



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE CIENCIAS

00381
2ej. 3

EL GÉNERO Potamogeton (POTAMOGETONACEAE)
EN MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
P R E S E N T A :
MARTHA GONZALEZ GUTIERREZ

(*Biología*)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

México, D. F.

1987



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 está 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.

EL GENERO *Potamogeton* (POTAMOGETONACEAE) EN MEXICO.

RESUMEN.....	3
INTRODUCCION	4
IMPORTANCIA ECOLOGICA Y ECONOMICA	5
ANTECEDENTES AL ESTUDIO DE <i>Potamogeton</i> , PRINCIPALMENTE EN NORTEAMERICA	6
POSICION TAXONOMICA Y RELACIONES FILOGENETICAS	9
PROBABLES LINEAS EVOLUTIVAS	22
ASPECTOS FITOGEOGRAFICOS	
Distribución de especies, subsecciones y grupos estructurales	35
Modos de Dispersión	51
Distribución de las especies en Norteamérica	54
METODOLOGIA	65
MORFOLOGIA	
Raíces	70
Tallos	71
Turiones	75
Estípulas	76
Hojas	78
Inflorescencias	80
Flores	82
Frutos	84

TAXONOMIA

<i>Potamogeton</i> L.	86
Clave artificial para las especies mexicanas de	
<i>Potamogeton</i>	92
1. <i>Potamogeton pectinatus</i> L.	95
2. <i>Potamogeton crispus</i> L.	108
3. <i>Potamogeton foliosus</i> Raf. var. <i>foliosus</i>	113
4. <i>Potamogeton pusillus</i> L. var. <i>pusillus</i>	125
5. <i>Potamogeton diversifolius</i> Raf.	133
6. <i>Potamogeton nodosus</i> Poir.	140
7. <i>Potamogeton natans</i> L.	150
8. <i>Potamogeton illinoensis</i> Morong	155
9. <i>Potamogeton praelongus</i> Wulf.	163
Especies excluidas o de dudosa presencia en	
México	169
LISTA DE EXSICCATA	171
INDICE DE NOMBRES CIENTIFICOS	178
BIBLIOGRAFIA	191
APENDICE	206

RESUMEN

El género *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae) es de distribución cosmopolita en aguas continentales.

Se reconocen cuatro grupos estructurales dentro del género. Las plantas con dimorfismo foliar, polinización aérea y distribución pantropical se consideran como las más primitivas y las que presentan hojas sumergidas lineares, polinización sumergida y distribución generalmente templada como las más avanzadas.

Se propone un probable origen de *Potamogeton* en la Región Indopacífica a fines del Mesozoico. La distribución de las especies en Norteamérica sugiere que esta placa representó un centro secundario de diversificación muy importante para el género, principalmente alrededor de la zona de los Grandes Lagos.

En el presente estudio se reconocieron nueve especies de *Potamogeton* para México en comparación con veintiocho nombres registrados en fuentes bibliográficas. Estas son *P. pectinatus* L., *P. crispus* L., *P. foliosus* Raf. var. *foliosus*, *P. pusillus* L. var. *pusillus*, *P. diversifolius* Raf., *P. nodosus* Poir., *P. natans* L., *P. illinoensis* Morong y *P. praelongus* Wulf.

INTRODUCCION

Potamogeton se encuentra con frecuencia en gran variedad de cuerpos de agua. Sin embargo, ha sido poco recolectado en este país. Esto puede deberse a que las plantas acuáticas en general son poco atractivas para los recolectores, requieren de técnicas especiales para su recolección y preparación y son difíciles de identificar.

El género *Potamogeton* incluye especies muy similares entre sí y con otras de géneros afines. No existen revisiones de esta entidad taxonómica para la República Mexicana y la información sobre aquella debe buscarse en obras publicadas principalmente para los Estados Unidos de América. En ellas se menciona de manera incidental la presencia de algunas especies de *Potamogeton* en México y por ello se efectuó una revisión bibliográfica en la que se obtuvo un total de 28 especies para este país.

El presente estudio tuvo como objetivo fundamental la determinación del número real y la identidad de las especies de *Potamogeton* en la República Mexicana con base en el reconocimiento de su variación regional y su distribución local.

IMPORTANCIA ECOLOGICA Y ECONOMICA

Potamogeton es un productor de desechos que mantiene faunas que se alimentan de detritos y floras de hongos y bacterias. Numerosas especies de aves acuáticas se alimentan de sus frutos (McAtee, 1918; Muenscher, 1944) y son, por lo tanto, sus agentes de dispersión (Correll & Correll, 1972). Los alevines, algunos de especies de importancia económica, pueden escapar a la depredación por animales mayores al esconderse en la maraña que forma la planta en el agua. Algunos invertebrados depositan sus huevos en el interior de los tallos y hojas de *Potamogeton*, principalmente dentro de sus sistemas lagunares. Externamente los tallos y hojas ofrecen grandes superficies donde algunos animales pueden depositar sus huevos y algunas algas epífitas se desarrollan extensamente. Por estas razones se considera que las poblaciones de *Potamogeton* y los organismos asociados a ellas forman uno de los ecosistemas más productivos en aguas continentales (Pond, 1905; Moore, 1915; Welch, 1952).

La alta productividad de los manchones formados por el crecimiento exuberante de las plantas puede ser perjudicial para el hombre (Lopinot, 1963). En alguna época del año las plantas se desprenden y pueden atascar las turbinas de las plantas hidroeléctricas. En otros casos, su crecimiento im

pide el tránsito de botes en cuerpos de aguas navegables, o bien, se comportan como malezas que eliminan otros elementos de la flora y fauna.

Además de su importancia como elemento natural del ecosistema, *Potamogeton* tiene cierto potencial de uso doméstico y local. Las plantas se han utilizado como abono vegetal, alimento para ganado, material de embalaje, complemento alimenticio o indicador de la calidad del agua y ofrece grandes posibilidades para futuras investigaciones sobre su uso (Wentz et al., 1974).

ANTECEDENTES AL ESTUDIO DE *Potamogeton*, PRINCIPALMENTE EN NORTEAMERICA

Tournefort (1719) reconoció 13 especies de *Potamogeton*. Sin embargo, Linnaeus (1753) sólo incluyó 12 especies en su obra *Species Plantarum*. Posteriormente, el número de especies y otras categorías infragenéricas e infraespecíficas reconocidas aumentó progresivamente, provocando un verdadero caos en la taxonomía y nomenclatura del taxon.

Con respecto a las categorías infragenéricas, Koch (1837) dividió a *Potamogeton* en 5 secciones y más tarde Reichenbach (1845) reconoció 5 grupos a los que no dió jerarquía

formal. Raunkiaer (1896), por su parte, separó en 2 subgéneros a las especies danesas (*Coleogeton* y *Eupotamogeton*) y posteriormente (Raunkiaer, 1903) dividió a *Potamogeton* en 16 grupos menores; muchos de estos grupos fueron reconocidos formalmente como subsecciones por Graebner (en Ascherson & Graebner, 1907), quien además distinguió y nombró otras subsecciones. Finalmente, Hagstroem (1916) propuso un sistema en el que incluyó los 2 subgéneros de Raunkiaer (1896), 4 secciones, 26 subsecciones y un buen número de series y subseries. Este sistema sigue vigente y se sigue en este trabajo con algunas modificaciones propuestas por Fernald (1932), Ogden (1943) y Haynes (1974).

Por su gran número de especies, muchos autores prefieren estudiar a *Potamogeton* de manera parcial, ya sea regionalmente o por alguna categoría infragenérica. Sólo autores como Bennett (1890-1894, 1900-1904), Graebner (en Ascherson & Graebner, 1907) y Hagstroem (1916) abordaron el estudio global del género.

Los principales trabajos de *Potamogeton* para Norteamérica son los de Michaux (1803), Rafinesque (1808, 1819), Pursh (1814), Tuckerman (1849), Morong (1880, 1893), Taylor (1909), Nieuwland (1913), Fassett (1940), Muenscher (1944), Ogden (1953) y Fernald (1970). También son numerosos los traba-

jos regionales como los de las Carolinas (Walter, 1788; Radford et al., 1968; Beal, 1977), Wyoming (Porter, 1963), Texas (Ogden, 1966), Louisiana (Haynes, 1968), Noroeste de Estados Unidos de América (Hitchcock et al., 1969), Sudoeste de Estados Unidos de América (Correll & Correll, 1972), Nueva York (Ogden, 1974), el Lago George (Ogden et al., 1976) y el Sudeste de Estados Unidos de América (Haynes, 1978).

Entre las revisiones realizadas a nivel de categorías subgenéricas en Norteamérica son relevantes los trabajos de St. John (1916) sobre *Potamogeton* sección *Coleophylli*, Fernald (1932), para las especies de hojas lineares de *Potamogeton* sección *Axillares*, Ogden (1943), respecto a las especies de hojas anchas, Rezniceck y Bobbette (1976), sobre *Potamogeton* subsección *Hybridi*, Haynes (1974), para *Potamogeton* subsección *Pusilli* y Haynes (1985) para las especies de hojas envolventes.

El alto número de trabajos realizados para *Potamogeton* en Estados Unidos de América contrasta con los disponibles para la República Mexicana. No existen revisiones del género para este país por lo que la información acerca de las especies de *Potamogeton* en México debe buscarse en diversas fuentes incluyendo revisiones para el género a nivel

mundial o en Norteamérica y trabajos florísticos en países vecinos o los de distintas regiones o estados de México (Tabla 1).

POSICION TAXONOMICA Y RELACIONES FILOGENETICAS

Potamogeton es un grupo natural, fácil de reconocer a nivel genérico por la estructura peculiar de sus espigas, flores y frutos. Sin embargo, su posición a nivel de categorías supragenéricas (Tabla 2) y su relación con géneros afines (Tabla 3) no han sido establecidas con claridad. Estas discrepancias de opinión entre los autores derivan de la semejanza morfológica entre *Potamogeton* y otros géneros. Tal similitud puede deberse a convergencias evolutivas ocasionadas por su hábito acuático o a un parentesco muy cercano entre ellos. La delimitación correcta de las relaciones filogenéticas entre *Potamogeton* y los otros géneros tal vez pueda lograrse con base en el empleo de nuevas técnicas de estudio (fitoquímica, ultraestructura, micromorfología, etc.) que han dado buenos resultados con las angiospermas en general (Ehrendorfer, 1983). En el presente estudio se sigue el sistema de clasificación propuesto por Cronquist (1981, Tabla 3). Se trata de un sistema actualizado en el que el autor acentúa los caracteres morfológicos y químicos y se apoya en evidencias paleobotánicas. Por otro lado, en dicho trabajo se proporcionan claves para

Tabla 1. Listado de especies de *Potamogeton* registradas para México en fuentes bibliográficas.

- 1) *P. americanus* Cham. & Schlecht. (Taylor, 1909).
- 2) *P. angustifolius* Berch. & Presl. (Taylor, 1909).
- 3) *P. angustissimus* H. B. & K. (Hemsley, 1879-1888; Reiche, 1926; Martínez, 1979).
- 4) *P. conjugens* Hagstr. (Hagstroem, 1916).
- 5) *P. crispus* L. (Correll & Johnston, 1970).
- 6) *P. diversifolius* Raf. (Morong, 1893; Taylor, 1909; Fernald, 1932; Ogden, 1966; Rzedowski & McVaugh, 1966; Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Correll & Johnston, 1970; Correll & Correll, 1972; Reznicek & Bobbette, 1976).
- 7) *P. filiformis* Pers. (Lot & Novelo, 1978).
- 8) *P. fluitans* Roth (Reiche, 1914; Sánchez, 1968).
- 9) *P. foliosus* Raf. (Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Taylor, 1909; Hagstroem, 1916; Fernald, 1932; Sánchez, 1968; Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Correll & Johnston, 1972; Haynes, 1974; Lot & Novelo, 1978; Wiggins, 1980; Cowan, 1983).
- 10) *P. heterophyllus* Schreb. (Taylor, 1909).
- 11) *P. hybridus* Michx. (Hemsley, 1879-1888; Graebner en Ascherson & Graebner, 1907).
- 12) *P. illinoensis* Morong (Hagstroem, 1916; Johnston, 1943; Ogden, 1943, 1966; Vázquez, 1974; Haynes & Wentz,

- 1975; Lot & Novelo, 1978; Wiggins, 1980).
- 13) *P. Liebmannii* Buchenau (Hemsley, 1879-1888).
 - 14) *P. lonchites* Tuckerm. (Hemsley, 1879-1888; Morong, 1893).
 - 15) *P. lucens* L. (Hemsley, 1879-1888; Morong, 1893; Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Taylor, 1909; Reiche, 1914, 1926; Sánchez, 1968; Vázquez, 1974).
 - 16) *P. mexicanus* Benn. (Bennett, 1887; Morong, 1893; Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Taylor, 1909; Reiche, 1914).
 - 17) *P. mucronatus* Schrad. (Graebner en Ascherson & Graebner, 1907).
 - 18) *P. natans* L. (Martens & Galeotti, 1843; Hemsley, 1879-1888; Morong, 1893; Ponce de León, 1909; Martínez, 1979).
 - 19) *P. nodosus* Poir. (Hagstroem, 1916; Johnston, 1943; Ogden, 1943, 1966; Rzedowski & McVaugh, 1966; Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Correll & Johnston, 1970; Correll & Correll, 1972; Lot & Novelo, 1978; Cowan, 1983).
 - 20) *P. occidentalis* Sieb. ex C. & S. (Graebner en Ascherson & Graebner, 1907).
 - 21) *P. panormitanus* Biv. (Fernald, 1932).
 - 22) *P. pauciflorus* Pursh (Hemsley, 1879-1888).
 - 23) *P. pectinatus* L. (Hemsley, 1879-1888; Morong, 1893; Vasey & Rose, 1890-1895; Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Taylor, 1909; Reiche, 1914, 1926;

St. John, 1916; Johnston; 1943; Ogden, 1966; Sánchez, 1968; Hitchcock en Hichcock et al., 1969; Correll & Correll, 1972; Lot & Novelo, 1978; Martínez, 1979; Wiggins, 1980).

- 24) *P. perfoliatus* L. (Hemsley, 1879-1888).
- 25) *P. praelongus* Wulf. (Hotchkiss, 1940; Ogden, 1943).
- 26) *P. pusillus* L. (Morong, 1893; Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Taylor, 1909; Ogden, 1966; Rzedowski & McVaugh, 1966; Correll & Johnston, 1970; Correll & Correll, 1972; Haynes, 1974; Wiggins, 1980).
- 27) *P. rotundatus* Hagstr. (Hagstroem, 1916).
- 28) *P. zizii* Mert. & Koch. (Urbina, 1897).

Tabla 2. Categorías supragenéricas de *Potamogeton* y sus principales referencias.

Subclase:

Alismatidae (Cronquist, 1968; Takhtajan, 1980)

Alismidae (Takhtajan, 1969)

Superorden:

Alismanaes (Takhtajan, 1969)

Alismatanaes (Takhtajan, 1980)

Alismatiflorae (Dahlgren, 1983; Thorne, 1983)

Orden:

Helobiae (Engler & Prantl, 1897-1915; Graebner en
Ascherson & Graebner, 1907; Lawrence, 1951)

Potamogetonales (Hutchinson, 1934)

Najadales (Sculthorpe, 1967; Cronquist, 1968, 1981;
Takhtajan, 1969, 1980; Heywood, 1978)

Zosteriales (Dahlgren, 1983; Thorne, 1983)

Suborden:

Potamogetonineae (Engler & Prantl, 1897-1915;
Takhtajan, 1980; Thorne, 1983)

Familia:

Najadaceae (Bentham & Hooker en Hutchinson, 1934;
Morong, 1893)

Zannichelliaceae (Taylor, 1909)

Potamogetonaceae (Engler & Prantl, 1897-1915;

Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Cronquist,
1968, 1981; Takhtajan, 1969, 1980; Hartog, 1970;
Heywood, 1978; Dahlgren, 1983; Thorne, 1983)

Subfamilia:

Potamogetonioideae (Hartog, 1970)

Tribu:

Potamogetonae (Graebner en Ascherson & Graebner, 1907)

Tabla 3. Sistema de clasificación de la subclase Alismatidae según Cronquist (1981). Sólo se anotan los géneros del orden Najadales.

División Magnoliophyta

Clase Liliopsida

Subclase Alismatidae

Orden 1. Alismatales

Familias: Butomaceae, Limnocharitaceae y
Alismataceae

Orden 2. Hydrocharitales

Familia: Hydrocharitaceae

Orden 3. Najadales

Familias: Aponogetonaceae {Aponogeton}
Scheuchzeriaceae {Scheuchzeria}
Juncaginaceae {Lilaea, Triglochin,
Tetroncium, Maundia y Cynogeton}
Potamogetonaceae {Potamogeton y
Groenlandia}
Ruppiaceae {Ruppia}
Najadaceae {Najas}
Zannichelliaceae {Zannichellia,
Vleisia, Althenia y Lepilaena}
Posidoniaceae {Posidonia}
Cymodoceaceae {Halodule, Cymodocea,
Amphibolis, Syringodium y
Thalassodendron}

Zosteraceae (*Zostera*, *Heterozostera*
y *Phyllospadix*)

Orden 5. Triuridales

Familias: Petrosaviaceae y Triuridaceae

familias y resulta en general un sistema práctico. Cronquist (1981) menciona los géneros de cada familia pero no discute la posible adscripción de *Potamogeton densus* L. al género *Groenlandia* J. Gay. Este taxon fue discutido por Hagstroem (1916) quien colocó a *P. densus* en la subsección *Densá* Hagstr. y reconoció que las hojas, estípulas y tallos poseen peculiaridades que no se encuentran en ninguna otra especie de *Potamogeton*. Por otro lado, Posluszny y Sattler (1973) encontraron que el desarrollo de su inflorescencia es único en el grupo. Dahlgren et al. (1985), por su parte, describen a *Groenlandia* como un taxon anual con hojas opuestas, dos flores por espiga y frutos bacados y a *Potamogeton* como un taxon perenne con hojas alternas, más de dos flores por es piga y frutos drupáceos. Finalmente Hutchinson (1934), Sculthorpe (1967), Heywood (1978), Haynes (1978) y Les (1983) reconocen a *Groenlandia* como un género independiente. En la Tabla 3 se mencionan ambos géneros para la familia Potamogetonaceae.

Actualmente se acepta que las monocotiledóneas son un grupo muy antiguo derivado de alguna dicotiledónea primitiva que invadió el ambiente acuático (Henslow, 1911; Arber, 1920; Sculthorpe, 1967; Cronquist, 1981). Dentro de las dicotiledóneas que pudieron dar origen a las monocotiledó-

neas se mencionan con frecuencia los órdenes Nymphaeales y Ranunculales. Según Arber (1920), las monocotiledóneas se formaron a partir de un plexo ranaleano herbáceo muy primitivo. Por otro lado, Cronquist (1981) propone un antecesor con características del orden Nymphaeales; los estudios serológicos apoyan esta segunda propuesta (Fairbrothers et al., 1975). Sin embargo, el orden Nymphaeales ha sido muy discutido ya que tiene caracteres claramente intermedios entre Ranunculales y Alismatales y según Arber (1920) y Sculthorpe (1967) debería colocarse dentro de las monocotiledóneas.

Dahlgren (1983) y Dahlgren et al. (1985) por su parte, proponen la existencia de un antecesor que dió lugar a las monocotiledóneas, Magnoliiflorae, Nymphaeiflorae y Ranunculiflorae por caminos paralelos. Este tronco ancestral ya existía en el Albiano y presentaba flores de tipo helicoidal y también flores trómeras; de estas últimas se formaron las monocotiledóneas (Dahlgren, 1983).

El polen tricolpado que caracteriza a las angiospermas aparece en el Aptiano del Cretácico Inferior, pero el polen monocolpado que aparece en las capas terrestres inmediatamente anteriores al Aptiano se pueden asociar de manera confiable a las angiospermas (Wolfe et al., 1975; Daghljan, 1981;

Dahlgren, 1983; Ehrendorfer, 1983). Este polen monocolpado en la interfase del Barremaniano-Aptiano se diferencia del polen de las gimnospermas por una serie de caracteres, entre ellos, el "pollenkitt" (Ehrendorfer, 1983) y la estructura de la exina (Daghlian, 1981). El polen monocolpado que se atribuye a las angiospermas dió lugar, por un lado, al polen tricolpado y por el otro, a nuevos tipos de polen monocolpado. Los tipos tricolpados caracterizan a la mayoría de las dicotiledóneas y las monocotiledóneas quedan caracterizadas por los tipos monocolpados. Estos dos tipos de polen son frecuentes en la interfase del Aptiano-Albiano, la cual se puede considerar como la época de origen de las monocotiledóneas. Los fósiles encontrados a lo largo del Cretácico, sean estos microfósiles o megafósiles, no se pueden asociar de manera confiable con taxa actuales y en opinión de varios autores ello se debe a que las angiospermas se presentaron originalmente como formas muy generalizadas, radiaron durante el Cretácico Superior y se consolidaron como grupos bien definidos hasta fines del Cretácico Superior o principios del Terciario (Wolfe et al., 1975; Muller, 1981; Daghlian, 1981). Con base en esto, se puede asumir que las monocotiledóneas se separaron de las dicotiledóneas antes de que ninguna de estas clases hubiese llegado a presentar siquiera un moderado grado de avance (Muller, 1981) y si esto se puede decir de las clases,

sucedirá lo mismo con los niveles de orden y familia:

De lo anterior se puede concluir que las monocotiledóneas se originaron en el Cretácico Inferior y radiaron como grupos generalizados hasta fines del Cretácico y principios del Terciario (Muller, 1981; Daghljan, 1981). Es entonces cuando se distinguen familias como Restionaceae, Arecaceae y Pandanaceae (Muller, 1981). Estas taxa se consideran avanzadas en la clase y permiten suponer la existencia de otras familias más primitivas en el Cretácico (Daghljan, 1981). Dentro de ellas es muy posible que la familia Potamogetonaceae, cuyos primeros fósiles aparecen en el Paleoceno (Cronquist, 1981; Daghljan, 1981), ya se hubiese diferenciado a fines del Mesozoico.

La subclase Alismatidae representa para Cronquist (1968, 1981) una rama basal muy antigua dentro de las monocotiledóneas que incluye 4 órdenes (Tabla 3): Alismatales, Hydrocharitales, Najadales y Triuridales. Los 3 primeros muestran sucesivas tendencias de invasión del medio acuático, están cercanamente emparentados y formaron el antiguo orden Helobiae. Este orden se caracteriza por la presencia de un largo hipocótilo en el embrión (Arber, 1920), un endospermo llamado helobial y semillas maduras de embrión grande sin endospermo. En el endospermo helobial la

célula madre del mismo se divide de manera desigual provocando con esto la formación de un tejido de células grandes hacia el micrópilo y células chicas hacia el extremo de la cálaza. Este endospermo ya no se aprecia en semillas maduras lo que se considera una condición avanzada dentro de las angiospermas (Palser, 1975). Los órdenes Alismatales e Hydrocharitales todavía presentan un perianto separado en cáliz y corola; Najadales no presentan cáliz y corola en caso de tener perianto. El orden Triuridales forma un grupo más aislado en este conjunto (Cronquist, 1981). El orden Najadales comprende 10 familias (Tabla 3); de ellas, las Scheuchzeriaceae y Juncaginaceae agrupan especies típicamente emergentes de zonas pantanosas y polinización aérea. Las Aponogetonaceae y Potamogetonaceae habitan generalmente en cuerpos de agua dulce y tienen polinización aérea (con excepción del subgénero *Coleogeton* de polinización hidrófila y tolerante a la salinidad). Las familias Najadaceae, Ruppiaceae y Zannichelliaceae viven en cuerpos de aguas continentales, soportan salinidad y tienen polinización hidrófila. Posidoniaceae, Zosteraceae y Cymodoceaceae habitan en las costas marinas, su polinización es hidrófila y se conocen como "pastos marinos".

En general se cree que las Potamogetonaceae se generaron de las Juncaginaceae (Arber, 1920; Takhtajan, 1980).

Cronquist (1981) considera que las Aponogetonaceae forman una línea separada que viene del orden Alismatales y que la familia Scheuchzeriaceae une a los órdenes Alismatales y Najadales. Las Ruppiaceae y Zannichelliaceae parecen derivar de las Potamogetonaceae (Hutchinson, 1934; Takhtajan, 1980) y los géneros de pastos marinos, de las Zannichelliaceae (Takhtajan, 1980). O bien, debe asumirse la existencia de un tronco común que formó a estas familias de manera paralela y cada familia queda caracterizada por distintos niveles de organización en la tendencia de invasión al ambiente acuático.

PROBABLES LINEAS EVOLUTIVAS

En la Tabla 4 se presenta un total de 103 especies de *Potamogeton* con su clasificación infragenérica, su distribución en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia (AS), Sudamérica (SA), Africa (AF), Australia (AU), Asia Central (CAS) o el Este Asiático (EAS) y su número cromosómico ($2n$) conocido. Esta tabla representa una revisión crítica de los trabajos de Gracbner (en Ascherson & Graebner, 1907), Hagstroem (1916), Fernald (1932), Bobrov et al. (1934), Ogden (1943), Standley y Steyermark (1958), Klekowski y Beal (1965), Muenscher (1944), Hitchcock (en Hitchcock et al., 1969), Haynes y Reveal (1973), Aston

Tabla 4. Grupos estructurales de *Potamogeton*. Se incluye su clasificación infragenérica, su distribución en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia (AS), Sudamérica (SA), África (AF), Australia (AU), Asia Central (CAS) o Este Asiático (EAS) y su número cromosómico $2n$ conocido.

CLASIFICACION	DISTRIBUCION	No. CROMOSOMICO DIPLOIDE.
PRIMER GRUPO ESTRUCTURAL		
Subgénero A. <i>Coleogeton</i> (Reich.) Raunk.		
Sección I <i>Connati</i> Hagstr.		
Subsección 1. <i>Filiformes</i> Hagstr.		
1) <i>P. filiformis</i> Pers.	NA EU AS	78
2) <i>P. pamiricus</i> Baagoe ex Paul.	CAS	--
3) <i>P. strictus</i> Phil.	SA	--
4) <i>P. rostratus</i> Hagstr.	CAS	--
Subsección 2. <i>Amblyophylli</i> Hagstr.		
5) <i>P. amblyophyllus</i> Meyer	CAS	--
Sección II <i>Convoluti</i> Hagstr.		
Subsección 3. <i>Vaginati</i> Hagstr.		
6) <i>P. subretusus</i> Hagstr.	EAS	--
7) <i>P. vaginatus</i> Turcz.	NA EU AS	78
8) <i>P. recurvatus</i> Hagstr.	CAS	--
9) <i>P. livingstonei</i> A. Benn.	AF	--
Subsección 4. <i>Pectinati</i> (Fries) Hagstr.		
10) <i>P. pectinatus</i> L.	NA EU AS SA AF AU	78

SEGUNDO GRUPO ESTRUCTURAL

Subgénero B. *Potamogeton* Raunk.Sección III *Adnati* Hagstr.Subsección 5. *Serrulati* Hagstr.11) *P. robbinsii* Oakes. NA 5212) *P. maackianus* A. Benn. EAS 52Sección IV *Axillares* Hagstr.Subsección 6. *Crispi* Wallm.13) *P. crispus* L. EU AS AF AU 52Subsección 7. *Compressi* (Fries) Hagstr.14) *P. zosteriformis* Fern. NA 5215) *P. acutifolius* Link EU AS 2616) *P. compressus* L. EU AS 26Subsección 8. *Monogyni* Hagstr.17) *P. trichoides* Cham. & Schlecht. EU AS AF 26Subsección 9. *Ochreati* Graebn.18) *P. ochreatus* Raoul. AU --Subsección 10. *Polygoni* Hagstr.19) *P. polygonum* Cham & Schlecht. SA --20) *P. pseudopolygonum* Hagstr. SA --21) *P. ulei* Schum. SA --Subsección 11. *Oxyphylli* Hagstr.22) *P. oxyphyllus* Miq. EAS 2623) *P. sibiricus* A. Benn. EAS 2824) *P. subsibiricus* Hagstr. CAS --

Subsección 12. *Monticoli* Hagstr.

25) <i>P. confervoides</i> Reich	NA	--
----------------------------------	----	----

Subsección 13. *Pusilli* (Graebn.) Hagstr.

26) <i>P. obtusifolius</i> Mert. & Koch.	NA EU AS	26
27) <i>P. pusillus</i> L.	NA EU AS	26
28) <i>P. friesii</i> Rupr.	NA EU AS	26
29) <i>P. foliosus</i> Raf.	NA	28
30) <i>P. strictifolius</i> A. Benn.	NA	52
31) <i>P. hillii</i> Morong	NA	--
32) <i>P. groenlandicus</i> Hagstr.	NA	26
33) <i>P. clystocarpus</i> Fern.	NA	--
34) <i>P. ogdenii</i> Hellquist & Hilton	NA	--
35) <i>P. rutilus</i> Wulfg.	EU AS	26
36) <i>P. henryi</i> Fern.	CAS	--
37) <i>P. orientalis</i> Hagstr.	EAS	28
38) <i>P. badius</i> Hagstr.	AF	--
39) <i>P. antaicus</i> Hagstr.	AF	--
40) <i>P. exiguus</i> Hagstr.	AF	--
41) <i>P. gayi</i> A. Benn.	SA	--
42) <i>P. berteroi</i> Phil.	SA	--
43) <i>P. uruguayensis</i> A. Benn.	SA	--

TERCER GRUPO ESTRUCTURAL

Subsección 14. *Javanici* Graebn.

44) <i>P. subjavanicus</i> Hagstr.	AF	--
45) <i>P. cristatus</i> Reg. & Maak.	EAS	28
46) <i>P. asiaticus</i> A. Benn.	EAS	28
47) <i>P. octandrus</i> Poir.	CAS EAS	28
48) <i>P. quinquenervius</i> Hagstr.	AU	--
49) <i>P. ligulatus</i> Hagstr.	AU	--
50) <i>P. javanicus</i> Hassk.	CAS EAS AF AU	--
51) <i>P. vaseyi</i> Robb.	NA	28
52) <i>P. lateralis</i> Morong	NA	--

Subsección 15. *Hybridi* (Graebn.) Hagstr.

53) <i>P. spirillus</i> Tuck.	NA	--
54) <i>P. diversifolius</i> Raf.	NA	--
55) <i>P. bicupulatus</i> Fern.	NA	--
56) <i>P. spirilliformis</i> Hagstr.	SA	--

Subsección 16. *Nuttalliani* (Hagstr.) Fern.

57) <i>P. epiphydus</i> Raf.	NA	26
58) <i>P. tennesseensis</i> Fern.	NA	--
59) <i>P. paramoanus</i> Hellq. & Holm-Nie.	SA	--

Subsección 17. *Alpini* (Graebn.) Hagstr.

60) <i>P. alpinus</i> Balb.	NA EU AS	52
-----------------------------	----------	----

Subsección 18. *Amplifolii* Hagstr.

61) <i>P. pulcher</i> Tuck.	NA	--
62) <i>P. amplifolius</i> Tuck.	NA	52

63) <i>P. hindostanicus</i> Hagstr.	CAS	--
64) <i>P. pleiophyllus</i> Hagstr.	CAS	--
65) <i>P. franchetii</i> A. Benn. & Baugoe	EAS	52
66) <i>P. fryeri</i> A. Benn.	EAS	42
67) <i>P. delavayi</i> A. Benn.	EAS	--
68) <i>P. thunbergii</i> Cham. & Schlecht.	AF	42
69) <i>P. stagnorum</i> Hagstr.	AF	--
70) <i>P. fibrosus</i> Hagstr.	AF	--
71) <i>P. badioviridis</i> Hagstr.	SA	--
72) <i>P. ferrugineus</i> Hagstr.	SA	--
73) <i>P. linguatus</i> Hagstr.	SA	--
74) <i>P. montevedensis</i> A. Benn.	SA	--
75) <i>P. stenostachys</i> Schum.	SA	--
Subsección 19. <i>Muricati</i> Hagstr.		
76) <i>P. tricarinatus</i> Muell. & A. Benn.	AU	--
Subsección 20. <i>Sclerocarpi</i> Hagstr.		
77) <i>P. sclerocarpus</i> Schum.	SA	--
78) <i>P. repens</i> Hagstr.	AF	--
79) <i>P. cheesmanii</i> A. Benn.	AU	--
80) <i>P. drummondii</i> Benth.	AU	--
81) <i>P. australiensis</i> A. Benn.	AU	--
Subsección 21. <i>Colorati</i> Graebn.		
82) <i>P. coloratus</i> Vahl	EU	26
83) <i>P. oblongus</i> Viv.	EU	26
84) <i>P. polygonifolius</i> Pourr.	NA EU AS AF	52

Subsección 22. *Nodosi* Hagstr.

85) <i>P. nodosus</i> Poir	NA EU AS SA AF	52
----------------------------	----------------	----

Subsección 23. *Natantes* Graebn.

86) <i>P. natans</i> L.	NA EU AS	52
-------------------------	----------	----

87) <i>P. oakesianus</i> Robb. ex Gray.	NA	--
---	----	----

Subsección 24. *Lucentes* Graebn.

88) <i>P. gramineus</i> L.	NA EU AS	52
----------------------------	----------	----

89) <i>P. lucens</i> L.	EU AS	52
-------------------------	-------	----

90) <i>P. chamissoi</i> A. Benn.	EU	--
----------------------------------	----	----

91) <i>P. malaianus</i> Miq.	EAS	52
------------------------------	-----	----

92) <i>P. dentatus</i> Hagstr.	EAS	52
--------------------------------	-----	----

93) <i>P. nipponicus</i> Mak.	EAS	52
-------------------------------	-----	----

94) <i>P. distinctus</i> A. Benn.	EAS	52
-----------------------------------	-----	----

95) <i>P. sumatranus</i> Miq.	EAS	--
-------------------------------	-----	----

96) <i>P. illinoensis</i> Morong.	NA	104
-----------------------------------	----	-----

97) <i>P. capensis</i> Scheele	AF	--
--------------------------------	----	----

98) <i>P. macrophylloides</i> Hagstr.	SA	--
---------------------------------------	----	----

99) <i>P. dunicola</i> Tur	SA	--
----------------------------	----	----

100) <i>P. pedersenii</i> Tur	SA	--
-------------------------------	----	----

CUARTO GRUPO ESTRUCTURAL

Subsección 25. *Praelongi* Hagstr.

