

**ESTRUCTURA DEL TALLO Y ONTOGENIA  
DE LOS DIAFRAGMAS CAULINOS EN  
PHYTOLACCA ICOSANDRA L.**

**LUCIA CAMACHO GRANADOS**

Tesis presentada a la Escuela de Biología,  
Facultad de Ciencias de la Universidad  
de Costa Rica para optar el grado de:

**LICENCIADA EN BIOLOGIA**

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGIA**

**1978**

ESTRUCTURA DEL TALLO Y ONTOGENIA DE LOS  
DIAFRAGMAS CAULINOS EN PHYTOLACCA ICOSANDRA L.

TESIS

Tesis presentada a la Escuela de Biología,  
Facultad de Ciencias de la Universidad  
de Costa Rica para optar el grado de:

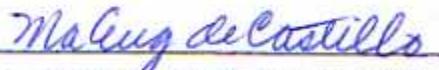
LICENCIADA EN BIOLOGIA

  
\_\_\_\_\_  
Eugenia Ma. Flores V., Ph.D.

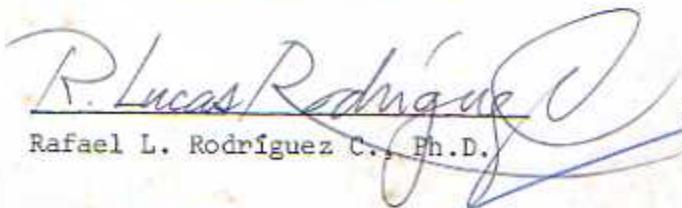
Director de Tesis

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Ana Victoria Lizano U.

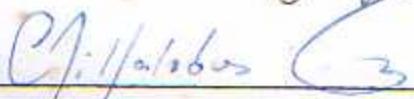
Miembro del Comité

  
\_\_\_\_\_  
Lic. María Eugenia Barahona C.

Miembro del Comité

  
\_\_\_\_\_  
Rafael L. Rodríguez C., Ph.D.

Miembro del Comité

  
\_\_\_\_\_  
Carlos Villalobos S., M.S.

Miembro del Comité

DEDICATORIA

A mis padres

A mi esposo

A mis hijos

## RECONOCIMIENTO

La más afectuosa gratitud para los señores profesores y especialistas que, con singular generosidad y sabiduría, guiaron y alentaron este trabajo. Su dirección, observaciones y sugerencias han sido cuota determinante para hacer realidad este requisito de la Licenciatura en Biología, a la cual opto orgullosa de saber que me incorporo a un equipo de reconocida solvencia humana y científica.

Quede, pues, testimonio expreso de mi vivo y perdurable reconocimiento para las siguientes personas:

Dra. Eugenia Ma. Flores V.	Dra. Ana Victoria Lizano U.
Lic. Ma. Eugenia Barahona C.	Lic. Myrna I. López S.
Br. Rodolfo Bolaños A.	Sr. Walter Marín M.
M.S. William Bussing B.	M.S. Ma. Isabel Morales Z.
Srta. Alicia Chacón L.	Dr. Manuel Ma. Murillo M.
Sr. Manuel Chavarría A.	Dr. Rafael L. Rodríguez C.
Dr. Rodrigo Gámez L.	Dr. Francisco Ureña C.
Dr. Yoshimichi Kozuka	M.S. Carlos Villalobos S.

## CONTENIDO

	Página
DEDICATORIA	i
RECONOCIMIENTO	ii
CONTENIDO	iii
LISTA DE FIGURAS	v
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	2
1. REVISION DE LITERATURA ANOTOMICA	2
1.1 Apice del tallo	2
1.2 Crecimiento del tallo	3
1.3 Crecimiento secundario del tallo de <u>Phytolacca</u> spp.	5
1.4 Diafragmas	7
3. MATERIALES Y METODOS	11
4. RESULTADOS	13
1. DESCRIPCION DE LA ESPECIE	13
2. OBSERVACIONES ANOTOMICAS	16
2.1 Apice del vástago	16
2.2 Desarrollo de las hojas	16
2.3 Estructura de la hoja madura	21
2.3.1 Superficie adaxial de la lámina foliar	21
2.3.2 Superficie abaxial de la lámina	21
2.3.3 Sección transversal de la hoja	26

	Página
2.4 Estructura del tallo	26
2.5 Origen y estructura de los diafragmas axiales	36
5. DISCUSION	50
LITERATURA CITADA	60

## LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	<u>Phytolacca icosandra</u> L.	
2	Sección longitudinal de un ápice de <u>P. icosandra</u> L.	
3	Hoja de <u>P. icosandra</u> . Vista adaxial	
4	Vena menor. Vista adaxial de la lámina foliar	
5	Epidermis adaxial de la hoja de <u>P. icosandra</u>	
6	Estoma de la superficie adaxial	
7	Estructura glandular en la epidermis adaxial de la lámina foliar	
8	Estoma atrofiado de la superficie abaxial de la hoja	
9	Patrón de venación. Vista abaxial	
10	Vista general de la epidermis del tallo	
11	Aglomeraciones estomáticas en la epidermis del tallo	

Figura		Página
12	Detalle de los estomas del tallo	
13	Colénquima angular de los tallos jóvenes. Sección transversal	
14	Corteza del tallo. Sección transversal	
15	Xilema primario y secundario del tallo de <u>P. icosandra</u>	
16	Fibras del protofloema. Sección transversal del tallo	
17	Engrosamientos anulares de los elementos traqueales del protoxilema	
18	Engrosamientos helicoidales del xilema primario del tallo. Sección longitudinal	
19	Cambio. Sección transversal del tallo	
20	Médula del tallo. Sección transversal	
21	Células del diafragma	
22	Vista general de las células medulares próximas al diafragma	
23	Detalle de las placas diafragmáticas	

Figura

Página

- |    |   |
|----|---|
| 24 | Inicio de la separación de las células del diafragma        |
| 25 | Inserción del diafragma en el parénquima medular periférico |
| 26 | Etapas tempranas en la formación de los diafragmas          |

## 1. INTRODUCCION

Phytolacca es un género perteneciente a la familia Phytolaccaceae, Orden Caryophyllales o Centrospermae (Lawrence, 1951) que cuenta con cerca de 35 especies en regiones tropicales y subtropicales. La mayoría de estas especies es americana. Phytolacca icosandra L. es una de las especies que forman parte de la flora americana y costarricense y con frecuencia se encuentra formando parte de la maleza que crece en terrenos de siembra y lotes vacíos.

Esta especie, de tallos verdes comestibles y raíces venenosas, tiene un tallo de metro o metro y medio de longitud, que en etapas tardías de desarrollo muestra una oquedad en la médula o típicos diafragmas nodales e internodales. Los diafragmas caulinos, típicos de monocotiledóneas acuáticas o semiacuáticas son poco conocidos en dicotiledóneas. Metcalfe y Chalk (1965) mencionan que los tallos de Umbelliferae y Moraceae, presentan una médula hueca; esta oquedad se interrumpe en el primer grupo mediante septos nodales. No se encontró en la literatura consultada explicación alguna, referente a la desintegración de esta estructura.

Siendo Phytolacca icosandra L. una dicotiledónea no acuática, pareció de interés estudiar la estructura del tallo y la ontogenia de los diafragmas caulinos, a fin de comparar su anatomía y posible función con las de aquellas plantas que aparecen en la literatura.

## 2. REVISION DE LITERATURA

### 1. REVISION DE LITERATURA ANATOMICA.

#### 1.1 Apice del tallo

Uno de los caracteres distintivos del ápice del tallo en angiospermas es la presencia de dos zonas: la túnica y el cuerpo. Esta zonación estructural no está limitada a las angiospermas; se puede encontrar también en los ápices del vástago de algunas coníferas como Araucaria y Agathis, así como en Ephedra y Gnetum.

La túnica está compuesta por una o varias capas de células en las que predomina la división anticlinal, con excepción de algunas divisiones periclinales en aquellos puntos donde hay inicio de primordios foliares. El cuerpo ocupa una posición interior a la túnica y se caracteriza porque incluye una masa de células que se divide en diversos planos.

El límite entre túnica y cuerpo puede variar hasta dentro de la misma especie, ya que en ciertas fases del desarrollo, las células exteriores del cuerpo pueden mostrar un arreglo estructural tipo túnica y sufrir divisiones periclinales.

Además de la división topográfica ya mencionada entre túnica y cuerpo, el ápice del tallo de la mayoría de las angiospermas muestra un patrón de zonación citohistológico. Aparece una "zona central" con células tanto de la túnica como del cuerpo. Las células de esta zona son por lo

general más grandes y más vacuoladas, y muestran, a menudo, menor actividad mitótica que las células presentes en otras regiones del ápice. En contraste con la zona central, aparece una "zona periférica", localizada en posición lateral a la zona central. Se caracteriza porque presenta células más pequeñas y con más actividad mitótica que las de la zona central. Las células de la zona del meristema lateral de la médula que se localiza en la base de la zona central, se dividen en plano transverso (en referencia al eje longitudinal del tallo) formando hileras de células más o menos definidas dentro de la médula (Foster y Gifford, 1975).

