian por su ambiente. Se analizaron tres poblaciones en las cuales realizaron polinización cruzada manual intra-poblacional y compararon estas con polinizaciones hetero-específicas y polinización abierta (control) para probar la presencia de barreras reproductivas entre las especies. El desarrollo del tubo polínico, la producción de semillas, el tamaño de la semilla y la germinación fueron observadas en cruces legítimas y heteroespecíficas. Sus resultados indican que no existen barreras reproductivas entre estas especies pues no encontraron diferencias en abundancia y/o distribución de los tubos polínicos entre los tratamientos de polinización. Hallaron diferencias significativas entre poblaciones en el número promedio de óvulos. De forma similar, el número de semillas difirió entre tratamientos de polinización. En general, las cruces heteroespecíficas produjeron menos semillas que la polinización cruzada manual y la polinización abierta. El tamaño promedio de las semillas fue mayor para las cruces heteroespecíficas que para la polinización cruzada manual y para las polinizaciones abiertas, mientras que no se encontraron diferencias en la germinación de semillas entre poblaciones o tratamientos de polinización. Los

resultados apoyan la hipótesis de que estas “especies” constituyen variantes morfológicas de una misma especie. El autor concluye que estos resultados son consistentes con la propuesta de que *M. rubrum* y *M. schiedeana* son conespecíficas de la especie Mesoamericana más ampliamente distribuida *Marathrum foeniculaceum* Bonpl.

CAPÍTULO 3 FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis es el proceso a través del cual la energía solar es capturada y convertida en energía química, y de la cual los organismos autótrofos producen energía química (ATP) y obtienen poder reductor (NADPH) para sintetizar carbohidratos ((CH₂O)_n) a partir del CO₂ y del H₂O, de manera simultánea liberan O₂ a la atmósfera. La fotosíntesis es, entonces, la principal forma de entrada de energía hacia el resto de los organismos en la Tierra (Nobel, 2005; Taíz y Zeiger, 2010).

En las plantas, el conjunto de reacciones que integran el proceso fotosintético ocurre dentro de los cloroplastos, organelos que tienen una estructura compartimentada en tilacoides y estroma. El proceso se divide en las fases fotofísica y fotoquímica (captura y transformación de la energía) y bioquímica (fijación de CO₂ y la síntesis de carbohidratos). Durante la interacción de las plantas con la luz, los pigmentos fotosintéticos captan la energía proveniente del Sol, se establece un flujo de electrones en la membrana interna de los tilacoides, a través de una cadena transportadora de electrones. Como consecuencia, se sintetizan el NADPH y ATP que utilizan en la segunda fase como fuente de energía para la reducción del carbono - transformación del CO₂ en azúcares-. En las reacciones fotofísica y fotoquímica, la molécula de agua, mediante su fotólisis, cede electrones que quedan almacenados en la molécula de NADPH; así mismo, aporta protones que participan en la síntesis de ATP (Hopkins y Húner, 2004). La ecuación global de la fotosíntesis describe una

reacción de óxido-reducción en la que el H₂O cede electrones para la reducción del CO₂ a glúcido (CH₂O) (Taiz y Zeiger, 2010) es:



En las plantas superiores, la fotosíntesis tiene lugar en tejidos especializados que se agrupan en su mayoría en órganos especializados, generalmente las hojas, pero también en tallos o raíces fotosintéticas. En algunas regiones, o estratos de la vegetación, la escasa intensidad de la iluminación natural (en relación con las necesidades energéticas de la planta) hace necesario exponer la mayor cantidad posible de tejido a los fotones incidentes, y de ahí la gran superficie foliar de las plantas a las que les llega menos luz. En las plantas terrestres, es relativamente frecuente que la desecación pueda llegar a entrar en conflicto con la necesidad de absorber luz y sea necesario un compromiso, limitando la superficie foliar para restringir la pérdida de agua, aunque ello suponga reducir la luz aprovechada (Azcon-Bieto, 2000).

Los cloroplastos son orgánulos vesiculares considerablemente más grandes que las mitocondrias, miden de 4 a 10 µm de diámetro y 1 a 2 µm de espesor. Poseen una envoltura formada por una doble membrana (interna impermeable y externa permeable) que encierra una matriz interior, el estroma. Dentro del estroma se encuentran unas vesículas aplanadas que son los tilacoides, sus membranas están constituidas por 38% de lípidos, 12% de pigmentos y 50% de proteínas. Varios tilacoides pueden estar apilados en una región específica, formando grana. Los pigmentos de las plantas

superiores son principalmente las clorofilas a y b, y pigmentos accesorios como los carotenoides y las ficobilinas (Raven *et al.*, 2001). La estructura de la clorofila está formada por un complejo magnesio-porfirina, estructura conjugada con dobles enlaces, que es la parte de la molécula con capacidad de absorber luz, un anillo con ciclopentanona condensado y una cadena lateral terpeniodehidrofóbica llamada fitol que está unido al grupo carboxilo del ácido propiónico en el anillo IV por enlace éster. (Nelson y Cox, 2005).

Los principales factores que intervienen en la fotosíntesis, y que pueden modificar la magnitud de la misma son generalmente de origen ambiental, debe recordarse que de acuerdo al hábitat de las plantas los mínimos, medios y máximos pueden variar, los principales factores son: la concentración de clorofila, la luz, la concentración de dióxido de carbono y la temperatura (Fuentes Yague, 1998, Salisbury y Ross, 2000; Taiz y Zeiger, 2010).