101) <i>P. praelongus</i> Wulf.	NA EU AS	52
---------------------------------	----------	----

Subsección 26. *Perfoliati* (Graebn.) Hagstr.

102) <i>P. richardsonii</i> (Benn.) Rydb.	NA	52
---	----	----

103) <i>P. perfoliatus</i> L.	NA EU AS AF AU	52
-------------------------------	----------------	----

(1973) Haynes y Williams (1975), Instituto de Investigaciones Botánicas en China (1976), Hooker (1978), Bokhari y Afzal (1979), Myaemetz (1979), Symoens et al. (1979), Tutin et al. (1980), Goldblatt (1981, 1984), Haynes y Holm-Nielsen (1982), Tur (1982), Venalainen (1982), Hellquist y Hilton (1983) y Les (1983). En este estudio las especies han sido separadas en cuatro grupos estructurales (Fig. 1) con base en el tipo de sistema conductor en el tallo, tipo de hoja (flotante o sumergida), forma de la hoja (linear u ovalada), estípulas y tipo de polinización.

En el primer grupo estructural las especies tienen sistema conductor de tipo oblongo, hojas sumergidas lineares a setáceas con estípulas adnadas, sin hojas flotantes y polinización sumergida. Pertenecen a este grupo las especies del subgénero *Coleogeton* (Reich.) Raunk. ordenadas en dos secciones y cuatro subsecciones. El segundo grupo estructural es de sistema conductor tipo oblongo, hojas sumergidas lineares a linear-oblongas, generalmente con estípulas libres, sin hojas flotantes y polinización aérea. Pertenecen a este grupo las especies de nueve subsecciones (*Serrulati* a *Pusilli*). Las especies de las subsecciones *Serrulati* y *Crispi* comparten con el primer grupo estructural el carácter de las estípulas adnadas a las hojas y algunas especies de la subsección *Pusilli* tienden

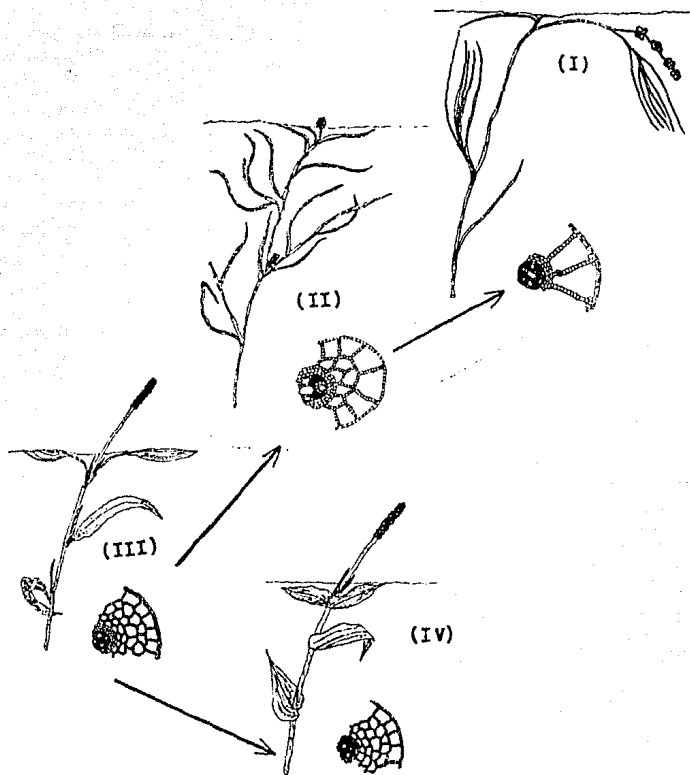


Fig. 1. Probables líneas evolutivas en *Potamogeton*. El tercer grupo estructural (III) ha dado lugar al cuarto grupo (IV), por un lado y al grupo segundo (II) por el otro. Este último, a su vez, ha dado lugar al grupo primero. Explicación en el texto.

a presentar las hojas involucrales más anchas que las vegetativas y por ello son semejantes al tercer grupo estructural que presenta un fuerte dimorfismo foliar. El tercer grupo estructural se caracteriza por un sistema conductor de tipo oblongo, triotipo o prototipo, con hojas sumergidas lineal-lanceoladas a orbiculares, hojas flotantes generalmente elípticas, estípulas libres en ambos tipos de hojas (menos en la subsección *Hybridi* donde se presentan adnadas a las hojas sumergidas) y polinización aérea. Incluye once subsecciones (*Javanici* a *Lucentes*) y más de la mitad de las especies de *Potamogeton*. Algunas especies de este grupo tienen la tendencia de carecer de hojas flotantes (especialmente en la subsección *Lucentes*) presentando una transición con el siguiente grupo. El cuarto grupo estructural es de sistema conductor triotipo o prototipo, hojas sumergidas con base semienvolvente, estípulas libres, sin hojas flotantes y de polinización aérea. En este grupo quedan tres especies y dos subsecciones (*Praelongi* y *Persfoliati*).

El subgénero *Coleogeton*, que corresponde al primer grupo estructural, fue propuesto por Graebner (en Ascherson & Graebner, 1907) como el tipo estructural más primitivo del género. Graebner (en Ascherson & Graebner, 1907) sigue a Eichler (1875-1878) y a Engler y Prantl (1897-1915) en el sentido de considerar a los caracteres reducidos como pri-

mitivos. Esta propuesta no explica la formación de sistemas conductores complejos, formación de estípulas libres, hojas flotantes y adquisición de polinización aérea (que se pueden considerar como caracteres complejos) a partir de los caracteres reducidos que caracterizan este grupo.

Para Chrysler (1907), *P. pulcher* representa el tipo ancestral del género en su conjunto y de los demás géneros de las familias afines. Esta especie presenta un sistema vascular prototipo, hojas sumergidas y flotantes, estípulas libres y polinización aérea. Todos estos caracteres se pueden considerar como primitivos, si se acepta que la evolución de *Potamogeton* se dio con progresivas adaptaciones al medio acuático. *P. pulcher* pertenece a la subsección *Amplifolii* del tercer grupo estructural.

Haynes (1974), por su parte, propuso un antecesor tipo *P. zosterifolius* (= *P. compressus*) de polinización anemófila y hojas lineares de muchas nervaduras, para todo el género. Esta especie de la subsección *Compressi* ha quedado clasificada dentro del segundo grupo estructural en este trabajo. El tipo ancestral propuesto por Haynes (1974) es claramente intermedio entre muchas especies de *Potamogeton* y también entre los géneros cercanos de las familias de plantas acuáticas del orden Najadales (Tabla 3). Es muy co-

herente, por otro lado, hacer derivar a las especies del subgénero *Coleogeton* a partir de una planta como la señalada por Haynes (1974), pero no se puede explicar, a partir de semejante antecesor, la génesis de los grupos estructurales que aparecen como tercero y cuarto en este trabajo. Esto es, el tipo ancestral de Haynes (1974) no explica la aparición de hojas flotantes, ni los sistemas conductores triotipo y prototipo en algunos miembros de *Potamogeton*.

Les (1983) intentó complementar los estudios de la evolución de *Potamogeton* a la luz de nuevas evidencias citotaxonómicas tomando como base sólo los números cromosómicos conocidos. Este autor encontró que *Potamogeton* se caracteriza por presentar dos diferentes linajes de poliploides. Las especies con $2n = 14, 28$ ó 42 cromosomas corresponden a los poliploides $2n, 4n$ y $6n$, respectivamente. Estas especies pertenecen al linaje que tiene número cromosómico base $x = 7$. Las especies con $2n = 26, 52, 78$ ó 104 , por otro lado corresponden a los poliploides $2n, 4n, 6n$ y $8n$, respectivamente y pertenecen a otro linaje que tiene número cromosómico base $x = 13$. De acuerdo con Les (1983) el linaje con número cromosómico base $x = 13$ se formó por aneuploidía a partir de especies con número cromosómico $2n = 14$. El linaje aneuploide tiene el mayor número de representantes conocidos hasta el momento y se convirtió en el dominante

y mejor representado de *Potamogeton* (Les, 1983). Los números cromosómicos conocidos hasta el momento llevaron al mencionado autor (Les, 1983) a sugerir que algunas de las subsecciones de este género pueden no representar agrupamientos naturales, que las especies que tienen sólo hojas sumergidas lineares son avanzadas dentro de *Potamogeton* y que el lugar de origen de este género se puede situar en el Este Asiático. Sin embargo, como se puede apreciar en la Tabla 4, sólo se conocen 45 números cromosómicos de un total de 103 especies en este género y sería prematuro intentar una correlación entre los tipos estructurales de *Potamogeton* y sus números cromosómicos.

La presente autora opina que *Potamogeton* evolucionó a partir de un grupo ancestral, hoy extinto, en dos líneas diferentes (Fig. 1). El grupo ancestral debió tener una apariencia semejante a la de las especies que forman el tercer grupo estructural con dimorfismo foliar, sistema conductor complicado y polinización aérea. Algunas plantas lograron el desarrollo de tallos y hojas más robustos que permitieron un mejor sostenimiento de las espigas por fuera del agua y no desarrollaron las hojas flotantes (línea inferior, Fig. 1). De esta manera se formó el cuarto grupo estructural que puede habitar en cuerpos de agua más profundos que las plantas del tercer grupo. Por otro lado, otras plantas redujeron

su desarrollo de tallos y hojas, perdieron las hojas flotantes y las espigas empezaron a hundirse en el agua (línea superior, Fig. 1.). En este caso se reconocen dos grupos estructurales el grupo segundo y el primero; de ellos sólo el primero tiene polinización sumergida y puede habitar a mayores profundidades. El segundo grupo estructural habita en aguas poco profundas y representa un estado intermedio entre la forma y modo de vida de los grupos estructurales tercero y primero y logra sobrevivir sin fructificación abundante por haber desarrollado de un modo importante la formación de turiones y la reproducción por apomixis.

ASPECTOS FITOGEOGRAFICOS

Distribución de Especies, Subsecciones y Grupos Estructurales

En la Tabla 5 aparece la distribución de 103 especies de *Potamogeton* separadas en 26 subsecciones y los cuatro grupos estructurales propuestos en el presente estudio. De ellas sólo 21 especies tienen distribuciones amplias (Tabla 6), principalmente en el hemisferio norte. Las 21 especies de amplia distribución se encuentran en el Este Asiático y Asia Central, 19 aparecen en Europa y 13 en Norteamérica y en general tienen poca representación en el hemisferio sur.

Tabla 5. Distribución geográfica de especies, subsecciones y grupos estructurales de *Potamogeton*. Los grupos estructurales (G.E.) están separados por las líneas continuas; se anota el número de especies en cada subsección en la columna # spp y el número de especies de cada subsección presentes en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia Central (CAS), Este Asiático (EAS), Sudamérica (SA), África (AF) o Australia (AU).

G.E.	SUBSECCION	#spp.	NA	EU	CAS	EAS	SA	AF	AU
I	1. <i>Filiformes</i>	4	1	1	3	1	1	-	-
	2. <i>Amblyophylli</i>	1	-	-	1	-	-	-	-
	3. <i>Vaginati</i>	4	1	1	2	2	-	1	-
	4. <i>Pectinati</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
II	5. <i>Serrulati</i>	2	1	-	-	1	-	-	-
	6. <i>Crispi</i>	1	-	1	1	1	-	1	1
	7. <i>Compressi</i>	3	1	2	2	2	-	-	-
	8. <i>Monogyni</i>	1	-	1	1	1	-	1	-
	9. <i>Ochreatei</i>	1	-	-	-	-	-	-	1
	10. <i>Polygoni</i>	3	-	-	-	-	3	-	-
	11. <i>Oxyphylli</i>	3	-	-	1	2	-	-	-
	12. <i>Monticoli</i>	1	1	-	-	-	-	-	-
	13. <i>Pusilli</i>	18	9	4	5	5	3	3	-
III	14. <i>Javanici</i>	9	2	-	2	4	-	2	3
	15. <i>Hybridi</i>	4	3	-	-	-	1	-	-
	16. <i>Nuttalliani</i>	3	2	-	-	-	1	-	-
	17. <i>Alpini</i>	1	1	1	1	1	-	-	-
	18. <i>Amplifolii</i>	15	2	-	2	3	5	3	-
	19. <i>Muricati</i>	1	-	-	-	-	-	-	1
	20. <i>Sclerocarpi</i>	5	-	-	-	-	1	1	3
	21. <i>Colorati</i>	3	1	3	1	1	-	1	-
	22. <i>Nodosi</i>	1	1	1	1	1	1	1	-
	23. <i>Natantes</i>	2	2	1	1	1	-	-	-
	24. <i>Lucentes</i>	13	2	3	2	7	3	1	-
IV	25. <i>Praelongi</i>	1	1	1	1	1	-	-	-
	26. <i>Perfoliati</i>	2	2	1	1	1	-	1	1

Tabla 6. Las 21 especies de *Potamogeton* que tienen amplia distribución. Los grupos estructurales (G.E.) están separados por la línea continua. En la columna de la izquierda (#sp) está el número con el que aparecen las especies en la Tabla 4, al lado del nombre de la especie aparece el número de la Subsección (# Ss) a la que pertenece (cf. Tabla 5) y su distribución en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia Central (CAS); Este Asiático (EAS), Sudamérica (SA), África (AF) o Australia (AU).

G.E.	# sp	ESPECIE	# Ss	DISTRIBUCION
I	1)	<i>P. Filiformis</i>	1	NA EU CAS EAS -- -- --
	7)	<i>P. vaginatus</i>	3	NA EU CAS EAS -- -- --
	10)	<i>P. pectinatus</i>	4	NA EU CAS EAS SA AF AU
<hr/>				
II	13)	<i>P. crispus</i>	6	-- EU CAS EAS -- AF AU
	15)	<i>P. acutifolius</i>	7	-- EU CAS EAS -- -- --
	16)	<i>P. compressus</i>	7	-- EU CAS EAS -- -- --
	17)	<i>P. trichoides</i>	8	-- EU CAS EAS -- AF --
	26)	<i>P. obtusifolius</i>	13	NA EU CAS EAS -- -- --
	27)	<i>P. pusillus</i>	13	NA EU CAS EAS -- -- --
	28)	<i>P. friesii</i>	13	NA EU CAS EAS -- -- --
	35)	<i>P. rutilus</i>	13	-- EU CAS EAS -- -- --
<hr/>				
III	47)	<i>P. octandrus</i>	14	-- -- CAS EAS -- -- --
	50)	<i>P. javanicus</i>	14	-- -- CAS EAS -- AF AU
	60)	<i>P. alpinus</i>	17	NA EU CAS EAS -- -- --
	84)	<i>P. polygonifolius</i>	21	NA EU CAS EAS -- AF --
	85)	<i>P. nodosus</i>	22	NA EU CAS EAS SA AF --
	86)	<i>P. natans</i>	23	NA EU CAS EAS -- -- --
	88)	<i>P. gramineus</i>	24	NA EU CAS EAS -- -- --
89)	<i>P. lucens</i>	24	-- EU CAS EAS -- -- --	
<hr/>				
IV	102)	<i>P. praelongus</i>	25	NA EU CAS EAS -- -- --
	103)	<i>P. perfoliatus</i>	26	NA EU CAS EAS -- AF AU

Las 82 especies restantes de *Potamogeton* resultan ser endémicas a un continente (Norteamérica, Europa, Sudamérica, Africa, Australia) o a parte de un continente (Asia Central, Este Asiático, Tabla 7). En Norteamérica hay 21 especies endémicas, 18 en Sudamérica y 15 en el Este Asiático (Tabla 8). Del total de especies de *Potamogeton*, el Este Asiático tiene 36, Norteamérica 34, Asia Central 29, Europa 22, Sudamérica 20, Africa 17 y Australia 11 (Tabla 8).

Con respecto a la distribución de las 26 subsecciones (Tabla 9) se aprecia que 18 de ellas se encuentran en Norteamérica, Asia Central y Este Asiático, 14 en Europa, 12 en Africa, 10 en Sudamérica y 7 en Australia.

Los cuatro grupos estructurales están presentes tanto en el hemisferio norte como en el sur (Tabla 5). Sin embargo, hay una mejor representación de los grupos primero, segundo y cuarto en el hemisferio norte y el cuarto grupo no aparece en Sudamérica. El tercer grupo estructural es el mejor representado en el hemisferio sur comparado con los tres grupos mencionados anteriormente (Tabla 5).

Para poder valorar la distribución de las especies, subsecciones y grupos estructurales de *Potamogeton* en el mundo se elaboró la Tabla 10. Esta tabla resume la informa-

Tabla 7. Distribución geográfica de las 82 especies endémicas de *Potamogeton*. Separadas en los cuatro grupos estructurales (G.E.) (línea continua), aparece el nombre de la Subsección, en la siguiente columna (#Spp.E.) aparece el número de especies endémicas para cada una de ellas y posteriormente el número de especies que habita en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia Central (CAS), Este Asiático (EAS), Sudamérica (SA), Africa (AF) o Australia (AU).

G.E.	SUBSECCION	# Spp.E.	DISTRIBUCION						
			NA	EU	CAS	EAS	SA	AF	AU
I	<i>Filiformes</i>	3	--	--	2	--	1	--	--
	<i>Amblyophylli</i>	1	--	--	1	--	--	--	--
	<i>Vaginati</i>	3	--	--	1	1	--	1	--
	<i>Pectinati</i>	0	--	--	--	--	--	--	--
II	<i>Serrulati</i>	2	1	--	--	1	--	--	--
	<i>Crispi</i>	0	--	--	--	--	--	--	--
	<i>Compressi</i>	1	1	--	--	--	--	--	--
	<i>Monogyni</i>	0	--	--	--	--	--	--	--
	<i>Ochreati</i>	1	--	--	--	--	--	--	1
	<i>Polygoni</i>	3	--	--	--	--	3	--	--
	<i>Oxyphylli</i>	3	--	--	1	2	--	--	--
	<i>Monticoli</i>	1	1	--	--	--	--	--	--
	<i>Pusilli</i>	14	6	--	1	1	3	3	--
III	<i>Javanici</i>	7	2	--	--	2	--	1	2
	<i>Hybridi</i>	4	3	--	--	--	1	--	--
	<i>Nuttalliani</i>	3	2	--	--	--	1	--	--
	<i>Alpini</i>	0	--	--	--	--	--	--	--
	<i>Amplifolii</i>	15	2	--	2	3	5	3	--
	<i>Muricati</i>	1	--	--	--	--	--	--	1
	<i>Sclerocarpi</i>	5	--	--	--	--	1	1	3
	<i>Colorati</i>	2	--	2	--	--	--	--	--
	<i>Nodosi</i>	0	--	--	--	--	--	--	--
	<i>Natantes</i>	1	1	--	--	--	--	--	--
IV	<i>Lucentes</i>	11	1	1	--	5	3	1	--
	<i>Praelongi</i>	0	--	--	--	--	--	--	--
	<i>Perfoliati</i>	1	1	--	--	--	--	--	--

Tabla 8. Número total de especies de *Potamogeton* con distribución en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia Central (CAS), Este Asiático (EAS), Sudamérica (SA), África (AF) o Australia (AU) en los cuatro Grupos Estructurales (G.E.) En la suma, la cifra de la izquierda representa el número de especies endémicas (E) y el de la derecha, las de amplia distribución (AD); en el margen derecho la suma total en cada área geográfica y en el margen inferior el total de especies en cada grupo estructural.

DISTRIBUCION	G.E.I	G.E.II	G.E.III	G.E.IV	TOTAL
	E AD	E AD	E AD	E AD	E AD
NA	0+3=3	9+3=12	11+5=16	1+2=3	21+13=34
EU	0+3=3	0+8=8	3+6=9	0+2=2	3+19=22
CAS	4+3=7	2+8=10	2+8=10	0+2=2	8+21=29
EAS	1+3=4	4+8=12	10+8=18	0+2=2	15+21=36
SA	1+1=2	6+0=6	11+1=12	0+0=0	18+2=20
AF	1+1=2	3+2=5	6+3=9	0+1=1	10+7=17
AU	0+1=1	1+1=2	6+1=7	0+1=1	7+4=11
TOTAL	7+3=10	25+8=33	49+8=57	1+2=3	82+21=103

Tabla 9. Número de Subsecciones de *Potamogeton* de cada grupo estructural (G.E.) con distribución en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia Central (CAS), Este Asiático (EAS), Sudamérica (SA), África (AF) o Australia (AU). A la derecha de la tabla está el total de subsecciones en cada área geográfica y en el extremo inferior el total de subsecciones en cada grupo estructural.

DISTRIBUCION	G.E.I	G.E.II	G.E.III	G.E.IV	TOTAL
NA	3	4	9	2	18
EU	3	4	5	2	14
CAS	4	5	7	2	18
EAS	3	6	7	2	18
SA	2	2	6	0	10
AF	2	3	6	1	12
AU	1	2	3	1	7
TOTAL	4	9	11	2	26

Tabla 10. Grado de diversificación de las especies (Spa/Sp_g), grado de diversificación de las subsecciones (Ssa/Ss_g) y grado de endemismo (Ea/Spa) en Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia Central (CAS), Este Asiático (EAS), Sudamérica (SA), África (AF) o Australia (AU), expresados en valor porcentual para cada grupo estructural y el promedio de los mismos en los cuatro grupos estructurales (Spa=número de especies en el área, Sp_g=número de especies en el grupo, Sp_P=número de especies en *Potamogeton*, Ssa=número de subsecciones en el área Ss_g=número de subsecciones en el grupo, Ss_P=número de subsecciones en *Potamogeton*, Ea=número de especies endémicas en el área].

PRIMER GRUPO	NA	EU	CAS	EAS	SA	AF	AU
Spa/Sp _g	30	30	70	40	20	20	10
Ssa/Ss _g	75	75	100	75	50	50	25
Ea/Spa	0	0	57	25	50	50	0

SEGUNDO GRUPO

Spa/Sp _g	36	24	30	36	18	15	6
Ssa/Ss _g	44	44	55	66	22	33	22
Ea/Spa	75	0	20	33	100	60	50

TERCER GRUPO

Spa/Sp _g	28	15	17	31	21	15	12
Ssa/Ss _g	81	45	63	63	54	54	27
Ea/Spa	68	33	20	55	91	66	85

CUARTO GRUPO

Spa/Sp _g	100	66	66	66	0	33	33
Ssa/Ss _g	100	100	100	100	0	50	50
Ea/Spa	33	0	0	0	0	0	0

CUATRO GRUPOS

Spa/Sp _P	33	21	28	34	19	16	10
Ssa/Ss _P	69	53	69	69	38	46	26
Ea/Spa	61	13	27	41	90	58	63

ción de las tablas 4 a 9 y permite evaluar la importancia relativa de la distribución total de las especies y subsecciones de este género en cada área geográfica y en cada grupo estructural, así como su importancia cuando no se consideran los grupos estructurales. Se consideró como grado de diversificación de las especies (Spa/Spg) a la relación del número de especies en cada área geográfica con el número de especies en cada grupo estructural y el número de especies en cada área con el número de especies en el género (Spa/SpP) para el promedio total de los cuatro grupos. Como grado de diversificación de las subsecciones (Ssa/Ssg) a la relación del número de subsecciones presentes en cada área con el número de subsecciones en cada grupo estructural y el promedio del número de subsecciones en el área, respecto al número de subsecciones en el género (Ssa/Ssp).

Estos resultados se modulan cuando se analiza la importancia del elemento endémico en cada área geográfica por lo que se analiza también el grado de endemismo (Ea/Spa) como la relación entre el número de especies endémicas en cada área con el número de especies en cada lugar para cada grupo estructural y el promedio de los mismos.

En el promedio de los grados de diversificación de las especies para los cuatro grupos se aprecia que el Este Asiático tiene la mejor representación de especies de *Potamogeton* (34%) y con una ligera diferencia sigue Norteamérica (33%). Asia Central (28%) tiene mejor representación que Europa (21%); los continentes del hemisferio sur presentan valores bajos siendo Sudamérica el continente donde el género está mejor representado (19%) y Australia (10%) donde está peor representado. En lo que se refiere a la distribución de las subsecciones en el mundo Europa sigue presentando los valores más bajos de los continentes de hemisferio norte (53%) mientras que en Asia y Norteamérica el género tiene igual número de subsecciones (69%). En los continentes de hemisferio sur se hace claro que África tiene más subsecciones del género (46%) que Sudamérica (38%) aunque en Sudamérica existan más especies de *Potamogeton* que en África (confrontar la línea superior) y Australia sigue teniendo los valores más bajos. Por lo que respecta al elemento endémico, se advierte la enorme importancia del mismo en el hemisferio sur (Sudamérica 90%, África 58% y Australia 63%) y de los continentes de hemisferio norte es poco importante en Eurasia, pero en Norteamérica tiene un valor de 61% que indica que más de la mitad de las especies norteamericanas son endémicas a esa placa.

Cuando se analiza la importancia de las especies, subsecciones y elementos endémicos en los cuatro grupos estructurales se aprecia que el primer grupo estructural está mejor representado en Asia Central tanto en número de especies como de subsecciones y elementos endémicos. Las especies y subsecciones de este grupo estructural tienen mejor distribución en los continentes del hemisferio norte. El segundo grupo estructural tiene igual número de especies en Norteamérica (36%) y el Este Asiático; mayor número de subsecciones en el último lugar, pero el endemismo es más importante en Norteamérica (75%). En el hemisferio sur hay pocas especies y subsecciones de este grupo pero los valores de endemismo son altos. El tercer grupo estructural, que he considerado primitivo tiene una distribución más homogénea en los dos hemisferios tanto en el número de especies como en el de subsecciones y los porcentajes de endemismo tienen valores altos en la mayoría de las placas consideradas. El cuarto grupo estructural tiene mejor representación en los continentes del hemisferio norte.

Generalmente se describe a *Potamogeton* como un género cosmopolita pero está mejor representado, tanto a nivel de especies como de subespecies en el hemisferio norte. Este

hecho aunado a los altos valores de endemismo que se advierten en el hemisferio sur sugieren una dispersión temprana del género a estas placas (Sudamérica, África y Australia) como especies poco diferenciadas; con el tiempo dieron lugar a conjuntos de especies o cenoespecies en el sentido de Wulff (1943) y posteriormente a conjuntos más pequeños. Los contactos migratorios entre las placas del hemisferio sur parecen haber sido poco frecuentes. Sudamérica parece haber tenido contactos migratorios con Norteamérica (subsecciones *Hybridi* y *Nuttalliani*) principalmente y África con Europa y Asia. De las 26 subsecciones de *Potamogeton* sólo la subsección *Sclerocarpí* del tercer grupo estructural tiene distribución exclusiva en los tres continentes considerados del hemisferio sur.

En contraste con lo anterior, los continentes del hemisferio norte tienen un alto número de especies y subsecciones de *Potamogeton* (Europa tiene siempre los valores más bajos) Europa y Asia Central tienen mayor proporción de especies de amplia distribución y el elemento endémico es muy escaso. Este fenómeno parece estar relacionado con las glaciaciones; los elementos del Terciario fueron eliminados al desplazarse los hielos hacia el sur y el repoblamiento de

los sitios afectados por los glaciares se logró gracias a la migración de elementos procedentes de Norteamérica y del Este Asiático, principalmente.

Existe la posibilidad de que algunos elementos evadieran la extinción en ciertos refugios y al retirarse los hielos hayan podido migrar y aún diversificarse. El primer grupo estructural que tiene en Asia Central los valores más altos en grado de diversificación de especies, subsecciones y endemismo puede tener allí mismo un importante centro de diversificación o, tal vez, de origen.

A diferencia de Europa y Asia Central, Norteamérica y el Este Asiático tienen un elevado número de endemismos en casi todos los grupos estructurales. Norteamérica tiene mayor número de subsecciones que el Este Asiático en los grupos estructurales tercero y cuarto y mayor número de elementos endémicos en los grupos segundo, tercero y cuarto; estos endemismos podrían representar tanto linajes muy viejos como recientes. Por otro lado, el Este Asiático tiene un mayor número de especies de amplia distribución que Norteamérica. Los valores obtenidos de la comparación de la distribución de especies, subsecciones y grupos es-

estructurales de *Potamogeton* en su conjunto parecen señalar al Este Asiático como un centro primario de diversificación y a Norteamérica como un centro secundario.

Para proponer un posible centro de origen de *Potamogeton* se puede utilizar la información paleobotánica y de la distribución de *Potamogeton* y de los géneros afines de familias relacionadas (Tabla 3). Los fósiles más antiguos que pueden atribuirse con confianza a *Potamogeton* proceden del Paleoceno de Inglaterra como *Limnocarpus cooperi* (Daghlian, 1981); en el Oligoceno de Inglaterra y Rusia aparecen hojas, frutos, semillas y polen (Cronquist, 1981) y a partir del Eoceno los fósiles de *Potamogeton* son frecuentes en todo el mundo (Sculthorpe, 1967). Existe la creencia de que *Potamogeton* y los géneros afines a él se originaron en el Cretácico y ya para el Paleoceno habían logrado ampliar su área de distribución (Hartog, 1970). Un origen muy temprano y una rápida dispersión cuando las placas estaban próximas entre sí podría explicar el alto porcentaje de endemismo que presenta este género en el hemisferio sur. Los fósiles de Inglaterra no señalan, necesariamente, un centro de origen de *Potamogeton* en este lugar; más bien pueden tomarse como evidencia de

su dispersión a principios del Terciario. La distribución de *Potamogeton* y géneros afines en familias relacionadas es la siguiente: la familia Potamogetonaceae con el género *Potamogeton* de distribución cosmopolita y *Groenlandia* del noreste de Europa, norte de Africa y en el Sureste Asiático; la familia Ruppiaceae con *Ruppia maritima* L. es cosmopolita; existe según Davis y Tomlinson (1974) una segunda especie australiana que tiene caracteres intermedios entre *Potamogeton* y *Ruppia maritima*; la familia Najadaceae con 35 especies en el género *Najas* es cosmopolita (Cronquist, 1981); la familia Zannichelliaceae con 4 géneros: *Zannichellia* (1 especie) es cosmopolita, *Althenia* (1-2 especies) del Mediterráneo, *Lepilaena* (4 especies) australiana y *Vleisia* (1 especie) sudafricana; la familia Posidoniaceae es monotípica y tiene una especie mediterránea y dos australianas; en la familia Cymodoceaceae se conocen cinco géneros (*Halodule* con 7 especies, *Cymodocea* con 5 especies y *Amphibolis*, *Syringodium* y *Thalassodendron* con dos especies cada una) distribuidos en las costas tropicales y subtropicales del mundo. Los tres géneros de la familia Zosteraceae (*Zostera* con 12 especies, *Phyllospadix* con 5 y *Heterozostera* con 1) se encuentran en las costas templadas y subárticas,

La distribución de este conjunto es muy sugestiva a la luz de los resultados de los análisis fitogeográficos de los pastos marinos hechos por Ostenfeld (1914) y Hartog (1970). El primer autor encontró que los pastos marinos se distribuyen principalmente en dos regiones del mundo: Región Indopacífica (partes de Asia, Africa y Australia alrededor del Océano Indico) y Región Caribe (Florida, costa norte de Sudamérica, Golfo de México y Bermudas); los taxa más primitivos se encuentran en la Región Indopacífica y los derivados en la Región Caribe. Con base en ello y con la información paleobotánica Ostenfeld (1914) postuló a la Región Indopacífica como el centro de origen de los pastos marinos y a la Región Caribe como centro secundario de diversificación. Este autor propuso una migración de los pastos marinos vía Pacífico, desde el centro de origen al centro secundario de diversificación, cuando el puente continental que une a Norteamérica con Sudamérica se encontraba sumergido. Por su parte, Hartog (1970) con base en los conocimientos sobre tectónica de placas, propuso la migración hacia el oeste a través del antiguo Mar de Tetis.

Muchos de los géneros mencionados en las familias relacionadas con *Potamogeton* están bien representados en los con-

tinentes que rodean al Océano Indico por lo que parece coherente ubicar el centro de origen de este conjunto de familias en una zona semejante a la propuesta por Ostenfeld (1914) y Hartog (1970) para los pastos marinos. Por esta zona dichos géneros se dispersaron posteriormente a las placas continentales que se encuentran ahora bien definidas en los hemisferios norte y sur. En su inicio estos grupos ocuparon tierras con climas tropicales y algunos grupos se adaptaron posteriormente a climas más templados y fríos.

Modos de dispersión

En virtud de la amplia distribución actual de *Potamogeton*, es conveniente puntualizar algunos aspectos sobre sus espectros de tolerancia y sus posibilidades de dispersión. Good (1947), al indicar que *Potamogeton* era un género de amplia distribución indicó que esta dependía de lo que él llamó "condiciones edáficas". Este término es cuestionable ya que siempre se aplica al suelo pero en el caso de las plantas acuáticas tanto el suelo como las condiciones del agua limitan su presencia. Esto es, debe tomarse en cuenta la presencia de los cuerpos de agua; dado que estos no tienen distribución contfnua, las especies que los pueblan siguen el mismo patrón. Según Good (1947) la noción de

área discontinua en las plantas acuáticas debe ser considerada con base en la capacidad de dispersión real de estas plantas y la disponibilidad de ambientes en su área de distribución, o sea, no es suficiente que exista un cuerpo de agua para asumir que las plantas acuáticas deban estar presentes; en muchos casos su establecimiento depende de factores relativos a la naturaleza del agua: propiedades físicoquímicas, sales disueltas, corrientes, turbidez y tipo de sustrato (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967; Correl & Correl, 1972; Haslam, 1978). Sculthorpe (1967) sugiere que 25-30 % de las especies de plantas acuáticas resultan endémicas debido a condiciones del ambiente acuático (salinidad, nutrientes, etc.) y Muenscher (1944) señala que muchas especies se distinguen por presentar áreas de distribución restringidas debido a su baja tolerancia a ciertos factores como la salinidad, turbidez, corrientes, etc. En *Potamogeton* las especies con distribución más amplia tienen también intervalos de tolerancia más amplios.