El crecimiento del tallo es producido por la acción de diversos meristemas. El más importante de éstos es el meristema apical. Al igual que en la raíz, todos los tejidos primarios del tallo se derivan de este meristema. El meristema apical del tallo, a diferencia del meristema apical de la raíz, da origen a órganos laterales o primordios foliares y, en muchos casos, también a primordios de yemas laterales. Durante la fase reproductiva, el meristema apical sufre profundos cambios fisiológicos y estructurales para producir flores o inflorescencias terminales (Cutter, 1971).

### 1.2 Crecimiento del tallo

La parte aérea de las plantas vasculares consta de un eje o tallo que porta órganos laterales. El tallo es usualmente erecto u ortotrópico, pero también puede ser decumbente, horizontal o plagiotrópico. Durante la fase vegetativa, el tallo porta órganos laterales de dos clases: las hojas,

que se caracterizan por poseer un crecimiento limitado y usualmente simetría dorsiventral, y las yemas, que se caracterizan por ser de crecimiento ilimitado o indeterminado y de simetría radial. El tallo y las hojas constituyen el vástago. Aquellos puntos del tallo donde se encuentran las hojas se llaman nudos, y las secciones de tallo comprendidas entre dos nudos se denominan entrenudos. Las yemas generalmente ocurren en las axilas de las hojas, siendo lo más común una yema por axila, aunque pueden producirse otras disposiciones.

Durante la fase reproductiva del desarrollo nacen flores o inflorescencias en las partes terminales o laterales del tallo, o bien en ambas posiciones. Se desarrollan ya sea por medio de los meristemas de yemas laterales, en cuyo caso ocupan una posición axilar, o directamente de la yema terminal. Si las flores o inflorescencias ocupan una posición terminal, el eje puede continuar su crecimiento por medio de una yema lateral originando un sistema simpodial. En aquellos casos en que la yema terminal sigue creciendo por varios años y las flores ocupan posiciones laterales en el eje, se produce un sistema monopodial.

El alargamiento del tallo se produce por la actividad de la región subapical, o bien por un verdadero meristema intercalar. El aumento en grosor del tallo es producido, en dicotiledóneas y gimnospermas, por la actividad de dos meristemas laterales: el cambio vascular y el felógeno. El cambio vascular produce los tejidos vasculares secundarios, y el felógeno, la peridermis. En monocotiledóneas, el meristema conocido como meristema primario de engrosamiento, contribuye con la división inicial de sus células

a aumentar el diámetro del tallo; pero luego produce el alargamiento del mismo (Cutter, 1971).

### 1.3 Crecimiento secundario del tallo de Phytolacca spp.

La característica anatómica más sobresaliente del género Phytolacca es el engrosamiento anómalo secundario del eje (Solereeder, 1908; Walter, 1909; Metcalfe y Chalk, 1965). Este crecimiento anómalo en grosor aparece también en algunos géneros de la familia Phytolaccaceae como Anisomeria, Ercilla y Barbeuia (Walter, 1909). Tal característica está ligada a la edad, por lo que no se manifiesta claramente en tallos jóvenes.

El desarrollo anómalo del eje se presenta como una sucesión de anillos de haces vasculares incluidos en tejido fundamental y derivados de los cambia sucesivos. También puede presentarse como un anillo continuo de esclerénquima acompañado de fibras corticales y de células pétreas (Solereeder, 1908; Walter, 1909; Metcalfe y Chalk, 1965).

Predomina en el xilema secundario de Phytolacca el parénquima para-traqueal que varía de unas pocas células a bandas completas alrededor de los vasos (vasicéntrico). Ocasionalmente presenta algún parénquima difuso, a veces con células fusiformes en el parénquima conjuntivo (Metcalfe y Chalk, 1965).

En especies con crecimiento anómalo, el parénquima rodea los rayos en forma de láminas. Puede presentar haces de rafidios, estiloides y otros (Hess, 1936).

Las puntuaciones varían entre las células del parénquima, a veces son alargadas o simples (Solereeder, 1908). La corteza se diferencia en la parte externa en un colénquima en Phytolacca americana (Walter, 1909). También puede presentar células esclerotizadas. La médula es ancha y a veces hueca en Phytolacca (Metcalfe y Chalk, 1965).

Los rayos se hacen presentes cuando no hay crecimiento anómalo secundario. Son de 2 a 10 células de ancho, heterogéneos. En el eje los rayos interfasciculares son anchos y generalmente lignificados. Las especies con estructura anómala presentan rayos en láminas radiales de parénquima interfascicular (Pfeiffer, 1926); éstas a menudo son poco diferenciadas del parénquima (Metcalfe y Chalk, 1965).

Los elementos vasculares presentan diversos patrones de puntuación. Puntuaciones areoladas poco definidas están presentes en todos los géneros de Phytolaccaceae, excepto en Rivina, Ledengergia e Hillieria, que tienen puntuaciones simples. Puntuaciones semirebordeadas pueden encontrarse en Phytolacca, Villamilla, Gallesia, Achatocarpus (Solereeder, 1908; Walter, 1909).

Las fibras son moderadamente cortas; están presentes en el periciclo en forma de haces fibrosos (Metcalfe y Chalk, 1965).

El xilema presenta vasos de tamaño variado sin patrones definidos de agrupamiento (Record y Hess, 1943). Las perforaciones de los vasos son simples (Metcalfe y Chalk, 1965). Las puntuaciones intervasculares son alternas, moderadamente grandes o diminutas.

El floema es interxilar tipo concéntrico, comúnmente presente con haces sucesivos de xilema y floema que repiten la estructura del tallo joven, separados por bandas tangenciales de parénquima conjuntivo y rayos interfasciculares (Pfeiffer, 1926).

#### 1.4 Diafragmas

Se define el diafragma como una partición transversal generalmente perforada que rompe la continuidad de un pasaje de aire (Leitbeg, 1857). Kaul (1974) lo define como una placa o lámina celular que permanece cuando algunos derivados del meristema lateral se colapsan y desintegran en la región de elongación. Esau (1977) considera al diafragma como una capa transversal de células de pared firme, que alterna con una región de células de paredes suaves que pueden colapsarse con la edad.

Usualmente se asocia esta estructura con plantas acuáticas que en su mayoría son monocotiledóneas (Duval-Jouve 1869, 1871; De Bary, 1884; Schenck, 1887; Kaul, 1974). El único informe sobre diafragmas en dicotiledóneas es el de Snow (1914), quien describió los diafragmas perforados en los nudos de Myriophyllum tenellum. Kaul (1971) afirma que estas estructuras aparecen como láminas nodales en dicotiledóneas acuáticas, mientras que en las monocotiledóneas las hay nodales e internodales, mostrando un marcado dimorfismo respecto a las células que las rodean.

Los diafragmas son de amplia distribución y se forman en casi todos los órganos de las plantas; son abundantes en láminas foliares y tallos

aéreos, aunque también se observan en pedúnculos, raíces y rizomas (Snow, 1914).

Hay diafragmas de diferentes clases. Algunos son fotosintéticos (Stant, 1967), otros se asocian con laticíferos (Stant, 1964) y otros almacenan taninos (Snow, 1914). Goebel (1905) observó que también ayudan a prevenir la pérdida de líquidos cuando el órgano sufre daño interno por corte, golpes, etc.

A los diafragmas se les han atribuido diferentes funciones:

- 1) mecánicas (Schwendener, 1874; Haberlandt, 1904; Le Blanc, 1912; Kaul, 1971);
- 2) de circulación de aire (Haberlandt, 1904; Le Blanc, 1912);
- 3) de soporte de haces vasculares transversales (Leitbeg, 1857; Duval-Jouve, 1869; De Bary, 1884; Sauvageau, 1890);
- 4) de prevención de entrada del agua contra la presión del aire contenido (Goebel, 1912; Sauvageau, 1890);
- 5) de almacenamiento (Solereeder, 1908);
- 6) de conducción (Snow, 1914); y
- 7) de nutrición (Le Blanc, 1912).

Williams y Barber (1961) consideran que cualquier función que se les asigne está por encima de su verdadera función, que es estabilización mecánica. Kaul (1971), en sus observaciones realizadas en Scirpus validus, afirma que la necesidad de soporte sin rigidez ha sido cubierta por los diafragmas, debido a la falta de complejos de refuerzo y esclerénquima en el entrenudo de esta planta.

Estructuralmente, los diafragmas presentan gran variabilidad.

Como regla general, se considera que los diafragmas se extienden sobre un espacio aéreo; sin embargo, Duval-Jouve (1869) afirma que en Cyperus papyrus, Thalia dealbata, Butomus umbellatus y Sagittaria lancefolia, se extienden sobre varios espacios; igual condición se presenta para Papyrus antiquorum según Schwendener (1874).

Las formas de las células de los diafragmas varían con la especie. Se presentan desde células poligonales con pequeños espacios aéreos en las esquinas, hasta células estrelladas con brazos largos. La formación de estas células estrelladas ha tenido explicaciones muy variadas. Schacht (1852) considera que los brazos de estas células estrelladas se producen debido a la cantidad de nutrientes que se acumula en ciertos puntos. Leitbeg (1857) estima que la forma estrellada es el resultado de la adhesión de las paredes en ciertos puntos, combinada con el ritmo de crecimiento del tejido que rodea esas paredes y la presión del aire contenido. Duval-Jouve (1869) afirma que el cuerpo de la célula no aumenta de tamaño, pero que, por el contrario, los brazos sí crecen a manera de rayo.