La concentración de clorofila. En condiciones normales hay suficiente cantidad de clorofila en los pigmentos de las plantas; a algunas se les puede quitar hasta un 25 % de las hojas sin que ello cause perjuicio. Sin embargo, la deficiencia de algunos minerales en el suelo como el hierro y el magnesio puede ocasionar una disminución perjudicial de la cantidad de clorofila, denominada clorosis, que se manifiesta por una disminución del color verde en las hojas y tallos jóvenes, y se traduce en una baja del rendimiento fotosintético y, a veces, en la muerte de la planta.

La luz. Como energía radiante, es necesaria para la síntesis de energía química por la planta, y, además para la síntesis de la clorofila y la fotosíntesis. Los sistemas encargados de la captación de la energía radiante en forma de fotones son los fotosistemas. Cada especie tiene distintos umbrales mínimos, óptimos y máximos en los cuales se lleva a cabo la fotosíntesis. Un exceso de luz puede provocar fotooxidación de las clorofilas, siendo los carotenoides quienes absorben la energía lumínica y la disipan en forma de calor.

Concentración de dióxido de carbono. En el aire existe suficiente cantidad de dióxido de carbono para cubrir los requerimientos de las plantas; pero hay situaciones en que la planta no puede tomar todo lo que necesita, como en el caso de cultivos con una gran masa vegetativa. O en las plantas acuáticas, donde su concentración se encuentra muy diluida en el agua.

La temperatura. En términos generales, la fotosíntesis comienza a los 0° C y se incrementa conforme aumenta la temperatura hasta que llega a un óptimo, que se sitúa alrededor de los 30° C; a partir de aquí la actividad fotosintética decrece hasta llegar a una temperatura, situada en los 50° C, por encima de la cual no se produce esta reacción. Cabe aclarar que estos rangos pueden variar de acuerdo a las condiciones en que viven las plantas.

Fotosíntesis en plantas acuáticas

Los estudios de la fotosíntesis en plantas acuáticas son escasos, la mayoría de ellos se han realizado en plantas que habitan ambientes marinos. Esto se debe a la dificultad de poder llevar a cabo estudios *in situ*, especialmente en ríos de fuerte corriente, como son los que habitan las podostemáceas (Collazo *et al.*, 2005).

Las plantas acuáticas tienen adaptaciones fisiológicas, morfológicas y formas de crecimiento que, en conjunto, determinan el éxito de una especie en un hábitat determinado. La productividad primaria en hábitats acuáticos diferentes depende en gran medida de las restricciones sobre la composición de especies y de sus tasas fotosintéticas, por lo tanto, las características del conjunto de especies debe reflejar tales limitaciones (Falkowski y Raven, 1997). Algunas poseen una mayor concentración de clorofila o de cloroplastos en determinadas hojas (generalmente en las superiores) para aprovechar la mayor irradiación solar sobre éstas (Sculthorpe, 1967). Algunas plantas tienen adaptaciones morfológicas que les permiten mantenerse en la superficie del agua parcial o totalmente. Aquellas que se sitúan parcialmente fuera del agua pueden mantener algunas de sus estructuras sumergidas (hojas, tallos, raíces) mientras otras partes, normalmente hojas, fotosintéticamente más activas, son las encargadas de producir la energía y fotosintatos para distribuirlos por todos los tejidos. Aquellas que se sitúan totalmente fuera del agua (plantas flotantes propiamente dichas) sólo mantienen sumergidas sus raíces para realizar la absorción de agua y sales minerales, mientras que su estructura funcional fotosintética se ha independizado

del medio líquido. Este mecanismo de adaptación también permite a ciertas plantas captar el CO_2 de la atmosfera, donde su concentración es al menos cien veces mayor en medio líquido (Página en red: <http://goo.gl/fSkuF>)

Muchas plantas de vida acuática incrementan el número de estomas en la superficie de sus hojas. Los estomas son los poros por los que se difunden los gases hacia y fuera del interior de la hoja. De esta forma el CO_2 presente en el agua puede circular con menor resistencia al interior de la planta. Las especies de plantas, a su vez, pueden presentar diferente relación de estomas en la superficie de la hoja (haz) y en la parte inferior (envés). De esta forma, existen especies con mayor número de estomas en el haz que en el envés y al contrario, dependiendo de que parte les sea más propicia para la captación de CO_2 es mayor en el aire que en el agua (Falkowski y Raven, 1997).

También existen plantas acuáticas que modifican la forma de algunas de sus hojas para captar mayor cantidad de luz, haciéndose más grandes y anchas, mientras que el resto de hojas conservan su forma original en los estratos inferiores (Nabors, 2007).

En el agua el carbono inorgánico es escaso debido a su baja disponibilidad en el día, y a su alta resistencia de difusión en este medio. Por ello lo obtienen del HCO_3^- por medio de bombas de iones en el plasmalema, las que lo transportan activamente hacia el citosol, donde la anhidrasa carbónica (AC) lo convierte en CO_2 . La absorción