Potamogeton se propaga por frutos, turiones o simples fragmentaciones del tallo. Los frutos se producen tan abundantemente en muchas especies que son el alimento favorito de aves acuáticas (Guppy, 1897; Martin & Uhler, 1939; Martin, 1951) y pueden ser cosechados y almacenados por el hombre para la rehabilitación ecológica de algunos lugares (Sharp,

1939). Los frutos son sin duda los elementos de dispersión más importante en algunas especies de *Potamogeton*. Sin embargo, hay especies con bajos porcentajes de fructificación (las especies que siendo de polinización aérea no pueden mantener las espigas fuera del agua) en las que las plantas producen numerosos turiones. Esta forma de propagación vegetativa parece ser tan eficiente como los frutos para repoblar una misma localidad y para la dispersión de estas especies (Arber, 1920).

Por otro lado, algunos fragmentos de tallos se desprenden, producen raíces y se arraigan a un nuevo sitio. Los fragmentos pueden ser dispersados a distancia, pero parecen tener mayor importancia en el repoblamiento de una misma localidad.

Los agentes dispersores son las corrientes de agua y las aves, principalmente. Las aves llevan las diásporas en la parte externa del cuerpo. Los frutos, turiones y fragmentos se adhieren a su plumaje y patas y de esta manera son acarreados a otros cuerpos de agua. La dispersión y distribución de *Potamogeton* están ligadas a las rutas de migración de las aves acuáticas (Correl & Correl, 1972).

La distribución actual de *Potamogeton* resulta de su antigüedad, la formación de ambientes acuáticos y su localización en el pasado y en la actualidad y de sus agentes de dispersión.

Distribución de las especies en Norteamérica

Potamogeton incluye un total de 34 especies en Norteamérica (35 con *P. crispus* que es una especie introducida) que pueden agruparse bajo cinco tipos distintos de áreas de distribución (Tabla 11). Estas áreas se establecieron con base en las regiones florísticas propuestas por Good (1947). En el primer grupo se distingue una sola especie en la Región Artica y Subártica (Subregión de Groenlandia). En el segundo grupo hay 4 especies en las Regiones Pacífica, Norteamericana, Atlántica Norteamericana y Artica y Subártica. En el tercer grupo, 10 especies en las Regiones Pacífica Norteamericana y Atlántica Norteamericana. En el cuarto grupo hay 6 especies con distribución en las Regiones Pacífica Norteamericana, Atlántica Norteamericana y Caribe (fuera de *P. crispus* las especies restantes están muy bien representadas en México, cf. Figs. 2-6). En el último grupo aparecen 14 especies con distribución en la Región Atlántica Americana. Este último grupo es notable porque presenta 12 especies endémicas para Norteamérica de un total de 21

Tabla 11. Distribución de *Potamogeton* en Norteamérica. Se indica su presencia en las Regiones Fitogeográficas propuestas por Good (1947) para este continente: Artica y Subártica (AR), Pacífica Norteamericana (PA), Atlántica Norteamericana (AN) y Caribe (CA). A la izquierda, el número con que aparece en la Tabla 4 (# Sp.) y a la derecha su distribución americana y mundial: Norteamérica (NA), Europa (EU), Asia (AS), Sudamérica (SA), Africa (AF) o Australia (AU).

# sp.	ESPECIE	DISTRIBUCION	
		AMERICANA	MUNDIAL
32)	<i>P. groelandicus</i>	AR	NA
1)	<i>P. filiformis</i>	AR PA AN	NA EU AS
60)	<i>P. alpinus</i>	AR PA AN	NA EU AS
86)	<i>P. natans</i>	AR PA AN	NA EU AS
88)	<i>P. gramineus</i>	AR PA AN	NA EU AS
7)	<i>P. vaginatus</i>	PA AN	NA EU AS
11)	<i>P. robbinsii</i>	PA AN	NA
14)	<i>P. zosteriformis</i>	PA AN	NA
26)	<i>P. obtusifolius</i>	PA AN	NA EU AS
28)	<i>P. friesii</i>	PA AN	NA EU AS
54)	<i>P. diversifolius</i>	PA AN	NA
57)	<i>P. epiphydrus</i>	PA AN	NA
62)	<i>P. amplifolius</i>	PA AN	NA
101)	<i>P. praelongus</i>	PA AN	NA EU AS
102)	<i>P. richardsonii</i>	PA AN	NA
10)	<i>P. pectinatus</i>	PA AN CA	NA EU AS SA AF AU
13)	<i>P. crispus</i>	PA AN CA	EU AS AF AU
27)	<i>P. pusillus</i>	PA AN CA	NA EU AS
29)	<i>P. foliosus</i>	PA AN CA	NA
85)	<i>P. nodosus</i>	PA AN CA	NA EU AS SA AF
96)	<i>P. illinoensis</i>	PA AN CA	NA

continúa

25)	<i>P. confervoides</i>	AN	NA
30)	<i>P. strictifolius</i>	AN	NA
31)	<i>P. hillii</i>	AN	NA
33)	<i>P. clystocarpus</i>	AN	NA
34)	<i>P. ogdenii</i>	AN	NA
51)	<i>P. vaseyi</i>	AN	NA
52)	<i>P. lateralis</i>	AN	NA
53)	<i>P. spirillus</i>	AN	NA
55)	<i>P. bicupulatus</i>	AN	NA
58)	<i>P. tennesseensis</i>	AN	NA
61)	<i>P. pulcher</i>	AN	NA
84)	<i>P. polygonifolius</i>	AN	NA EU AS AF
87)	<i>P. oakesianus</i>	AN	NA
103)	<i>P. perfoliatus</i>	AN	NA EU AS AF AU

Total de especies por Región Fitogeográfica:

AR = 5

PA = 20

AN = 34

CA = 6

(cf. Tabla 8). La Región Atlántica Norteamericana se subdivide en dos Subregiones: Norte (incluye las Provincias de Coníferas Canadiense, los Grandes Lagos y los Apalaches) y Sur (con las Provincias de las Praderas Americanas, las Planicies Costeras del Atlántico y Golfo y la Cuenca del Mississippi) (Good, 1947) y las especies de *Potamogeton* mencionadas en el quinto grupo, principalmente, suelen concentrarse hacia la Subregión Norte y faltan en la Subregión Sur. De esta tabla se desprende que el mayor número de especies de *Potamogeton* se encuentran en el este de Norteamérica (Subregión Norte de la Región Atlántica Norteamericana), algunas especies están también en el oeste y faltan muchas en el centro de este continente (Subregión Sur de la Región Atlántica Americana).

La distribución actual de las especies de *Potamogeton* en Norteamérica parece deberse principalmente a las glaciaciones del Pleistoceno. *Potamogeton* debió estar representado por un buen número de especies en Norteamérica antes del Cuaternario. Estas especies fueron forzadas a emigrar al sur durante el avance de los glaciares. Las floras que se encuentran actualmente en los sitios que ocuparon los glaciares son, por necesidad, recientes; pero el origen de sus elementos es variable porque muchas de las antiguas especies lograron sobrevivir en distintos refugios (Fernald,

1931, 1932). Se han postulado dos grandes áreas que pudieron servir de refugio para *Potamogeton* y otros taxa en Norteamérica: la primera se encuentra en las Montañas Rocallosas (Hultén, 1937) y la segunda en los Apalaches (Fernald, 1931). Cuando los hielos se retiraron definitivamente dejaron numerosos cuerpos de agua de origen glacial hacia los cuales se desplazaron las especies del este, oeste y sur, principalmente.

El mayor número de especies de *Potamogeton* en el este de Norteamérica (Región Atlántica Americana) indica que estas tuvieron mayores posibilidades de sobrevivir en el refugio de los Apalaches.

La ausencia de muchas especies de *Potamogeton* en el centro del continente (Subregión Sur de la Región Atlántica Norteamericana) obedece, según Fernald (1932), a fenómenos de tipo ecológico como la alternancia de distintos tipos de clima, la naturaleza geológica de la roca madre y factores bióticos que deben haber formado allí una barrera para la dispersión de ciertos taxa. La flora actual de *Potamogeton* en Norteamérica se formó por las migraciones post-pleistocénicas de las especies a partir de sus refugios, las ex-

pansiones y regresiones de áreas y las alteraciones climáticas.

Dado que *Potamogeton* es un género muy antiguo se podría pensar que se trata de un taxon senil. Sin embargo, durante el Cuaternario parece haber sufrido intensos procesos de especiación en Norteamérica. En este continente parece ser que abundan tanto los paleoendemismos como los neoendemismos. *Potamogeton* tiene una notable tendencia a producir híbridos (Ogden, 1943) y poliploides (Les, 1983) y ellos representan un gran potencial de especiación.

En México reconocemos 9 especies de *Potamogeton*. De ellas sólo *Potamogeton foliosus*, *P. diversifolius* y *P. illinoensis* son exclusivamente americanas; las demás tienen distribuciones amplias en el mundo. Por su abundancia en la República Mexicana se reconocen dos grupos de estas especies: las de amplia distribución en México (Figs. 2-6) y las de distribución restringida en este país (Fig. 7). Los mapas se elaboraron con base en los ejemplares estudiados en este trabajo y muestran las localidades donde se ha recolectado este género.



Fig. 2. Distribución conocida de *Potamogeton pectinatus* L. en México (escala 500 km).



Fig. 3. Distribución conocida de *Potamogeton foliosus* Raf. en México (escala 500 km).

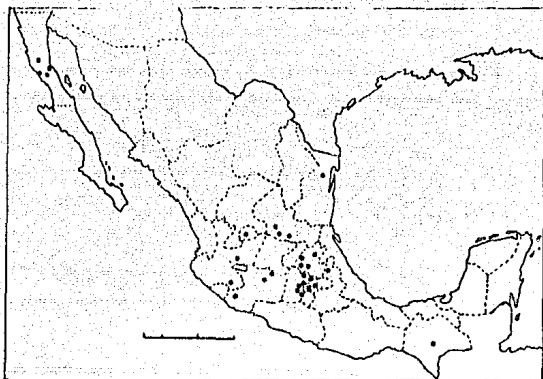


Fig. 4. Distribución conocida de *Potamogeton pusillus* L. en México (escala 500 km).

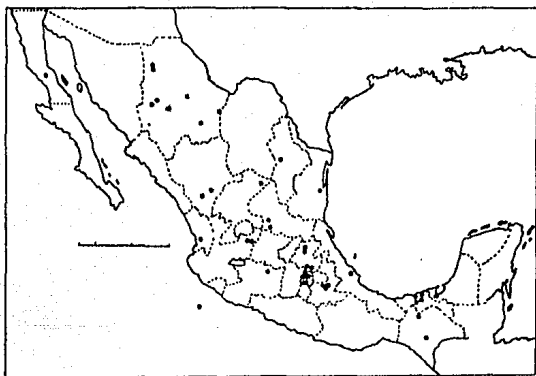


Fig. 5. Distribución conocida de *Potamogeton nodosus* Poir. en México (escala 500 km).



Fig. 6. Distribución conocida de *Potamogeton illinoensis* Morong en México (escala 500 km).



Fig. 7. Distribución conocida de *Potamogeton crispus* L. (●), *P. diversifolius* Raf. (⊙), *P. natans* L. (★) y *P. praelongus* Wulf. (•) en México (escala 500 km).

Potamogeton pectinatus (Fig. 2) es muy tolerante a concentraciones altas de sales y a la contaminación del agua; produce numerosos frutos y su crecimiento es, en general, exuberante. Tiende a comportarse como plaga.

Potamogeton foliosus tiene baja fructificación pero compensa esto con una alta producción de turiones; es tolerante a la salinidad y contaminación del agua y también se comporta como plaga (Fig. 3).

Potamogeton pusillus (Fig. 4) es poco tolerante tanto a la salinidad como a la contaminación, por lo que puede ser utilizado como indicador de la calidad del agua; al igual que la especie anterior tiene baja fructificación y elevada producción de turiones.

Potamogeton nodosus (Fig. 5) tiene abundante fructificación pero es poco tolerante a la salinidad y contaminación del agua.

Potamogeton illinoensis (Fig. 6) crece de manera exuberante, produce una gran cantidad de frutos y parece ser poco tolerante a la salinidad y contaminación del agua.

Potamogeton crispus junto con las especies que siguen (Fig. 7) tienen distribución muy restringida en México.

P. crispus es tolerante a la contaminación, tiene baja fructificación y poca producción de turiones, pero parece estar ampliando su área de distribución en América (ver discusión bajo *P. crispus*).

Potamogeton diversifolius es poco tolerante a la salinidad y contaminación, pertenece a la subsección *Hybridi* que junto con la subsección *Nuttalliani* se caracterizan por presentar conjuntos de especies Norteamericanas y Sudamericanas. Las relaciones florísticas entre estas dos áreas geográficas son escasas en el caso de *Potamogeton*. Aunque *P. diversifolius* tiene abundante fructificación parece estar reduciendo su área de distribución en Norteamérica.

Potamogeton natans es de amplia distribución mundial, produce pocos frutos en México, no tolera salinidad ni contaminación y sólo llega al norte de la República Mexicana.

Potamogeton praelongus es una especie típicamente circumboreal que por encontrarse en México en latitudes muy altas no debe ser señalada como una especie discontinua (Hotchkiss, 1940). No tolera salinidad ni contaminación y fructifica de manera abundante.

Aunque la flora de México tiene muchos elementos neotropicales, es innegable la clara influencia de los componentes de afinidad boreal (Miranda & Sharp, 1950; Dressler, 1954; Delgadillo, 1971; Rzedowski, 1978; Rzedowski & Rzedowski, 1979). *Potamogeton* pertenece, sin duda, al grupo de elementos boreales que estaban presentes en México desde el Terciario. La distribución de las especies norteamericanas de *Potamogeton* hace pensar que Norteamérica representó un centro secundario de diversificación muy importante para el género pero esto sucedió principalmente en el noreste de los Estados Unidos de América alrededor de la zona de los grandes lagos (Subregión Norte de la Región Atlántica Americana). México puede representar los límites del área de distribución de algunas de las especies que lograron mayor dispersión en la placa Norteamericana. También es muy probable que la presencia de *P. diversifolius*, *P. natans* y *P. praelongus* en México tenga su origen en la serie de migraciones causadas por los glaciares en el Cuaternario.

METODOLOGIA

Se realizaron varios viajes de recolección a distintos estados de la República Mexicana donde la extensión y variedad de cuerpos de agua hizo suponer que el género estaba presente.

En algunos casos de especies poco recolectadas en México se buscaron poblaciones con la información de localidades mencionadas en la literatura o en el herbario. En otras ocasiones se realizaron visitas periódicas a algunas poblaciones para observar variaciones estacionales.

El material obtenido se utilizó para preparar ejemplares de herbario. Se revisaron ejemplares de herbario recolectados en varias partes del mundo y depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) para tener una mejor apreciación del género en su conjunto y ejemplares mexicanos depositados en los siguientes herbarios (siglas según Holmgren et al., 1981, cf. apéndice en este trabajo) : BH, CAS, CM, DS, E, ENCB, FCME, MA, MEXU, MIN, MSC, PH, POM, RSA, SD, SLPM, TENN y UNL y los ejemplares tipo depositados en GH, MO y NY. Cuando los ejemplares tipo no estuvieron disponibles para su revisión, se utilizaron, en su lugar, las descripciones originales, iconografías y fototipos provenientes de tales herbarios.

Se elaboró un formato (Fig. 8) que debía llenarse para cada ejemplar consultado sin importar si se trataba de una sola recolección, de duplicados, de material norteamericano (incluye a México) o centroamericano. La información

Nombre			
Herbario	I del Registro		
Colector(s)	(#)	Fecha	
Localidad	Estado	País	
Lat.	Long.	Alt.	
Nombre común		Usos	
Información ambiental			
Información sobre la población			
Estéril ()	Floras ()	Frutos ()	
Raíz	Prim. ()	Sec. ()	
Observaciones			
Tallo	Ramificación		
	Dist. entre nudos		
	Estele		
	Endodermis		
	H. Interlacunares		
	H. subepidérmicos		
	Pseudohipodermis		
	Rizomas		
	Turiones		
Otros			
Estípulas	Forma		
	Longitud		
	Nervaduras		
	Fusión		
	Persistencia		
	Otros		
Hojas	Sumergidas		
	Plutantes		
	Forma		
	Pecíolo		
	Base		
	Apice		
	Margen		
	C. agudas		
	Venas. pinnatisectas		
	L X A. Equinias		
	Difusivas		
	Otros		

Fig. 8. Formato para anotación de datos a partir de ejemplares de herbario. (continúa)

Pedúnculo floral	Longitud		
	Grosor		
	Forma		
	Otros		
Espigas	Dimensiones		
	# flores		
	# verticilos		
	Dist. Vert.		
Otros			
Flores	Diámetro		
	U. perianto	forma	dimension
	Anteras		
	Gineceo		
	Otros		
Frutos	Exocarpio		
	Rostro		
	C. dorsal		
	C. laterales		
	Largo	ancho	grueso
	Curvatura semilla		
Cavidad mesocarpio			
Otros			

Fig. 8. Formato para anotación de datos a partir de ejemplares de herbario (continuación).

se utilizó para reconocer los caracteres diagnósticos y para evaluaciones de variabilidad en los caracteres.

Se hicieron preparaciones fijas de secciones de tallo (según la técnica de Ogden, 1943) para analizar su estructura interna y cortes longitudinales en los frutos para ver la curvatura de la semilla.

Con la información de los formatos (llenados para ejemplares recolectados en México) se procedió a formar matrices de datos para cada uno de los caracteres; para cada especie se determinó la amplitud de variación, el promedio y la desviación estándar. En casos problemáticos se hizo uso de diagramas esparcidos (Fig. 26) para evaluar cuáles eran los caracteres más claros y cuáles estaban más realcio nados, según la metodología de Radford et al. (1974). Los resultados aparecen en las descripciones y comentarios relativos a cada una de las especies. Los datos de tablas de contingencia y análisis numéricos están disponibles para los interesados .

Con base en los formatos se prepararon mapas de distribución (Figs. 2-7) y se seleccionaron ejemplares representativos para hacer las ilustraciones (Figs. 9-59).

MORFOLOGIA.

Raíces

Las semillas de *Potamogeton* producen una raíz primaria que degenera de manera temprana. El eje vegetativo crece prostrado por un tiempo y posteriormente se eleva hacia la superficie del agua. Las raíces secundarias se forman en verticilos en los nudos del rizoma, pero también pueden llegar a producirse en el tallo cuando la planta es cortada, liberada en el agua y arraiga en otro lugar. Las raíces adventicias presentan variaciones en cuanto a su color, longitud y grosor. Dichas variaciones parecen coincidir más con el tipo de sustrato al que se arraigan que con el grupo específico al que pertenecen, v.g. pueden ser delgadas y morenas sobre limo, blancas y robustas en arena, largas en terrenos flojos y cortas en terrenos compactos.

Tallos

Potamogeton presenta varios tipos de ramificación. La forma de la planta depende del tipo de ramificación y de la forma y tamaño de las hojas. Las especies mexicanas que se pueden definir como robustas (*P. nodosus*, *P. natans*, *P. praelongus* y *P. illinoensis*) tienen tallos gruesos (más de 2 mm) y hojas (sumergidas y/o flotantes) anchas (más de 2 cm de ancho), pueden carecer de ramificación o presentarla hacia las puntas; las especies delicadas (*P. foliosus*, *P. pusillus*, *P. pectinatus* y *P. diversifolius*) poseen tallos delgados (generalmente hasta 1 mm de diám.) y hojas delgadas (menos de 2 mm de ancho), se ramifican profusamente formando manchones muy densos. *P. pectinatus*, por su parte, tiene un tipo de ramificación muy característico: es escasa abajo, pero el tallo se bifurca hacia las puntas a intervalos progresivamente más cortos dando la impresión de un abanico.

Los tallos se originan en el rizoma y suelen llegar a la superficie del agua donde eventualmente forman los pedúnculos florales. La longitud de estos tallos depende de la profundidad de los cuerpos de agua. Externamente los tallos presentan diferencias que pueden ser útiles para separar algunas especies de *Potamogeton*: *P. pectinatus* tiene tallos blancos o amarillentos; *P. praelongus* es la única especie

mexicana con tallos en zigzag; los tallos de *P. crispus* son notoriamente acanalados y en las especies delicadas se presentan verdes, lisos y flexibles.

La morfología interna del tallo es de valor sistemático. Sus caracteres se discuten en varios trabajos (Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Hagstroem, 1916; Ogden, 1943) e incluyen el tipo de estela, endodermis, haces interlagunares, haces subepidérmicos, pseudohipodermis y corteza. El tipo de estela se define como prototipo cuando consiste de cuatro haces de xilema en la médula, triotipo cuando presenta dos y oblongo cuando hay solo un haz. *Potamogeton praelongus* presenta el prototipo (Fig. 55); *P. nodosus*, *P. natans* y *P. illinoensis* el triotipo (Figs. 39, 44 y 49); la última especie puede tener, a veces, el tipo oblongo y el resto de las especies mexicanas presentan también el tipo oblongo (Figs. 9, 10, 16, 21, 27 y 31'). La endodermis tiene células que se engruesan de manera característica. Cuando la célula aparece recubierta de modo homogéneo alrededor de toda su periferia constituye el tipo "O" (Figs. 16, 21, 27, 31' y 39); cuando se recubre más hacia la superficie interna recibe el nombre de tipo "U" (Figs. 9, 10, 39, 44, 49 y 55). El engrosamiento es más o menos conspicuo según la especie. Los tallos de *Potamogeton* deben su flexibilidad y resistencia a conjuntos escler-

renquimatosos intercalados en las lagunas como haces interlagunares (Figs. 9, 10, 44, 49 y 55), o en la periferia como haces subepidérmicos (Figs. 21, 27, 31', 44 y 55). Además, el tallo puede estar reforzado por la presencia de una a tres capas de tejido entre la última laguna y la epidermis formando la pseudohipodermis (Figs. 9, 10, 27, 44, 49 y 55). La corteza de los tallos, por su parte, se separa en dos zonas definidas: una parte compacta formada por una a cuatro hileras de células y un sistema lagunar formado por una a siete hileras. La disposición de estas últimas, su tamaño y número confieren al tallo ciertas peculiaridades: los tallos cilíndricos tienen igual número de lagunas en toda su periferia (Figs. 10, 27, 49 y 55); los tallos aplanados tienen dos a tres hileras más hacia los extremos (Figs. 9, 16 y 21); los tallos compactos tienen lagunas con luz muy pequeña, mientras que los crasos tienen lagunas de luz muy grande (que se aplanan con el prensado). La correlación de estos caracteres puede ayudar a separar especies semejantes en estado vegetativo como *P. nodosus* y *P. illinoensis*: la primera con endodermis de células tipo "O", sin conjuntos esclerenquimatosos ni pseudohipodermis (Fig. 39), la segunda con endodermis de células tipo "U", haces interlagunares y pseudohipodermis (Fig. 49). Los híbridos de estas dos especies presentan caracteres intermedios, tanto en forma como en anatomía y pueden distinguirse

se, por ello, aunque se encuentren estériles.

Los rizomas presentan variaciones en color y grosor en las distintas especies del género. Con frecuencia no se recolectan en plantas que ocupan cuerpos de agua profundos (más de 2 m de profundidad). En algunas especies (*Potamogeton nodosus*, *P. natans*, *P. illinoensis* y *P. praelongus*) son blancos a morenos con manchas rojizas o morenas. Estas manchas se presentan también en los tallos pero son más conspicuas en los rizomas ya que el color verde del tallo, a veces, las encubre. En *P. crispus* los rizomas son acanalados como el tallo y con frecuencia rojizos. En las especies delicadas los rizomas son reptantes y pueden ser blancos, morenos o verdes. Esto depende, al igual que en el caso de las raíces, del tipo de sustrato en el que se entierran. Dentro de estas especies delicadas, *P. pusillus* suele presentar rizomas muy cortos. En general los rizomas tienen poco desarrollado el sistema lagunar y son, por lo tanto, más compactos que los tallos erectos.

Turiones

Los turiones son formas de propagación vegetativa. Fueron estudiados intensamente por Fernald (1932) quien los consideró de un gran valor diagnóstico. Los turiones son ramas cortas con entrenudos muy cercanos entre sí y están endurecidos. Pueden formarse en el ápice de las ramas o en sus axilas; llevan estípulas y hojas. Las estípulas son muy semejantes a las de los ejes largos de la planta y las hojas se pueden presentar de dos tipos: las internas cortas, a veces enrolladas en sí mismas, no se parecen a las de los ejes largos y las externas, más largas que las hojas internas pero más cortas que las de los ejes largos; estas hojas son semejantes en forma a las hojas sumergidas de los ejes largos pero son rígidas y decurrentes. En el material de México los turiones son escasos en todas las especies menos en *Potamogeton pusillus* y *P. foliosus*.

De acuerdo con Arber (1920), Fernald (1932) y Sculthorpe (1967) los turiones son importantes en las especies de escasa fructificación y esta última parece relacionada con problemas en la polinización. Los turiones se forman a bajas temperaturas y días cortos (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967). Cuando se forman al inicio de la temporada de crecimiento pueden madurar ese mismo año, o bien, si se produ-

cen después de la fructificación, hacia el invierno, entonces maduran al año siguiente (Haynes, 1974). Tal comportamiento se ha observado en países en los que existen claras estaciones anuales térmicas, pero la latitud a la que se encuentra México hace que dicho concepto sea impreciso. La inducción a la formación de turiones (y otros fenómenos como floración y crecimiento) en algunas especies en este país puede obedecer a otro u otros factores ambientales. Este aspecto fue abordado por González (1977) en relación con *Ruppia maritima* en una laguna costera tropical. Según esta autora, el ambiente acuático parece presentar un tipo de comportamiento en la época de lluvias y otro en época de secas y las plantas acuáticas en México parecen responder más claramente a las modificaciones anuales del régimen de lluvias que al efecto exclusivo de la temperatura y el fotoperíodo.

Estípulas

Los caracteres de las estípulas fueron utilizados, principalmente por Hagstroem (1916) para la segregación de secciones y series en *Potamogeton*. Según este autor (Hagstroem, 1916), el género tiene dos secciones en el subgénero *Coleogeton*: *Connati* y *Convoluti*; en la primera el esclerénquima de tallos y hojas está poco desarrollado y las

estípulas están connadas formando un tubo alrededor del tallo; la segunda tiene sistema esclerenquimatoso desarrollado y las estípulas rodean al tallo pero están abiertas y los márgenes se presentan convolutos. El subgénero *Potamogeton* tiene otras dos secciones (Tablas 4 y 12) *Adnati* y *Axillares*; con hojas sésiles y estípulas fusionadas en el primer caso y con hojas sésiles y pediceladas y estípulas generalmente libres en el segundo. Las series *Pusilli-connati* y *Pusilli-convoluti* se diferencian porque en la primera serie las estípulas forman un tubo que rodea al tallo y en la segunda se encuentran abiertas abrazando la porción caular (Hagstroem, 1916). Sin embargo, estos caracteres presentan mucha variación y han conducido a errores, por ejemplo, en dos especies mexicanas: *Potamogeton pusillus* y *P. foliosus* en donde las estípulas se pueden presentar abiertas, connadas, planas o convolutas. Según Haynes (1974), estas variaciones parecen deberse a cambios estacionales.

En general se considera importante observar el color, forma, grado y tipo de fusión, longitud, número de nervaduras, presencia de carinas, consistencia y caducidad. Las estípulas ofrecen caracteres confiables en casi todas las especies de *Potamogeton* menos en las de la subsección *Pusilli*.

Hojas

Al igual que las estípulas, las hojas de *Potamogeton* se han usado frecuentemente para reconocer a las especies. Estas presentan variaciones en tamaño, color, textura, posición, forma, base, pecíolo, margen, ápice, nervaduras, cámaras aéreas y venas transversales. Existen además grupos de especies con dimorfismo foliar en los que las hojas sumergidas son distintas de las flotantes en su morfología externa e interna (Kaul, 1976) y que aún llevan hojas intermedias entre unas y otras. *Potamogeton diversifolius* (Fig. 34), *P. nodosus* (Fig. 41), *P. natans* (Fig. 46) y *P. illinoensis* (Figs. 52 y 53) son las especies mexicanas con dimorfismo foliar.

Las hojas que se encuentran por debajo de la inflorescencia son subopuestas en todas las especies de *Potamogeton* (ya sea en los casos en los que hay dimorfismo foliar o un solo tipo de hojas) y las hojas del resto de la planta son alternas. En las especies donde no hay dimorfismo foliar sólo se presentan hojas sumergidas.

En Estados Unidos de América se ha estudiado a *Potamogeton* en tres conjuntos por su tipo de hojas: especies de hojas anchas (Ogden, 1943), de hojas lineares (Fernald, 1932) y hojas envolventes (Haynes, 1985).

Las hojas de *Potamogeton praelongus* se caracterizan por su ápice cuculado (Fig. 58), las de *P. crispus* (Fig. 18) por su margen irregularmente dentado; *P. diversifolius* (Figs. 32 a 37) tiene hojas sumergidas lineares con la base adnada a la estípula y las hojas flotantes elípticas con estípulas libres. En *Potamogeton pectinatus* las hojas son sumergidas, setáceas a lineares con la base adnada a la estípula (Figs. 11 y 12). *Potamogeton illinoensis*, *P. nodosus* y *P. natans* pueden llegar a ser confundidas por las hojas en ejemplares de herbario. En esos casos, los caracteres del tallo pueden representar alguna ayuda cuando no se cuenta con frutos maduros. Por el follaje no es posible separar a *Potamogeton pusillus* y *P. foliosus*.

La forma y tamaño de las hojas puede ser muy variable en algunas especies de *Potamogeton*; por ejemplo, *P. illinoensis* tiene hojas cuya forma oscila de linear-lanceolada a arqueada y oblonga (Fig. 52); *P. pectinatus* tiene hojas de setáceas a lineares (Fig. 12). No obstante, las hojas no varían al extremo de que se pueda llegar a confundir a las

especies de hojas anchas con las de hojas lineares, por lo menos en México.

Las glándulas de aceite se presentan por pares en la base de las hojas de algunas especies. Originalmente se les atribuyó un gran valor diagnóstico, particularmente en la separación de *P. pusillus* y *P. foliosus*. Sin embargo, en ambas especies son semejantes en forma, color y tamaño pero son variables en la frecuencia con que aparecen. Por esta razón el carácter de las glándulas es inconsistente en el caso de las especies mexicanas. La función de estas glándulas no es clara; tal vez intervienen en la flotación del tallo o el aceite funciona como aislante (Arber, 1920).

Inflorescencias

El pedúnculo floral se forma en el ápice o en las axilas de los ejes largos y llevan en la punta los primordios florales. Este pedúnculo tiene crecimiento continuo, lo que produce la emergencia de la espiga que se formó al abrigo de las estípulas de las hojas terminales y posteriormente se eleva fuera del agua. Para la identificación de las especies de *Potamogeton* es útil contar con pedúnculos florales maduros ya que presentan diferencias de tamaño entre

ellas. Entre las especies de hojas lineares, *Potamogeton pusillus* los presenta alargados, erectos y generalmente terminales (Fig. 29), mientras que los de *P. foliosus* son algo reflejos, claviformes, cortos y generalmente axilares (Fernald, 1932; Haynes, 1974) (Fig. 23). En las especies de hojas anchas los pedúnculos de *Potamogeton nodosus* y *P. praelongus* pueden ser muy largos: hasta 30 cm el primero y hasta 60 cm el segundo (Ogden, 1943). *Potamogeton diversifolius* tiene dimorfismo en los pedúnculos florales (Figs. 36 y 37); los de las hojas sumergidas son curvados y más delgados que el tallo y los de las hojas flotantes erectos y del mismo grosor que el tallo.

Las espigas en *Potamogeton* pueden ser capitadas, cilíndricas o moniliformes. Las flores se forman en ejes esencialmente rectos y forman verticilos parciales (Fernald, 1932). No se trata de verticilos verdaderos ya que cuando la inflorescencia es joven las flores tienen una posición espiralada. Las flores nacen tan apretadas unas con otras que parecen formar ciclos de cuatro flores; se disponen de tal forma que las flores de un ciclo aparecen alternas con respecto a las del siguiente. Al madurar la flor el espadice se alarga y pone en evidencia la posición espiral de las flores. Estas se presentan ahora opuestas sobre el espadice y alternan con otro par de flores en el conjunto lateral.

Si el alargamiento continúa, la apariencia de la espiga es la de una sarta de cuentas y corresponde al tipo moniliforme. Aunque el término verticilo no está bien empleado, puede usarse en este caso porque es el término de uso generalizado entre los especialistas y porque no hay otro que defina esta condición.

Potamogeton diversifolius presenta dos tipos de espigas en la misma planta: capitadas en las partes con hojas sumergidas y cilíndricas en las de hojas flotantes. *Potamogeton pectinatus* y *P. crispus* tienen espigas moniliformes. El diámetro de la espiga en flor y en fruto es muy semejante en las especies de frutos pequeños y aumenta al doble en las especies de frutos grandes.

Flores

Las flores han sido motivo de numerosas discusiones. Miki (1937) suponía que cada unidad del perianto representa una bráctea sepaloidea y que la unidad reproductiva está formada por cuatro flores masculinas rodeando a cuatro flores femeninas sin perianto; muchos autores (Graebner en Ascherison & Graebner, 1907; Fernald, 1932; Ogden, 1943) se refirieron a esos segmentos como conectivos sepaloideos, considerando que se trataba de una flor verdadera sin perianto.