Schwendener (1874) considera que la forma estrellada se debe a la presión de crecimiento causado por el tejido circundante. Finalmente, Kaul (1973) considera que las células de algunos diafragmas adquieren esta forma debido al estiramiento que le producen las divisiones longitudinales.

La formación de espacios intercelulares en los diafragmas también ha llevado a muchos autores a diversas conclusiones. Leitbeg (1857) afirma que se producen por la presión del aire contenido dentro de las células

parenquimáticas. Tschirch (1880) considera que dichos espacios se forman por desintegración de la pared primaria, ya que en experimentos realizados por él, ha encontrado que las especies están cubiertas por una sustancia que da la misma reacción química de la pared primaria.

Goebel (1891) en sus estudios sobre aerénquima, concluye que las células se adhieren a través de los engrosamientos de la pared, dejando libre la médula. Mangin (1893) considera que la formación de espacios intercelulares se debe a la gelatinización de pectatos en la pared, los cuales llenan, en consecuencia, los espacios formados.

Algunos investigadores han notado la presencia de grupos de cuatro células en los diafragmas. Duval-Jouve (1873) reporta este arreglo celular para varias especies de plantas; sin embargo, no ofrece ninguna explicación en cuanto a su origen. De Bary (1884), Snow (1914) y Kaul (1971) están de acuerdo al afirmar que los paquetes o grupos de células diafragmáticas provienen de células madres individuales, a pesar de que éste no se puede considerar como el único patrón de origen presente en plantas acuáticas.

### 3. MATERIALES Y METODOS

En esta investigación se emplearon plantas adultas de Phytolacca icosandra L. colectadas en Barrio Escalante, San José; San Antonio de Belén, Provincia de Heredia y la Ciudad de Alajuela.

Se cortaron muestras de tallo en varias secciones. Después de fijado el material en FAA, se procedió a deshidratarlo en una serie de alcohol butílico terciario, para infiltrarlo finalmente con parafina. Los bloques se seccionaron a 8 ó 10  $\mu\text{m}$ . Se hicieron cortes longitudinales y transversales con un micrótomó rotatorio Reichert. Los cortes se tiñeron utilizando safranina, ácido tánico y orange G (Sharman, 1943). Este material se observó y fotografió mediante el uso de un microscopio Nikon; la película empleada para este efecto fue Panatomic X.

A fin de completar las observaciones al microscopio de luz, se hicieron algunos cortes de material fresco y se tiñeron con toluidina azul. Sobre la base de esas observaciones se hicieron los diafragmas explicativos del desarrollo de los diafragmas.

Algunas de las muestras colectadas se fijaron en gluteraldehído al 4%, en un amortiguador de cacodilato de sodio 0.05 M, pH 7.0, durante 12 horas a 23 C o en FAA durante 48 horas. Después de la fijación, el material se deshidrató mediante series de etanol y se transfirió a una solución 1:1 de acetato de amilo y etanol absoluto y luego acetato de amilo. Los especímenes se sonicaron durante 2 ó 3 segundos en un sonicador Sharp UT-52 para

eliminar impurezas y las secciones se llevaron hasta el punto de secado crítico con  $\text{CO}_2$ , en una secadora Hitachi HCp-1. Se montaron los cortes en soportes de aluminio, empleando una cinta de doble superficie adhesiva y pintura de plata. Se colocaron en un cobertor iónico EIKO modelo IB-3, en donde se cubrieron con una película de oro; luego se procedió a observar el material en un microscopio electrónico de rastreo Hitachi HHS-2R. Las fotografías se tomaron con película Verichrome Pan Kodak VP-120.

#### 4. RESULTADOS

##### 1. DESCRIPCION DE LA ESPECIE.

Phytolacca icosandra L. es una hierba perenne que alcanza un metro o metro y medio de longitud (Fig. 1). Las hojas son alternas, simples, enteras, exestipuladas y de venación reticulada. Es frecuente encontrar brotes laterales bien desarrollados cerca del ápice del vástago.

La inflorescencia, lateral o terminal, es racimosa en forma de panícula y porta flores verduzcas o rosadas, bisexuales, actinomorfas, pequeñas, subtendidas por una bracteola larga y angosta. Cada flor consta de 5 sépalos libres, usualmente desiguales. Los sépalos son carnosos, reflexos, fusionados en la base. Las anteras son biloculares, dorsifijas e introrsas. La dehiscencia es longitudinal. El ovario es ovoide y consta, en general, de 10 carpelos fusionados; 9 son funcionales y el décimo es abortivo. En cada carpelo hay un rudimento seminal campilotropo de placentación basal. El fruto es una baya púrpura, jugosa, cuyo líquido se emplea como tinta. La semilla es más o menos reniforme y sin arilo. El embrión es anular y se encuentra rodeado por abundante endosperma (Polhill, 1971).

Esta especie está ampliamente distribuida en Costa Rica y es conocida por el vulgo como "jaboncillo", "tinta" y "calalú". Con frecuencia se observa en prados del Valle Central, el Valle de Cartago, en la Costa Atlántica y la Isla del Coco. Puede ascender hasta los 1.850 metros sobre el nivel del mar (Standley, 1937).

Figura 1. Phytolacca icosandra L.



## 2. OBSERVACIONES ANATOMICAS.

### 2.1 Apice del vástago

El ápice del vástago tiene forma de domo en que se distingue una túnica biseriada y un cuerpo. Las células iniciales de la túnica y la zona central del cuerpo se tiñen densamente y tienen núcleos grandes y numerosas vacuolas pequeñas (Fig. 2).

En contraste, la zona periférica, se compone de células más pequeñas, que se tiñen ligeramente y se dividen con mayor frecuencia que las de la zona central.

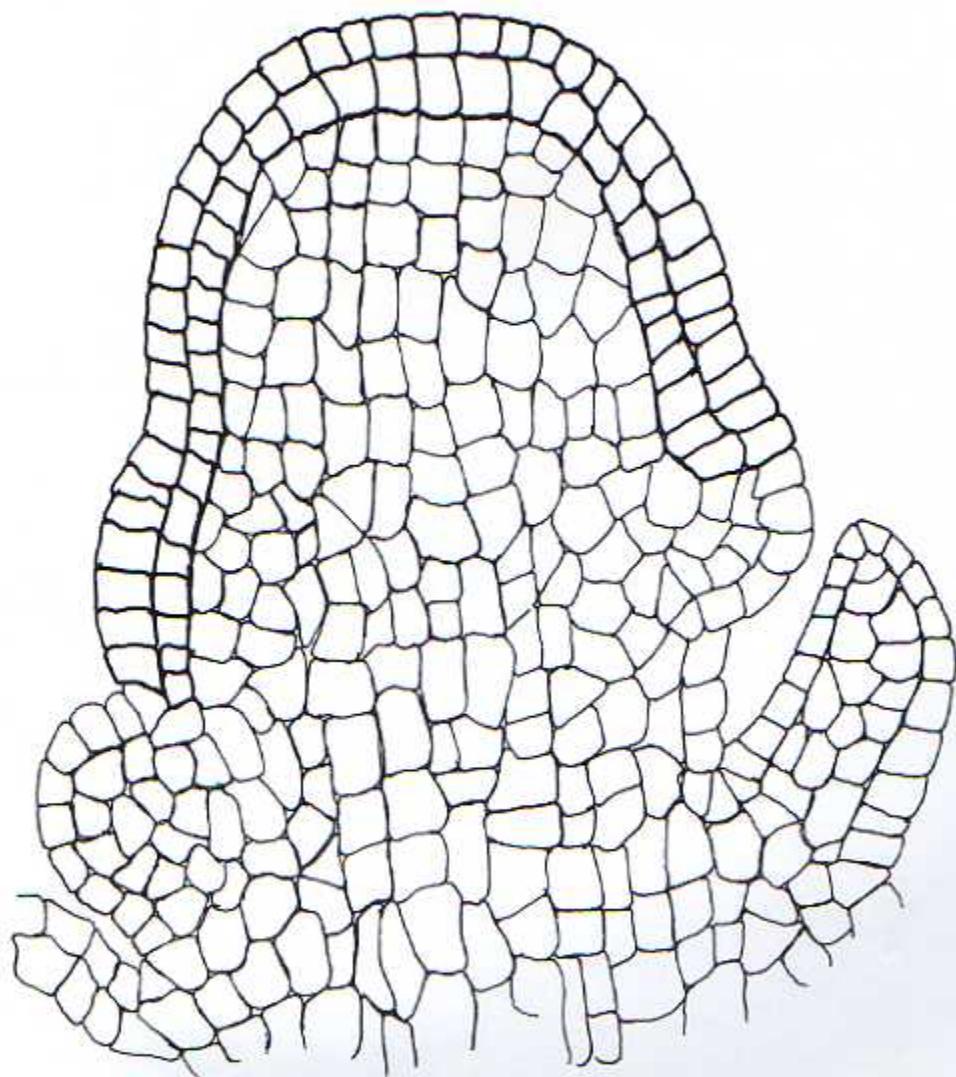
Un poco más lejos del ápice es posible distinguir el meristema que da origen a la médula, el procambium, un meristema periférico que origina la corteza y la protodermis.