del ácido carbónico en plantas como *Elodea* Michx, *Najas* L. y *Ceratophyllum* L. va acompañada de una excreción de grupos hidroxilo (HO^-), lo que frecuentemente incrementa el pH a niveles de 10 provocando una precipitación de carbonato de calcio sobre la superficie de las hojas. Debido a la baja disponibilidad de carbono, muchas especies de plantas acuáticas tienen metabolismo CAM (crassulacean acid metabolism, por sus siglas en inglés, metabolismo ácido de las crasuláceas) (Rodés y Collazo-Ortega, en prensa). Aunque hace un tiempo se consideraba que no podía existir este metabolismo en plantas acuáticas, Keeley (1998) ha planteado que muchas de ellas son CAM, el cual es característico de plantas terrestres que habitan ambientes áridos. Es un mecanismo concentrador de CO_2 seleccionado en respuesta a la escases de agua en hábitats terrestres y en ambientes acuáticos a limitaciones de carbono disuelto en el medio, y la principal barrera para la pérdida de CO_2 es la resistencia a su difusión extremadamente alta en el agua. Esto, junto con el sumidero proporcionado por el amplio espacio gaseoso intercelular, genera $\text{CO}_2(\text{pi})$ diurno comparable al de las plantas terrestres CAM. Este mecanismo contribuye al ahorro de carbono, tanto por la ganancia neta de carbono, como por su reciclaje, la magnitud de cada componente está influida por el ambiente. Muchas plantas acuáticas ocupan cuerpos de agua temporales poco profundos y moderadamente fértiles, que experimentan fluctuaciones cíclicas extremas en la disponibilidad de carbono. Las plantas CAM son capaces de aprovechar los altos niveles nocturnos de CO_2 en estos hábitats, adquiriendo potencialmente una ventaja competitiva sobre las plantas no poseedoras del metabolismo CAM, las cuales sufren la falta de carbono durante el día, o sobre las

especies que utilizan energía en el transporte de bicarbonato a través de membranas. Otras plantas CAM acuáticas se encuentran distribuidas en lagos altamente infértiles, en los que la limitación extrema de carbono y luz son factores de selección importantes. Se ha reportado que en un mismo ambiente acuático pueden coexistir plantas CAM con aquéllas C3 o C4 (Keeley, 1983; Morton y Keeley, 1990).

Fotosíntesis en Podostemáceas

La dinámica evolutiva ha llevado a esta familia de plantas a desarrollar adaptaciones morfológicas que les permiten soportar el estrés mecánico al que están sujetas debido a los lugares que habitan, hecho que impide que encajen idealmente en el modelo convencional hoja-tallo. A pesar de que dichas modificaciones presentan muchas variaciones, en general las podostemáceas presentan raíces fotosintéticas, crecimiento tipo taloide, reducción o pérdida de la cofia, desarrollo de rizoides o raíces adherentes, ausencia de aerénquima y cuerpos de sílice en las células epidérmicas (Rutishauser, 1997).

Los estudios realizados en esta temática son sumamente escasos. Romano y Dwyer (1971) realizaron una investigación en campo y una recopilación de trabajos para conocer aspectos de la fisiología de las podostemáceas, al mismo tiempo que analizar lo poco que se había realizado en estas investigaciones. Los autores describen la presencia de floema en las podostemáceas y destacan que por muchos años numerosos investigadores (Cairo, 1881; Muller, 1890; Solereder, 1989; Milbraed 1904; Matthiesen 1908 y Schnell, 1967, citados por Romano y Dwyer, 1971) han intentado

demostrar la presencia de floema en el talo. De éstos, sólo Matthiesen observó floema en *Mourera fluviatilis* Aublet, estos investigadores han reportado la presencia de tubos cribosos con células acompañantes, sin embargo estas observaciones carecen de fotografías o esquemas. A este respecto, Schnell observó ciertas células en la estela que podrían ser parte del floema y se refirió a la hipótesis planteada por Milbraed, quien planteó que una parte del colénquima podría asumir la función del floema, refiriéndose también al trabajo de Muller, quien trabajó con el género *Trollius* L. Romano y Dewyer (1971) colectaron *Marathrum sp.* y *Tristicha trifaria* (Bory.ex Willd.) Spreng., en los rápidos del río Macal (Honduras). Realizaron cortes y la tinción que aplicaron produjo un contraste entre los tejidos vasculares centrales y el parénquima que los rodea que contiene numerosos granos de almidón. Las placas de tubos cribosos fueron evidentes en las secciones longitudinales y en las secciones transversales. *Marathrum* resultó tener abundante tejido parenquimatoso. Para poder observar claramente esto tuvieron que rehidratar los cortes varias veces. En los cortes los elementos de la criba son reconocibles en forma de placas y son solitarios o están en grupos o cúmulos en un arreglo alrededor de los elementos xilares, las placas de tubos cribosos son simples, elípticos, y miden 12 x 18 a 15 x 10 μ , los poros se encuentran en promedio de 30 a 65 por placa con un diámetro uniforme, y entre ellos es de 1 μ , y entre poro y poro hay 0.5 μ . En una sección longitudinal están más o menos ubicadas transversalmente. Los elementos del floema de *Marathrum* son tubos elongados y en promedio miden 78 μ de longitud. En la figura 17 se presentan los cortes realizados por los autores; las

imágenes no son de buena calidad, pero se consideró importante ilustrarlos por ser los únicos que sobre el tema se han reportado.