Con base en el análisis del sistema conductor, Singh (1965) la describió como una flor verdadera, pero estudios sobre su desarrollo ontogenético llevaron a otros autores (Sattler, 1965; Posluszny & Sattler, 1973, 1974; Posluszny, 1981) a considerar como imposible su clasificación como una flor verdadera o una inflorescencia porque tiene características de ambas. Cronquist (1981) encontró que los tépalos y estambres se inician como primordios separados que se fusionan posteriormente y definió a la estructura como una flor tetrámera con los cuatro tépalos opuestos a cuatro estambres adnados al perianto y gineceo tetracarpelar, apocárpicos y los carpelos alternando con los estambres y tépalos de la flor; la flor es hipógina. Este problema deberá ser resuelto con más estudios sobre el desarrollo floral de las Alismatidae y por el momento se seguirá el criterio de Cronquist (1981) en este trabajo.

En general las flores son de poca importancia para reconocer a las especies de *Potamogeton* ya que son muy parecidas entre sí, siendo más pequeñas en especies de hojas lineares y más grandes en especies de hojas anchas.

Frutos

El fruto de *Potamogeton* se puede interpretar como un aquenio con pericarpo esponjoso (Cronquist, 1981) o una drupilla con endocarpo delgado y duro, mesocarpo algo esponjoso y exocarpo liso o rugoso.

Los caracteres del fruto son los más significativos para diferenciar las especies de *Potamogeton*. Puesto que se forman de gineceos esencialmente iguales es muy importante contar con frutos maduros. En los frutos hay que considerar su tamaño, forma, rostro, carina dorsal, carinas laterales, una cavidad que puede estar presente en el mesocarpo y a veces, su color y textura.

Los frutos de *Potamogeton pectinatus* (Fig. 15) son globosos y grandes; los de *P. crispus* tienen un rostro tan largo como el resto del fruto (Fig. 20); la carina dorsal de *P. foliosus* es ondulada y las laterales muricadas (Fig. 25), mientras que en *P. pusillus* (Fig. 31) el desarrollo carinal es pobre; la semilla de *P. diversifolius* forma una espiral (Fig. 38); en *P. nodosus* (Fig. 43) la carina dorsal es alada, en *P. natans* (Fig. 48) obsoleta y en *P. illinoensis* (Fig. 54) aguda; *P. praelongus* tiene una cavidad en el mesocarpo (Fig. 59).

Debido a su hábitat, muchos caracteres de *Potamogeton* representan adaptaciones al ambiente acuático. Sus raíces y rizomas funcionan como sistemas de anclaje; la absorción de agua y nutrientes se realiza por toda su superficie; el intercambio de gases se logra a través de la epidermis de las partes sumergidas y sólo se presentan estomas en las hojas flotantes (Kaul, 1976); el sostén depende de reforzamientos esclerenquimatosos, por un lado, y del aerénquima de tallos y hojas; el estigma posee papilas pequeñas en las especies de polinización anemófila y papilas grandes en las de polinización acuática (Haynes, 1978). Es evidente que en forma y comportamiento las plantas acuáticas difieren fuertemente de las terrestres. Desgraciadamente se sabe poco de la influencia de los factores ecológicos en las hidrófitas; se supone que la salinidad, velocidad de las corrientes, transparencia del agua y la temperatura afectan el tamaño y forma de las hojas y que las especies animales y vegetales con las que conviven afectan su desarrollo y dimensiones. Es obvio, sin embargo, que sin información autoecológica y sinecológica, las inferencias sobre el valor adaptativo de alguna forma son especulativas.

En el presente estudio se señala la amplitud de variación de los caracteres estudiados, pero no se atribuyen cualidades adaptativas a ciertos fenómenos biológicos observados

en este género.

TAXONOMIA

Potamogeton L., Sp. Pl. 1:126. 1753.

Especie tipo: *P. natans* L.

Hydrogeton Lour., Flora Cochinchensis 1:224, 244, 1790.

Especie tipo: *H. heterophyllum* Lour. = *P. octandrus*
Poir.

Potamogeton Honckeny, Syn. Plan. Germ. 2: 110.

1793. (variante ortográfica).

Potamogeton Raf., Med. Repos. Hex. 2(5): 354.

1808. (variante ortográfica).

Potamogetum Clair., Man. d'Herb. Suisse & Valais

34. 1811. (variante ortográfica).

Peltopsis Raf., J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts.

89: 102. 1819. Especie tipo: *Potamogeton perfoliatus* L.

Spirillus J. Gay, Compt. Rend. Hebd. Seances

Acad. Sci. 38: 703. 1854. Lectotipo:

Potamogeton diversifolius Raf. designado por Haynes
(1974).

Plantas herbáceas, glabras, perennes, arraigadas al sustrato. Habitantes de aguas dulces a salinas, frías a cálidas; totalmente sumergidas o con hojas flotantes y espigas emergentes. Raíces adventicias en los nudos del rizoma. Rizomas reptantes, simpodiales, cortos o largos. Tallos erectos con o sin ramificación, provistos con un sistema lagunar. Con producción de flavonas C-glicosílicas, taninos, proantocianinas (sin antocianinas) y rodoxantona que da el color color rojo a algunas especies; sin sustancias ergásticas ni saponinas. Vasos con tabiques de perforación escalariforme confinados a las raíces; el xilema del tallo se presenta principalmente como cavidades, en algunas especies forma un anillo de ocho a doce haces vasculares y pequeños haces corticales, o bien, como un sistema vascular complejo en donde el floema rodea al xilema; en los nudos hay tres lagunas foliares. Los plastidios de los tubos cribosos tienen inclusiones proteínicas cuneadas. Produce turiones como órganos de perpeturación o propagación. Las estípulas bien desarrolladas, libres o adnadas a la lámina o formando un tubo alrededor del tallo; algunas veces envuelve pequeñas escamas en el nudo. Hojas alternas, subopuestas bajo la inflorescencia, conectadas al tallo por 3 trazas foliares, nervación paralela o una sola nervadura central; las hojas sésiles o pecioladas, margen entero a dentado, sumergidas con láminas filiformes o aplanadas, las hojas flotantes con

lámina y pecíolo, de haz coriáceo y estomas paracíticos. Con o sin glándulas de aceite. Pedúnculo floral axilar o terminal, corto o largo, curvo, erecto o flexible. Espigas capitadas, cilíndricas o moniliformes sin brácteas. Flores pequeñas, anemófilas o hidrófilas, perfectas, incompletas, hipóginas, tetrámeras; perianto formado por cuatro tépalos carnosos, firmes, valvados, unguiculados, con cuatro estambres opuestos a los tépalos y adnados a ellos; los primordios de tépalos y estambres separados en el botón se unen posteriormente; las anteras virtualmente sésiles con dos tecas extrorsas, dehiscencia longitudinal, tapete ameboides; polen esférico a elipsoide, ornamentado, inaperturado con un vestigio de colpa, triuncleado. Gineceo apocárpico, tetracarpelar, estilo terminal corto o estigma sésil; estigma con dos tipos de papilas, pequeñas en especies anemófilas y grandes en hidrófilas; óvulo solitario, de placentación casi basal, bitégmico y crasinucleado, ortótropo al principio y luego se vuelve campilótropo o anátropo cuando madura el saco embrional. El saco embrional monosporico; endospermo helobial. El fruto se puede interpretar como aquenio o drupilla que puede flotar en el agua algún tiempo, pericarpio (o mesocarpo) aerenuimatoso con tres carinas, una dorsal y dos laterales y rostrado; semilla sin endospermo; embrión con hipocótilo largo y un cotiledón oblicuo y terminal que encierra a la plúmula. Número cromosómico

sómico base $x=7$ y $x=13$ (Les, 1983).

El nombre proviene de las raíces griegas "πόταμος" río y "γειτον" vecino.

Potamogeton está representado en México por 9 especies. Algunas de ellas (*P. crispus*, *P. diversifolius* y *P. praelongus*) son muy características e inconfundibles y tienen una pobre representación en México (Fig. 7); otras pueden confundirse con especies del mismo género (*P. pusillus* con *P. foliosus*; *P. nodosus* con *P. illinoensis*), de géneros afines (*Ruppia*, *Zannichellia* y *Najas*) y aún con algún género lejano (*Heteranthera*).

Las especies mexicanas de *Potamogeton* se han clasificado en dos subgéneros, dos secciones y ocho subsecciones (Tabla 12, cf. Tabla 4). El subgénero *Coleogeton* tiene tallos crasos a subcrasos, ramificados a simples, con o sin esclerenquima, hojas iguales más o menos acanaladas, con sistema lagunar, estipuladas; espiga moniliforme, estigma papiloso de papilas grandes y polinización sumergida; pedúnculo floral flexible con endodermis y turiones subterráneos producidos en el rizoma. La sección *Convoluti* tiene hojas rígidas, sistema esclerenquimatoso; hojas con tres a siete nervaduras; estípula albido-marginada, convoluta. La sub-

Tabla 12. Clasificación de las especies mexicanas de *Potamogeton* (Modificado de Fernald, 1932).

Potamogeton L.

Subgénero *Coleogeton* (Reich.) Raunk.

Sección *Convoluti* Hagstr.

Subsección *Pectinati* (Fries) Hagstr.

P. pectinatus L.

Subgénero *Potamogeton* Raunk.

Sección *Axillares* Hagstr.

Subsección *Crispi* Wallm.

P. crispus L.

Subsección *Pusilli* (Graebn.) Hagstr.

P. foliosus Raf

P. pusillus L.

Subsección *Hybridi* (Graebn.) Hagstr.

P. diversifolius Raf.

Subsección *Nodosi* Hagstr.

P. nodosus Poir.

Subsección *Natantes* Graebn.

P. natans L.

Subsección *Lucentes* Graebn.

P. illinoensis Morong

Subsección *Praelongi* Hagstr.

P. praelongus Wulf.

sección *Pectinati* tiene fruto de rostro facial más o menos protracto o recurvado.

El subgénero *Potamogeton* presenta tallos crasos a subcrasos, comprimidos o canaliculados, ramificados a simples; hojas de una forma o de tres; espigas densas a moniliformes que emergen del agua, más o menos rígidas; estigma con papilas pequeñas, polinización anemófila, pedúnculos florales sin endodermis y turiones subterráneos producidos en el rizoma o en el agua producidos en el tallo. La sección *Axillares* de tallos comprimidos, más o menos bicanaliculados, crasos a subcrasos; hojas sésiles a más o menos pecioladas de margen serrado a serrulado; estípulas libres, rara vez adnadas, involutas o convolutas; turiones en el rizoma o en el tallo. Subsección *Crispi* con tallo comprimido, bicanaliculado, hojas lineares, amplias, serradas; estípulas emarginadas; pistilo con estilo conspicuo y estigma oblicuo; fruto con rostro muy largo. Subsección *Pusilli* con tallos comprimidos a subcrasos; pedúnculo floral corto; hojas lineares de tres a siete nervaduras, base atenuada, ápice agudo a cuspidado; estípulas libres, abiertas a connadas; pistilo de estilo corto y estigma más o menos redondeado; fruto obovado a redondeado con o sin carinas. Subsección *Hybridi* tiene hojas sumergidas con

estípulas adnadas y connadas cuando jóvenes, hojas flotantes con estípulas libres; fruto con rostro pequeño y facial. Subsección *Nodosi* de tallo craso, simple a ramoso; hojas flotantes con pecíolos largos, hojas sumergidas pecioladas, la vena central y algunas laterales con lagunas, margen serrulado; pistilo de estilo corto y craso; frutos grandes, crasos, carinados. Subsección *Natantes* los tallos crasos, más o menos ramificados; hojas flotantes largamente pecioladas, las sumergidas lineares, crasas a semicrasas, más o menos canaliculadas; estípulas fibrosas persistentes. Subsección *Lucentes* con tallos crasos, más o menos ramificados; hojas flotantes coriáceas y pecioladas, las sumergidas sésiles, membranosas, lineares a arqueadas, margen serrulado, ápice cuspidado; estípulas carinadas y persistentes; pistilo con estilo corto; fruto con carina dorsal redondeada. Subsección *Praelongi* de tallos en zigzag; hojas sumergidas de ápice cuculado; fruto con una cavidad en el mesocarpo.

Clave artificial para las especies mexicanas de *Potamogeton*

A Tallos en zigzag (Fig. 57),

estípulas blancas 9) *P. praelongus*

A' Tallos rectos, estípulas verdes,

morenas o hialinas B

- B Margen de la hoja irregularmente
dentado (Fig. 18) 2) *P. crispus*
- B' Margen de la hoja entero, sinuado o
regularmente denticulado C
- C Estípulas adnadas a la base de las
hojas sumergidas (Figs. 11, 14 y 33) D
- C' Estípulas libres ya sea en hojas
sumergidas o flotantes (Figs. 22, 28,
40, 45 y 50) E
- D Dimorfismo foliar (Fig. 34) y también
en pedúnculos florales y espigas
(Figs. 36 y 37) 5) *P. diversifolius*
- D' Sin dimorfismo en hojas, pedúnculos
florales o espigas (Fig. 13) 1) *P. pectinatus*
- E Tallos muy ramificados sólo con hojas
sumergidas lineares y angostas (Figs. 23,
24, 29 y 30) F
- E' Tallos no ramificados o escasamente
así, generalmente con hojas sumergidas
y flotantes; si no presentan hojas
flotantes, las hojas sumergidas son

- lineares, lanceoladas o arqueadas y
anchas (más de 2 cm de ancho) G
- F Pedúnculo floral clavado y rígido,
hasta de 1 cm de largo (Fig. 23); el
fruto con una carina dorsal ondulada
y las laterales muricadas (Fig. 25)
..... 3) *P. foliosus* var. *foliosus*
- F' Pedúnculo floral flexible, hasta
3 cm de largo (Fig. 29); el fruto
con las tres carinas redondeadas
y bajas (Fig. 31) 4) *P. pusillus* var. *pusillus*
- G Hojas sumergidas lineares,
semicarnosas (Fig. 47); el fruto
con carina dorsal redondeada y
las laterales obsoletas (Fig. 48) 7) *P. natans*
- G' Hojas sumergidas membranosas,
nunca carnosas (Figs. 42 y 52); las
tres carinas del fruto bien
diferenciadas y conspicuas H
- II Hojas sumergidas efímeras, las
flotantes son numerosas y per-
sistentes (Fig. 41 y 42); la
carina dorsal del fruto alada,

muy conspicua, las laterales

muricadas (Fig. 43) 6) *P. nodosus*

H' Hojas sumergidas persistentes,

las flotantes generalmente ausentes.

En este caso las hojas terminales

son membranosas y subopuestas.

Aparentemente sin dimorfismo

foliar (Fig. 51); fruto con las tres

carinas desarrolladas y agudas, la

dorsal nunca es alada (Fig. 54) 8) *P. illinoensis*

1. *Potamogeton pectinatus* L., Sp. Pl. 1: 127. 1753.

Tipo: Austria, Burser, s.n. (lectotipo designado por Haynes (1986) ejemplar en vol.10: 124 del herbario Burser en UPS).

P. striatus R. & P., Fl. Peruv. 1:70, Lám. 106 b. 1798.

Tipo: Perú, Provincia de Lima, Chancay, Ruiz & Pavón 11190 (holotipo MA, isotipo MA, fotografías de los mismos LP). (Sinonimia establecida con base en la iconografía).

P. interruptus Kit. in Schult., Osterr. Fl. 2: 328.

1814. Tipo: Europa, Kitaibel 333 (holotipo no localizado, la sinonimia se da con base en Graebner (en Ascherson & Graebner 1907); Hagstroem (1916);

St. John (1916); Haynes (1978).

P. angustissimus H. B. & K., Nov. Gen. et Sp. 1: 370.
1815. Tipo: (no localizado, la sinonimia se da con base en Graebner (en Ascherson & Graebner 1907); Taylor (1909).

P. latifolius (Robb.) Morong, Mem. Torrey Bot. Club 3:52. 1893. (Con base en *P. pectinatus* var. *latifolius* Robb. Bot. King's Ex. 338. 1871). Tipo: Estados Unidos de América, Nevada, "running brackish waters of Humboldt River below Humboldt Lake", *Robbins 338* (holotipo G!, isotipo NY!).

P. columbianus Suksdorf, Deuts. Bot. Monatschr. 19: 92. 1901. Tipo: Estados Unidos de América, Washington, "Columbia River near Benegen, Klickitat Co.", *Suksdorf 2062* (holotipo no localizado, isotipo NY!).

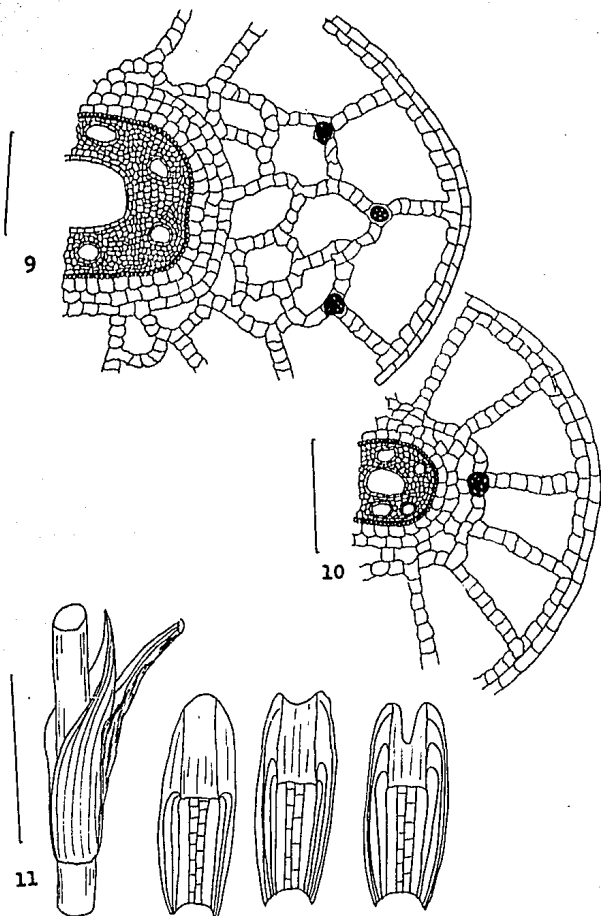
Raíces adventicias verticiladas en los nudos del rizoma, blancas a morenas. Ramificación del tallo escasa en la porción basal, progresivamente profusa hacia las puntas; plantas con crecimiento exuberante. Rizomas reptantes, blancos a morenos, 1.5-3 mm de diám. Turiones terminales en el rizoma, tuberosos \pm 6 mm de largo, \pm 4 mm de ancho, generalmente ausentes en el material de México. Tallos blancos a ama-

rillentos, filiformes, crasos, cilíndricos a aplanados, 0.5-2 mm de diám. Estela tipo oblongo con uno o dos haces de xilema centrales; endodermis formada por células de tipo "U" con paredes fuertemente engrosadas; haces interlagunares en la última o dos últimas hileras de lagunas, preferentemente hacia los extremos del tallo, sin haces subepidérmicos, generalmente con pseudohipodermis de una capa; la endodermis rodeada por (-1)2(-4) capas de células y 1-3(-4) hileras de lagunas. Estípulas adnadas y escamas en los nudos del tallo; las estípulas obtusas, truncadas o bifidas, hialinas en las partes no adnadas, 7-31 mm de largo, la parte libre igual o más corta que la parte adnada, (4-)8-12(-16) nervaduras, las laterales se fusionan a las carinas, la parte libre suele decaer en fibras; las escamas quedan encubiertas por la base de la hoja adnada a la estípula, se presentan simples o en pares, hialinas, generalmente sin carinas, con 0-12 nervaduras finas, 4-10 mm de largo, cuando se presentan en pares una es obtusa y la otra truncada. Hojas 2-12.5 cm de largo, 0.3-4 mm de ancho, setáceas a lineares, crasas a planas, base adnada, margen liso, ápice puntiagudo a obtuso o redondeado, mucronado, con 1-7 nervaduras, sin cámaras aéreas; venas transversas perpendiculares a las venas longitudinales, tan gruesas como ellas, muy numerosas. Pedúnculo floral filiforme, flexible axilar o terminal, 1.5-9.5 cm

de largo, 0.3-1 mm de diám., de igual grosor que el tallo. Espiga cilíndrica a moniliforme, 1-3.5 cm de largo, 2-7 mm de diám. en flor y 4-10 mm de diám. en fruto; 2-10 flores en 2-5 verticilos separados 2-4 mm entre sí, entrenudos progresivamente más cortos de la base al ápice de la espiga. Flores verdes, 2-5 mm de diám., unidad del perianto unguiculada, orbicular a elíptica, 1-3 mm de largo; anteras 0.8-1.3 mm de largo; carpelos 0.8-2 mm de largo. Fruto globoso, 3-4.5 mm de largo, 2.5-4 mm de ancho, 1-2.3 mm de grueso. amarillento a moreno; rostro marginal, a veces recurvado, 0.2-0.5(-1) mm de largo, poco conspicuo; carinas inconspicuas. Semilla curva, el ápice apuntando a la base de la misma o un poco arriba. Número cromosómico: $2n=78$ (Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Haynes, 1978; Goldblatt, 1981, 1984; Les, 1983) Figs. 9-15.

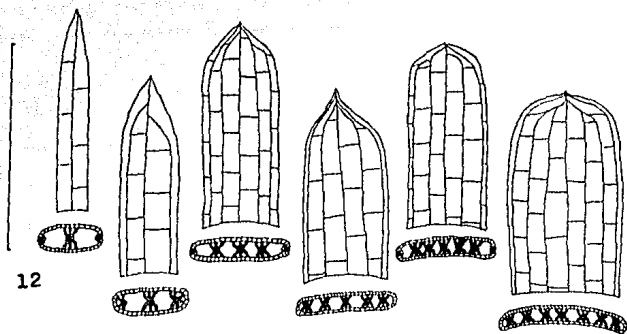
Es una planta muy variable en la forma de la hoja, número de nervaduras en la misma, forma del ápice y número de lagunas en el tallo. Sin embargo, se distingue de las otras especies mexicanas por la ramificación del tallo, la ausencia de cámaras aéreas en las hojas, las nervaduras transversas y los grandes frutos amarillentos y globosos.

- Fig. 9-11. *Potamogeton pectinatus* L.
9. Sección transversal de entrenudo con tres hileras de lagunas (escala 0.5 mm). 10. Sección transversal de entrenudo con una hilera de lagunas (escala 1 mm). 11. Variación de las estípulas (escala 1 cm).

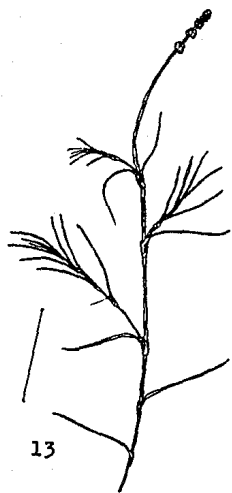


Potamogeton pectinatus L.

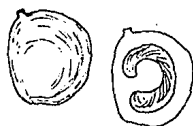
- Fig. 12-15. *Potamogeton pectinatus* L.
12. Secciones distales y segmentos de hojas, variación en ancho, posición y número de nervaduras y forma del ápice (escala 1 cm). 13. Hábito; se aprecia la ramificación del tallo (escala 10 cm). 14. Escama del nudo en una ramificación; la hoja se desplazó mecánicamente para mostrar cómo su base la encubre (escala 1 cm). 15. Frutos globosos con carinas inconspicuas y rostro obsoleto; semilla curva (escala 1 mm).



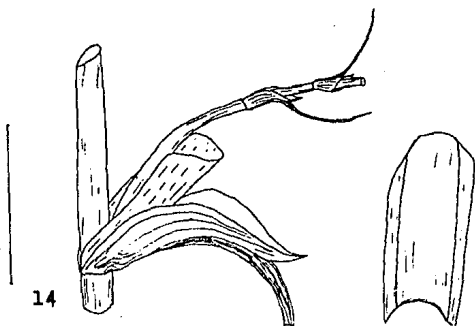
12



13



15 —



14

Potamogeton pectinatus L.

Potamogeton pectinatus ha sido objeto de gran controversia en estudios taxonómicos por su amplia distribución geográfica y su gran variación morfológica. Linnaeus (1753) se refirió a una planta de agua dulce con hojas setáceas, pero estudios posteriores la describieron como una especie cosmopolita muy tolerante a distintos tipos de sales y con hojas setáceas a lineares (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967; Verhoeven & Viersen, 1978 a,b; Haslam, 1978).

Potamogeton striatus, descrita con material sudamericano, tiene hojas de más de 3 mm de ancho, pero no difiere, según Hagstroem (1916), de *P. pectinatus* en caracteres anatómicos, espiga y fruto; algunos ejemplares europeos tienen hojas hasta de 5 mm de ancho. En Guatemala, Standley y Steyermark (1958) citan a *P. pectinatus* del Lago Atitlán (con la típica hoja setácea) y del Lago Amatitlán (con hojas muy anchas); por la existencia de formas diferentes en localidades separadas estos autores sugieren que *P. striatus* debe reconocerse como un taxon distinto. Por mi parte, después de analizar varios ejemplares de *P. pectinatus* depositados en MEXU que provienen de Guatemala y El Salvador (GUATEMALA: Lago Amatitlán: Kellerman 6736; Fassett 28872, 28880, 28881 y 28878; Lago Ayarza: Fassett 28865 y 28866; Duarte 82115. EL SALVADOR: Lago Ilopango: Fassett 28584 y 28366; Lago Coatepeque: Fassett 28248, 28350, 28362) encono

tré hojas setáceas y lineares en ejemplares de la misma localidad y aún en el mismo ejemplar (cf. Fassett 28878) el mismo fenómeno se presenta en varias recolectas de la República Mexicana, por lo cual *P. striatus* debe mantenerse como sinónimo de *P. pectinatus*.

Potamogeton latifolius está basado en un ejemplar muy robusto de *P. pectinatus*. Este tipo de ejemplares son muy comunes en México y según Correll y Correll (1972) son también frecuentes en Arizona y Texas.

En mi opinión, la problemática taxonómica de esta especie se centra en la variabilidad de las hojas. El material revisado de los Estados Unidos de América, México y Guatemala mostró caracteres reproductivos constantes (largo y diámetro del pedúnculo floral, forma y dimensiones en espigas y flores y frutos). Los caracteres vegetativos, sin embargo fueron variables. El tallo no varía en caracteres de la estela, endodermis y pseudohipodermis, pero sí en el número de hileras de lagunas y la forma cilíndrica o aplanada del mismo. El ancho de la hoja, número de nervaduras y forma del ápice son caracteres foliares que varían en un sentido preciso; las hojas setáceas son crasas, miden menos de 1 mm de ancho, con 1-3 nervaduras y ápice puntiagudo; las hojas lineares angostas miden 1-2 mm de ancho, tienen

3-5 nervaduras y el ápice es agudo y mucronado; las hojas lineares anchas con 2-4 mm de ancho, presentan 5-7 nervaduras y el ápice es obtuso a redondeado y es mucronado. Al aumentar el número de nervaduras de la hoja, el haz y el envés quedan unidos por esas nervaduras y la hoja aparece plana y no crasa como en las hojas setáceas (Fig. 12). En algunos ejemplares de México (Rzedowski 8505; Urbina 880; González G. 220, 268, 270; Ruiz L. s.n., 1978; Lot & Novelo 2308; Menéndez 456) en la misma rama se presentan hojas setáceas y lineares angostas o lineares angostas y lineares anchas o todas juntas.

Nombres vernáculos en la República Mexicana: "granza" (B.C.) "tripilla" (Jal.), "pastle" y "alpatle" (Méx.) "putsurini-tsahualpiti" (Mich.) y "piste" (Ver.). En el último estado se usa para cubrir el pescado.

Habitat: Lagos, canales de irrigación, ríos, charcas, pantanos; aguas dulces a salinas; del nivel del mar a 2700 msnm. Tolera contaminación por agua de mar y desechos industriales (Weldon et al., 1973). Es muy importante como alimento de aves acuáticas (Sharp, 1939; Muenscher, 1944; Aston, 1973).

Distribución mundial: Eurasia, Africa, Norteamérica, Sudamérica y Australia.

Distribución conocida en México: Baja California, Baja California Sur, Distrito Federal, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Puebla, San Luis Potosí y Veracruz (Fig. 2).

Ejemplares representativos: Baja California: Arroyo San José de Magdalena, *Wiggins* 11392 (DS); Laguna Santa María, *Harrison s.n.*, 1953 (CAS, SD); Misión de San Fernando, *Wiggins & Thomas* 74 (DS, SD); La Encantada, *Moran & Thorne* 14313 (ENCB, RSA); Arroyo El Sauz, *Moran* 29175 (SD); Sierra de Juárez, *Moran* 29643 (RSA, SD), 29717 (SD). Baja California Sur: Mulejé: *Palmer* 23 (MEXU), *Wiggins & Wiggins* 18262 (CAS, DS, MEXU); W de Rancho Viejo, *Wiggins & Ernst* 556 (DS); Arroyo San Juan, *Moran & Reveal* 20127 (RSA, SD); San José del Cabo, *Jones* 27010 (CAS, POM). Distrito Federal: Xochimilco, *Rzedowski* 28720 (ENCB); Ixtacalco, *Reiche* 202/7880 (MEXU). Guanajuato: 10 km E Yuriria, *Rzedowski* 27606 (ENCB); Yuriria, *V. Aguilar s.n.*, 1960 (ENCB). Guerrero: Santa Bárbara, *Hinton* 5828 (ENCB, PH). Hidalgo: Presa Ignacio López Rayón, *Cruz-Cisneros* 45 L (ENCB); Lago de Tecocomulco, *Vargas s.n.*, 1977 (FCME); Puente Tasquillo, *González Q.* 2012 (CAS, MEXU, SLPM). Jalisco: Lago de Chapala: *Lluch Fa I* 2001 (ENCB), *R. Hernández* 2378 a (MEXU),

Lot & Novelo 1003 (MEXU), Romero & Romo 108 (MEXU), Puga & Carvajal 10001 (MEXU, ENCB), Romero & Nuñez 134 (MEXU, ENCB). México: Tepexpan, Matuda 19242 (ENCB, MEXU); Chalco: Altamirano 326 (MEXU), Urbina 880 (MEXU); San Pedro de la Laguna, Rzedowski 30490 (ENCB); Zumpango: Rzedowski 35557 (ENCB), 25854 (ENCB, MEXU, SLPM); Texcoco: Matuda 28595 (MEXU), Fassett 28473 (ENCB). Michoacán: 4 km de Tanhuana-to, Lot & Novelo 1169 (MEXU); Lago de Chapala Lot & Novelo 1171 (MEXU); Lago de Pátzcuaro: Novelo & Lot 454 (ENCB), González G. 267 (ENCB, MEXU), 268, 270 (MEXU), Guzmán P. s.n., 1963 (ENCB), Guzmán del Prbo Fa I 38 (ENCB), Urrutia s.n., 1978 (MEXU); Lago Cuitzeo: González G. 223 (MEXU), 220, 221 (ENCB, MEXU), Ruiz L. s.n., 1978 (MEXU). Morelos: Las Estacas: Lot 2308 (CAS, MEXU), Menéndez 456 (CAS, MEXU); Tequesquitengo, González G. 762 (MEXU). Nayarit: Río San Pablo, Mexia 1021 (CAS); La Laguna, McVaugh 21763, 23537 (ENCB). Puebla: Alchichica, F. Aguilar s.n., 1966 (ENCB). San Luis Potosí: Villa de Reyes: Rzedowski 8514 (ENCB), 8519 (ENCB, MEXU), 8505 (ENCB, MEXU, SLPM). Veracruz: Laguna Pueblo Viejo, Hernández M. 1894 (MEXU); Laguna de Sontecomapan: González G. 8 (MEXU), C.M.V.A. 470 (ENCB, MEXU), Warner 378 (MEXU), Menéndez & Lot 2 (CAS, MEXU), Lot 1279 (MEXU), Nevling & Gómez-Pompa 162 (MEXU).

2. *Potamogeton crispus* L., Sp. Pl. 1:126. 1753.

Tipo: Europa, (lectotipo designado por Haynes (1986), es el ejemplar # 175.6 en LINN, microficha del lectotipo MEXU!).

Rafces adventicias en los nudos del rizoma, blancas a morenas. Ramificación del tallo libre a ausente. Rizomas moreno-rojizos, aplanados y acanalados 1.5 mm de diám. Tallos verde ceniciento, aplanados, con los extremos acanalados, 1-2 mm de diám. Estela de tipo oblongo con un haz de xilema central y dos haces secundarios laterales; endodermis formada por células de tipo "O" sin paredes engrosadas; sin haces interlagunares ni subepidérmicos; con o sin pseudohipodermis; con dos capas hacia afuera de la endodermis y tres en los extremos; una hilera de lagunas hasta 3-5 en los extremos. Estípulas verdes a hialinas, truncadas, ligeramente adnadas en la base, tubulares, con una pequeña parte connada en su base, 3-8 mm de largo, con 27-34 nervaduras fuertes, desfibradas con la edad. Hojas 3-6 cm de largo, 5-9 mm de ancho, verde brillante, delicadas, linear-oblongas a linear-oblancoeladas, sésiles; base ligeramente adnada a la estípula, envolvente; margen irregularmente dentado, ápice redondeado; 3(-5) nervaduras, 1-3 cámaras aéreas a cada lado de la vena central, evanescentes; venas transversas diagonales, delicadas, medianamente abundantes.