### 2.2 Desarrollo de las hojas

Los primordios foliares se originan en la periferia del meristema apical; las primeras divisiones periclinales, tienen lugar en las dos capas externas del cuerpo. Divisiones anticlinales y oblicuas tienen lugar en el área de iniciación foliar (Fig. 2). La túnica se divide solo anticlinalmente.

Estas divisiones laterales dan origen a una pequeña protuberancia que se extiende hacia arriba adoptando una forma cónica. Subsecuentemente el primordio aumenta en longitud y ancho, gracias a los meristemas marginales.

Figura 2. Sección longitudinal de un ápice de P. icosandra L.



2

Figura 3. Hoja de P. icosandra. Vista adaxial



siguiendo el patrón de desarrollo común a las hojas dorsiventrales de las dicotiledóneas. La hoja es pinnatinervia y de tipo anfiestomático (Fig.3).

A ambos lados del tallo se observa un par de costillas que se prolongan hasta la inserción de la hoja que se encuentra en el nudo superior. Sin embargo, la hoja es una entidad separada del tallo y ese engrosamiento está formado por tejido axial. La formación de lenticelas se inicia muy temprano. Los tallos son verdes y después adquieren un color morado al igual que las hojas.

### 2.3 Estructura de la hoja madura.

#### 2.3.1 Superficie adaxial de la lámina foliar

La lámina foliar se divide en numerosas aréolas, irregulares o poligonales, debido al fino retículo formado por las venas menores. El arreglo y forma de las células epidérmicas es diferente en aréolas y nervadura (Fig. 4). La epidermis que se encuentra sobre las venas está constituida por células más largas y de paredes lisas. Por el contrario, las células epidérmicas de las aréolas son de forma irregular. La superficie adaxial de la lámina foliar muestra pocos estomas de tipo ranunculáceo (Fig. 5 y 6), así como también algunas estructuras glandulares distribuidas en la haz de la hoja que secretan mucílago (Fig. 7).

#### 2.3.2 Superficie abaxial de la lámina

En el envés, las células epidérmicas que cubren las venas son de menor tamaño que las observadas en la haz. Al igual que en la

Figura 4. Vena menor. Vista adaxial de la lámina foliar

Figura 5. Epidermis adaxial de la hoja de P. icosandra

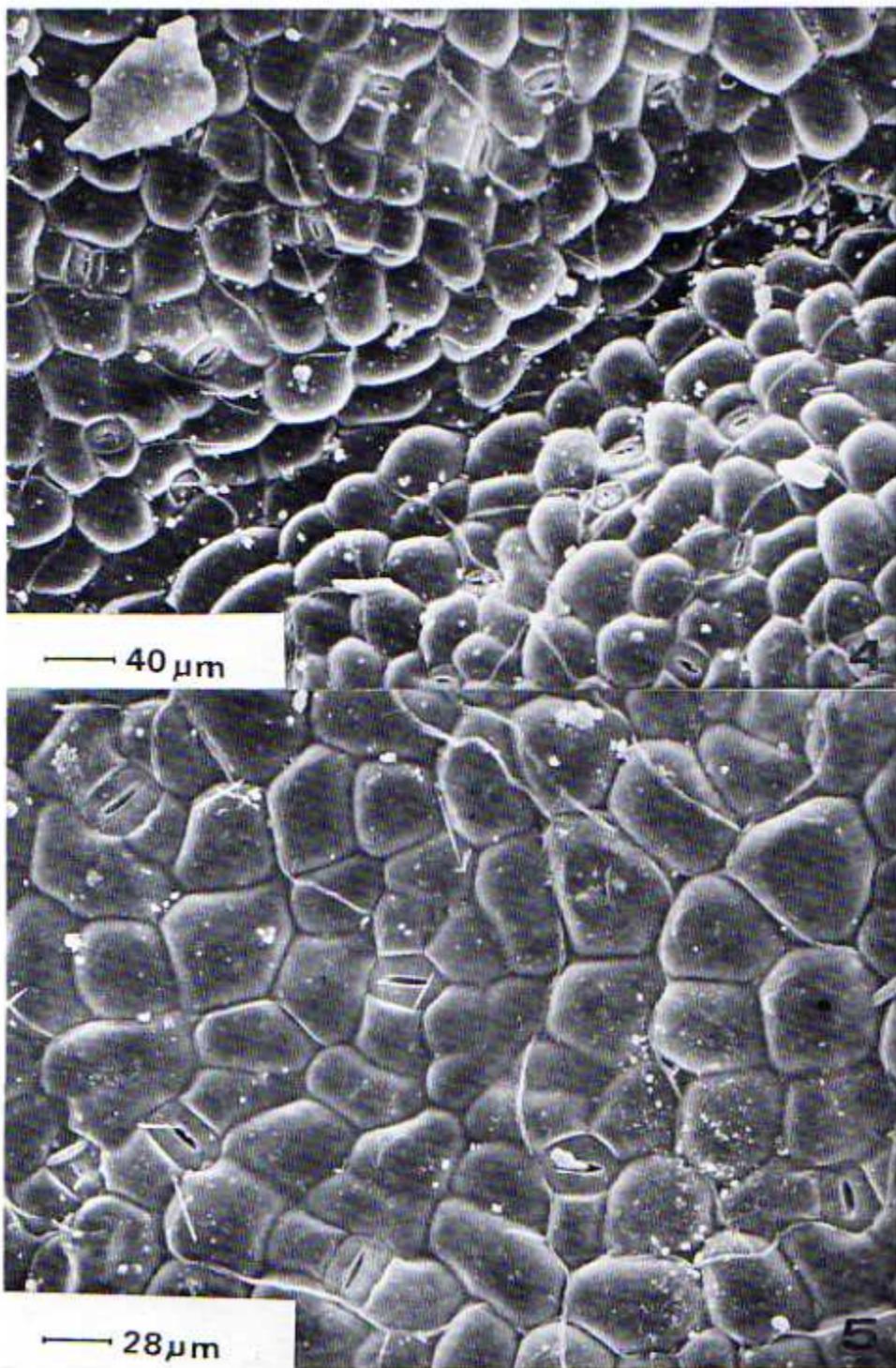
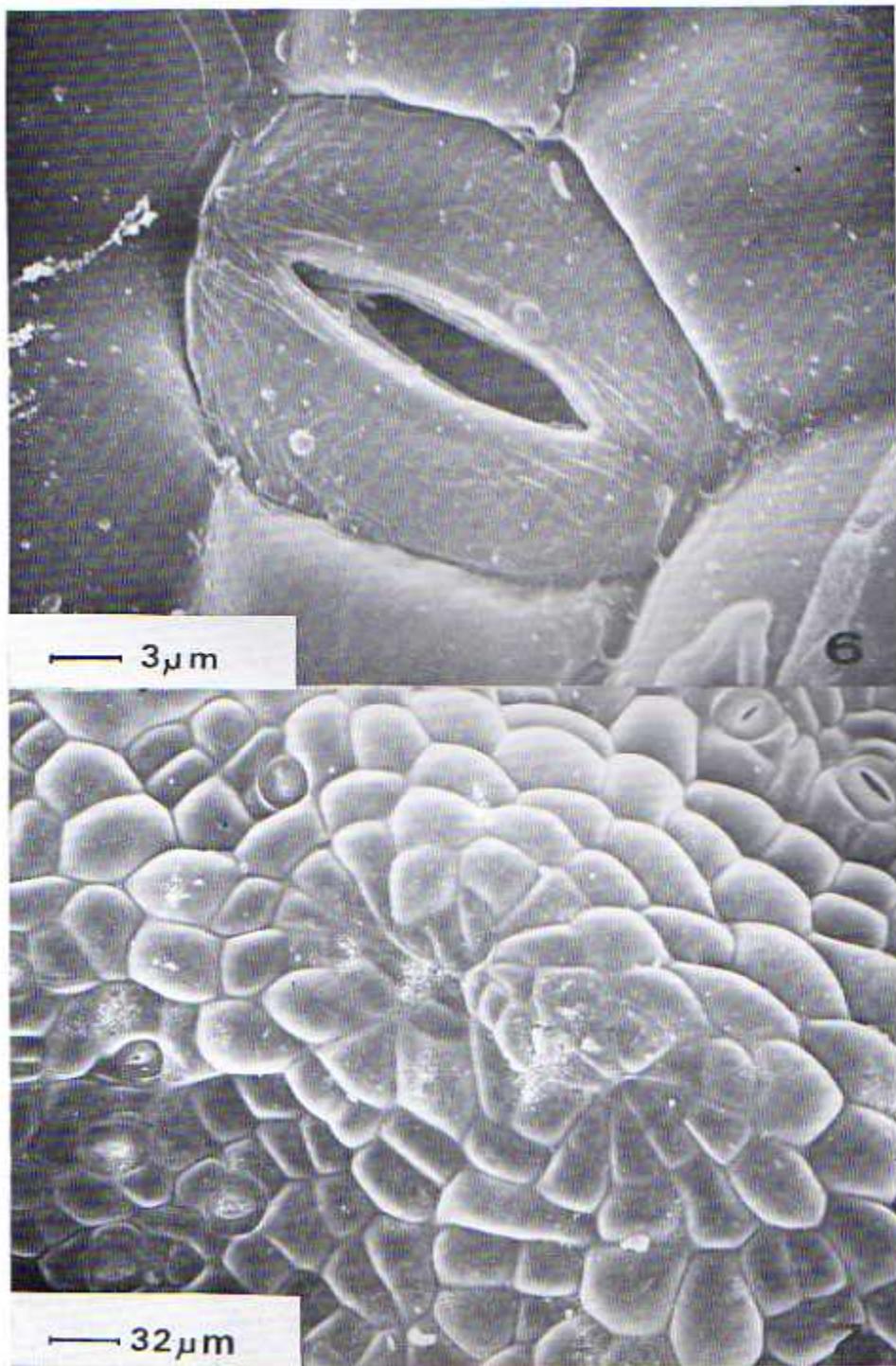