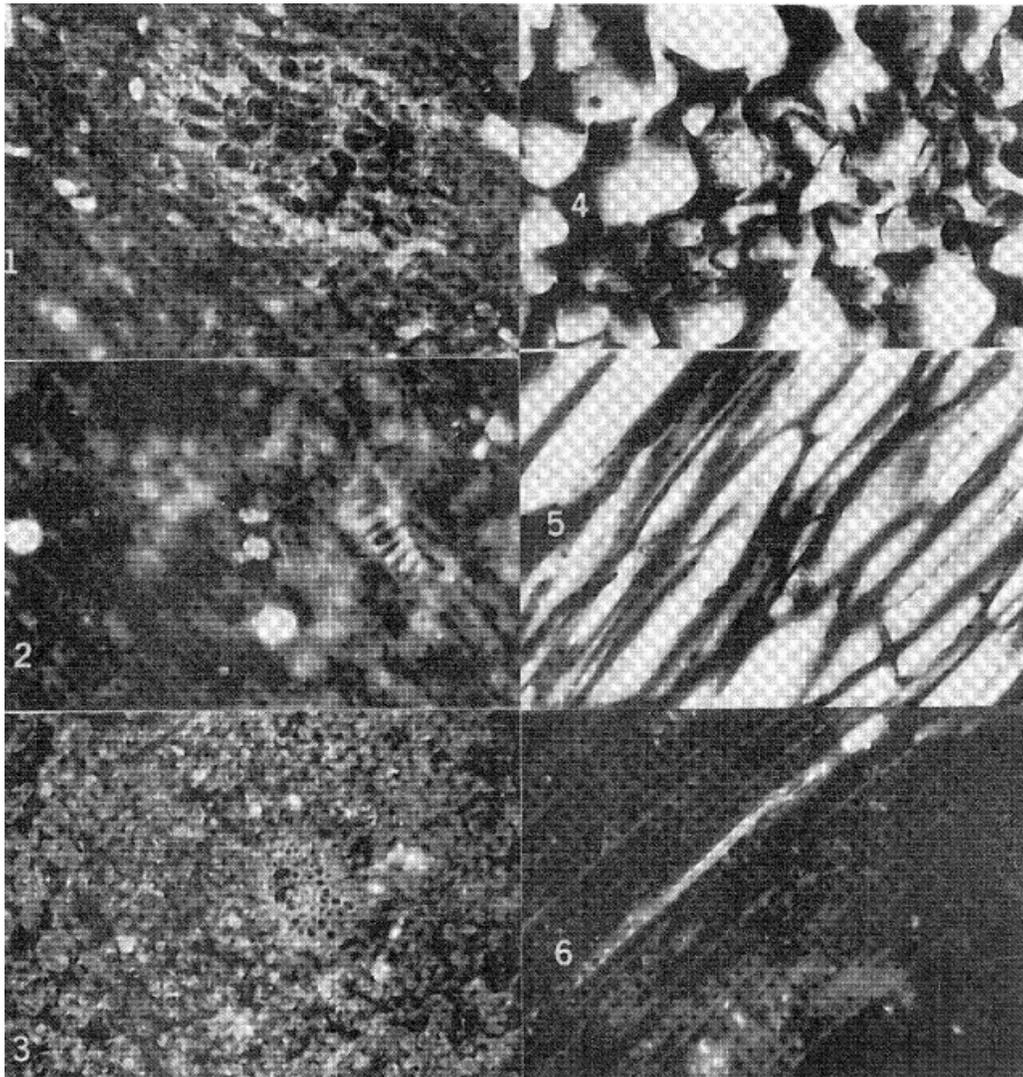


Figura 17. Imágenes de los cortes realizados por Romano Dwyer (1971). Se respeta el pie de figura del autor. Figs. 1-6. Sieve plates in *Marathrum* sp. 1. Estele con elementos traqueales centrales rodeados por elementos de floema mostrando la fluorescencia de las placas cribosas, x25. 2. Elementos traqueales y fluorescencia de las placas cribosas, x25. 3. Placas cribosas fluorescentes rodeados por parénquima con granos de almidón abundantes, x10. 4. Sección transversal del estele; placas cribosas con iluminación ordinaria, x43. 5. Sección lateral del estele, placas cribosas con iluminación ordinaria, x43- 6. Fibras de floema en cada lado del tubo criboso fluorescente, x25.

En relación al desarrollo inicial de las plantas, Philrick (1984) señaló que el polo radicular de *N. coulteriana* presenta coloración verde, lo que puede deberse a una

probable actividad fotosintética relacionada con la ausencia de endospermo o de otros tejidos de reserva. Dado que la semilla germina sobre el sustrato, dicha capacidad puede ser usada por la plántula inmediatamente después de que emerge de la cubierta seminal. Al respecto, en el trabajo de Castillo (2007) sobre germinación y desarrollo temprano en esta misma especie, observó que al mismo tiempo que el polo radicular emerge, las hojas cotiledonarias se desarrollan rápidamente y tienen un color verde intenso, lo que implica que inician prontamente la fotosíntesis. Además, el biofilm de cianobacterias reportado por Jäger-Zürn (2000) podría tener una función de aporte de fotosintatos a la planta, considerando lo ya dicho sobre la ausencia de endospermo u otras reservas en las semillas, y que los ríos donde habitan las podostemáceas mexicanas son oligotróficos (Quiróz *et al.*, 1997).

Collazo-Ortega *et al.* (2005, 2006), llevaron a cabo un estudio de campo durante 2004-2005 (marzo, junio, septiembre y diciembre) para obtener la primera información sobre aspectos fotosintéticos en *M. rubrum* y *M. scheideanum* en los ríos Horcones y Las Juntas, al sur de Puerto Vallarta, Jalisco, México, y conocer si el comportamiento era similar o no entre especies. La primera observación que señalan es que la fisiología de plantas acuáticas está poco estudiada, en particular en la familia Podostemaceae. Se estudió la tasa fotosintética, la concentración de clorofilas *a*, *b* y carotenoides, el área foliar y la biomasa. En la fase vegetativa la tasa fotosintética fue alrededor de 1.0466 ppm CO₂ cm⁻² min⁻¹ y en *M. rubrum* y de 16.1183 en *M. schiedeanum*; en la fase reproductiva las tasas fueron alrededor de 0.04051 ppm CO₂ cm⁻² min⁻¹ en *M.*