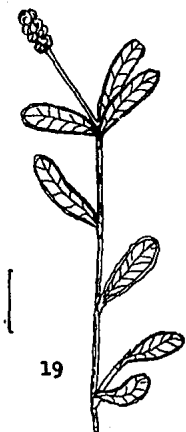
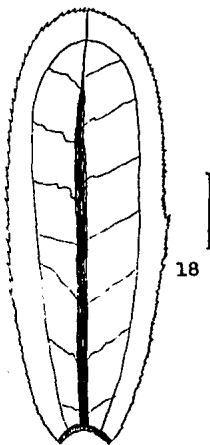
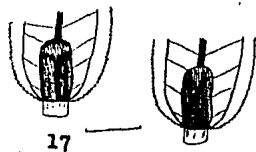
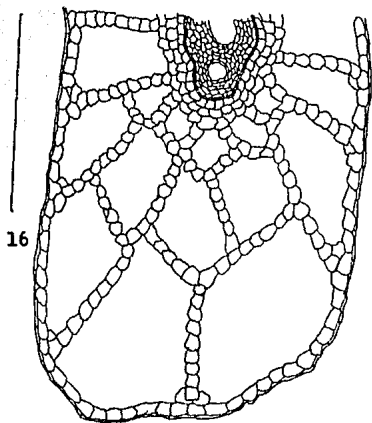
Pedúnculo floral craso, terminal o axilar, 2-2.3 cm de largo, 0.8-1.3 mm de diám., de igual grosor que el tallo. Espiga cilíndrica a moniliforme, 4-18 mm de largo, 3-4 mm de diám. en flor; 4-7 flores en 2-3(-5) verticilos separados entre sí por 1-1.5 mm. Flores verdes, 2-3.5 mm de diám.; tépalos orbiculares a unguiculados, 1-2 mm de largo; carpelos 1.2-1.5 mm de largo, con estilos muy conspicuos. Fruto ovado, 2-3.6 mm de largo, 1.6-2.8 mm de ancho, verde a moreno; rostro marginal, recto o recurvado, muy conspicuo; carina dorsal prominente, con un diente basal, carinas laterales prominentes, obtusas (Ogden, 1966). Semilla curva, su ápice apuntando a la base de la misma o un poco arriba. Número cromosómico $2n=52$ (Ogden, 1966; Goldblatt, 1981, 1984). Figs. 16-20.

Potamogeton crispus se reconoce muy fácilmente porque es la única especie mexicana del género con el margen de la hoja irregularmente dentado y hojas linear-oblongas a linear-oblancoeladas.

Morong (1893), Fernand (1932) y Ogden (1943) opinan que fue introducida del continente europeo a Norteamérica antes de 1814. Las primeras recolecciones proceden del estado de Virginia, de donde se dispersó a Canadá y al centro y oeste de Estados Unidos de América (Ogden, 1966) y también

Fig. 16-20. *Potamogeton crispus* L.

16. Sección transversal de entrenudo, mostrando un haz de xilema central y uno lateral y de una a tres hileras de la gunas (escala 0.5 mm). 17. Estípulas. La estípula joven completa, la vieja desfibrada (escala 5 mm). 18. Hoja con el margen irregularmente dentado; en la base se nota la porción que se fusiona a la estípula; esta última fue remo vida para apreciar mejor la base de la hoja (escala 1 cm). 19. Hábito, muestra ramificación escasa y espiga cilíndrica (escala 1 cm). 20. Frutos con rostro muy largo y semilla curva (escala 1 mm).



Potamogeton crispus L.

ha llegado a la Argentina donde fue recolectada en 1881 (Tur, 1982). Estudios sobre la biología de *P. crispus* demuestran que se comporta como una maleza que tolera aguas salinas y contaminadas (Hellquist, 1972; Haslam, 1978). Según Arber (1920), se dispersa por frutos y turiones. Estos últimos se inducen en las zonas templadas a fines del otoño. Ogden (1966) y Correll y Correll (1972) indican que *P. crispus* tiene escasa fructificación hacia el sur de Estados Unidos de América. En México *P. crispus* se conoce sólo del estado de Morelos en donde la encontré formando una gran población (González G. 759). Las plantas mostraban floración abundante pero no tenían frutos ni turiones. En esa localidad el agua es caliente y somera, con poca corriente y está contaminada por detergentes y desinfectantes que vienen de un balneario cercano. Aunque se puso especial cuidado en localizar poblaciones de la especie entre Texas y el estado de Morelos sólo se encontró otra recolección de este último estado (Ortiz O. 40). Este ejemplar tiene flores, sin frutos ni turiones.

El notable aumento en el área de distribución de *P. crispus* desde el momento de su introducción a la fecha se puede explicar por su tolerancia a la contaminación y comportamiento malezoide, pero son necesarios algunos estudios sobre su potencial de dispersión en zonas tropicales, ya que como

dicen algunos autores (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967), se propaga básicamente por frutos y turiones y la producción de los mismos es escasa a bajas latitudes en Norteamérica.

Hábitat: Ríos y arroyos de agua dulce a salina, fría o cálida, corriente moderada a ausente. Soporta contaminación y ligera turbidez. De 1200 a 1500 msnm.

Distribución mundial: Eurasia, Africa y Australia.

Introducida en América (Morong, 1893) y Nueva Zelanda (Aston, 1973).

Distribución conocida en México: Morelos (Fig. 7).

Ejemplares estudiados: Morelos: Río cercano a Moyotepec, Ortiz O. 40 (ENCB, MEXU); Río a un lado del balneario Apotla, González G. 759 (MEXU).

3. *Potamogeton foliosus* Raf. var. *foliosus*, Med. Repos.

Hex. 2(5): 354. 1808. Tipo: Estados Unidos de América, Carolinae del Sur, "in rivis affluente mari inundatis, Carolia inferioris", Michaux (holotipo P, fotografía del holotipo GH!).

P. foliorum Raf., Med. Repos. Hex. 3(2). 1811. (variante ortográfica).

- P. pauciflorus* Pursh, Flora Amer. Sept. 121. 1814.
(nombre superfluo de *P. foliosus* Raf.)
- P. niagarensis* Tuckerm., Am. J. Sci. Arts 2(7): 354.
1849. Tipo: Estados Unidos de América, Nueva
York, "Hogback, Niagara River and Niagara Falls"
Tuckerman s.n., 1848 (holotipo NY!, isotipo GH!).
- P. pauciflorus* var. *californicus* Morong, Bot. Gaz.
10: 254. 1885. Tipo: Estados Unidos de Amé-
rica, California, "San Bernardino, San Bernardino
Co.", S.B. Parish & W. F. Parish 940 (holotipo NY!,
isotipos GH!, MO!).
- P. pauciflorus* var. *niagarensis* (Tuckerm.) Robb. in
Gray, Man. Bot. ed. 2: 435. 1894. (basado
en *P. niagarensis* Tuckerm.).
- P. foliosus* var. *niagarensis* (Tuckerm.) Morong, Mem.
Torrey Bot. Club 3: 39. 1895. (basado en
P. niagarensis Tuckerm.)
- P. foliosus* var. *californicus* (Morong) Morong, Mem.
Torrey Bot. Club 3: 40. 1895. (basado en
P. pauciflorus var. *californicus* Morong).
- P. californicus* (Morong) Piper, Contr. U.S. Nat.
Herb. 11: 98. 1906 (basado en *P. pauciflorus*
var. *californicus* Morong).
- Spirillus foliosus* (Raf.) Nieuwl. var. *niagarensis*
(Tuckerm.) Nieuwl., Am. Midl. Nat. 3: 18. 1913.

(basado en *P. niagarensis* Tuckerm.).

- P. foliosus* f. *niagarensis* (Tuckerm.) Hagstr.,
Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 55: 91.
1916. (basado en *P. niagarensis* Tuckerm.).
- P. foliosus* f. *californicus* (Morong) Hagstr., Kongl.
Svenska Vetensk. Acad. Handl. 55: 91. 1916.
(basado en *P. pauciflorus* var. *californicus*
Morong).
- P. foliosus* var. *genuinus* Fern., Mem. Amer. Acad.
Arts 17: 43. 1932 (basado en *P. foliosus*
Raf.).
- P. foliosus* var. *macellus* Fern., Mem. Amer. Acad.
Arts 17: 46. 1932. Tipo: Estados Unidos de
América, Massachusetts, " Fresh Pond, Cambridge",
(holotipo GH!).

Raíces adventicias en los nudos del rizoma, blancas a morenas, delgadas, de largo variable. Ramificación del tallo libre, más frecuente hacia las puntas. Rizomas blancos a morenos o verdes, 0.4-1.5 mm de diám. Turiones fusiformes, sésiles, axilares a terminales, 0.5-1.6 cm de largo, 0.5-2 mm de diámetro. Tallos verde claro a verde oscuro, aplanados, ligeramente acanalados, 0.3-1.3 mm de diám. Estela de tipo oblongo con un haz de xilema central; endodermis formada por células de tipo "O", sin paredes engrosadas; haces

interlagunares ausentes; frecuentemente con haces subepidérmicos, con o sin pseudohipodermis; con dos capas de células hacia afuera de la endodermis, tres hacia los lados del tallo y (1-)2-3(-4-6) hileras de lagunas. Estípulas verdes a morenas, rara vez blanquecinas, tubulares a truncadas, libres a connadas, 5-18 mm de largo, con (9-)12-20(-31) nervaduras fuertes, desfibrándose por la punta. Hojas 2-7.5 cm de largo, 0.5-2.5 mm de ancho, verde claro a verde fuerte, delicadas a tiasas, lineares, sésiles, base atenuada, margen entero, ápice agudo a obtuso, mucronado; 3(-5) nervaduras; con (1-)2(-4) cámaras aéreas a cada lado de la nervadura central, evanescentes; venas transversas diagonales muy delicadas y escasas. Glándulas poco frecuentes, negras a doradas en la base de las hojas. Pedúnculo floral claviforme, frecuentemente axilar, curvado a erecto, 3-12 mm de largo, 0.5-1 mm de diám., de igual grosor que el tallo. Espiga capitada a cilíndrica, 2.5-6 mm de largo, 2-3 mm de diám. en flor y 2-5 mm de diám. en fruto; 3-5 flores, 2(-3) verticilos a \pm 2 mm de distancia entre sí. Flores verdes, 1-3.1 mm de diám.; tépalos unguiculados, orbiculares a deltoides, 0.4-1.4 mm de largo; anteras 0.7-0.8 mm de largo; carpelos 0.6-0.8 mm de largo. Frutos con los lados redondeados a deprimidos en el centro, 2-2.3 mm de largo, 1.5-2 mm de ancho, 0.7-1 mm de grueso, verdes a morenos; rostro cen-

tral a marginal, recurvado \pm 0.5 mm de largo; carina dorsal ondulada, con 4-7 dientes; carinas laterales redondeadas a muricadas. Semilla curva, con el ápice dirigido hacia la base de la misma o un poco arriba. Número cromosómico $2n=28$ (Ogden, 1966; Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Haynes, 1974; Les, 1983). Figs. 21-25.

En *Potamogeton foliosus* se reconocen, actualmente, las variedades var. *foliosus* y var. *fibrillosus*. La primera se extiende de Norteamérica a Centroamérica y la segunda es endémica del noroeste de Estados Unidos de América (Haynes & Reveal, 1973). *P. foliosus* es variable en el grosor de sus hojas y llega a tener formas extremas, muy delicadas o muy robustas. La var. *niagarensis* se basó en una planta notablemente robusta (de las cataratas del Niágara); la var. *californicus*, por su parte, se basó en una planta delicada (de California). Fernald (1932) encontró que correspondían a formas extremas de un continuo y las redujo a sinónimos de *P. foliosus* var. *genuinus*. Sin embargo, encontró una nueva discontinuidad entre esta última entidad y la var. *macellus*. Esta nueva discontinuidad se basó también en caracteres de dimensiones generales de las plantas. Haynes (1974), por su parte, encontró que las variedades publicadas por Fernald (1932) no presentan solución de continuidad y además, que existe una correlación entre el grado de desarro-

Fig. 21-25. *Potamogeton foliosus* var. *foliosus*.

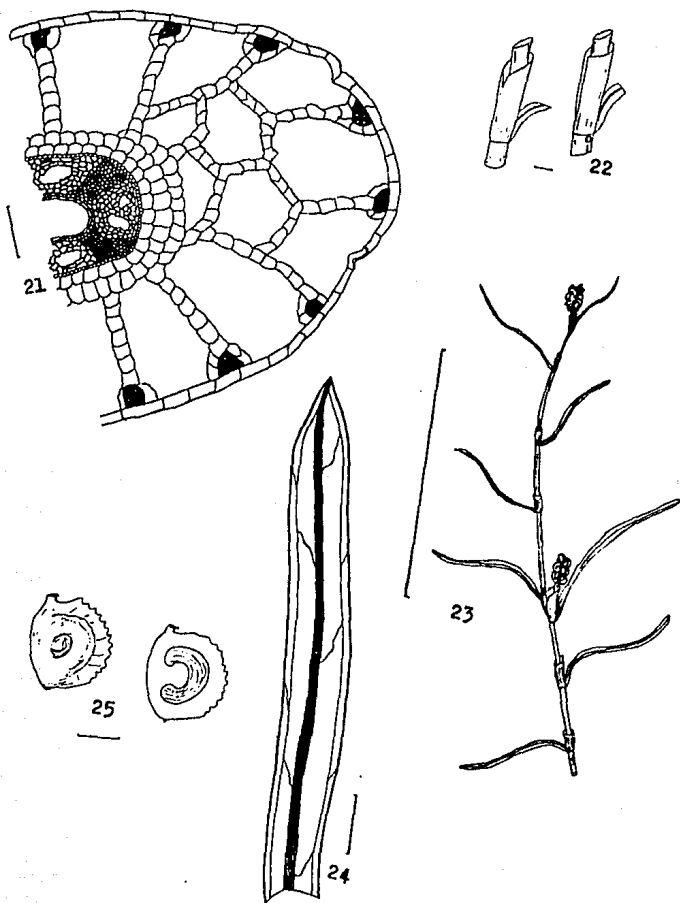
21. Sección transversal de entrenudo (escala 0.1 mm).

22. Estípulas, pueden estar abiertas o connadas formando un tubo alrededor del tallo; con o sin un par de glándulas en el tallo (escala 1 mm).

23. Hábito. Se aprecian los pedúnculos florales cortos (escala 10 cm.).

24. Hoja linear con nervaduras marginales poco conspicuas (escala 1 cm).

25. Frutos con carina dorsal alada y ondulada, las laterales muricadas; semilla curva (escala 1 mm).



Potamogeton foliosus Raf. var. *foliosus*

llo de las plantas de esta especie y la velocidad de las corrientes de las localidades en que habitan; las plantas delgadas se producen en pozas y charcas, las medianas en corrientes suaves y las muy robustas en corrientes fuertes. Esto parece coincidir con la observación de Morong (1893), que encontró al ejemplar de las cataratas del Niágara como una de las formas más robustas. Sculthorpe (1967), por su parte, había notado en otras especies de *Potamogeton* una correlación semejante. En México, he observado el mismo fenómeno en esta especie.

Potamogeton foliosus tiene un notable parecido con *P. pusillus*. Estas dos especies se encuentran en Norteamérica y muchos autores han buscado la forma más adecuada para reconocerlas (Morong, 1893; Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Hagstroem, 1916; Fernald, 1932, 1970; Fassett, 1940; Muenscher, 1944; Standley & Styermark, 1958; Ogden, 1966, 1974; Sculthorpe, 1967; Haynes, 1968, 1974; Correll & Correll, 1972). Los caracteres distintivos, según las fuentes bibliográficas mencionadas, son los frutos, pedúnculos florales, número cromosómico, glándulas, turiones, estípulas, tallos, ápices y cámaras aéreas y, entre ellos, los frutos, pedúnculos florales y números cromosómicos constituyen, sin duda, los mejores caracteres para su determinación. En estas espe

cies, sin embargo, la fructificación es un fenómeno poco frecuente y el resto de los caracteres mencionados se presentan de tal manera que suelen inducir a confusiones. Por ejemplo; las glándulas y turiones son más frecuentes en *P. pusillus* y las nervaduras de las estípulas son ligeramente más conspicuas en *P. foliosus*. Estos criterios son muy difíciles de trabajar cuando se tiene un ejemplar estéril. Con el fin de ilustrar esto se elaboró un diagrama esparcido (Fig. 26). En ese diagrama aparecen los caracteres más frecuentemente usados para reconocer a estas dos especies. Se seleccionaron 21 ejemplares fértiles, delicados y robustos y de ambientes ecológicos distintos (ríos, charcas y lagunas). En el diagrama se aprecia que fuera de los caracteres reproductivos, el comportamiento de los caracteres vegetativos es muy errático. La distribución geográfica (Figs. 3-4), tampoco es de utilidad ya que ambas especies tienen un área de distribución muy semejante en México y además son muy abundantes en este país. Es muy probable, por todo esto, que los ejemplares estériles de estas dos especies estén mal determinados en los herbarios. Sin embargo, son dos especies diferentes con genotipos diferentes y cabe la posibilidad de aplicar otras técnicas distintas a las morfológicas para lograr la determinación de ejemplares estériles. Una técnica que parece ofrecer buenas posibilidades es la quimiotaxonómica; los compuestos fenólicos (Bate-Smith, 1968; Haynes & Williams, 1975) y los flavonoi-

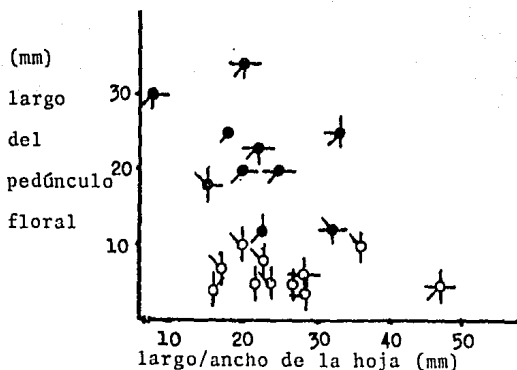


Fig. 26. Diagrama esparcido para *Potamogeton foliosus* (○) y *P. pusillus* (●). Carina dorsal ondulada (○) vs. redondeada (●); tallo aplanado (♂), tallo cilíndrico (○); estípula abierta (⊖), estípula connada (○); ápice de la hoja agudo (∩), ápice obtuso (○); con glándulas (⊕), sin glándulas (○); una nervadura (∩), tres nervaduras (∩), cinco nervaduras (∩) en la hoja. En el eje de las abscisas el largo entre el ancho de las hojas y en las ordenadas el largo del pedúnculo floral. Las especies sólo se separan por el carácter de las carinas en el fruto; el resto de los caracteres son insuficientes para lograr una determinación confiable entre estas dos entidades.

des (Hellquist & Hilton, 1983; Haynes, 1985) se han usado con éxito para resolver problemas taxonómicos en otras especies de *Potamogeton*.

Nombres vernáculos en la República Mexicana: "Piste" en Veracruz, donde se usa para cubrir el pescado.

Hábitat: aguas dulces a salinas; en charcas, canales de irrigación, lagos, ríos de corriente fuerte a ausente. Tolerancia contaminación del agua. Desde el nivel del mar hasta 2000 msnm.

Distribución mundial: De Norteamérica a Centroamérica, Antillas y Hawaii (introducida en el último lugar).

Distribución conocida en México: Aguascalientes, Baja California, Baja California Sur, Colima, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Sonora, Tabasco, Veracruz y Zacatecas (Fig. 3).

Ejemplares representativos: Aguascalientes: 9.5 km de San José de Gracia, *González G. 122* (MEXU); 11 km W de Aguascalientes, *González G. 116* (MEXU); Río a 11.5 km de San José de Gracia, *González G. 128* (MEXU). Baja California: Laguna La Encantada, *Wiggins & Demaree 4906* (POM); Rancho San Jacin

to, *Wiggins & Demaree* 4749 (POM); entre Ensenada y Guadalupe, *Bailey* 521 (BH); Rancho La Hechicera, *Moran* 27767 (SD). Baja California Sur: Miraflores, *Jones* 24529 (POM); La Laguna, *Jones* 27855 (POM); Arroyo San Mateo, *Thomas* 7710 (RSA, SD); Playa Valencia, *Wiggins & Gillespie* 3958 (MEXU, POM); Sierra Victoria, *Carter & Ferris* 3323 (MEXU, SD); Rancho El Cajón, *Guzmán del P. Fa I* 28 (ENCB); Santiago: *Wiggins* 5662 (POM), *Bailey* 179 (BH); Región del Cabo: *Thomas* 7732, 7807 (ENCB, RSA, SD), 7862 (SD), 7930 (RSA), *Moran* 7340 (ENCB, RSA, SD). Colima: Río El Naranjo, *Romero & Mendoza* 324 (ENCB.). Chihuahua: Majalca, *LeSueur* 562 (BH, MEXU, PH); Colonia Juárez, *Jones* s.n., 1903 (POM). Distrito Federal: Xochimilco, *Bailey* 598 (BH). Durango: Ferrería, *Pérez H.* 357 (ENCB). Jalisco: Alcaparrosa, *Romero R.* 311 (ENCB); Villa Hidalgo, *González G.* 113 (MEXU); Río San Lorenzo Tesis tán, *Olaz L.* 5731 (ENCB, MEXU). Michoacán: La Minsita, *González G.* 199 (ENCB, MEXU); Lago Zirahuén, *González G.* 301 (MEXU); 3 km E de Maravatío, *Loz & Novelo* 1166 (MEXU); S. del Lago Cuitzeo, *Rzedowski* 35303 (ENCB, MEXU). Morelos: 6 km NE de Jonacatepec, *González Q.* 3627 (ENCB). Oaxaca: Valle Nacional, *González Q.* 619 (DS, ENCB); Camotlán, *Bravo* s.n. 1353 (MEXU). Puebla: San Hipólito, *Arsène* 2360 (MEXU). Sonora: Rancho Nuevo, *Mason & McNaus* 3214 (MEXU); Fronteras, *Hartman* 992 (POM). Tabasco: Río González: *Orozco & González* 35 (ENCB, MEXU), *Magaña & Orozco* 5 (ENCB, MEXU);

Laguna de la Arena, Lot, 2572 (MEXU). Veracruz: Estación Biológica "Los Tuxtlas", Cedillo 169 (MEXU); Laguna Escondida, Hernández & Vázquez 651 (MEXU); arroyo cercano a San José, B.V.A. 340 (MEXU); Salto de Eyipantla, González G. 67 (CAS, MEXU), 291, 413 (MEXU); Laguna de Sontecomapan: González G. 11 (MEXU), C.M.V.A. 471 (ENCB, MEXU). Zacatecas: Río Florido, González G. 100 (ENCB, MEXU); Presa Hornos, González G. 341 (MEXU); Río de Ríos, González G. 392 (MEXU); Río cercano a Achoquén, González G. 369 (MEXU); 1 km de Valparaíso, González G. 345 (MEXU); 6 km SE de Colonia Hidalgo, González G. 401 (MEXU).

4. *Potamogeton pusillus* L. var. *pusillus*, Sp. Pl. 1: 27. 1753. Tipo: Europa, (lectotipo designado por Dandy & Taylor (1938), ejemplar # 175.15 en LINN, microficha del lectotipo MEXU!).

P. panormitanus Biv., Nuove Piante ined. Barone Ant. Biv. Bern. publ. dal Figlio Andrea 6. 1838. Tipo: Italia, (no localizado, sinonimia según Dandy & Taylor (1938); Haynes (1974).

Spirillus pusillus (L.) Nieuwl., Amer. Midl. Nat. 3: 18. 1913, (basado en *P. pusillus* L.).

Raíces adventicias verticiladas en los nudos del rizoma, blancas a morenas, muy delgadas. Ramificación del tallo

libre, con frecuencia profusa. Rizomas escasos, cortos, con entrenudos próximos entre sí, verdes, amarillentos, morenos o blancos, 0.4 mm de diám. Turiones terminales a axilares, fusiformes, 0.7-1.5 cm de largo, 0.3-1.8 mm de ancho, frecuentes; el ápice de las hojas externas, subulado a obtuso. Tallos verde claro a verde oscuro, 0.3-1 mm de diám., generalmente cilíndricos pero pueden presentarse aplanados, suaves a ligeramente surcados. Estela de tipo oblongo con un haz de xilema central; endodermis con células de tipo "O", sin paredes engrosadas; sin haces interlagunares; haces subepidérmicos generalmente presentes; con o sin pseudohipodermis; con dos hileras compactas de células alrededor de la endodermis y 1-2(-3) hileras de lagunas. Estípulas morenas a verdes o blanquecinas, delicadas, tubulares o abiertas, 3-13 mm de largo, con (7-)12-16(-24) nervaduras finas, por lo general sin desfibrarse por la punta. Hojas 1.5-5.5 cm de largo, 0.5-2.3 mm de ancho, verde claro a verde oscuro, delicadas a gruesas, lineares, sésiles, de base atenuada, margen liso, ápice obtuso a agudo; con 3-5 nervaduras; (1-)2(-4) hileras de cámaras aéreas a cada lado de la vena central, evanescentes; venas transversas diagonales, escasas y muy delicadas. Glándulas generalmente presentes, verdes a morenas o amarillas en la base de las hojas. Pedúnculo floral filiforme a ligeramente clavado, más o me-

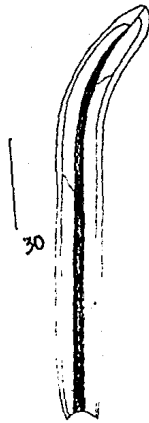
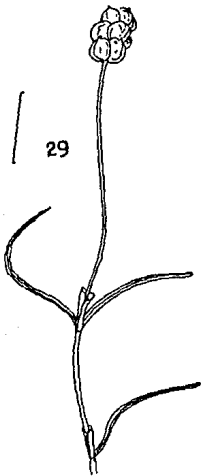
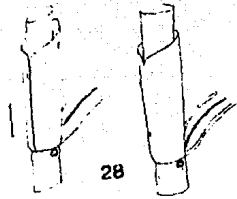
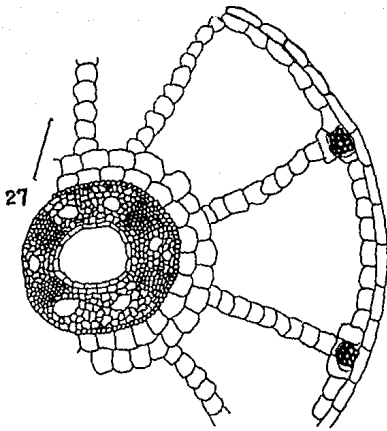
nos flexible, en ocasiones curvado, (0.7-)2-2.5(-4.5) cm de largo, 0.5-0.8 mm de diám., de igual grosor que el tallo, axilar o terminal. Espiga capitada a cilíndrica, 1.5-6 mm de largo, 1-3 mm de diám. en flor y 3.5-6 mm de diám. en fruto; 3-8 flores, 1-4 verticilos separados entre sí por 1-2 mm. Flores verdes, 1-2.5 mm de diám., tépalos 0.8-1.8 mm de largo, unguiculados, orbiculares a deltoides, generalmente persistentes; antera 0.7-0.9 mm de largo; carpelos 0.6-1.3 mm de largo. Frutos con los lados redondeados a deprimidos, pericarpo suave o rugoso, 1.5-2.1 mm de largo, 1.3-1.8 mm de ancho, 0.8-1 mm de grueso; verde a moreno; rostro submarginal o central recurvado, 0.3-0.5 mm de largo; carina dorsal y carinas laterales redondeadas e inconspicuas. Semilla curva, su ápice dirigido a la base de la misma o un poco arriba. Número cromosómico $2n=26$ (Ogden, 1966; Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Haynes, 1974; Les, 1983). Figs. 27-31.

Potamogeton pusillus es una especie muy variable, de amplia distribución en el hemisferio norte. Fernald (1932) había sugerido la existencia de 6 variedades de *P. pusillus* en Norteamérica ninguna de las cuales llegaba hasta México. También mencionó la existencia de una especie muy semejante con distribución en Canadá, Estados Unidos de América y México a la que se refirió como *P. panormitanus*. La exis

Figs. 27-31. *Potamogeton pusillus* L. var. *pusillus*.

27. Sección transversal de entrenudo (escala 0.1 mm).

28. Estípula abierta (izquierda) y tubular (derecha); en ambos dibujos aparecen glándulas pero estas pueden estar ausente (escala 1 mm). 29. Hábito; el pedúnculo floral es largo y flexible (escala 1 cm.). 30. Hoja; las nervaduras transversas son escasas y delicadas (escala 1 cm.) 31. Frutos con carinas redondeadas; la semilla curva en la sección del fruto (escala 1 mm).



Potamogeton pusillus L. var. *pusillus*

tencia de *P. panormitanus* como una especie diferente de *P. pusillus* fue defendida también por Hagstroem (1916) antes que Fernald (1932). Sin embargo, ninguno de estos autores había consultado el ejemplar tipo de *P. panormitanus*. La sinonimia de *P. panormitanus* bajo *P. pusillus* quedó finalmente establecida por Dandy y Taylor (1938) quienes tuvieron la oportunidad de revisar los ejemplares tipo de *P. pusillus* y *P. panormitanus* depositados en herbarios europeos.

Según Haynes (1974), *P. pusillus* está representado en Norteamérica por 3 variedades: *P. pusillus* var. *pusillus* (= *P. panormitanus*) se extiende de Canadá a Guatemala, *P. pusillus* var. *tenuissimus* se distribuye sólo en Canadá y Estados Unidos de América y *P. pusillus* var. *gemmae* es endémica al sureste de Canadá y Noreste de Estados Unidos de América. Por mi parte, he encontrado que *P. pusillus* presenta en México ciertas variaciones en relación a su grado de desarrollo, color, cámaras aéreas, longitud en el pedúnculo floral y anatomía del tallo, pero todas ellas quedan dentro de la variación descrita por Haynes (1974) para *P. pusillus* var. *pusillus*.

Con base en la información conocida de los números cromosómicos, Les (1983) ha discutido recientemente la validez de

la subsección *Pusilli* como un grupo natural ya que como él mismo indica (Les, 1983) algunas especies tienen números cromosómicos base $x=7$ y $x=13$. De las especies mexicanas de la subsección *Pusilli*, *P. foliosus* tiene 28 cromosomas y por lo tanto es $x=7$; *P. pusillus* 26 y corresponde con un número cromosómico base $x=13$. El reordenamiento de las subsecciones, en caso necesario, debe esperar a un mayor entendimiento en el manejo de los números cromosómicos y otros caracteres en el género, en especial en lo que se refiere a las especies que habitan el hemisferio sur.

Hábitat: aguas dulces a ligeramente salinas; lagos, charcas y ríos de corriente moderada. De 1000 a 2800 msnm.

Distribución mundial: Circumboreal con cierta penetración en los trópicos (Haynes & Wentz, 1975).

Distribución conocida en México: Aguascalientes, Baja California, Chiapas, Distrito Federal, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Puebla, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas.

Fig. 4.

Ejemplares representativos: Aguascalientes: 11 km W de Aguascalientes, González G. 114, 115 (MEXU). Baja California: Río La Grulla, Moran & Thorne 14446 (ENCB); Río San Rafael, Moran 29408 (SD); Santo Domingo, Moran 26334 (SD); Chiapas:

S de San Cristobal, *Alexander* 1192 (MEXU). Distrito Federal: Tulyehualco, *Rzedowski* 26260 (CAS, ENCB, MEXU). Hidalgo: Uxdejhé, *Hernández M.* 4641 (ENCB, MEXU); Presa Endhó, *Rzedowski* 24223 (CAS, ENCB); Estanzuela, *Rzedowski* 28976 (ENCB); Lago Atezca: *González G.* 139 (MEXU), *Moore* 3470 (BH). Jalisco: Atenquique, *Romero & Mendoza* 318 (ENCB). México: Lagunas de Zempoala: *Moore* 34, 3435 (BH), *Fassett* 28445 (ENCB, MEXU), *Arévalo*, s.n., 1963 (FCME), *Compto.*, s.n. 1961 (FCME), *Ulloa*, s.n., 1965 (MEXU), *Gallegos & González* 2 (MEXU), *González G.* 16 (MEXU); Río Lerma: *Fassett* 28477 (ENCB), *Ogden & Gilly* 5156 (MEXU); Santiago Tilapa: *González Q.* 1120 (CAS, ENCB, MEXU), *Cruz & Aguilar Fa I* 192 (ENCB, SLPM); Huehuetoca, *Matuda* 23535 (MEXU); San Bartolo Xilotepec, *Matuda* 29143 (MEXU); Llanos de Salazar, *Medellín & Rzedowski*, s.n., 1967 (ENCB); cerca de Tepetzotlán, *Rzedowski* 20316 (ENCB, MEXU), 32874 (ENCB); Alrededores de Cuautitlán, *Rzedowski* 30485, 29075, 32876, 30480 (ENCB); Zumpango, *Rzedowski* 22400 (ENCB). Michoacán: Coalcomán, *Hinton* 13597 (ENCB); W de Morelia, *Arsène* 3024 (MEXU). Puebla: Río Necaxa, *Sharp* 45373 (MEXU, TENN). San Luis Potosí: Presa San José: *Rzedowski* 502 (MEXU), 8502 (ENCB, SLPM), *Gómez-Lorence* 135 (SLPM), *Delgadillo* 296 (CAS, MEXU); Villa de Reyes, *Rzedowski* 8518 (ENCB); Santa María del Río, *Rzedowski* 8567 (ENCB). Tamaulipas: San Carlos, *Bartlett* 10397 (DS, ENCB, MEXU). Zacatecas: Río cercano a Achoquén, *González G.* 363 (MEXU).