Figura 6. Estoma de la superficie adaxial

Figura 7. Estructura glandular en la epidermis adaxial de la  
lámina foliar



superficie adaxial, éstas también son diferentes a las células de las aréolas. En las aréolas, las células epidérmicas son irregulares en forma semejantes a las que se presentan en la haz. La superficie abaxial muestra numerosos estomas de tipo ranunculáceo o anomocítico. El poro estomático tiene una longitud de 22 a 2"  $\mu$ m, tamaño que es similar a la de los estomas de la otra superficie. En esta superficie también se observan estomas de menor tamaño, cuyo poro está obstruido (Fig. 8). Hifas de hongo son frecuentes en esta superficie (Fig. 8). Las venas en esta superficie se proyectan hacia afuera como puede observarse en la Figura 9. Las estructuras glandulares observadas en la haz también están presentes en el envés.

Tanto en la superficie adaxial como en la abaxial, la epidermis es glabra.

### 2.3.3 Sección transversal de la hoja

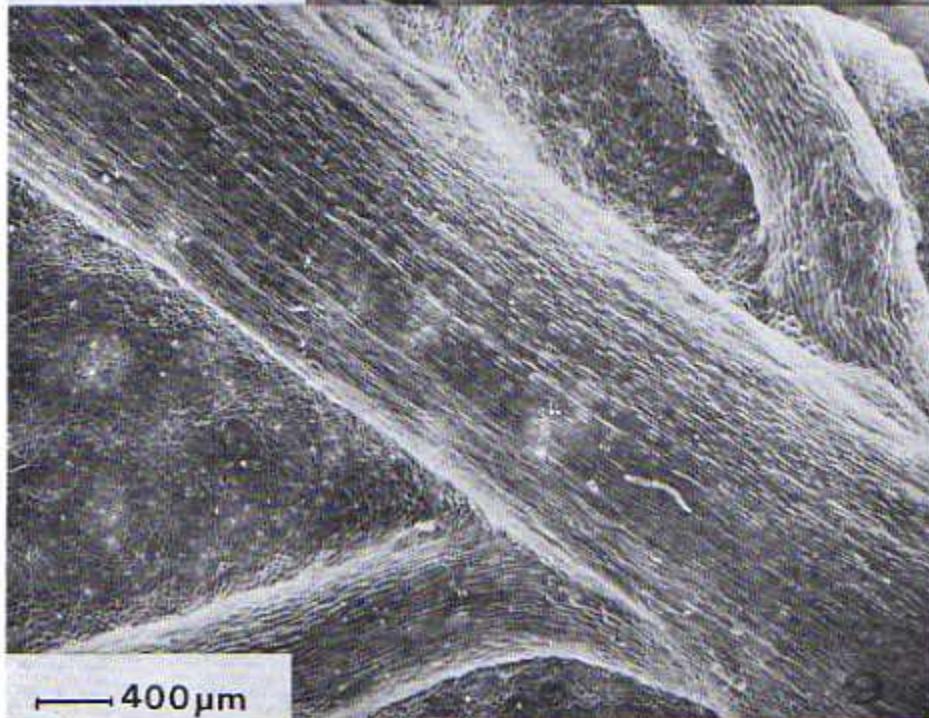
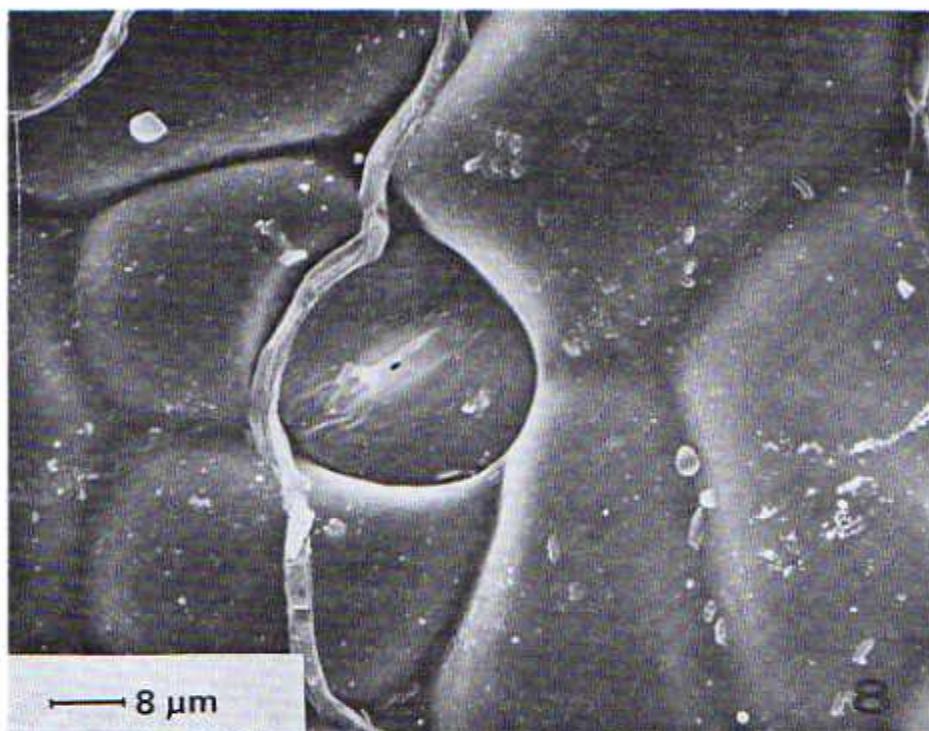
En la sección transversal es posible observar ambas epidermis como capas uniseriadas. De trecho en trecho se observan las células oclusivas de los estomas, seguidas internamente por pequeñas cámaras subestomáticas. El mesofilo de empalizada consta de varias capas celulares. Este mesofilo se continúa con el mesofilo lacunar hacia la cara abaxial. Los haces vasculares son colaterales.

## 2.4 Estructura del tallo

La superficie externa del tallo de Phytolacca icosandra L. es irregular y forma cuatro costillas.

Figura 8. Estoma atrofiado de la superficie abaxial de la hoja

Figura 9. Patrón de venación. Vista abaxial



Las células epidérmicas del tallo son de forma alargada (Fig. 10). Los estomas se distribuyeron casi linealmente a lo largo del tallo formando ligeras costillas en las cuales se observan, con frecuencia aglomeraciones de 4 ó 5 estomas (Fig. 11). Las células epidérmicas adyacentes a los estomas son más cortas e irregulares que las de las zonas intercostales. En algunos casos los estomas están asociados a células subsidiarias, sin embargo, como se observa en la Figura 12, el patrón no es uniforme. Es interesante hacer notar que los poros estomáticos están mal formados.