rubrum y de 0.6239 en *M. schiedeanum*. Respecto a la concentración de pigmentos, la clorofila *a* en *M. rubrum* varió de 5.3092 a 8.4519 mg mL⁻¹, la clorofila *b* de 9.2631 a 38.1022 mg mL⁻¹ de la fase reproductiva a la vegetativa; en *M. schiedeanum* la clorofila *a* varió de 1.579 a 2.9193 mg mL⁻¹, la clorofila *b* de 1.0394 a 5.6195 mg mL⁻¹ de la fase reproductiva a la vegetativa; los carotenoides mostraron un comportamiento similar con valores menores al de las clorofilas. El área foliar fue mayor en *M. schiedeanum* (134 a 343 cm²) que en *M. rubrum* (alrededor de un 30% menos). En la fase reproductiva se observaron algunas plantas con hojas en ambas especies, pero más degradadas en *M. rubrum*; esta especie presentó generalmente de un 20 a 25% menos biomasa que *M. schiedeanum*, la cual presentó una área foliar mayor que *M. rubrum*, mayor tasa fotosintética pero menor contenido de clorofilas *a* y *b*, indicando una mayor eficiencia en *M. rubrum*. En ambas, la tasa fotosintética fue mayor en la etapa vegetativa que en la reproductiva; la variación en el día (24 hr) de ácido málico sugiere un metabolismo C₃. Los estudios tuvieron, además, el objetivo de conocer su respuesta al estrés (cerca de los ríos hay asentamientos humanos, posible fuente de contaminación). La actividad súper oxido dismutasa (SOD, enzima catalizadora de radicales libres) fue mayor en *M. rubrum* indicando mayor respuesta a la presencia de especies reactivas de oxígeno, y en ambas superior en hojas que en talos.

CAPÍTULO 4. CONCLUSIONES.

1. La familia Podostemaceae es la más grande de las acuáticas estrictas, aproximadamente 48 géneros y 270 especies con amplia distribución en los trópicos y subtrópicos de todo el mundo. El 70% se agrupa en cuatro géneros: *Apinagia*, *Marathrum*, *Rhyncholacis* y *Podostemum*. Tienen un alto endemismo.
2. Las especies de este grupo presentan fuertes modificaciones anatómicas, morfológicas y fisiológicas respecto a otras angiospermas, la mayoría de las investigaciones realizadas a la fecha son básicamente en morfología, embriología y taxonomía; los estudios fisiológicos son escasos, y aún menos en especies neotropicales. Por ello se debería hacer énfasis en su estudio.
3. Existe una constante reclasificación y ubicación taxonómica de las especies. En este trabajo se consideró para México lo reportado por Novelo y Philbrick (1997). Recientemente *M. rubrum* y *M. schiedeanum* se han ubicado como *M. foeniculaceum*, y *Oserya coulteriana* como *Noveloa coulteriana*.
4. En México existen 5 géneros y 8 especies: *Marathrum rubrum*, *M. schiedeanum*, *M. tenue*, *Noveloa coulteriana*, *Oserya longifolia*, *Podostemum ricciiforme*, *Tristicha trifaria* y *Vanroyenella plumosa*. Excepto *M. schiedeanum*, el resto está en la categoría de especies en riesgo de extinción de acuerdo a la NOM-059-ECOL-SEMARNAT.
5. Su ciclo de vida está directamente asociado a los cambios en el nivel del agua de los ríos que habitan (etapa vegetativa en época de lluvias y reproductiva en

época de secas), por lo que se dificulta hacer estudios experimentales en campo en la etapa vegetativa.

6. La mayoría de los estudios en los que se reporta germinación tienen como enfoque principal el desarrollo temprano de las plántulas para análisis morfológico e histológico. Por lo que son escasos los estudios que incluyan respuesta de la germinación a distintas condiciones en campo y/o laboratorio.
7. Los métodos utilizados en estudios de germinación han mostrado altos porcentajes tanto en placas de Petri forradas con papel filtro humedecido con agua de grifo o con agua destilada estéril, sumergidas en agua a temperatura ambiente (23°C) y en condiciones de luz adecuada, como en cubos de poliestireno “thermocol”.
8. Se ha observado que la mayoría de las semillas presentan una latencia innata, que son fotoblásticas positivas, que conservan su viabilidad hasta por dos años, y que algunas son recalcitrantes. No se han encontrado diferencias interespecíficas respecto al tamaño y características de las semillas entre algunas especies como *Marathrum rubrum* y *M. sheideanum*
9. En todas las especies reportadas la producción de semillas fue considerablemente alta, especialmente en las anuales, ya que producen cantidades mayores respecto a las perennes. Esta gran producción de semillas en especies anuales puede considerarse como una estrategia reproductiva que garantice que se establezca una mayor cantidad de individuos, o que permanezcan en el sitio en estado latente para una próxima temporada. La

germinación de *M. schiedeanum*, *M. rubrum*, *M. haenckeanum*, *D. zeylanica*, *P. stylosum*, *I. ramosissima*, *G. hookeriana*, *P. ceratophyllum*, *T. trifaria* y *N. coulteriana*.es alta en condiciones de laboratorio.