5. *Potamogeton diversifolius* Raf., Med. Repos. Hex. 2(5): 354. 1808. (Basinomio *P. hybridus* Michx., Fl. Bor. 1: 101. 1803. No en Petag., Inst. Bot. 2: 289. 1887, ni Thuill. Fl. Par. 2: 86. 1790).
 Tipo: Estados Unidos de América, Carolina del Norte, "in aquis stagnantibus Carolinae", Michaux (holotipo P, sinonimia con base en Fernald (1932); Rezniceck & Bobbette (1976).
- P. diversifolius* var. *multidenticulatus* Morong, Mem. Torrey Bot. Club 3(2): 48. 1893. Tipo: Estados Unidos de América, Delaware, "Rehoboth City", G.F. Parker, s.n., 1878 (holotipo NY!).
- P. conjugens* Hagstr., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 55: 138. Fig. 60, A-C; 61, E. 1916.
 Tipo: (sintipos: México, San Luis Potosí, Schaffner 79; Estados Unidos de América, Pensilvania, Small 90, no vistos, sinonimia con base en la descripción e iconografía).
- P. capillaceus* Poir., Encyc. Meth. Bot. Supp. 4: 535. 1916. Tipo: Estados Unidos de América, Carolina del Norte, "Carolinae Septentrionale", M. Delisle (holotipo FI, sinonimia con base en Klekowski & Beal (1965); Rezniceck & Bobbette (1976).
- P. capillaceus* var. *atripes* Fern., Rhodora 39: 380. 1937. Tipo: Estados Unidos de América, Virginia,

"Jones Hole Swamp, Coddysore, Sussex Co."

Fernald & Long 5976 (holotipo GH!, isotipos NY!, MO!).

Raíces adventicias verticiladas en los nudos del rizoma, blanca a morenas. Ramificación del tallo profusa. Rizomas reptantes y ramificados. Tallos verdes, crasos, cilíndricos a aplanados, 0.6-0.8 mm de diám. Estela de tipo oblongo con un haz de xilema central; endodermis formada por células de tipo "O", sin paredes engrosadas; sin haces interlagunares; con o sin haces subepidérmicos; con o sin pseudohipodermis; endodermis rodeada por 1-2 capas de células y 2-4 hileras de lagunas. Estípulas de las hojas sumergidas, hialinas, delicadas, de ápice agudo, envolventes, 3-5 mm de largo, adnadas a la base de la hoja hasta la mitad o menos de su longitud; con 6-13 nervaduras delicadas; la parte libre decayendo con frecuencia. Estípulas de las hojas flotantes, verdes, triangulares, envolventes, 0.6-3 cm de largo, libres, fibrosas y persistentes. Hojas sumergidas reducidas a filodios, 1.5-2.5 cm de largo, 0.5-0.8 mm de ancho, verde claro; delicadas, lineares, sésiles, base adnada a la estípula, margen liso, ápice agudo a obtuso; con 1-3 nervaduras, con 1-4 hileras de cámaras aéreas a cada lado de la vena central, muy conspicuas; sin

venas transversales. Hojas flotantes 1.7-2.7 cm de largo, 7-11 mm de ancho, de color verde grisáceo, coriáceas, subopuestas, elípticas, base cuneada a redondeada; pecíolo 0.9-2.5 cm de largo, 0.5-0.9 mm de ancho; margen liso, ápice redondeado; con 7-9 (-15) nervaduras. A veces, con hojas intermedias de \pm 1.7 cm de largo, \pm 0.8 mm de ancho, linear-lanceoladas, base atenuada; pecíolo \pm 1.2 cm de largo, \pm 0.4 mm de ancho; margen liso, ápice agudo; con 3 nervaduras, con cámaras aéreas. Pedúnculo floral de las hojas sumergidas claviforme, generalmente axilar y recurvado, 1-4.1 mm de largo, 0.4-0.5 mm de diám. más delgado que el tallo. Pedúnculo floral de las hojas flotantes, erecto o arqueado, generalmente terminal, 3-15 mm de largo, 0.5-1 mm de diám., del mismo grosor que el tallo. Espigas de las hojas sumergidas capitadas, globosas, 2.5-5 mm de largo, 3-4 mm de diám.; 2-4 flores en 1-2 verticilos separados entre sí por \pm 0.5 mm. Espigas de las hojas flotantes cilíndricas, compactas, \pm 4.7 cm de largo, 3-4 mm de diám.; 7-16 flores en 3-8 verticilos separados entre sí \pm 0.7 mm. Flores verdes, \pm 1.5 mm de diám.; tépalos suborbiculares a rómbicos, 0.7-1 mm de largo. Fruto aplanado, 1.4-1.7 mm de largo, 1-1.6 mm de ancho, 0.3-0.7 mm de grueso, verde-amarillento; rostro en forma de un diente marginal, obsoleto; carina dorsal alada, con 4-6 dientes; carinas laterales agudas o muricadas con dientes pequeños. Se

milla espiralada, presente más de una revolución. Figs. 31-38.

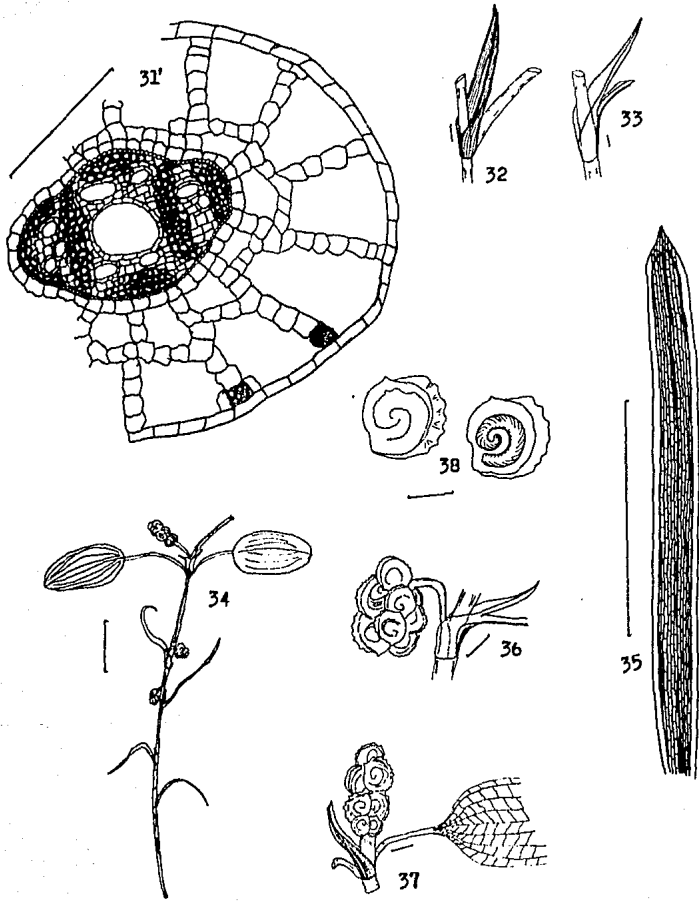
Esta especie es fácil de reconocer porque tiene dimorfismo en las estípulas, hojas, pedúnculos florales y espigas y por sus frutos aplanados con la semilla espiralada. Los frutos, por otro lado, tienen las tres carinas muy desarrolladas y dentadas, onduladas o mucronadas.

Morong (1893) describió dos variedades de *Potamogeton diversifolius*: la var. *multidenticulatus* con fruto con muchos dientes y hojas sumergidas robustas y la var. *trichophyllus* de hojas delgadas y sin hojas flotantes. Como ejemplares representativos de la última variedad Morong (1983) menciona los de Schaffner 534 y Parry & Palmer 856 del estado de San Luis Potosí. Sin embargo, los duplicados que he revisado de Schaffner 534 sí tienen hojas flotantes y pueden presentar hojas sumergidas delgadas o robustas. Es posible que Morong (1893) haya revisado ejemplares sin hojas flotantes, pero la ausencia de estas hojas no es usual en el grupo. La var. *trichophyllus*, por lo tanto, no se puede reconocer para México.

La separación de *P. diversifolius* y *P. capillaceus* propuesta por Fernald (1932) no se justifica a la luz del análisis

Fig. 31'-38. *Potamogeton diversifolius* Raf.

31'. Sección transversal de entrenudo, las células engrosadas de la médula corresponden a conjuntos esclerenquimatosos (escala 0.2 mm). 32. Estípula de la hoja flotante; libre (escala 1 mm). 33. Estípula de la hoja sumergida; adnada por lo menos hasta la mitad de su longitud (escala 0.5 mm). 34. Hábito; se muestra el dimorfismo de las hojas, pedúnculos florales y espigas (escala 1 cm). 35. Hoja sumergida, reducido a un filodio; se aprecia la gran cantidad de cámaras aéreas que presenta (escala 1 cm). 36. Pedúnculo floral y espiga de las hojas sumergidas; el pedúnculo floral es más delgado que el tallo y la espiga globosa (escala 1 mm). 37. Pedúnculo floral y espiga de las hojas flotantes; el pedúnculo floral tan grueso como el tallo y la espiga cilíndrica (escala 1 mm). 38. Fruto con la carina dorsal dentada y las laterales muricadas; en el corte, la semilla espiralada (escala 1 mm).



Potamogeton diversifolius Raf.

de un estudio realizado por Klekowski y Beal (1965). Para Reznicek y Bobbette (1976), *P. bicupulatus* debe mantenerse como una entidad taxonómica separada de *P. diversifolius* por presentar una forma delgada y alargada y por estar limitada geográficamente a los 40-45° Lat. N. Esta especie (*P. bicupulatus*), sin embargo, no difiere en caracteres de fruto con respecto a *P. diversifolius* y considero que debería estudiarse mediante técnicas genecológicas para confirmar su situación como una entidad específica separada.

Los ejemplares revisados de *P. diversifolius* para México suelen presentar variaciones en el grosor de sus hojas ya sea en duplicados de una misma recolecta o en diferentes recolectas en una misma localidad (cf. ejemplares citados en este trabajo).

Hábitat: Pozas, charcas y arroyos. De 2000 a 2500 msnm.

Distribución mundial: Norteamérica.

Distribución conocida en México: Aguascalientes, Jalisco, Nayarit y San Luis Potosf. Fig. 7.

Ejemplares estudiados: Aguascalientes: 2 km E de La Congoja, Rzedowski & McVaugh 879 (ENCB, RSA). Jalisco: Zapotlanejo, Romero 286 (ENCB). Nayarit: Límite E de Jalisco, McVaugh

17066 (ENCB). San Luis Potosí: cerca de Moreales: *Schaffner*
236 (PH, RSA) 436 (CAS), 534 (MEXU).

6. *Potamogeton nodosus* Poir. in Lamarck, Enc. Meth. Bot.
Suppl. 4: 535. 1816. Tipo: España, "Canary
Islands", *Broussonet* (holotipo P).

P. fluitans Roth, Tent. Fl. Germ. 1:72. 1788.
Tipo: (sólo se conoce la localidad tipo) Repú-
blica Democrática Alemana, Baja Sajonia "in
fossis profundis lente fluentibus et in Hunte
Fluvio, Ducatus Oldenburgensis" (rechazado como
nombre confuso (Hagstroem, 1916).

P. occidentalis Sieb. ex Cham. & Schlecht., *Linnaea*
2: 224. Tab. VI, Fig. 24. 1827. Tipo: Antillas
Menores, "Martinique", *Sieber* (holotipo G, sin
onimia con base en Hagstroem (1916); Ogden (1943).

P. americanus Cham. & Schlecht., *Linnaea* 2: 226. Tab.
VI, Fig. 26. (nombre superfluo de *P. fluitans*
Pursh, Fl. Am. Sept. 120. 1814) Tipo: Estados
Unidos de América, América Septentrional,
Berolini s.n., 1797 (sinonimia con base en
Hagstroem (1916); Ogden (1943).

P. natans var. *mexicana* Mart. & Gal., Bull. Acad.
Roy. Sci. Bruxelles 1: 121. 1843. Tipo: México,
Veracruz, *Galeotti* 5600 (holotipo BR, fotogra-

ffa del holotipo MEXU!).

- P. lonchites* Tuckerm., Am. J. Sci. Arts 2(7): 350. 1849. Tipo: Estados Unidos de América, Nueva York, Tuckerman (holotipo no localizado, la sinonimia con base en Ogden (1943).
- P. mexicanus* Benn., J. Bot. 25: 289. 1887. Tipo: México, "Valley of Myrica" (tal vez sea Valle de México) Schmitz (holotipo BM, no visto, la sinonimia con base en Ogden (1943).
- P. lonchites* var. *novaeborascensis* Morong, Mem. Torrey Bot. Club 3(3): 20. 1893. (basado en *P. lonchites* Tuckerm.).
- P. americanus* var. *novaeborascensis* (Morong) Benn. J. Bot. 31: 297. 1893. (basado en *P. lonchites* var. *novaeborascensis* Morong).
- Spirillus lonchites* (Tuckerm.) Nieuwl., Amer. Midl. Nat. 3: 16. 1913. (basado en *P. lonchites* Tuckerm.).
- P. rotundatus* Hagstr., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 55: 153. 1916. Tipo: Estados Unidos de América, "New México", Fendler s.n. 1847 (holo tipo S, posible isotipo MO!, sinonimia con base en Ogden, 1943).

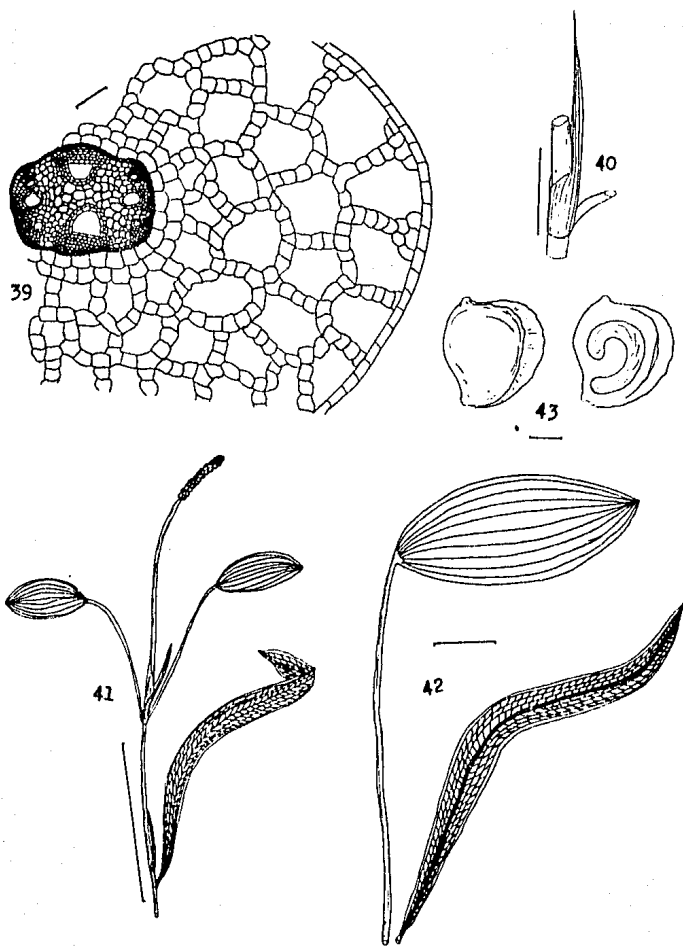
Rafces adventicias verticiladas en los nudos del rizoma o en el tallo a la altura de las hojas flotantes, blancas a morenas, de largo variable. Ramificación del tallo generalmente ausente. Rizomas blancos a morenos con manchas rojas, 1-3.1 mm de diám. Tallos verdes con manchas oscuras, crasos, aplanados al prensarse, 1-3.4 mm de diám. Estela de tipo triotipo; endodermis formada por células de tipo "O", con paredes muy engrosadas; sin haces interlagunares ni subepidérmicos; pseudohipodermis ausente; generalmente con dos capas de células por fuera de la endodermis y 4-5(-7) hileras de lagunas. Estípulas de las hojas sumergidas morenas, delicadas, libres, agudas a obtusas, 2-4.5 cm de largo, con 21-44 nervaduras fuertes y pronto caedizas. Estípulas de las hojas sumergidas, 2-7(-10) cm de largo, con (9-)30-33(-48) nervaduras, con carinas conspicuas y persistentes. Hojas sumergidas 9-17 cm de largo, 0.8-2 cm de ancho, verde claro a verde brillante, membranosas, alternas, linear-lanceoladas a lanceolado-elípticas; base atenuada hacia el pecíolo, este de 1-10 cm de largo, 1-2.5 mm de ancho; margen con denticillos fugaces, ápice agudo; con 7-17 nervaduras, 2(-5) hileras de cámaras aéreas a cada lado de la vena central, evanescentes; venas transversas diagonales frecuentes dando a la hoja un aspecto arrugado. Hojas flotantes, 4.5-12.5 cm de largo, 1.3-4 cm de ancho, verde opaco, coriáceas, subopuestas, elípticas a lenticula-

res; base cuneada a redondeada; pecfolo (1.5-)14(-20) cm de largo, 1-3 mm de ancho; margen liso, ápice agudo a redondeado, a veces mucronado; con 7-21 nervaduras. Pedúnculo floral erecto, terminal, 2.5-15 cm de largo, 1.5-3 mm de diám., más grueso que el tallo. Espiga cilíndrica compacta a cilíndrica floja, 1.3-5 cm de largo en flor y hasta 10 mm de diám. en fruto; 17-30 flores en 9-15 verticilos separados entre sí 1-3 mm. Flores verdes a morenas, 2-4 mm de diám.; tépalos orbiculares a elípticos, 1-1.5 mm de largo; carpelos 1-1.5 mm de largo. Frutos grandes, 2.5-3.7 mm de largo, 2-3 mm de ancho, 1-2 mm de grueso, morenos a rojizos; rostro facial, corto, 0.2-0.8 mm de largo; carina dorsal muy desarrollada formando un ala; carinas laterales generalmente muricadas con 2-6 dientecillos. Semilla curva, con el ápice apuntando un poco arriba de su base. Número cromosómico $2n=52$ (Les, 1983). Figs. 39-43.

Potamogeton nodosus es una especie muy robusta que se reconoce por sus abundantes hojas flotantes. Puede presentar formas terrestres cuando baja el nivel del agua. Las hojas sumergidas decaen muy rápidamente y suelen faltar en los ejemplares de herbario. En estado estéril puede confundirse con *P. illinoensis* cuando esta última tiene hojas flotantes o las hojas sumergidas son delgadas (Fig. 52). También puede confundirse con ejemplares estériles de *P. na-*

Fig. 39-43. *Potamogeton nodosus* Poir.

39. Sección transversal de entrenudo; con amplio sistema lagunar y endodermis formada por células de tipo "O" (escala 0.1 mm). 40. Estípula. Las estípulas de las hojas su mergidas y flotantes son muy semejantes (escala 1 cm). 41. Hábito. Las hojas sumergidas generalmente ausentes; espiga cilíndrica (escala 10 cm). 42. Hoja flotante (izquierda) y hoja sumergida (derecha) (escala 1 cm.). 43. Fruto. La carina dorsal alada y las laterales muricadas; semilla curva en la sección del fruto (escala 1 mm).



Potamogeton nodosus Poir.

tans cuando la última no tiene cordada la base de las hojas flotantes (Fig. 47). *P. nodosus* hibridiza con algunas especies, entre ellas con *P. illinoensis* (Fernald, 1970) y puede esperarse la presencia de tales híbridos en este país (véase discusión bajo *P. illinoensis*).

El nombre de *Potamogeton fluitans* Roth es más antiguo que el de *P. nodosus* Poir. Sin embargo, el primero de ellos fue descartado como "nomen confusum" por Hagstroem (1916) con base en que no existe un holotipo para *P. fluitans*, pero sí una localidad tipo, "Hunte fluvio". En ella viven dos entidades taxonómicas: la que se describe actualmente como *P. nodosus* y un híbrido de *P. lucens* x *P. natans*. La descripción de Roth (1788) no menciona frutos y no se puede saber si tal autor se refirió al híbrido o al actual *P. nodosus*. Por otro lado, la descripción original se puede aplicar de igual manera a ambas entidades.

El nombre de *P. nodosus* es el más antiguo válidamente publicado que puede aplicarse con confianza a los ejemplares de América (Hagstroem, 1916; Ogden, 1943).

Debido a su variabilidad, Chamisso y Schlechtendal (1827) separaron a *P. americanus* y *P. occidentalis* por diferencias en longitud de las hojas y diferentes áreas de distribución en Norteamérica. Este fenómeno se ha repetido en la historia del

género cuando los autores se basaron en caracteres vegetativos para distinguir a las especies (ver discusiones bajo *P. foliosus*, *P. pusillus* y *P. diversifolius*). Por otro lado, algunos taxa han sido descritos con base en ejemplares con frutos inmaduros; tal es el caso de *P. mexicanus*, *P. rotundatus* y *P. lonchites* (Ogden, 1943). Finalmente, el estudio de una excelente fotografía del holotipo de *P. natans* var. *mexicana* enviada por el Herbario de Bruselas, permitió asegurar que esa planta puede considerarse como un típico ejemplar de *P. nodosus* en la República Mexicana.

La variabilidad en el follaje de *Potamogeton nodosus* fue estudiada por Arber (1920) y Sculthorpe (1967), quienes encontraron que la naturaleza de las corrientes y los nutrientes en el agua llevaban a la producción de hojas de formas variables o a la producción de un cierto tipo de hojas sobre otro. Durante la realización de este trabajo se encontraron formas terrestres con hojas flotantes únicamente. Estas son erectas y no flácidas, como corresponde a las hojas que flotan en el agua. Por otro lado, se observó una gran diferencia entre frutos jóvenes y maduros. En los primeros las carinas aparecen poco desarrolladas y se parecen, en ocasiones, a los frutos jóvenes de otras especies de *Potamogeton* (cf. Reiche s.n., 1913, Pringle 1390, Boege 2511, Reveal & Atwood 3351 (MEXU).

Nombres vernáculos en la República Mexicana: "sargazo" (Chis.) y "laurelillo" (Méx.). Se utiliza como forraje en el Lago de Zumpango.

Hábitat: arroyos, charcas, lagos y zonas pantanosas. Aguas dulces a salinas (Haslam, 1978). Desde el nivel del mar hasta 2500 msnm.

Distribución mundial: De Norteamérica a Sudamérica, Antillas, Eurasia y Africa.

Distribución conocida en México: Baja California, Campeche, Colima, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas. Fig. 5.

Ejemplares representativos: Baja California: Rancho El Potrero, *Moran 16347* (ENCB). Campeche: Palizada, *Matuda 3876* (MEXU). Colima: Isla Socorro, *Moran 5874* (BH, CAS, DS, MEXU, RSA). Chiapas: Comitán de Domínguez: *González G. 283* (DS, MEXU), *Breedlove 33388* (DS); Ocuilzapotlan a Tamulté de las Sabanas, *Rovirosa 667* (MEXU), (PH). Chihuahua: La Junta, *Pennell 18752* (PH); Ciudad Guerrero: *McGill et al.*, (ENCB), *Pringle 1390* (MEXU, PH); Arroyo Galeana, *Knobloch 384* (MSC),

386 (ENCB, MSC); Colonia Juárez, Jones s.n., 1903 (POM); S de Las Delicias, Correll & Johnston 20271 (CAS); Majalca, LeSueur 563 (BH, CAS, MEXU, PH). Coahuila: Rancho Encampanda, Stewart 196 (MEXU). Distrito Federal: Tacubaya: Bourgeau 901 (K), Schaffner s.n., 1854 (K). Durango: El Salto, Pennell 18277 (PH); Durango: Maysilles 7732, 8466 (MEXU), Pérez H. 360 (ENCB). Hidalgo: Lago de Apam, Moore 3455, 4749 (BH, MEXU); Jacala, Fisher 37174 (ENCB); Agua Fria, Fassett 28417 (ENCB, MEXU). Jalisco: Lagos de Moreno: Guzmán et al. 972 (MEXU), McVaugh 13247 (MEXU). México: Tenayuca, Reiche s.n., 1913 (MEXU); Huehuetoca a Jorobas, Romero & Rojas 1657 (MEXU); Presa de Cuevecillas, Carrillo 12 (ENCB); Lago de Zumpango: Anguas 211 (ENCB), Rzedowski 3288 (ENCB). Michoacán: Lago de Pátzcuaro, Altamirano 327 (MEXU). Nayarit: Arroyo Santa Rosa, Breedlove 44535 (CAS). Nuevo León: Cañón La Boca, Moreno 12195 (UNL). Puebla: Tepoxóchitl, Hno. Antonio s.n., 1910 (MEXU); Totinahuacán, Arsène 1829 (MEXU); Cerro El Pinar, Alexander & Hernández 2230 (MEXU); Rancho San Bartolo, Boege 2511 (MEXU). San Luis Potosí: Villa de Reyes, Rzedowski 8515 (ENCB); Cerca de Morales, Schaffner 533 (MEXU). Tabasco: Laguna de Arena; Lot 2566 (ENCB, MEXU); Río González: Orozco & González 33 (CAS, ENCB, MEXU), Magaña & Orozco 7 (ENCB, MEXU); Laguna Santa Anita, Páramo y Lechuga 8

(ENCB). Tamaulipas: Rancho Cortadera, *Marroquín* 418 (UNL).
 Veracruz: Ursulo Galván, *Ventura* 3400 (DS, ENCB, RSA). Za-
 catecas: Concepción del Oro, *Reveal & Atwood* 3351 (MEXU,
 MSC).

7. *Potamogeton natans* L., Sp. Pl. 1: 126. 1753. Tipo:
 Europa, (lectotipo designado por Haynes (1986),
 se trata de un ejemplar del Herbario Clifford
 en BM, no menciona colector, número, ni fecha).
Spirillus natans (L.) Nieuwl., Amer. Midl. Nat.
 3: 16. 1913.

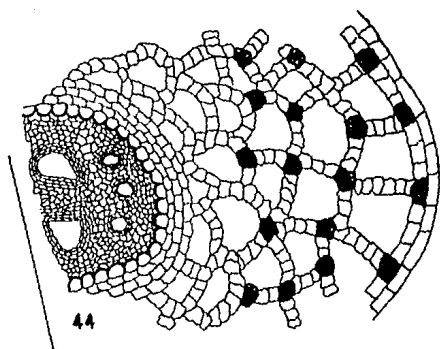
Rafces adventicias verticiladas en los nudos del rizoma,
 blancas a morenas. Ramificación escasa a ausente. Rizomas
 blancos a morenos con manchas rojas 1-2 mm de diám. Tallos
 verdes con manchas oscuras 1.3-2 mm de diám. Estela de tipo
 triotipo; endodermis formada por células de tipo "U"; con
 haces interlagunares y subepidérmicos; pseudohipodermis de
 1 capa de células; con 1-3 capas por fuera de la endodermis
 y \pm 4 hileras de lagunas. Estípulas de las hojas sumergidas
 blanquecinas, fibrosas, tubulares, libres, 7-14 cm de largo,
 con \pm 20 nervaduras, carinas conspicuas, persistentes. Estí-
 pulas de las hojas flotantes persistentes, triangulares,
 5-15 cm de largo, con \pm 50 nervaduras, carinas conspicuas,

persistentes, semejantes a las anteriores pero más anchas. Hojas sumergidas, \pm 15 cm de largo, \pm 2 mm de ancho, crasas, reducidas a filodios, no se aprecia la transición de pecíolo a lámina, generalmente ausentes. Hojas flotantes 4-8 cm de largo, 3-4.5 cm de ancho, verde grisáceo, coriáceas, subopuestas, ovadas; base cordada a redondeada, a veces atenuada; pecíolo 8-24 cm de largo, 1-2 mm de ancho; margen liso, ápice redondeado a mucronado, con 24-33 nervaduras. Pedúnculo floral erecto, terminal o axilar, 6-7 cm de largo, 2-3 mm de diám., de igual o de mayor diámetro que el tallo. Espiga cilíndrica, compacta, 4-5 cm de largo, 0.9-10 mm de diám. en fruto; 16-28 flores en 8-14 verticilos separados entre sí 1-3 mm. Flores verdes, \pm 3 mm de diám.; tépalos reniformes a orbiculares, 1-2 mm de largo; anteras \pm 1 mm de largo. Frutos obovoides, 3-5 mm de largo, 2-3 mm de ancho, \pm 1.5 mm de grueso, verde amarillento a anaranjado; rostro corto y ancho en la base, \pm 0.5 mm de largo; carina dorsal redondeada, las laterales obsoletas; el pericarpo rugoso. Semilla curva, con el ápice apuntando a su base. Número cromosómico $2n=52$ (Goldblatt, 1981; Les, 1983). Figs. 44-48.

Potamogeton natans se caracteriza por tener las hojas sumergidas reducidas a filodios -las cuales decaen muy rápidamente- y hojas flotantes que con frecuencia tienen la base cor

Fig. 44-48. *Potamogeton natans* L.

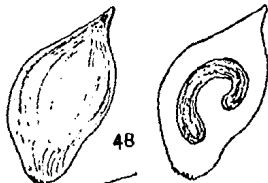
44. Sección de entrenudo; estela de tipo triotipo (escala 0.5 mm). 45. Estípula de la hoja flotante (escala 1 cm). 46. Hábito. Las estípulas de las hojas se forzaron para que se puedan ver, estas son tubulares y abrazan el tallo (escala 10 cm). 47. Hojas. La hoja flotante con la base cordada, la sumergida, reducida a filodio (escala 1 cm). 48. Fruto. La carina dorsal redondeada, las laterales obsoletas, el rostro corto con la base ancha (escala 1 mm).



44



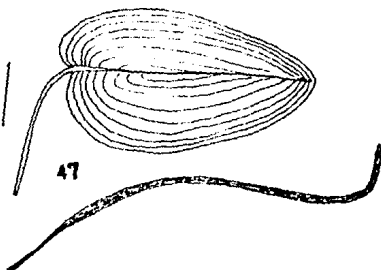
45



48



46



47

Potamogeton natans L.

dada. Cuando las hojas flotantes no presentan la base de esta forma se puede confundir con *P. nodosus*, si es que no existen hojas sumergidas. En estos casos, un corte de tallo a nivel de entrenudo puede servir para identificar a las especies ya que en *P. natans* la endodermis esta formada por células de tipo "U" y presenta haces interlagunas y subepidérmicos.

Potamogeton natans tiene distribución circumboreal y en Norteamérica parece encontrar su límite meridional al norte de México en el estado de Baja California, de donde se le conoce por dos recolecciones (*Wiggins 11268* y *Moran & Thorne 14439*). Al igual que otras especies de *Potamogeton* su follaje varía de acuerdo con condiciones ecológicas.

Hábitat: Arroyos y lagos de aguas someras y claras. De 500 a 2000 msnm.

Distribución mundial: Norteamérica y Eurasia.

Distribución conocida en México: Baja California. Fig. 7.

Ejemplares estudiados: Baja California: Laguna Henson, *Wiggins 11268* (DS); Arroyo La Grulla, *Moran & Thorne 14439* (MEXU, SD).

8. *Potamogeton illinoensis* Morong, Bot. Gaz. 5: 50.
1880. Tipo: Estados Unidos de América, Illinois,
"Mississippi River Bottoms, near Oquawka", *Patten*
son s.n., 1873 (lectotipo NY!).
- P. lucens* var. *connecticutensis* Robb. in Gray, Man.
Bot. ed. 5: 488. 1867. Tipo: Estados Unidos
de América, Connecticut, "Saltonsatall's Pond,
East Heaven", *Robbins* s.n., 1845 (holotipo G,
sinonimia con base en Ogden (1943).
- P. lucens* var. *floridanus* Benn. in Engler & Prantl,
Pflanzenr. 4(11): 79, 161. 1907. Tipo: Estados
Unidos de América, Florida; "Everglados, Miami",
Small & Carter 1118 (holotipo F, isotipos NY!,
US).