En sección transversal la epidermis es uniseriada, con células incoloras de forma rectangular y desprovista de tricomas. Hacia el interior se observa una capa de ocho a diez células en grosor de colénquima angular (Fig. 13). La corteza está formada de parénquima constituido por células irregulares con pequeños espacios intercelulares entre sí. Las células corticales muestran organelas como núcleos, plastidios, dos nucleolos, e inclusiones como rafidios (Fig. 14). Alrededor de la médula se observa un anillo de haces vasculares, separado por áreas interfasciculares que se continúan con la corteza (Fig. 15). En el tallo joven los haces son colaterales; sin embargo, conforme madura el vástago aparecen haces de tipo anfifloico. La presencia de un anillo único de haces vasculares en el tallo de Phytolacca icosandra L. que muestra un crecimiento secundario temprano, se caracteriza porque, en él, el floema es escaso y forma un anillo casi continuo de elementos floemáticos comprimidos entre el xilema y el parénquima cortical. Es evidente también la presencia de un anillo continuo de fibras protofloicas de dos a

Figura 10. Vista general de la epidermis del tallo

Figura 11. Aglomeraciones estomáticas en la epidermis del tallo

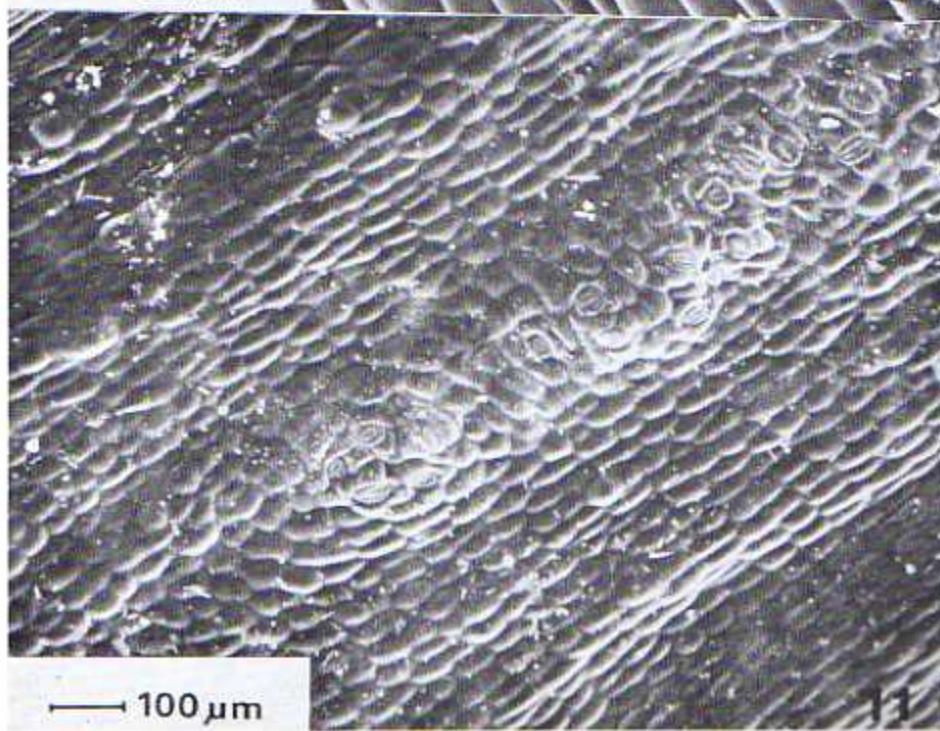
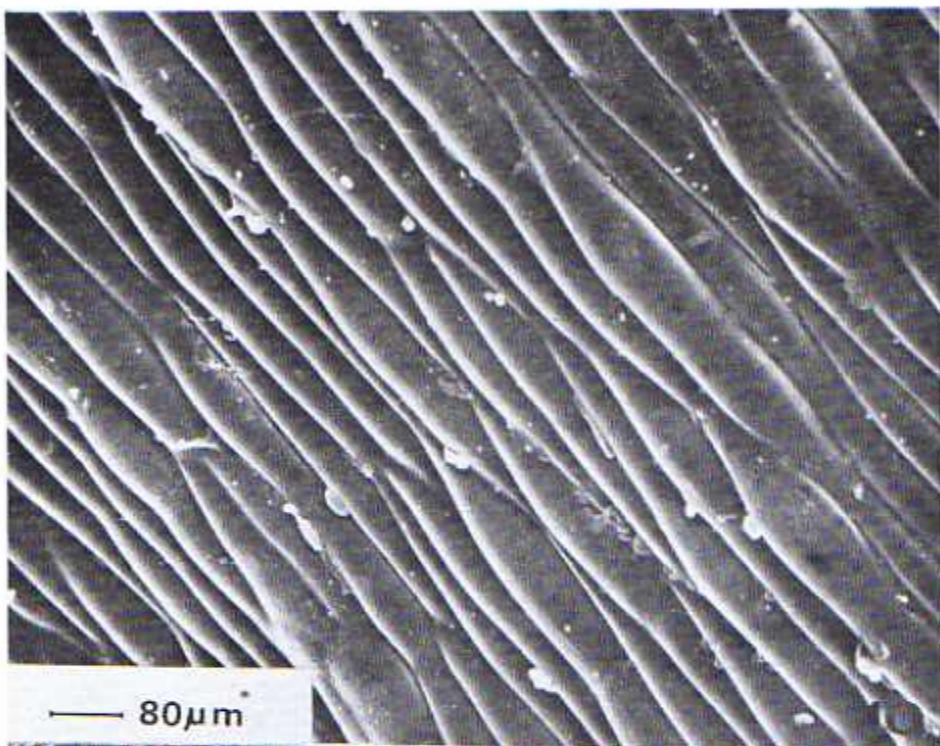


Figura 12. Detalle de los estomas del tallo

Figura 13. Colénquima angular de los tallos jóvenes  
Sección transversal

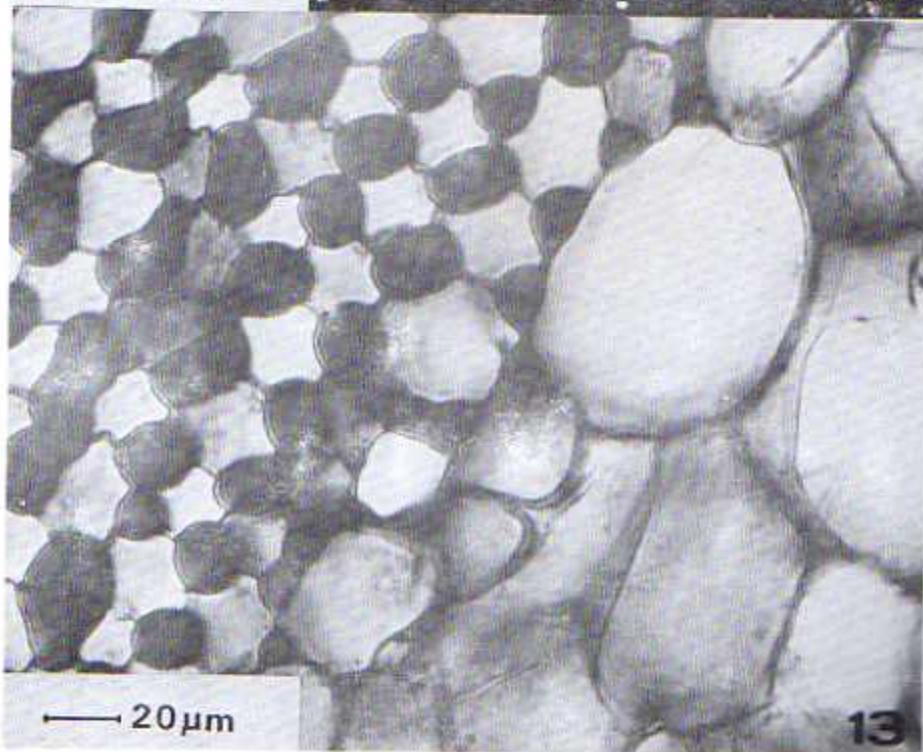
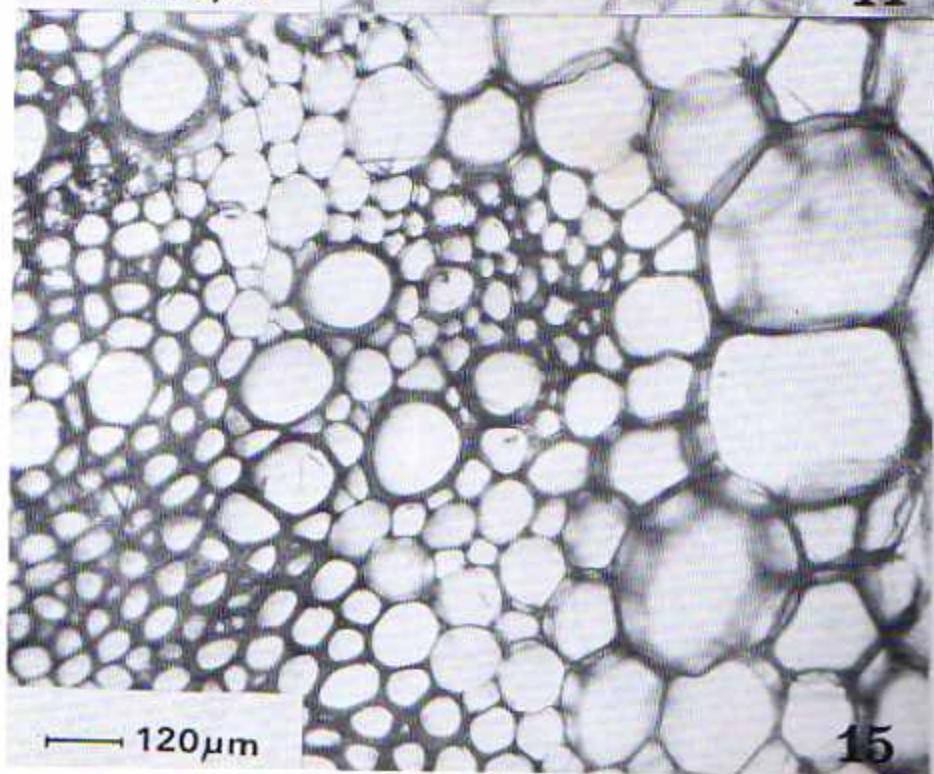
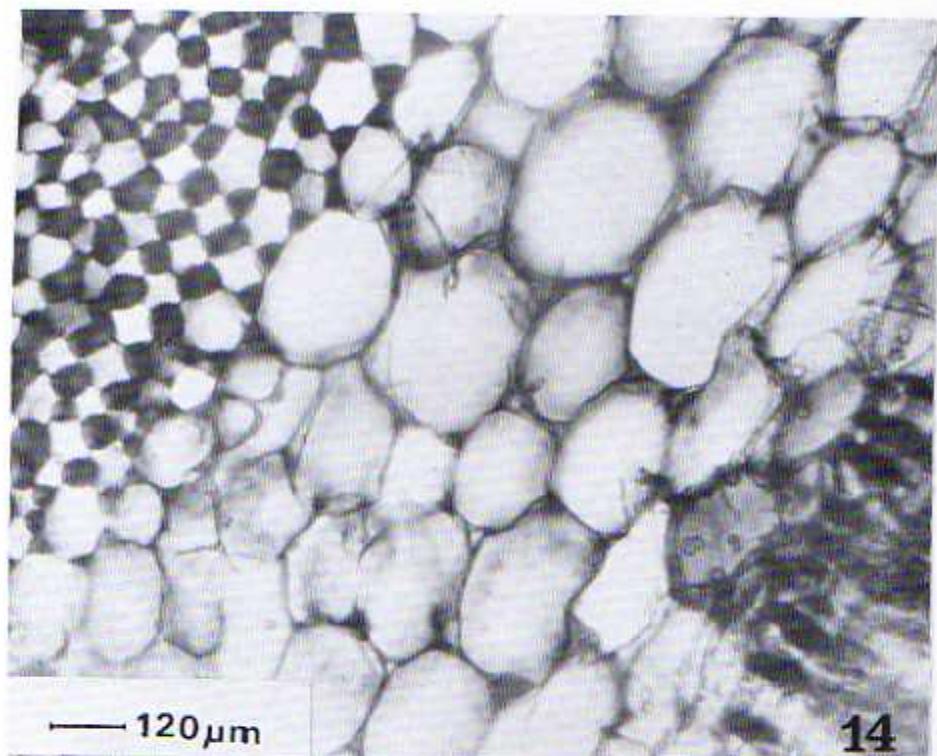