- 10.El mucílago secretado por las semillas desde que se hidrata fija la plántula firmemente al sustrato y juega un papel de suma importancia en su establecimiento temprano para soportar el estrés mecánico al que están sujetas.
11. El biofilm de cianobacterias que se forma entre el sustrato rocoso y la plántula emergente, puede ayudar a que ésta se adhiera firmemente al sustrato rocoso, y un aporte de fotosintatos a la planta, considerando la ausencia de endospermo y que los ríos donde habitan las podostemáceas mexicanas son oligotróficos.
12. En especies mexicanas y asiáticas se ha logrado mantener plántulas hasta los treinta días de edad y hay un solo trabajo que la llevan hasta floración en condiciones in vitro.
- 13.La forma de crecimiento y desarrollo temprano de las plántulas en la subfamilia Podostemoideae es similar. Una vez que germinan se desarrolla el tallo, luego raíces y el desarrollo de las hojas cotiledonarias y las hojas verdaderas, como por ejemplo en *N. coulteriana* y *Dalzellia zeylanica*.
14. Los pocos estudios sobre fotosíntesis reportan que al emerger el polo radicular las hojas cotiledonarias se desarrollan rápidamente y tienen un color verde intenso, lo que implica que inician prontamente la fotosíntesis. El reporte de la presencia de floema participaría en el transporte de fotosintatos. Los estudios

en México han reportado que hay variaciones entre especies en la tasa fotosintética, contenido de pigmentos, área foliar y biomasa, así como entre las fases vegetativa y reproductiva; se sugiere que tienen metabolismo CAM.

Bibliografía

- Arber, A. 1920. The life-history of the Tristichaceae and Podostemaceae. Water plants a study of aquatic angiosperms.
- Arekal, G. D., y C. R. Nagendran. 1975. Embryo sac of *Hydrobryopsis sessilis* (Podostemaceae). Origin, organization and significance. *Bot. Notiser.* **128**: 332-337.
- Azcón-Bieto J. y M. Talón (Eds.). 2000. Fundamentos de Fisiología Vegetal. McGraw-Hill/Interamericana, Edicions Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Baskin C. y M. Baskin. 2001. *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. E. U. A.
- Battaglia, E. 1987. Embryological questions: 11. Has the debated case of Podostemaceae been resolved? *Annali di botanica.* **45**: 37-64.
- Beristain M. S. 1997. Germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire en relación con la disponibilidad de luz, lugar de procedencia y reguladores de crecimiento. Tesis de licenciatura (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF.
- Bewley J. D. y M. Black. 1994. Seeds, physiology of development and germination. *Plenum Press*. Nueva York.
- Brenchley J. L. 1998. Seed germination responses to some environmental factors in the seagrass *Zostera capricorni* from Eastern Australia. *Aquat. Bot.* **62**: 177-188.)
- Buchanan B.B., W. Gruissem y R. Jones (Eds.). 2000. Biochemistry and Molecular Biology of plants. Rockville (USA): American Society of Plant Physiologists. Rockville, Maryland
- Castillo G. 2007. Germinación y desarrollo temprano en plántulas de *Oserya coulteriana* (Podostemaceae). Tesis de Licenciatura (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF.
- Castillo G. y M. Collazo-Ortega. 2007. Germinación y desarrollo temprano en plántulas de *Oserya coulteriana* (Podostemaceae). Congreso Mexicano de Botánica. 14-18 octubre. Zacatecas. México.
- Castillo G. y M. Collazo-Ortega. 2010. Estudio ecofisiológico de la germinación y crecimiento juvenil de una podostemácea. X Congreso Latinoamericano de Botánica. 4 al 10 de octubre. La Serena, Chile.
- Collazo-Ortega M., K. Jiménez-Durán, D. Guzmán-Merodio, R. Luna-Ramos, A. Novelo-Retana y J. Márquez-Guzmán. 2005. Studies in Mexican Podostemaceae: Physiology in *Marathrum*. En: resúmenes del XVII International Botanical Congress. 17-23 julio. Viena, Austria.
- Collazo-Ortega M., R. Rodés-García, K. Jiménez-Durán, D. Guzmán-Merodio, J. Márquez-Guzmán. 2006. Metabolismo fotosintético en *Marathrum* (Podostemaceae). En: resúmenes del IX Congreso Latinoamericano de Botánica. 18-25 de junio. Santo Domingo, República Dominicana.
- Cook, C.D.K. 1990. Aquatic Plant Book. SPB, The Hague, 228 pp
- Cook, C.D.K. 1996. Aquatic Plant Book. 2da Ed. SPB. The Hague.
- Cronquist A. 1981. Introducción a la Botánica. Decimo segunda edición. Editorial Continental. México.
- Cronquist A. 1997. Introducción a la Botánica. Decimo segunda edición. Editorial Continental. México.