Raíces adventicias verticiladas en los nudos del rizoma,
blancas a morenas. Ramificación escasa a ausente. Rizomas
blancos a morenos con manchas rojas, 1.7-2 mm de diám.
Turiones 2-3 cm de largo con estípulas 1.5-2 cm de largo
y hojas 6-6.5 cm de largo, generalmente ausentes en el ma
terial de México. Tallos verdes con manchas oscuras, 1-3.5
mm de diám. Estela de tipo triotipo o bien oblongo con un
haz de xilema central; endodermis formada por células de
tipo "U", con paredes muy engrosadas; haces interlagunares
en el último ciclo o en la segunda o tercera hilera de la-

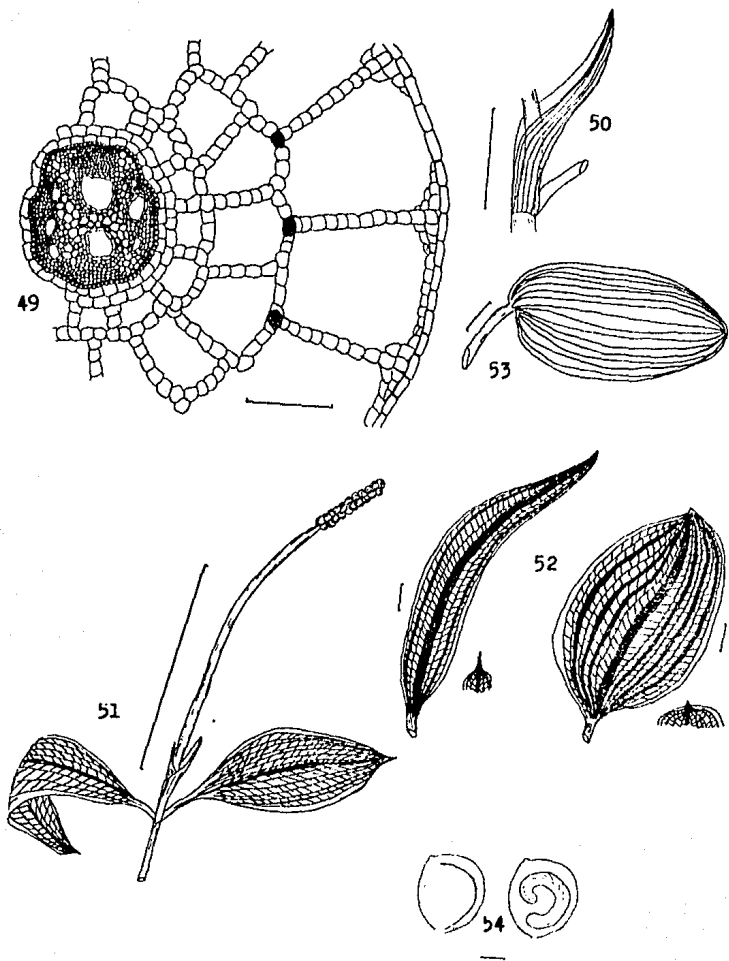
gunas, dependiendo del número de estas en el tallo; generalmente sin haces subepidérmicos; pseudohipodermis generalmente presente; con dos capas de células por fuera de la endodermis y 4(-6) hileras de lagunas. Estípulas de las hojas sumergidas verdes a morenas, membranosas, libres, obtusas, 1-7 cm de largo con 11-33 nervaduras delicadas, carinas conspicuas, estípulas persistentes. Estípulas de las hojas flotantes semejantes a las anteriores, un poco más largas, frecuentemente ausentes. Hojas sumergidas 4-21 cm de largo, 0.7-5 cm de ancho, verde brillante, membranosas, delicadas, alternas a subopuestas cuando son terminales, linear-lanceoladas, elípticas, orbiculares o arqueadas; base sésil o atenuada hacia el pecíolo \pm 0.3 cm de largo, 1-2 mm de ancho; margen con denticillos fugaces, ápice agudo a obtuso, mucronado; con 7-9 nervaduras, la vena media y algunas venas laterales muy conspicuas; 4-6 hileras de cámaras aéreas a cada lado de la vena central y 1-2 hileras a cada lado de las venas laterales conspicuas, evanescentes; venas transversas diagonales muy frecuentes que confieren a la hoja una textura peculiar, como si estuviera arrugada. Hojas flotantes 6-7.5 cm de largo, 2.5-3.5 cm de ancho, verde opaco, coriáceas, subopuestas, frecuentemente ausentes, elípticas, ovado-elípticas u oblongas; base cuneada o redondeada; pecíolo 2-9 cm de largo, \pm 1.5 mm de ancho; margen liso, ápice obtuso, mucronado; con 13-15(-29)

nervaduras. Pedúnculo floral erecto, terminal o axilar, 2-13 cm de largo, 1.5-4.5 mm de diám., igual o mayor diámetro que el tallo. Espiga cilíndrica, compacta, 1-4.5 cm de largo, 3.7-7 mm de diám. en flor, 6-10 mm de diám. en fruto; 12-30 flores en 6-15 verticilos separados entre sí 1-3(-5) mm. Flores verdes 2.5-4 mm de diám.; tépalos orbitales a ovales 1-2 mm de largo; anteras \pm 1 mm de largo; carpelos 0.9-1.5 mm de largo. Frutos grandes, 3-3.1 mm de largo, 2.3-3 mm de ancho, 1.3-2 mm de grueso, verde opaco a morenos; rostro facial, corto 0.4-0.6 mm de largo; carina dorsal y laterales agudas y conspicuas. Semilla curva, su ápice apuntando a la mitad del lado opuesto. Número cromosómico $2n=104$ (Ogden, 1966; Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Les, 1983; Goldblatt, 1984). Figs. 49-54.

Potamogeton illinoensis forma poblaciones extensas y es muy variable en la forma de sus hojas. Tiene floración y fructificación abundante, pero en condición estéril y cuando presenta hojas sumergidas delgadas, puede confundirse con *P. nodosus*. Las estípulas de *P. illinoensis* son más delicadas que las de *P. nodosus* y en cuanto a la morfología interna de los tallos, *P. illinoensis* presenta con frecuencia haces interlagunares y pseudohipodermis, mientras que en *P. nodosus* tales estructuras no se desarrollan. Por otro

Fig. 49-54. *Potamogeton illinoensis* Morong.

49. Sección transversal de entrenudo. Los haces interlagunares se encuentran en el último ciclo de lagunas (escala 0.5 mm). 50. Estípula, similar en los dos tipos de hojas (escala 1 cm). 51. Hábito. Usualmente sin hojas flotantes (escala 10 cm). 52. Hojas sumergidas; linear-lanceolada (izquierda) y arqueada (derecha) con el ápice mucronado (escala 1 cm). 53. Hoja flotante (escala 1 cm). 54. Fruto grande, tricarinado; en la sección del fruto la semilla curva, el ápice apunta hacia la mitad del lado opuesto (escala 1 mm).



Potamogeton illinoensis Morong.

lado, *P. nodosus* suele presentar varias hojas flotantes y carecer de las hojas sumergidas (decaen muy rápidamente) y *P. illinoensis*; por el contrario, suele carecer de hojas flotantes y las hojas sumergidas son abundantes y persistentes. Los híbridos entre estas dos especies presentan caracteres intermedios.

La independencia taxonómica de esta planta no fue reconocida por mucho tiempo en Norteamérica debido a que se confundió con *Potamogeton lucens*, una especie euroasiática muy semejante. Esta última tiene follaje poco denso, las hojas suelen ser cortas y crasas, sus ápices cuspidados y las carinas del fruto son poco conspicuas. *P. illinoensis* posee follaje exuberante y el fruto tiene las tres carinas conspicuas. Morong (1880) citó a *P. illinoensis* como una especie restringida al estado de Illinois en Estados Unidos de América, posteriormente amplió la información sobre su distribución al estado de Iowa en el mismo país (Morong, 1893). Hagstroem (1916), por su parte, indicó que su distribución era muy amplia en Norteamérica (de Canadá a México). Sin embargo, fue Ogden (1943) quien estableció que todos los ejemplares mencionados como *P. lucens* para Norteamérica en la literatura corresponden a *P. illinoensis* y que no existen variedades americanas de *P. lucens*.

Los híbridos de *Potamogeton illinoensis* x *P. nodosus* identifi
 cados como *P. faxonii* (Morong, 1893) y reconocidos como
 tales por Hagstroem (1916) se pueden encontrar en la Repú
 blica Mexicana. Por mi parte, sólo he encontrado un posi
 ble híbrido (*Lot & Novelo 1023* del Lago Zirahuén, Mich.,
 MEXU). Dicho ejemplar estéril tiene hojas sumergidas delga
 das, semejantes a las de *P. illinoensis* con cámaras aéreas
 en las venas laterales más conspicuas y hojas flotantes co
 mo las de *P. nodosus*, con el pecíolo más largo que la lon
 gitud de la lámina de la hoja. Los híbridos pueden esperar
 se en los estados de Chiapas y Michoacán donde ambas espe
 cies son abundantes.

Nombres vernáculos en la República Mexicana:

"putsurini-tepari" (Mich.), en donde se utiliza para cu
 brir el pescado.

Hábitat: Arroyos, ríos, charcas y lagos. Aguas dulces a
 salinas; es favorecida por la presencia de fertilizantes
 (Weldon et al., 1973). De 500 a 2800 msnm.

Distribución mundial: De Canadá a Centroamérica y Antillas
 (Standley & Steyermark, 1958; Haynes & Wentz, 1975).

Distribución conocida en México: Baja California, Baja California Sur, Chiapas, Distrito Federal, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Nuevo León, San Luis Potosí y Tamaulipas.

Fig. 6.

Ejemplares representativos: Baja California: Río San Antonio, *Moran 11351* (BH, DS). Baja California Sur: Arroyo Santa Rita, *Carter & Ferris 3322* (DS, ENCB, MEXU, SD); San José de Comondú, *Carter et al., 2110* (DS, MEXU); entre Canipole y Comondú, *Wiggins 5466* (BH, CAS, DS, RSA); Loreto: *Jones 27011* (DS), *27357* (POM), *Stephenson s.n., 1967* (MSC); Región del Cabo: *Thomas 7711* (DS, ENCB, RSA, SD), *Moran 7082* (CAS, DS, SD). Chiapas: Rancho Nuevo, *Breedlove & Raven 13422* (DS, ENCB, MEXU, MSC); Río Comitán, *Breedlove & Thorne 21255* (DS, ENCB); San Cristóbal las Casas: *Alexander 1183* (MEXU), *Laughlin 505* (MEXU), *Breedlove & Raven 8325* (DS, ENCB), *8313* (DS). Distrito Federal: Xochimilco, *Reiche s.n., 1913* (MEXU). Hidalgo: Laguna de Tecocomulco, *Vargas s.n., 1977* (FCME); Huchutla de Reyes, *Moore 2903* (BH). Jalisco: Laguna de Juanacatlán, *Dlaz L. 5174* (ENCB, MEXU). México: San Juan Citlaltepec, *Vega 135* (ENCB); Lagunas de Zempoala: *Aguirre & Pérez s.n., 1964* (FCME), *Ulloa s.n., 1965* (MEXU), *Aguirre & González s.n., 1963* (FCME), *Fassett 28437, 28455* (ENCB, MEXU), *B.V.A. 147 b* (MEXU), *162, 164*

(CAS, MEXU), *Gallegos & González 1* (MEXU), *González G. 22* (CAS, ENCB, MEXU), *Moore 3433* (BH). Michoacán: Lago Zirahuén: *González G. 277* (CAS, ENCB, MEXU), *Lot & Novelo 1021* (MEXU); Lago de Pátzcuaro: *Pringle 3327* (CM, DS, E, MEXU, MIN, MSC), *Unrutia 2* (MEXU), *Novelo & Lot 452, 453* (MEXU), *479* (ENCB, MEXU), *González G. 259* (CAS, ENCB, MEXU). Nuevo León: Santa Catarina, *Bailey 630* (BH); Apodaca, *Lobatos 728* (UNL); Presa R. Gómez, *Moreno 12196* (UNL); Galeana, S.C.B. *68-2* (UNL). San Luis Potosí: Ciudad Valles, *Ogden et al. 51135* (BH). Tamaulipas: Jaumave, *Ogden et al. 5188* (MEXU); El Mante, *Ogden et al. 51117* (MEXU); Río Sabinas, *Darnell 609* (MIN).

9. *Potamogeton praelongus* Wulf., Arch. Bot. Roem. 3: 331. 1805. Tipo: Austria, *Labuch*, s.n., 8 de junio de 1763 (holotipo posiblemente en WU; isotipo MEL # 613276, fotografía del isotipo MEXU!).
- Spirillus praelongus* (Wulf.) Nieuwl., Amer. Midl. Nat. 3: 17. 1913.

Raíces adventicias verticiladas en los nudos del rizoma. Ramificación ausente a abundante en las puntas. Rizomas reptantes, blancos a morenos con manchas rojas, 1-2 mm de diám. Tallos blancos a verde claro con manchas oscuras, en

zigzag , 1-2 mm de diám. Estela de tipo prototipo; endodermis formada por células de tipo "U" con paredes fuertemente engrosadas; haces interlagunares a lo largo de toda la corteza; con haces subepidérmicos; pseudohipodermis 1-3 células; con tres capas por fuera de la endodermis y 5-6 hileras de lagunas. Estípulas libres, blancas, amplias, de ápice redondeado, 1-6 cm de largo, con 27-40 nervaduras fuertes, sin carinas; persistentes. Hojas 6-20 cm de largo, 1-2.5 cm de ancho, verde claro a fuerte, muy brillantes, ovado-oblongas; base sésil envolvente, margen entero, ápice cuculado; con 13-17 nervaduras, la vená central y dos venas laterales más conspicuas que el resto; con 2-4 hileras de cámaras aéreas a cada lado de la vena central, evanescentes; nervaduras transversas casi perpendiculares, delicadas, frecuentes dando a la hoja un aspecto peculiar, como si estuviese arrugada. Pedúnculo floral claviforme, erecto, terminal o axilar, 2-8 cm de largo, 1-1.5 mm de diám., de igual grosor o más delgado que el tallo. Espiga cilíndrica, 1-4 cm de largo, \pm 4 mm de diám. en flor 10-12 mm de diám. en fruto; 10-18 flores en 5-9 verticilos separados por 2-3 mm entre sí. Flores verdes \pm 3 mm de diám.; tépalos orbiculares a elípticos, \pm 2 mm de largo; anteras 1-2 mm de largo; carpelos 1.5-1.8 mm de largo. Frutos \pm 4 mm de largo, \pm 3 mm de ancho, \pm 2 mm de grueso; rostro prominente, marginal, \pm 1 mm de largo; carina dorsal aguda,

carinas laterales inconspicuas. Semilla curva, su ápice apuntando hacia su base o un poco más arriba, con una cavidad en el mesocarpo. Número cromosómico $2n=52$ (Hitchcock en Hitchcock et al., 1969; Les, 1983; Goldblatt, 1984). Figs. 55-59.

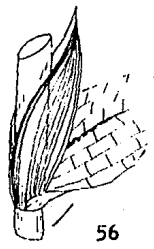
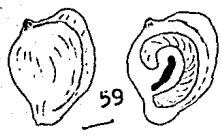
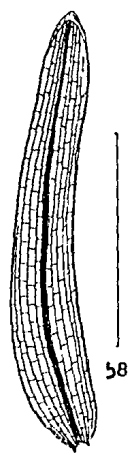
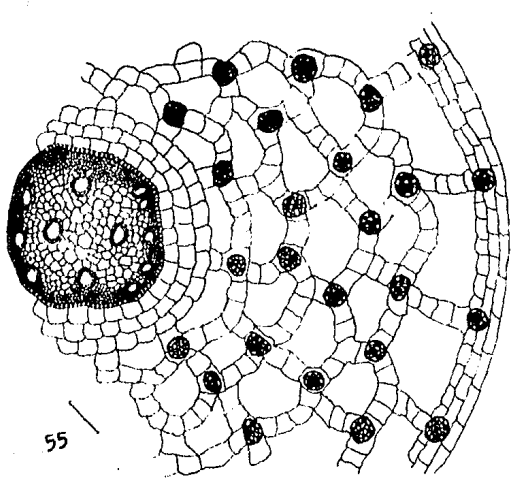
Potamogeton praelongus es la única especie del género con hojas de ápice cuculado. Por otro lado, es la única especie mexicana con estípulas blancas, sin carinas y con una cavidad en el mesocarpo, visible en corte longitudinal del fruto.

A pesar de que florece y fructifica profusamente no se encuentran muchos ejemplares de herbario con frutos (Fernald, 1932). Esto se debe a que los pedúnculos florales se doblan y sumergen a las espigas después de la polinización, por lo cual, los frutos maduran dentro del agua (Morong, 1893; Ogden, 1943, 1974). Es necesario, por ello, buscar los pedúnculos florales doblados cuando se recolecta esta planta.

Potamogeton praelongus tiene distribución circumboreal (Morong, 1893; Taylor, 1909; Sculthorpe, 1967; Fernald, 1970), pero se ha reportado con distribución más meridional en España (Martí, 1981) y México (Hotchkiss, 1940) en

Fig. 55-59. *Potamogeton praelongus* Wulf.

55. Sección transversal de entrenudo; el sistema lagunar completamente ocupado por haces interlagunares y la pseudo hipodermis de tres capas (escala 0.1 mm). 56. Estípula (escala 1 mm). 57. Hábito, se aprecia el tallo en zigzag (escala 10 cm.). 58. Hoja con base envolvente y el ápice cuculado (escala 10 cm.). 59. Fruto. La carina dorsal aguda y las laterales inconspicuas; en la sección del fruto se observa la semilla curva y una cavidad en el mesocarpo (escala 1 mm).



Potamogeton praelongus Wulf.

altas altitudes. En la República Mexicana sólo se conocía del Río Lerma (Hotchkiss, 1940) hasta 1969 en que fue recolectada por Rzedowski en la Presa Salazar, una localidad cercana a la anterior. En la realización de este trabajo visité ambas localidades y encontré que el Río Lerma fue contaminado por desechos industriales de las fábricas cercanas y *P. praelongus* desapareció de allí. La localidad de la Presa Salazar, por otro lado, mantiene una gran población de la especie donde su crecimiento es abundante y la floración y fructificación muy profusas. Es posible que *P. praelongus* tenga más localidades en esta zona.

Hábitat: Lagos, ríos, charcas de temperatura fría; en aguas claras, profundas a someras. De 2500 a 2900 msnm.

Distribución mundial: Europa, Asia y Norteamérica.

Distribución conocida en México: México . Fig. 7.

Ejemplares estudiados: Río Lerma, *Ogden & Gilly* 51155 (MEXU); Presa Salazar: *Rzedowski* 26703, *González G.* 764 (MEXU).

Especies excluidas o de dudosa presencia en México

De los 28 nombres de *Potamogeton* citados para la República Mexicana (Tabla 1), algunos resultaron ser sinónimos de alguna de las 9 especies mencionadas anteriormente; otros son nombres de especies válidas, híbridos o sinónimos de especies con dudosa presencia en México. Estos son:

Potamogeton angustifolius B. & P. citado por Taylor (1909) que junto con *P. zizii* Mert. & Koch., resultan ser híbridos de *P. gramineus* x *P. lucens* (Hagstroem, 1916). Dado que *P. lucens* es una especie euroasiática que no vive en Norteamérica (ver discusión en *P. illinoensis*), tampoco se puede esperar la presencia de uno de sus híbridos en este continente. Es probable que Taylor (1909) haya confundido al híbrido con *P. illinoensis*.

Potamogeton filiformis Pers. citado por Lot y Novelo (1978), es una especie circumboreal (Tabla 4) que se distribuye de Canadá al sur de Estados Unidos de América. Lot y Novelo (1978) la citan de la Laguna de Tecocomulco, Hgo. donde *P. pectinatus* es muy abundante. La similitud morfológica entre ambas especies es notable y probablemente el dato de *P. filiformis* deba referirse a *P. pectinatus*.

Potamogeton heterophyllus Schreb. citado por Taylor (1909) es un sinónimo de *P. gramineus* L. (Graebner en Ascherson & Graebner, 1907; Hagstroem, 1916). Esta última especie tiene distribución circumboreal (Tabla 4) y se distribuye de Canadá al sur de Estados Unidos de América en este continente. *P. gramineus* se parece a *P. illinoensis* que tiene amplia distribución en México; es probable que sea esta especie y no *P. gramineus* a la que Taylor (1909) se refería.

Potamogeton liebmannii Bucheneau citado por Hemsley (1879-1888) es conocido actualmente como *Heteranthera liebmannii* (Buch.) Shinnery (Graebner en Ascherson Graebner, 1907; Correll & Correll, 1972), de las Pontederiaceae.

Potamogeton lucens L. citado por Hemsley (1879-1888), Graebner (en Ascherson & Graebner, 1907), Taylor (1909), Reiche (1914, 1926), Sánchez (1968) y Vázquez (1974) es una especie euroasiática que se ha confundido tradicionalmente con *P. illinoensis* en Norteamérica (ver discusión en esta última).

Potamogeton mucronatus Schrad citado por Graebner (en Ascherson & Graebner, 1907) es un sinónimo de *P. friesii* (Fernald, 1932). Fernald (1932) encontró que *P. mucronatus* es un

"nomen nudum", *P. friesii* es una especie circumboreal que se ha reportado de regiones frías y templadas de Estados Unidos de América y su presencia en México resulta, por esto, dudosa. *P. friesii* pertenece a la subsección *Pusilli* y se parece a *P. pusillus* y *P. foliosus*.

Potamogeton perfoliatus L. citado por Hemsley (1879-1888), tiene distribución subcosmopolita. Puesto que llega hasta California y Florida (Morong, 1893; Haynes, 1985) y se encuentra en Guatemala (Standley & Steyermark, 1958; Haynes, 1985), podría encontrarse también en México, pero la autora no ha visto ningún ejemplar de esta planta.

LISTA DE EXSICCATA.

- AGUILAR F. s.n., 1966 (*P. pectinatus*).
 AGUILAR V. s.n., 1950 (*P. pectinatus*).
 AGUIRRE, A. & A. GONZALEZ s.n., 1963 (*P. illinoensis*).
 _____ & V. PEREZ s.n., 1964 (*P. illinoensis*).
 ALEXANDER, E.J. 1192 (*P. pusillus*); 1183 (*P. illinoensis*).
 _____ & R. HERNANDEZ 2230 (*P. nodosus*).
 ALTAMIRANO 326 (*P. pectinatus*); 327 (*P. nodosus*).
 ANGUAS, B. 211 (*P. nodosus*).
 AREVALO, R. E. s.n., 1963 (*P. foliosus*).

- ARSÈNE 2360, 3024 (*P. foliosus*); 1829 (*P. nodosus*).
- BAILEY, L.H. 179, 521, 598 (*P. foliosus*); 360 (*P. illinoensis*).
- BARTLETT, H.H. 10397 (*P. pusillus*).
- BOEGE, L.W. 2511 (*P. nodosus*).
- BOURGEAU 901 (*P. nodosus*).
- BRAVO, H. s.n., 1953 (*P. foliosus*).
- BREEDLOVE, D.E. 33388, 44535 (*P. nodosus*).
- _____ & P. H. RAVEN 8313, 8325, 13422 (*P. illinoensis*).
- _____ & R. F. THORNE 21255 (*P. illinoensis*).
- B.V.A. 340 (*P. foliosus*); 147 b, 162, 164 (*P. illinoensis*).
- CARRILLO P. 12 (*P. nodosus*).
- CARTER, A. & R.S. FERRIS 3323 (*P. foliosus*); 3322 (*P. illinoensis*).
- _____, E.J. ALEXANDER & KELLOGG 2110 (*P. illinoensis*).
- CEDILLO, R. 196 (*P. foliosus*).
- C.M.V.A. 470 (*P. pectinatus*); 471 (*P. foliosus*).
- COMPTO, R. s.n., 1961 (*P. foliosus*).
- CORRELL, D.S. & M.C. JOHNSTON 20271 (*P. nodosus*).
- CRUZ-CISNEROS, R. 45 L (*P. pectinatus*).
- _____ & R. AGUILAR Fa I 192 (*P. pusillus*).
- DARNELL, K. 609 (*P. illinoensis*).
- DELGADILLO M. 296 (*P. pusillus*).
- DIAZ-LUNA, C. L. 5731 (*P. pusillus*); 5174 (*P. illinoensis*).

FASSETT, N. C. 28473 (*P. pectinatus*); 28477 (*P. foliosus*);
28445 (*P. pusillus*); 28417 (*P. nodosus*); 2455,
28437 (*P. illinoensis*).

FISHER, G. L. 37174 (*P. nodosus*).

GALLEGOS M. & M. GONZALEZ 2 (*P. pusillus*); 1 (*P. illinoensis*).

GOMEZ-LORENCE, F. 135 (*P. pusillus*).

GONZALEZ G. 8, 220, 221, 223, 267, 268, 270, 262
(*P. pectinatus*); 759 (*P. crispus*); 11, 67, 100,
113, 116, 122, 128, 199, 291, 301, 341, 345,
369, 392, 401, 413 (*P. foliosus*); 16, 114, 115,
139, 363 (*P. pusillus*); 283 (*P. nodosus*); 22,
259, 269, 277 (*P. illinoensis*); 764 (*P. praelongus*).

GONZALEZ Q. 2012 (*P. pectinatus*); 619, 3627 (*P. foliosus*);
1120 (*P. pusillus*).

GUZMAN DEL P. Fa I 38 (*P. pectinatus*); Fa I 28 (*P. foliosus*).

_____, L. M. V. DE PUGA & S. CARVAJAL 972 (*P. nodosus*).

HARTMAN 992 (*P. foliosus*).

HERBISON, C. F. s.n., 1953 (*P. pectinatus*).

HERNANDEZ M. 1894 (*P. pectinatus*); 4641 (*P. pusillus*).

HERNANDEZ R. 2378 a (*P. pectinatus*).

_____ & Y. VAZQUEZ 561 (*P. foliosus*).

- HILTON, G. B. 5828 (*P. pectinatus*); 13597 (*P. pusillus*).
- HNO, ANTONIO s.n., 1910 (*P. nodosus*).
- JONES 27010 (*P. pectinatus*); s.n., 1903, 24529, 27835
 (*P. foliosus*); s.n., 1903 (*P. nodosus*); 27011,
 27357 (*P. illinoensis*).
- KNOBLOCH, I. W. 384, 386 (*P. nodosus*).
- LAUGHLIN, R. M. 505 (*P. illinoensis*).
- LeSUEUR 562 (*P. foliosus*); 563 (*P. nodosus*).
- LLUCH B. Fa I 2001 (*P. pectinatus*).
- LOBATOS G. 728 (*P. illinoensis*).
- LOT H. 1279, 2308 (*P. pectinatus*); 2572 (*P. foliosus*);
 2566 (*P. nodosus*).
- _____ & A. NOVELO 1003, 1169, 1171 (*P. pectinatus*);
 1166 (*P. foliosus*); 1021 (*P. illinoensis*); 1023
 (*P. illinoensis* x *P. nodosus*).
- MAGANA, M. A. & A. OROZCO 5 (*P. foliosus*); 7 (*P. nodosus*).
- MARROQUIN, J. 418 (*P. nodosus*).
- MASON & McNAUS 3314 (*P. foliosus*).
- MATUDA, E. 19242, 28595 (*P. pectinatus*); 29143 (*P. pusillus*); 3876 (*P. nodosus*).
- MAYSILLES, J. H. 7732, 8466 (*P. nodosus*).
- McGILL, L., D. KEIL & E. LEHTO 8336 (*P. nodosus*).
- McVAUGH, R. 21763, 23537 (*P. pectinatus*); 17066
 (*P. diversifolius*); 13247 (*P. nodosus*).

- MEDELLIN, F. & G. C. RZEDOWSKI s.n., 1957 (*P. pusillus*).
- MENENDEZ L. 456 (*P. pectinatus*).
- _____ & LOT H. 2 (*P. pectinatus*).
- MEXIA 1021 (*P. pectinatus*).
- MOORE, H. E. 3435, 3470 (*P. pusillus*); 3455, 4749
 (*P. nodosus*); 2903, 3433 (*P. illinoensis*).
- MORAN, R. 29175, 29643, 29717 (*P. pectinatus*); 7340,
 27767 (*P. foliosus*); 26334, 29408 (*P. pusillus*);
 5874, 16347 (*P. nodosus*); 7082, 11351 (*P. illi-
 noensis*).
- _____ & R. F. THORNE 14313 (*P. pectinatus*); 14446
 (*P. pusillus*); 14439 (*P. natans*).
- _____ & J. L. REVEAL 20127 (*P. pectinatus*).
- MORENO, N. 12195 (*P. nodosus*); 12196 (*P. illinoensis*).
- NEVLING & GOMEZ-POMPA 162 (*P. pectinatus*).
- NOVELO R. & A. LOT 454, 484 (*P. pectinatus*); 452, 453, 479
 (*P. illinoensis*).
- NUÑEZ, F. 134 (*P. pectinatus*).
- OGDEN, E. C. & GILLY 5166 (*P. pusillus*); 51155 (*P. praelon-
 gus*).
- _____, GILLY & R. HERNANDEZ 5188, 51117, 51135
 (*P. illinoensis*).
- OROZCO S. & M. GONZALEZ 35 (*P. foliosus*); 33 (*P. nodosus*).
- ORTIZ O. 40 (*P. crispus*).

- PALMER 23 (*P. pectinatus*).
- PARAMO D. & F. LECHUGA 8 (*P. nodosus*).
- PENNEL, F. W. 18277, 18752 (*P. nodosus*).
- PEREZ H. 357 (*P. foliosus*); 360 (*P. nodosus*).
- PRINGLE 1390, 3327 (*P. nodosus*).
- PUGA, L. M. V. DE & S. CARVAJAL 10001 (*P. pectinatus*).
- REICHE, C. s.n. 1913 (*P. nodosus*); s.n., 1913 (*P. illinoensis*); 220/7880 (*P. pectinatus*).
- REVEAL, J. L. & N. D. ATWOOD 3351 (*P. nodosus*).
- ROMERO R. 311 (*P. foliosus*); 286 (*P. diversifolius*).
- _____ & C. MENDOZA 324 (*P. foliosus*); 318 (*P. pusillus*).
- _____ & J. NUÑEZ 15 (*P. pectinatus*).
- _____ & G. ROMO 108 (*P. pectinatus*).
- ROMERO S. & C. ROJAS 1657 (*P. nodosus*).
- ROVIROSA 667 (*P. nodosus*).
- RUIZ L. s.n., 1978 (*P. pectinatus*).
- RZEDOWSKI, J. 8505, 8514, 25854, 27606, 28720, 30490, 35557 (*P. pectinatus*); 502 (*P. foliosus*); 8502, 8518, 8567, 20316, 22400, 24223, 26260, 28976, 29075, 30480, 30485, 32874, 32876, 35303 (*P. pusillus*); 8515, 32888 (*P. nodosus*); 26703 (*P. praelongus*).
- _____ & R. McVAUGH 879 (*P. diversifolius*).

- S.C.B. 68-2 (*P. illinoensis*).
- SCHAFFNER 236, 436, 534 (*P. diversifolius*); s.n., 1854;
533 (*P. nodosus*).
- SHARP, A.J. 45373 (*P. foliosus*).
- STEPHENSON, S.N. s.n., 1967 (*P. illinoensis*).
- STEWART, R.M. 196 (*P. nodosus*).
- THOMAS, J.H. 7710, 7732, 7808, 7862, 7930 (*P. foliosus*);
7711 (*P. illinoensis*).
- ULLOA, M. s.n., 1965 (*P. pusillus*); s.n., 1965
(*P. illinoensis*).
- URBINA 880 (*P. pectinatus*).
- URRUTIA, E. s.n., 1978 (*P. pectinatus*); 2 (*P. illinoensis*).
- VARGAS A. s.n., 1977 (*P. pectinatus*); s.n., 1977 (*P. illinoensis*).
- VEGA, B.L. DE LA 135 (*P. illinoensis*).
- VENTURA A. 3400 (*P. nodosus*).
- WARNER 378 (*P. pectinatus*).
- WIGGINS, I. L. 11392 (*P. pectinatus*); 5662 (*P. foliosus*);
11268 (*P. natans*); 5466 (*P. illinoensis*).
- _____ & D. DEMAREE 4749, 4906 (*P. foliosus*).
- _____ & ERNST 556 (*P. pectinatus*).
- _____ & GILLESPIE 3938 (*P. foliosus*).
- _____ & J. H. THOMAS 74 (*P. pectinatus*).
- _____ & D. B. WIGGINS 18262 (*P. pectinatus*).

INDICE DE NOMBRES CIENTIFICOS

- Adnati* Hagstr. 24, 77.
Alismanae 13.
Alismataceae 15.
Alismatales 15, 18, 20, 21, 22.
Alismatanae 13.
Alismatidae 13, 15, 20, 83.
Alismatiflorae 13.
Alismidae 13.
Alpini (Graebn.) Hagstr. 26, 36, 39.
Althenia 15, 49.
Amblyophylli Hagstr. 23, 36, 39.
Amphibolis 15, 49.
Amplifolii Hagstr. 26, 32, 36, 39.
Aponogeton 15.
Aponogetonaceae 15, 21, 22.
Arecaceae 20.
Axillares Hagstr. 8, 24, 77, 90, 91.
Butomaceae 15.
Coleogeton (Reich.) Raunk. 7, 21, 23, 29, 31, 33, 76, 89, 90.
Coleophylli Koch 8.
Colorati Graebn. 27, 36, 39.
Compressi (Fries) Hagstr. 24, 32, 36, 39.
Connati Hagstr. 23, 76-77.

- Convoluti* Hagstr. 23, 76-77, 89, 90.
Crispi Wallm. 24, 29, 36, 39, 90, 91.
Cyenogeton 15.
Cymodocea 15, 49.
Cymodoceaceae 15, 21, 49.
Densi 17.
Eupotamogeton (= *Potamogeton* Raunk.) 7.
Filiformes Hagstr. 23, 36, 39.
Groenlandia J. Gay. 15, 17, 49.
Halodule 15, 49.
Helobiae 13, 20.
Heteranthera 89.
 liebmannii (Buch.) Shinnars 170.
Heterozostera 15, 49.
Hybridi (Graebn.) Hagstr. 8, 26, 31, 36, 39, 46, 64, 90, 91-92.
Hydrocharitaceae 15.
Hydrocharitales 15, 20, 21.
Hydrogeton Lour (= *Potamogeton* L.) 86.
 heterophyllum (= *P. octandrus*) 86.
Javanici Graebn. 26, 31, 36, 39.
Juncaginaceae 15, 21.
Lepilaena 15, 49.
Lilaea 15.
Liliopsida 15.

- Limnocarpus cooperi* 48.
Limnocharitaceae 15.
Lucentes Graebn. 28, 31, 36, 39, 90, 92.
Magnoliiflorae 18.
Magnoliophyta 15.
Maundia 15.
Monogyni Hagstr. 24, 36, 39.
Monticoli Hagstr. 25, 36, 39.
Muricati Hagstr. 27, 36, 39.
Najadaceae 13, 15, 21, 49.
Najadales 13, 15, 20, 21, 22, 32.
Najas 15, 49, 89.
Natantes Graebn. 28, 36, 39, 90, 92.
Nodosi Hagstr. 28, 36, 39, 90, 92.
Nuttalliani (Hagstr.) Fern. 26, 36, 39, 46, 64.
Nymphaeales 18.
Nymphaeiflorae 18.
Ochreati Graebn. 24, 36, 39.
Oxyphylli Hagstr. 24, 36, 39.
Pandanaeae 20.
Potamogeton Honck. (= *Potamogeton* L.) 86.
Pectinati (Fries) Hagstr. 23, 36, 39, 90, 91.
Peltopsis Raf. (= *Potamogeton* L.) 86.
Perfoliati (Graebn.) Hagstr. 28, 31, 36, 39.
Petrosaviaceae 15.

Phyllospadix 15, 49.

Polygoni Hagstr. 24, 36, 39.

Pontederiaceae 170.

Posidonia 15.

Posidoniaceae 15, 21, 49.