Figura 14. Corteza del tallo. Sección transversal

Figura 15. Xilema primario y secundario del tallo de  
P. icosandra.



tres capas de células en grosor, que sirve de límite entre el floema y la corteza antes de producirse el crecimiento secundario (Fig. 16). Posteriormente, este anillo se rompe al aumentar el diámetro del tallo para dar grupos de fibras aislados. Los elementos del protoxilema muestran engrosamientos anulares (Fig. 17), mientras que los del metaxilema muestran puntuaciones reticuladas o helicoidales (Fig. 18).

El crecimiento secundario se inicia con la formación de un cambium (Fig. 19) que produce un anillo vascular. Sucesivamente, se inicia el crecimiento secundario anómalo mediante la producción de cambia sucesivos. Cada cambium produce varias células de parénquima a ambos lados y luego forma derivadas que se diferencian en elementos traqueales o tubos cribosos.

En regiones interfasciculares el cambio da origen a rayos medulares pequeños formados por células de parénquima de forma isodiamétrica.

La médula está formada por un parénquima compacto de células isodiamétricas con espacios intercelulares muy pequeños entre sí (Fig. 20). En estas células se observa claramente la presencia de un núcleo con uno o dos nucleolos en su interior. Es característica la ocurrencia de idioblastos con rafidios.

## 2.5 Origen y estructura de los diafragmas axiales

La médula de los tallos jóvenes está formada por células parenquimatosas de paredes delgadas (Fig. 21), atravesadas por abundantes plasmodesmos.

Figura 16. Fibras del protofloema. Sección transversal del tallo

Figura 17. Engrosamientos anulares de los elementos traqueales  
del protoxilema

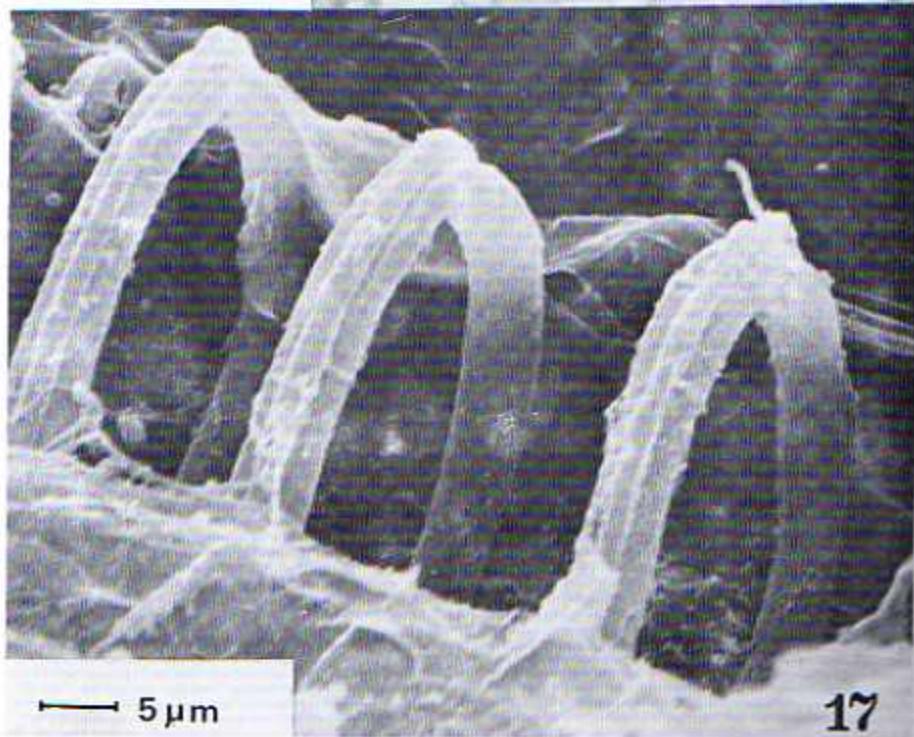
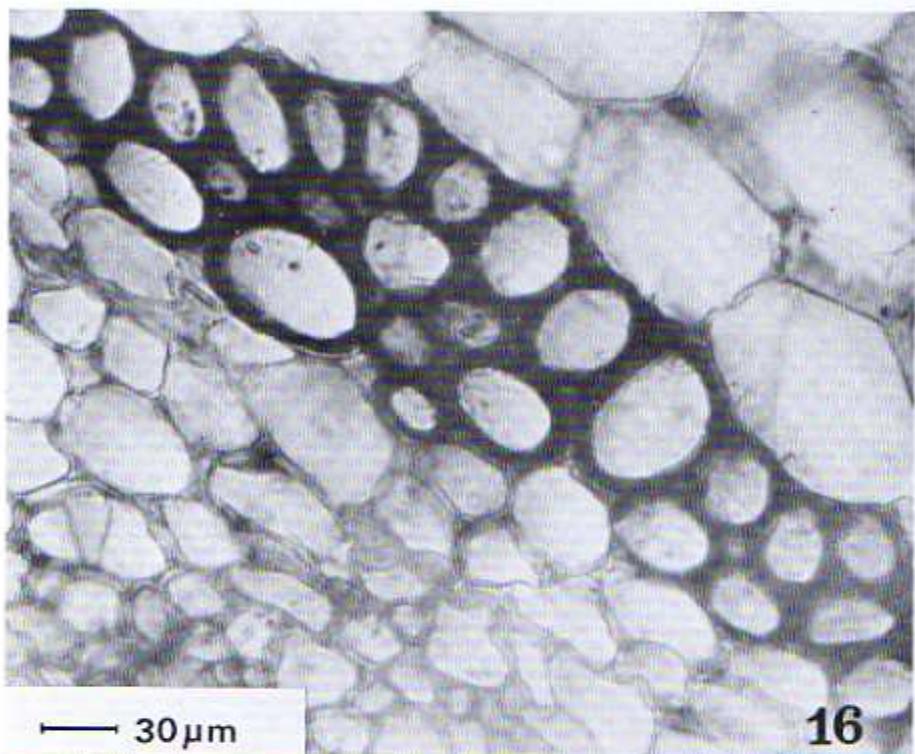


Figura 18. Engrosamientos helicoidales del xilema del tallo  
Sección longitudinal