- ♀ Falkowski P. y J. Raven. 1997. Aquatic Photosynthesis. Blackweel science. E.U.A.
- ♀ Fuentes Yague. J. L. 1998. Botánica Agrícola. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.
- ♀ Fuentes Yague. J.L. 2001. Iniciación a la Botánica. Ediciones Mundi-Prensa. España.
- ♀ García A. P. 1993. Germinación de las Semillas. En Fisiología y Bioquímica Vegetal. Interamericana-McGraw-Hill.España.
- ♀ Grace J. B. 1993. The adaptative significance of clonal reproduction in Angiosperms: an aquatic perspective. *Aquat. Bot.* **44**: 159-180.
- ♀ Grubert, M. 1974. Podostemaceen-Studien. Teil 1. Zur Ökologie einider venezolanischer Podostemaceenn. Beitr. Biol. Pflanzen . 50: 321-391.
- ♀ Grubert, M. 1975, 1991. Ecología de Fanerogamas de saltos tropicales adaptadas en forma extrema. *Natura (caracas)* No. 91: pp 54-61
- ♀ Guzmán M. D. 2006. Correlación morfo-anatómica durante el desarrollo floral de *Marathrum rubrum*, Podostemaceae. Tesis de Licenciatura (Biología). Universidad Autónoma de México. México. D.F.
- ♀ Hammond, B. L. 1937. Development of *Podostemon ceratophyllum*. *Bull. Torrey Bot. Club* **64**:17-36.
- ♀ Harper J. L. 1977. The Population Biology of Plants. Academic Pres. Londres.
- ♀ Herrera. J, R. Alizaga, E. Guevara y V. Jiménez. 2006. Germinación y crecimiento de la Planta. Fisiología de la producción de los cultivos tropicales. Vol. 4. Ed. Universidad de Costarrica. San José, Costarrica.
- ♀ Hopkins W. G. y N. P. A. Hüner. 2004. Introduction to Plant Physiology. 3ra Ed. John Wiley & Sons, Inc. E.U.A
- ♀ Hopkins W. G. y N. P. A. Hüner. 2004. Introduction to Plant Physiology. 3ra Ed. John Wiley & Sons, Inc. E.U.A
- ♀ Jäger-Zürn, I. 1997. Embryological and floral studies in *Weddellina squamulosa* Tul. (Podostemaceae, Tristichioideae). *Aquat. Bot.* **57**:151-182.
- ♀ Jäger-Zürn I. y M. Grubert. 2000. Podostemaceae depend on sticky biofilms with respect to attachment to rocks in waterfalls. *Int. J. Plant Sci.* **161**: 599-607.
- ♀ Keeley J. E. 1983. Crassulacean acid metabolism in the seasonally submerged aquatic *Isoetes howellii*. *Oecologia* (Berlin) **58**:57-62
- ♀ Keeley J. E. 1998. CAM photosynthesis in submerged plants. *The Botanical Review* **64**(2):122-177.
- ♀ Khosla, Ch., K. R. Shivanna y H. Y. Mohan Ram. 2000. Reproductive biology of *Polypleurum stylosum* (Podostmeaceae). *Aquat. Bot.* **67** (2): 143-154.
- ♀ 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
- ♀ Luna R. R. (2006). Polinización Cruzada entre dos Especies del Género *Marathrum* (Podostemaceae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- ♀ Luna R. R. (2010). Barreras Reproductivas Entre Dos Especies del Género *Marathrum* (Podostemaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF.
- ♀ Luna R.R., D Guzmán-Merodio, J. Núñez-Farfán, C.T. Philbrick, M.Collazo-Ortega, J. Márquez-Guzmán. 2012. Cross compatibility between *Marathrum rubrum* and *M. schiedeanum* (Podostemaceae), two closely related species of the Pacific Mexican Coast. *Aquat. Bot.* **102**:1-7

- ☞ Luna R.R., D. Guzmán-Merodio, M. Collazo-Ortega, J. Núñez-Farfán y J. Márquez-Guzmán. 2010. Fenología reproductiva, ecología de la polinización y comportamiento germinativo de dos especies de *Marathrum* (Podostemaceae) de la costa del Pacífico Mexicano. En resúmenes X Congreso Latinoamericano de Botánica. 4-10 Octubre. La Serena. Chile.
- ☞ Mauseth James D. Botany an introduction to plant biology. 3th. Ed. Jones and Bartlett Publishers.
- ☞ Mc Millan C. 1987. Seed germination and seedling morphology of the seagrass *Halophila engelmanni* (Hydrocaritaceae). *Aquat. Bot.* **28**: 179-188.
- ☞ Mohan Ram H. Y. y A. Sehgal. 1997. In vitro studies on developmental morphology of Indian Podostemaceae. *Aquat. Bot.* **57** 97-132
- ☞ Mohan Ram H. Y. y A. Sehgal. 1992. Podostemaceae, the strange family of aquatic angiosperms. *The Pallaeobotanist*. 41: 192-197.
- ☞ Morton B. A. y J. E. Keely. 1990. C4 Acid Fixation in Photosynthesis of the Submerged Aquatic *Eleocharis acicularis* (L.) R. & S. *Aquat. Bot.* **36**(4): 379-388
- ☞ Murguía-Sánchez, G., A. Novelo R., C. T. Philbrick y J. Márquez-Guzmán. 2001. Desarrollo de los verticilos sexuales de *Vanroyenella plumosa* Novelo & Philbrick (Podostemaceae). *Acta Botánica Mexicana*. **57**: 37-50.
- ☞ Murguía-Sánchez, G., A. Novelo R., C. T. Philbrick y J. Márquez-Guzmán. 2002. Embryo sac development in *Vanroyenella plumosa* Podostemaceae (Podostemoideae). *Aquat. Bot.* **73**: 201-210.
- ☞ Murguía-Sánchez, G. 2003. Embriología comparada de los géneros de la familia Podostemaceae en México. Tesis de doctorado (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, 125 pp.
- ☞ Nabors M. W. 2007. Introducción a la Botánica. Ed Pearson. España.
- ☞ Nelson D. y M. Cox, M.; Lehninger Principles of Biochemistry. 4ta Ed. 2005. W.H Freeman and Company. Nueva York.
- ☞ Nobel P. S. 2005. Physicochemical and environmental plant physiology. 3ra. Ed. Elsevier Academic Press. Amsterdam.
- ☞ Novelo A. y C. T. Philbrick. 1997. Taxonomy of Mexican Podostemaceae. *Aquat. Bot.* **57**:275 -303.
- ☞ Novelo A. y C. T. Philbrick. 2000. *Flora del Bajío y regiones adyacentes*. **87**. Instituto de Ecología A. C. México.
- ☞ Orth R. J y K. A. Moore. 1983. Seed Germination and seedling growth of *Zoostera marina* L. (Eelgrass) in the Chesapeake Bay. *Aquat. Bot.* **15**:117-131.
- ☞ Philbrick C. T. 1984. Aspects of floral biology, breeding system and seed and seedling biology in *Podostemum ceratophyllum* (Podostemaceae). *Syst. Bot.* **9**(2): 166-174.
- ☞ Philbrick C. T. y A. Novelo. 1998. Flowering phenology, pollen flow and seed production in *Marathrum rubrum* (Podostemaceae). *Aquat. Bot.* **62**:199-206.
- ☞ Philbrick C.T y A. Novelo. 1997. Ovule number, seed number and seed size in Mexican and North American species of Podostemaceae. *Aquat. Bot.* **57**: 183-200.
- ☞ Philbrick y Novelo, 1994. Seed germination of Mexican Podostemaceae. *Aquatic Botan.* **48** 145-151.
- ☞ Philbrick y Novelo, 1995 New World Podostemaceae: Ecological and evolutionary enigmas. *Brittonia* 47: 210-222.