Potamogeton L. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 15, 17,
22, 23, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38,
39, 40, 41, 42, 44, 45, 48, 49, 50, 51, 52,
53, 54, 55, 57, 58, 59, 64, 65, 70, 71, 72, 76,
77, 78, 79, 80, 81, 83, 84, 85, 86-89, 90,
92, 120, 123, 154, 169.

acutifolius Link. 24, 37.

alpinus Balbis 26, 37, 55.

amblyophyllus Meyer 23.

americanus C. & S. (= *P. nodosus* Poir.) 10, 140, 146.

americanus var. *novaeborascensis* (Morong) Benn. (= *P.*
nodosus Poir.) 141.

amplifolius Tuckerm. 26, 55.

angustifolius B. & P. (= *P. gramineus* x *P. lucens*) 10,
169.

angustissimus H. B. & K. (= *P. pectinatus* L.) 10, 96.

antaicus Hagstr. 25.

asiaticus Benn. 26.

- australiensis* Benn. 27.
badioviridis Hagstr. 27.
badius Hagstr. 25.
berteroanus Phil. 25.
bicupulatus Fern. 26, 56, 139.
californicus (Morong) Piper (= *P. foliosus* var. *foliosus*)
 114.
capensis Scheele 28.
capillaceus Poir. (= *P. diversifolius* Raf.) 133, 136.
capillaceus var. *atripes* Fern. (= *P. diversifolius* Raf.)
 133.
chamissoi Benn. 28.
cheesmani Benn. 27.
clystocarpus Fern. 25, 56.
coloratus Vahl. 27.
columbianus Suks. (= *P. pectinatus* L.) 96.
compressus L. 24, 32, 37.
confervoides Reich. 25, 56.
conjugens Hagstr. (= *P. diversifolius* Raf.) 10, 133.
crispus L. 2, 3, 10, 26, 55, 59, 62, 64, 65, 71, 78, 79,
 81, 82, 84, 86, 89, 90, 93, 133-140, 147, 174,
 176, 177.
cristatus R. & M. 26.
delavayi Benn. 27.

- densus* L. 17.
- dentatus* Hagstr. 28.
- distinctus* Benn. 28.
- diversifolius* Raf. 2, 3, 10, 26, 55, 59, 62, 64, 65, 71,
78, 79, 81, 82, 84, 86, 89, 90, 93, 133-140, 147,
174, 176, 177.
- diversifolius* var. *multidenticulatus* Morong (=P.
diversifolius Raf.) 133, 136.
- diversifolius* var. *trichophyllus* Morong 136.
- drummondii* Benth. 27.
- dunicola* Tur 28.
- epihydus* Raf. 26, 55.
- exiguus* Hagstr. 25.
- faxoni* Morong (=P. *illinoensis* x P. *nodosus*) 161.
- ferrugineus* Hagstr. 27.
- fibrosus* Hagstr. 27.
- filiiformis* Pers. 10, 23, 37, 55, 169.
- fluitans* Roth (=P. *nodosus* Poir.) 10, 140, 146.
- foliorum* Raf. (=P. *foliosus* var. *foliosus*) 113.
- foliosus* Raf. 10, 25, 55, 59, 60, 63, 71, 75, 77, 79,
80, 81, 84, 89, 90, 114, 115, 117, 120, 121,
122, 131, 147, 171-177.
- foliosus* f. *californicus* (Morong) Hagstr. (=P. *foliosus*
var. *foliosus*) 115.

- foliosus* f. *niagarensis* (Tuckerm.) Hagstr. (= *P. foliosus* var. *foliosus*) 115.
- foliosus* var. *californicus* (Morong) Morong (= *P. foliosus* var. *foliosus*) 114, 117.
- foliosus* var. *fibrillosus* (Fern.) Haynes 117.
- foliosus* var. *foliosus* 2, 3, 94, 113-125.
- foliosus* var. *genuinus* Fern. (= *P. foliosus* var. *foliosus*) 115, 117.
- foliosus* var. *macellus* Fern. (= *P. foliosus* var. *foliosus*) 115, 117.
- foliosus* var. *niagarensis* (Tuckerm.) Morong (= *P. foliosus* var. *foliosus*) 114, 117.
- franchetii* Benn. & Baagoe 27.
- friesii* Rupr. 25, 37, 55, 170, 171.
- fryeri* Benn. 27.
- gayi* Benn. 25.
- gramineus* L. 28, 37, 55, 170.
- gramineus* x *P. lucens* (= *P. angustifolius*) 169.
- groenlandicus* Hagstr. 25, 55.
- henyi* Fern. 25.
- heterophyllus* Schreb. (= *P. gramineus* L.) 10, 170.
- hillii* Morong 25, 56.
- hindostanicus* Hagstr. 27.
- hybridus* Michx. (= *P. diversifolius* Raf.) 10, 133.

illinoensis Morong 2, 3, 10, 28, 55, 59, 62, 63, 71, 72,
73, 74, 78, 79, 80, 89, 90, 95, 143, 146, 155-
163, 169, 170, 171-177.

illinoensis x *P. nodosus* 161.

interruptus Kit. (= *P. pectinatus* L.) 95,

javanicus Hassk. 26, 37.

lateralis Morong 26, 56.

latifolius (Robb.) Morong (= *P. pectinatus* L.) 96, 104.

liebmannii Buch. (= *Heteranthera liebmannii* (Buch.)
Shinn.) 11, 170.

ligulatus Hagstr. 26.

linguatus Hagstr. 27.

livingstonei Benn. 23.

lonchites Tuckerm. (= *P. nodosus* Poir.) 11, 141, 147.

lonchites var. *novaeborascensis* Morong (= *P. nodosus*
Poir.) 141.

lucens L. 11, 28, 37, 160, 169, 170.

lucens var. *connecticutensis* Robb. (= *P. illinoensis*
Morong) 155.

lucens var. *floridanus* Benn. (= *P. illinoensis* Morong) 155.

lucens x *P. natans* 146.

maackianus Benn. 24.

macrophylloides Hagstr. 28.

malaianus Miq. 28,

- mexicanus* Benn. (=P. *nodosus* Poir) 11, 141, 147.
montevedensis Benn. 27.
mucronatus Schrad. (=P. *friesii* Rupr.) 11, 170.
natans L. 2, 3, 11, 28, 37, 55, 62, 64, 65, 71, 72, 74, 78
79, 84, 90, 146, 150-154, 175, 177.
natans var. *mexicana* M. & G. (=P. *nodosus* Poir) 140, 147.
niagarensis Tuckerm. (=P. *foliosus* var. *foliosus*) 114, 115.
nipponicus Mak. 28.
nodosus Poir. 2, 3, 11, 28, 37, 55, 61, 63, 71, 72, 73, 74,
78, 79, 81, 84, 89, 90, 94, 95, 140-150, 154,
157, 158, 171-177.
oakesianus Robb. 28, 56.
oblongus Viv. 27.
obtusifolius M. & K. 25, 37, 55.
occidentalis Sieb. ex C. & S. (=P. *nodosus* Poir.) 11,
140, 146.
ochreatus Raoul 24.
octandrus Poir. 26, 37, 86.
ogdenii H. & H. 25, 56.
orientalis Hagstr. 25.
oxyphyllus Miq. 24.
pamiricus Baagoe 23.
panormitanus Biv. (=P. *pusillus* L. var. *pusillus*) 11,
125, 127, 130.

- paramoanus* H. & H. 26.
- pauciflorus* Pursh (=P. *foliosus* var. *foliosus*) 11, 114.
- pauciflorus* var. *californicus* Morong (=P. *foliosus* var. *foliosus*) 114, 115.
- pauciflorus* var. *niagarensis* (Tuckerm.) Robb. (=P. *foliosus* var. *foliosus*) 114.
- pectinatus* L. 2, 3, 11, 23, 37, 55, 60, 63, 71, 79, 82, 84, 90, 93, 95, 107, 169, 171-177.
- pedersenii* Tur 28.
- perfoliatus* L. 12, 28, 37, 56, 86, 171.
- pleiophyllus* Hagstr. 27.
- polygonifolius* Pourr. 27, 37, 56.
- polygonus* C. & S. 24.
- praelongus* Wulf. 2, 3, 12, 28, 37, 55, 62, 64, 65, 71, 72, 74, 79, 81, 84, 89, 90, 92, 163-168, 173, 175, 176.
- pseudopolygonus* Hagstr. 24.
- pulcher* Tuck. 26, 32, 56.
- pusillus* L. 3, 12, 25, 37, 55, 61, 63, 71, 74, 75, 77, 79, 80, 81, 84, 89, 90, 120, 121, 122, 125, 127, 130, 131, 147, 171-177.
- pusillus* var. *gemmiparus* Robb. 130.
- pusillus* var. *pusillus* 2, 3, 94, 125-132.
- pusillus* var. *tenuissimus* Mert & Koch. 130.
- quinquenervius* Hagstr. 26.

- recurvatus* Hagstr. 23.
repens Hagstr. 27.
richardsonii (B.) Rydb. 28, 55.
robbinsii Oakes 24, 55.
rostratus Hagstr. 23.
rotundatus Hagstr. (= *P. nodosus* Poir.) 12, 141, 147.
rutilus Wolfg. 25, 37.
sclerocarpus Schum. 27.
sibiricus Benn. 24.
spirilliformis Hagstr. 26.
spirillus Tuckerm. 26, 56.
stagnorum Hagstr. 27.
stenostachys Schum. 27.
striatus R. & P. (= *P. pectinatus* L.) 95, 103, 104.
strictifolius Benn. 25, 56.
strictus Phil. 23.
subjavanicus Hagstr. 26.
subretusus Hagstr. 23.
subsibiricus Hagstr. 24.
sumatranus Miq. 28.
tennesseensis Fern. 26, 56.
thunbergii C. & S. 27.
tricarinatus Muell. & Benn. 27.
trichoides C. & S. 24, 37.

- ulei* Schum. 24.
uruguayensis Benn. 25.
vaginatus Turcz. 23, 37, 55.
vaseyi Robb. 26, 56.
zizii Mert. & Koch (= *P. gramineus* x *P. lucens*) 12, 169.
zosterifolius Schum (= *P. compressus* L.) 32.
zosteriformis Fern. 24, 55.
- Potamogeton* Raunk. 24, 77, 90, 91.
- Potamogetonaceae* 1, 3, 13, 15, 17, 20, 21, 22, 49.
- Potamogetonae* 13.
- Potamogetonales* 13.
- Potamogetonineae* 13.
- Potamogetonioideae* 13.
- Potamogetum* Clair (= *Potamogeton*) 86.
- Potamogeton* Raf. (= *Potamogeton*) 86.
- Praelongi* Hagstr. 28, 31, 36, 39, 90, 92.
- Pusilli* (Graebn.) Hagstr. 8, 25, 29, 36, 39, 77, 90, 91,
 131, 171.
- Pusilli-connati* Hagstr. 77.
- Pusilli-convoluti* Hagstr. 77.
- Ranunculales* 18.
- Ranunculiflorae* 18.
- Restionaceae* 20.
- Ruppia* 15, 89.

maritima L. 49, 76.

Ruppiaceae 15, 21, 22, 49.

Scheuchzeria 15.

Scheuchzeriaceae 15, 21, 22.

Sclerocarpi Hagstr. 27, 36, 39, 46.

Serrulati Hagstr. 24, 29, 36, 39.

Spirillus J. Gay. (=Potamogeton L.) 86.

foliosus Raf. Nieuwl. var. *niagarensis* (Tuckerm.) Nieuwl.

(=P. *foliosus* var. *foliosus*) 114

lonchites (Tuckerm.) Nieuwl. (=P. *nodosus* Poir.) 141.

natans (L.) Nieuwl. (=P. *natans* L.) 150.

praelongus (Wulf.) Nieuwl. (=P. *praelongus* Wulf.) 163.

pusillus (L.) Nieuwl. (=P. *pusillus* L.) 125.

Syrigodium 15, 49.

Tetroncium 15.

Thalassodendron 15, 49.

Triglochin 15.

Triuridaceae 15.

Triuridales 15, 20, 21.

Vaginati Hagstr. 23, 36, 39.

Vleisia 15, 49.

Zannichellia 15, 49, 89.

Zannichelliaceae 13, 15, 21, 22, 49.

Zostera 15, 49.

Zosteraceae 15, 21, 49.

Zosterales 13.

BIBLIOGRAFIA

- ARBER, A. 1920. Water Plants. Cambridge Univ. Press.
England. 436 pp.
- ASCHERSON, P. & P. GRAEBNER. 1907. Potamogetonaceae.
In ENGLER, A. Das Pflanzenreich, Regni
Vegetabilis Conspectus. 4: 1-183. Wilhelm
Engelmann, Leipzig.
- ASTON, H. I. 1973. Aquatic plants of Australia.
Melbourne Univ. Press. Australia. 368 pp.
- BATE-SMITH, E. C. 1968. The phenolic constituents of
plants and their taxonomic significance. II.
Monocotyledons. J. Linn. Soc. Bot. 60: 325-356.
- BEAL, E. O. 1977. A manual of marsh and aquatic vascular
plants of North Carolina. N. C. Agr. Exper. Sta.
Tech. Bull. 247. 247. 298 pp.
- BENNETT, A. 1887. *Potamogeton mexicanus*. J. Bot. 25: 289.
_____. 1890-1894. The nomenclature of *Potamogeton*.
J. Bot. 28: 297-302; 29; 150-152, 307; 30:
227-230; 31: 132-134, 294-297; 32: 203-205.
_____. 1900-1904. Notes on *Potamogeton*. J. Bot.
38: 125-130; 39: 198-201; 40: 145-149; 42: 69-77.

- BOBROV, E. G., B. A. FEDCHENKO, A. V. FOMEN, M. M. IL'IN,
A. N. KRISHTOFOVICH, V. L. KOMAROV & S. V.
YUZEPCHIK. 1934. Flora of the U. S. S. R.
Vol 1: 181-205 Botanical Institute of the
Academy of Sciences. Trans. Israel Program
for Scientific Translation. Jerusalem. 242 pp.
- BOKHARI, M. H. & M. AFZAL. 1979. Aquatic plants in Iran
and Pakistan. I. Potamogetonaceae. Biologia
(Lahore) 25: 51-66.
- CHAMISSO, A. & D. SCHLECHTENDAL. 1827. Potamogetonaceae
In De plantis in Expeditione Speculatoria
Romanzoffiana observatis. Linnaea 2: 146-276.
- CORRELL, D. S. & H. B. CORRELL. 1972. Aquatic and wetland
plants of southwestern United States. Water
Pollution Control Res. Ser., Environ. Protect.
Agency. Washington, D.C. 1777 pp.
- _____ & M. C. JOHNSTON. 1970. Manual of the
vascular plants of Texas. Texas Research
Foundation. Renner, Texas. 1881 pp.
- COWAN, C. P. 1983. Listados florísticos de México. I.
Flora de Tabasco. Instituto de Biología.
UNAM. 123 pp.
- CRONQUIST, A. 1968. The evolution and classification of
flowering plants. Houghton Mifflin Co.,
Boston. 396 pp.

- _____. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York. 1262 pp.
- CHRYSLER, M. A. 1907. The structure and relationships of Potamogetonaceae and allied families. Bot. Gaz. 44. 161-188.
- DAGHLIAN, C. P. 1981. A review of the fossil record of monocotyledons. Bot. Rev. 47: 517-555.
- DAHLGREN, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. Nord. J. Bot. 3: 119-149.
- _____. H. T. CLIFFORD & P. F. YEO. 1985. The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag. Berlin. 520 pp.
- DANDY, J. E. & G. TAYLOR. 1938. Studies of British Potamogetons. I. The typification of *Potamogeton pusillus*. J. Bot. 76: 89-92.
- DAVIS, J. S. & P. B. TOMLINSON. 1974. A new species of *Ruppia* in high salinity in western Australia. J. Arnold Arbor. 55: 59-66.
- DELGADILLO M., C. 1971. Phytogeographic studies on alpine mosses of Mexico. Bryologist 74: 331-346.
- DRESSLER, R. L. 1954. Some floristic relationships between Mexico and United States. Rhodora 56: 81-96.

- EHRENDORFER, F. 1983. Summary statement. Nord. J. Bot. 3: 151-155.
- EICHLER, A. W. 1875-1878. Blütendiagramme construiert und erläutert, 2 vols. Leipzig.
- ENGLER, A. & K. A. E. PRANTL. 1897-1915. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 20 vols. Leipzig.
- FAIRBROTHERS, D. E., T. J. MABRY, R. L. SCOGIN & B. L. TURNER. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: chemotaxonomy. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 765-800.
- FASSETT, N. C. 1940. A manual of aquatic plants. McGraw-Hill Book Co. New York. 382 pp.
- FERNALD, M. L. 1931. Specific segregations and identities in some floras of the eastern North America and the Old World. Rhodora 33: 25-62.
- _____. 1932. The linear-leaved North American species of *Potamogeton* section *Axillares*. Mem. Amer. Acad. Arts. 17: 1-183.
- _____. 1970. *Potamogeton*. In Gray's Manual of Botany. ed. 8: 65-79. American Book Co. New York.
- GOLDBLATT, P. 1981. Index to plant chromosome numbers 1975-1978. Missouri Botanical Garden. 553 pp.

- _____. 1984. Index to plant chromosome numbers
1979-1981. Missouri Botanical Garden. 427 pp.
- GONZALEZ G., M. 1977. Observaciones sobre un comportamiento
to atfpico de *Ruppia maritima* L. en una laguna
costera tropical. Bol. Soc. Bot. Méx. 37: 53-
68.
- GOOD, R. 1947. The geography of the flowering plants.
Longmans, Green & Co. London. 452 pp.
- GUPPY, H. B. 1897. On the postponement of the germination
of seed of aquatic plants. Proc. Roy. Soc.
Edinburgh 13: 344-359.
- HAGSTROEM, J. O. 1916. Critical researches on the
Potamogetons. Kongl. Svenska Vetensk. Acad.
Handl. 55: 1-281.
- HARTOG, C. DEN. 1970. The sea-grasses of the world.
North-Holland Publ. Co. Amsterdam. 275 pp.
- HASLAM, S. M. 1978. River plants. Cambridge Univ. Press.
Cambridge. 396 pp.
- HAYNES, R. R. 1968. *Potamogeton* in Louisiana. Proc.
Louisiana Acad. Sci. 31: 82-90.
- _____. 1974. A revision of North American
Potamogeton subsection *Pusilli* (*Potamogetonaceae*).
Rhodora 76: 564-649.

- _____. 1978. Potamogetonaceae. In Generic flora of southeastern United States. J. Arnold Arbor. 59: 170-191.
- _____. 1985. A revision of the clasping-leaved *Potamogeton* (Potamogetonaceae). Sida 11: 173-188.
- _____. 1986. Typification of linnaean species of *Potamogeton* (Potamogetonaceae). Taxon 35: 563-573.
- _____. & L. B. HOLM-NIELSEN. 1982. A new species of *Potamogeton* (Potamogetonaceae) from the northern Andes. Syst. Bot. 7: 498-500.
- _____. & J. L. REVEAL. 1973. A re-evaluation of *Potamogeton fibrillosus* Fern. (Potamogetonaceae). Rhodora 75: 75-77.
- _____. & W. A. WENTZ. 1975. Potamogetonaceae. In WOODSON, R. E. & R. W. SCHERY. Flora of Panama. part. II. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 1-10.
- _____. & D. C. WILLIAMS. 1975. Evidence for de hybrid origin of *Potamogeton longiligulatus* (Potamogetonaceae). Michigan Bot. 14: 94-100.
- HELLQUIST, C. B. 1972. Range extension of vascular aquatic plants in New England. Rhodora 74: 131-141.

- _____ & R. L. HILTON. 1983. A new species of *Potamogeton* (Potamogetonaceae) from northeastern United States. Syst. Bot. 8: 86-92.
- HEMSLEY, W. B. 1879-1888. Botany. In GOODWIN, F. D. & O. SALVIN. Biologia Centrali-Americana. R. H. Porter. 5 vols. London.
- HENSLOW, G. 1911. The origin of monocotyledons through self-adaptation to moist or aquatic habitat. Ann. Bot. 25: 717-744.
- HEYWOOD, V. H. 1978. Flowering plants of the world. Oxford Univ. Press. Oxford, England. 335 pp.
- HITCHCOCK, C. L., A. CRONQUIST, M. OWNBEY & J. W. THOMPSON. 1969. Vascular plants of the Pacific northwest. Univ. Washington Publ. Biol. 4 vols. Washington.
- HOOKER J. D. 1978. The flora of British India. vol. VI: 565-567. M/S. Bishin Singh Mahentra Pal Sing. India. 792 pp.
- HOLMGREN, P. K., W. REUKEN & E. SCHOFIELD. 1981 Index Herbariorum. Part I. The herbaria of the world. Bohn, Scheltma & Holkema, Utrecht. The Netherlands. 452 pp.
- HOTCHKISS, N. 1940. Range extension of marsh and aquatic plants. Rhodora 42: 20-22.

- HULTÈN, E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during Quaternary period. Bokforlags Aktiebolaget Thule. Stockolm. 168 pp.
- HUTCHINSON, J. 1934. The families of flowering plants. II. Monocotyledons. The Clarendon Press. Oxford. 243 pp.
- INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BOTANICAS EN CHINA. 1976. Iconographia Cormophytorum Sinicorum. Tomus V: 6-14. China. 1146 pp.
- JOHNSTON, I. M. 1943. Plants of Coahuila, eastern Chihuahua and adjoining Zacatecas and Durango. II. J. Arnold Arbor. 24: 375-421.
- KAUL, R. B. 1976. Anatomical observations on floating leaves. Aquatic Bot. 2: 215-234.
- KLEKOWSKI, E. J. & O. BEAL. 1965. A study of variation in the *Potamogeton capillaceus-diversifolius* complex (Potamogetonaceae). Brittonia 17: 175-181.
- KOCH, D. G. D. J. 1837. Synopsis florae Germanicae et Helveticae. Frankfurt. 844 pp.
- LAWRENCE, G. H. M. 1951. Taxonomy of vascular plants. McMillan Co. New York. 823 pp.
- LES, D. H. 1983. Taxonomic implications of aneuploidy and polyploidy in *Potamogeton* (Potamogetonaceae). Rhodora 85: 301-323.

- LINNAEUS, C. 1753. *Species Plantarum*. 2 vols. Stockholm.
- LOPINOT, A. C. 1963. Aquatic weeds. Their identification and control. Illinois Dept. Cons. Div. Fish. Bull. 4. 47 pp.
- LOT., A. & A. NOVELO. 1978. Guías botánicas de excursiones en México. Laguna de Tecocomulco, Hgo. Soc. Bot. Méx. México. 19 pp.
- MARTENS, M. & H. GALEOTTI. 1843. Enumeratio Synoptica plantarum phanerogamum ab Henrico Galeotti in regionibus Mexicanis collectarum. Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 10: 110-146.
- MARTI, J. M. 1981. Notes on *Potamogeton*. Folia Bot. Misc. 2: 53-56.
- MARTIN, A. C. 1951. Identifying pondweed seeds eaten by ducks. J. Wildl. Manag. 15: 253-257.
- _____ & F. M. UHLER. 1939. Food of game in the United States and Canada. U. S. Dept. Agr. Tech. Bull. 634. 156 pp.
- MARTINEZ, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México. 1220 pp.
- MCATEE, W. L. 1918. Three important wild duck foods. U. S. Dept. Agr. Circ. 81. 19 pp.
- MICHAUX, A. 1803. *Flora Boreali-Americana*. 2 vols. Paris.

- MIKI, S. 1937. The origin of *Najas* and *Potamogeton*.
Bot. Mag. 51: 472-480.
- MIRANDA, F. & A. J. SHARP. 1950. Characteristics of the
vegetation in certain temperate regions of eastern
Mexico. Ecology 31: 313-333.
- MOORE, E. 1915. The potamogetons in relation to pond culture.
U. S. Dept. Int. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.
33: 251-291.
- MORONG, T. L. 1880. New species of *Potamogeton*, with notes
upon some published forms. Bot. Gaz. 5: 50-53.
- _____. 1893. The Najadaceae of North America.
Mem. Torrey Bot. Club 3: 1-65.
- MUENSCHER, W. C. 1944. Aquatic plants of the United States.
Comstock Publ. Co. Ithaca. 374 pp.
- MULLER, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms.
Bot. Rev. 47: 1-142.
- MYAEMETS, A. A. 1979. Find of Siberian Arctic species of the
pondweed *Potamogeton subretusus* (Potamogetonaceae)
in the Bolshezemelskaya Tundra. Bot. Zhurn. 64:
250-251.
- NIEUWLAND, J. A. 1913. Notes on our local plants. II. Amer.
Midl. Naturalist 3: 14-22.
- OGDEN, E. C. 1943. The broad-leaved species of *Potamogeton*
of North America north of Mexico. Rhodora 45:
57-105, 119-163, 171-214.

- _____. 1953. Key to the North American Species of *Potamogeton*. N. Y. State Mus. Circ. 31. 11 pp.
- _____. 1966. Potamogetonaceae. In LUNDELL, C. L. Flora of Texas 1: 269-282.
- _____. 1974. *Potamogeton* in New York. N. Y. State Mus. Bull. 423. 20 pp.
- _____, J. E. DEAN, C. W. BOYLEN & R. B. SHELDON. 1976. Field guide to the aquatic plants of Lake George, New York. N. Y. State Mus. Bull. 426. 65 pp.
- OSTENFELD, C. H. 1914. On the geographical distribution of the sea-grasses. Proc. Roy. Soc. Victoria 27: 178-190.
- PALSER, B. F. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Embryology. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 621-646.
- PONCE DE LEON, R. 1909. Ligeros apuntes sobre la flora del Estado de Sinaloa. Talleres Gráficos Julio G. Arce. Culiacán. México. 20 pp.
- POND, R. H. 1905. The biological relation of aquatic plants to the substratum. Rep. U. S. Commis. Fish. and Fisheries 1903: 483-526.
- PORTER, C. L. 1963. Najadaceae. In A flora of Wyoming. II. Wyoming Agric. Exp. Sta. Bull. 404: 6-12.
- POSLUSZNY, V. 1981. Unicarpellate floral development of *Potamogeton zosteriformis*. Canad. J. Bot. 59: 495-507.

- _____. & R. R. SATTLER. 1973. Floral development of *Potamogeton densus*. *Canad. J. Bot.* 51: 647-656.
- _____. & _____. 1974. Floral development of *Potamogeton richardsonii*. *Amer. J. Bot.* 61: 209-216.
- PURSH, F. T. 1814. *Florae Americae Septentrionalis*. 2 vols. London.
- RADFORD, A. E., H. E. AHLES & C. R. BELL. 1968. *Manual of the vascular flora of the Carolinas*. Chapel Hill, N. C. 1183 pp.
- RADFORD, A. E., W. C. DICKINSON, J. R. MASSEY & C. R. BELL. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publ. New York. 891 pp.
- RAFINESQUE, C. S. 1808. *Prospectus of Mr. Rafinesque Schmalt's two intended works of North American Botany*. *Med. Repos. Hex. Ser. 2*: 350-356.
- _____. 1819. *Prodrome des nouveaux genres de plantes observés en 1817 et 1818 dans l'intérieur des Etats Unis d'Amérique*. *J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts.* 89: 96-107.
- RAUNKIAER, C. 1896. *Danske Blomsterplanter Naturhistorie*. I. *Helobiac*. Copenhagen.
- _____. 1903. *Anatomical Potamogeton studies and Potamogeton fluitans*. *Bot. Tidsskr.* 25: 253-380.
- REICHE, C. 1914. *La vegetación de los alrededores de la capital de México*. México D.F. 145 pp.

- _____. 1926. Flora excursoria en el valle central de México. Talleres Gráficos de la Nación. México. 303 pp.
- REICHENBACH, L. 1845. Icones florae Germanicae et Helveticae. Leipzig.
- REZNICEK, A. A. & S. W. BOBBETTE. 1976. The taxonomy of *Potamogeton* subsection *Hybridi* in North America. *Rhodora* 78: 650-673.
- RZEDOWSKI, J. 1978. La vegetación de México. Ed. Limusa, México. 432 pp.
- _____. & R. McVAUGH. 1966. La vegetación de la Nueva Galicia. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 9: 1-123.
- _____. & C. G. RZEDOWSKI. 1979. Flora fanerogámica del valle de México. vol. I. C.E.C.S.A. México. 403 pp.
- SANCHEZ S., O. 1968. La flora del valle de México. Ed. Herrero S. A. México. 519 pp.
- SATTLER, R. 1965. Perianth development of *Potamogeton richardsonii*. *Amer. J. Bot.* 52: 35-41.
- SCULTHORPE, C. D. 1967. The biology of aquatic plants. Edward Arnold Ltd. London. 610 pp.
- SHARP, W. M. 1939. Propagation of *Potamogeton* and *Sagittaria* from seeds. *Trans. N. Amer. Wildl. Conf.* 4: 351-358.

- SINGH, V. 1965. Morphological and anatomical studies in Helobiae. II. Vascular anatomy of the flower of Potamogetonaceae. Bot. Gaz. 126: 137-144.
- ST. JOHN, H. 1916. A revision of the North American species of *Potamogeton* of the section *Coleophylli*. Rhodora 18: 121-138.
- STANDLEY, P. C. & J. A. STEYERMARK. 1958. Potamogetonaceae. In Flora of Guatemala. Fieldiana 24 part 1: 68-72.
- SYMOENS, J. J., J. VAN DE VELDEN & P. BUSCHER. 1979. Contributions to the study of taxonomy and distributions of *Potamogeton nodosus* and *P. thunbergii* in Africa. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 112: 79-95.
- TAKHTAJAN, A. 1969. Flowering plants: origin and dispersal. Oliver and Boyd, Edinburgh. 289 pp.
- _____. 1980. Outline classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev. 46: 226-359.
- TAYLOR, N. 1909. Zannichelliaceae. N. Amer. Fl. 17: 13-35.
- THORNE, R. F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. Nord. J. Bot. 3: 85-117.
- TOURNEFORT, J. P. 1719. Institutiones rei herbariae. 3 vols. Paris.
- TUCKERMAN, E. 1849. Observations on the american species of the genus *Potamogeton* L. Amer. J. Sci. Arts Series 2,7: 347-360.

- TUR, N. M. 1982. Revisión del género *Potamogeton* L. en la Argentina. Darwiniana 24: 217-265.
- TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BORGES, D. M. MOORE, D.H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB. 1980. Flora Europaea vol. 5: 7-11. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 452 pp.
- URBINA, M. 1897. Catálogo de plantas mexicanas. Imprenta del Museo Nacional. México. 478 pp.
- VASEY, G. & J. N. ROSE. 1890-1895. List of plants collected by Dr. Edward Palmer. Contr. U. S. Nat. Herb. 1-9: 1-434.
- VAZQUEZ S., J. 1974. Contribución al estudio de las plantas del Estado de Morelos (México). Catálogo de plantas contenidas en el "Herbario L'Amagatall". Ciencia 29: 1-138.
- VENALAINEN, J. 1982. On the aquatic vascular flora of the siikalampi cove of Lake Simpele, southeastern Finland. Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 58: 81-89.
- VERHOEVEN, J. T. A. & W. VAN VIERSEN. 1978 a. Structure of macrophyte dominated communities in two brackish lagoons on the island of Corsica, France. Aquatic Bot. 5: 77-86.
-
- _____ . 1978 b. Distribution and structure of communities dominated by *Ruppia*, *Zostera* and *Potamogeton* species in the inland waters of "de Bol", Texel, The Netherlands.

Estuarine and Coastal Marine Sci. 6: 417-428.

- WALTER, T. 1788. *Flora Caroliniana*. Wenman, London. 263 pp.
- WELCH, P. S. 1952. *Limnology*. Ed. 2. McGraw-Hill Book Co. New York. 538 pp.
- WELDON, L. W., R. D. BLACKBURN & D. S. HARRISON. 1973. *Common aquatic weeds*. Dover Publ. Inc. New York. 43 pp.
- WENTZ, W. A., R. L. SMITH & J. A. KADLEC. 1974. *A selected annotated bibliography on aquatic and marsh plants and their management*. School Nat. Resorces, Univ. Michigan, Ann. Arbor. 190 pp.
- WIGGINS, I. L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford Univ. Press. Stanford, California. 1025 pp.
- WOLFE, J. A., J. A. DOYLE & V. M. PAGE. 1975. *The bases of angiosperm phylogeny: Paleobotany*. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 801-824.
- WULFF, E. V. 1943. *An introduction to historical plant Geography*. Chronica Bot. Co. Waltham, Mass. 223 pp.

APENDICE

Lista de herbarios citados en el trabajo. Las abreviaturas de acuerdo con el "Index Herbariorum" (Holmgren et al. 1981).

- B Botanischer Garten un Botanisches Museum Berlin-Dahlem
BH Liberty Hyde Bailey Hortorium, Cornell University

BM	British Museum
BR	Jardin Botanique National de Belgique
CAS	California Academy of Sciences
CM	Carnegie Museum of Natural History
DS	Dudley Herbarium of Stanford University
E	Royal Botanic Garden, Edinburgh
ENCB	Escuela Nacional de Ciencias Biologicas, IPN.
FCME	Facultad de Ciencias, UNAM.
FI	Herbarium Universitatis Florentinae
G	Conservatoire et Jardin Botanique de la Ville de Gêneve
GH	Gray Herbarium of Harvard University
K	Royal Botanic Gardens, KEW
L	Rijksherbarium
LINN	The Linnean Society of London
LP	Division Plantas Vasculares del Museo de la Plata.
MA	Instituto Botánico "Antonio José Cavanilles"
MEL	National Herbarium of Victoria
MEXU	Herbario Nacional de México, UNAM
MIN	University of Minnesota
MO	Missouri Botanical Garden
MSC	Michigan State University
NY	New York Botanical Garden
P	Muséum National d'Histoire Naturelle
PH	Academy of Natural Sciences
POM	Herbarium of Pomona College

RSA Rancho Santa Ana Botanic Garden
SD San Diego Museum of Natural History
SLPM Herbario del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas
TENN University of Tennessee
TRTE University of Toronto
UNL Universidad Autónoma de Nuevo León
UPS University of Uppsala
US United States National Herbarium
WU Institut für Botanik und Botanischer