- Philbrick, C. T., y A. Novelo. 1993. River weeds: a fascinating family of aquatic flowering plants. *Aquaphyte* 13: 6-7.
- Raghavan, V. 2003. Some reflections on double fertilization, from its discovery to the present. *New Phytologist*. 159: 565-583
- Raven P. H., G. B. Johnsons. 1999. *Biology*. 5th. Ed. W.C.B. McGraw-Hill.
- Raven P. H., R. E. Evert y S. E. Eichhorn. 2001. *Biology of Plants*. 6ta Ed. W.W. Freeman and Company. Nueva York.
- Reyes O. I, M. Sánchez-Coronado y A. Orozco-Segovia. 2009. Seed germination in *Marathrum schiedeanum* and *M. rubrum* (Podostemaceae). *Aquat. Bot.* 90:13–17
- Reyes O. I. 2010. *Dispersión, Germinación y Cobertura de dos especies de Marathrum (Podostemaceae) que crecen en ríos tropicales de fuerte corriente, en el estado de Jalisco. Tesis de Doctorado (Ciencias Biológicas). Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF.*
- Rodés G. R y M. Collazo-Ortega. 2012. *Metabolismo del carbono*. En: *Biología de angiospermas (Márquez-Guzmán J., M. Collazo-Ortega, S. Vázquez, M. Martínez y A. Orozco (Eds.). Las prensas de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF. En prensa.*
- Romano G. y J. Dwyer. A 1971 Demonstration of phloem in the Podostemaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 98(1): 46-53.
- Rutishauser R. 1997. Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds). *Aquat. Bot.* 57: 29-70.
- Rzedowski, J. 1988. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. 4a reimposición. México, 432 pp.
- Salisbury F. y C. Ross. 2000. *Fisiología de las Plantas*. Tomo 2. Ed. Paraninfo. Madrid. 305 pp
- Sculthorpe, C. 1985. *The biology of aquatic vascular plants*. Königstein [Alemania del oeste] : Koeltz Scientific Books.
- Sculthorpe, C.D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular plants*. St. Martin's Press, Nueva York.
- Sehgal A., H.Y. Moham Ram y J.R. Bhatt 1993. In vitro germination growth, morphogenesis and flowering of an aquatic angiosperm, *Polypleurum stylosum* (Podostemaceae). *Aquat. Bot.* 45: 269-283.
- SEMARNAT. 2010. NOM-059-SEMARNAT. Página en red: http://www.semarnat.gob.mx/temas/gestionambiental/vidasilvestre/Documents/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf
- Taiz L. y E. Zeiger. 2010. *Plant Physiology*. Sunderland, Massachussets: Sinauer Associates Inc. Massachussets.
- Tippery N.P., C.T. Philbrick., C.P. Bove y D.H. Les. 2011. Systematics and phylogeny of neotropical riverweeds (Podostemaceae: Podostemaideae). *Syst. Bot.* 36: 105-118
- 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
- Uniyal P.L y H.Y Moham Ram. 1996. In vitro germination and seedling development of *Dalzellia zeylanica* (Gardner) Wight (Podostemaceae). *Aquat. Bot.* 54(1): 59-71

- Vázquez-Yanes C., A. Orozco-Segovia, M. Rojas-Aréchiga, M. E. Sánchez-Coronado y V. Cervantes. 1997. La Reproducción de las Plantas: Semillas y Meristemos. Fondo de Cultura Económica, México. DF.
- Vidyashankari B. y H. Y. Moham Ram. 1987. In vitro germination and origin of thallus in *Griffithella hookeriana*. *Aquat. Bot.* 28: 161-169.
- Vidyashankari B. y H.Y. Moham Ram. 1988. Seed germination and seedling morphology in *Indotristicha ramosissima* (Podostemaceae) grown in vitro. *Curr. Sci.*, 57: 369-373.

Páginas consultadas en Internet:

- <http://www.tropicos.org/docs/meso/podostemaceae.pdf?projectid=3&langid=66>
- http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/ciencias/2000024/lecciones/cap02/02_04_14.htm
- http://www.thecompositaehut.com/www_tch/webcurso_spv/familias_pv/podostemaceae.html