Figura 19. Cambio. Sección transversal del tallo

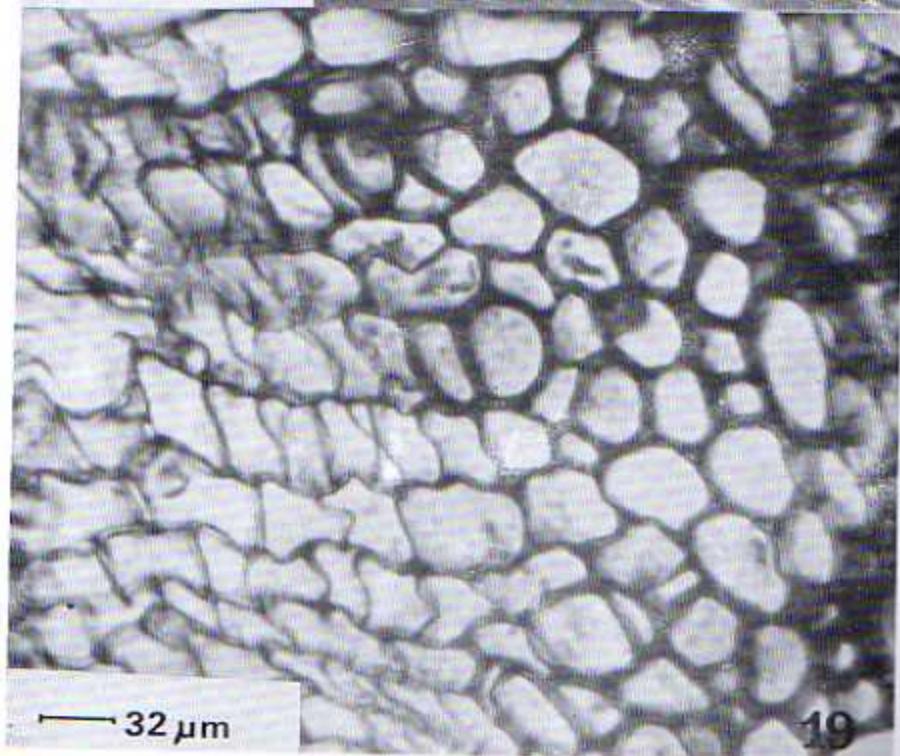
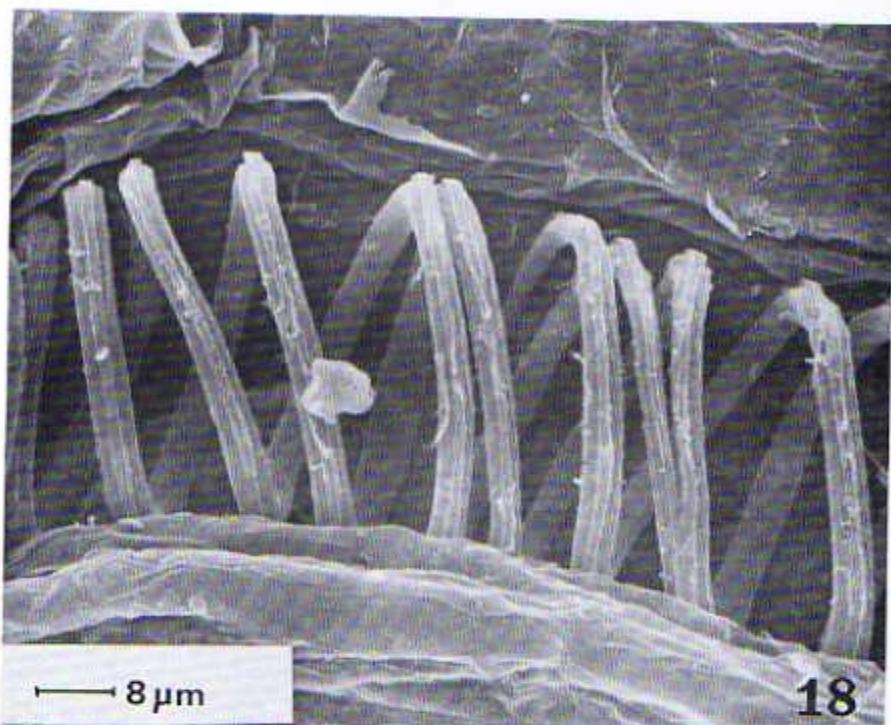
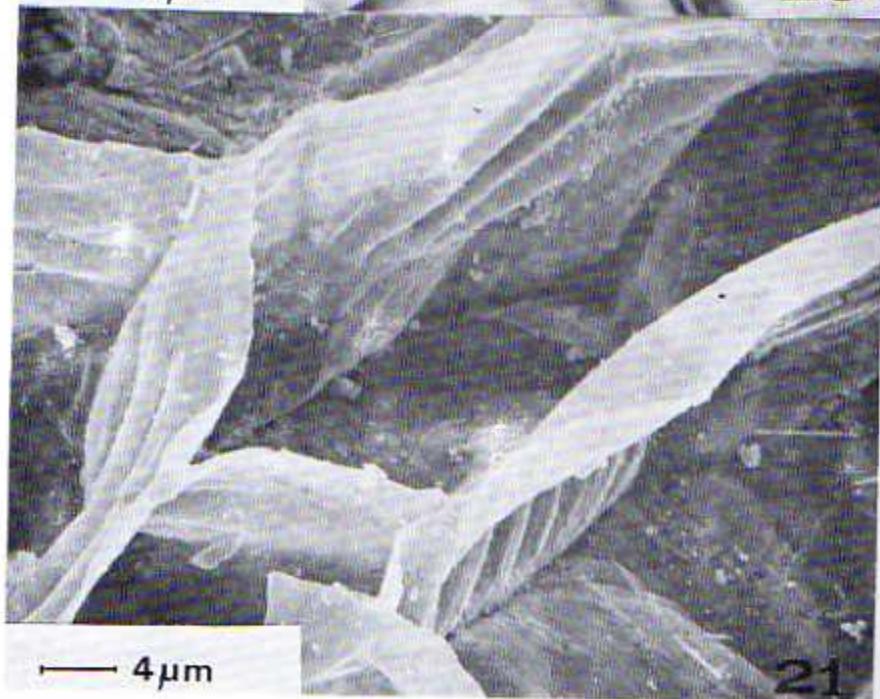
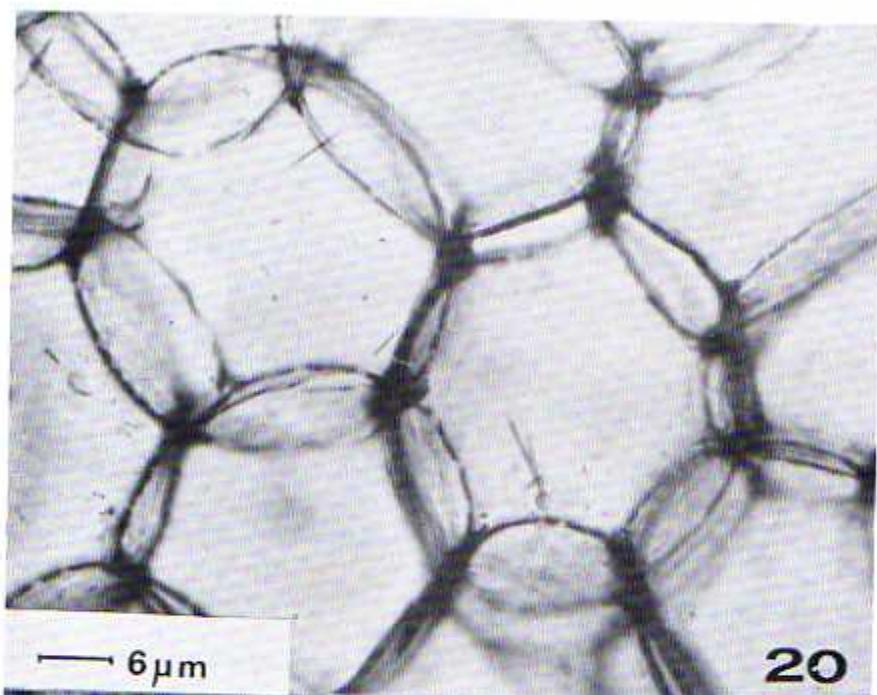


Figura 20. Médula del tallo. Sección transversal

Figura 21. Células del diafragma



Algunas de estas células, localizadas en el centro de la médula, muestran cloroplastos, numerosas inclusiones y forma alargada. Las células medulares periféricas son más redondeadas y pequeñas que las centrales (Fig. 22 y 23).

Una vez iniciado el crecimiento secundario, se inicia una separación de las células medulares centrales por disolución de la lámina media en las respectivas paredes celulares (Fig. 24). No hay un patrón uniforme de desintegración del tejido; sin embargo, en la mayoría de los casos el proceso de desintegración se extiende radialmente hasta formar espacios aéreos en el centro de la médula (Fig. 25). Estos espacios de aire son interrumpidos de trecho en trecho por remanentes de tejido medular, a manera de tabiques transversales. Esta partición transversal constituye lo que se conoce como diafragma. En Phytolacca icosandra estas estructuras no tienen un patrón estructural definido, ni una distribución uniforme a lo largo del eje (Fig. 26). Al inicio, los diafragmas constan de varias capas de células en grosor (Fig. 25 y 26); posteriormente, conforme aumenta el crecimiento secundario, hay desintegración total de las células que forman el diafragma. Esta desintegración se produce primero en sentido longitudinal a lo largo del eje, y luego en sentido transversal a toda la región, hasta producir disminución en el grosor de los diafragmas, que finalmente desaparecen para formar un canal aéreo continuo a lo largo del tallo.

Figura 22. Vista general de las células medulares próximas al diafragma

Figura 23. Detalle de las placas diafragmáticas

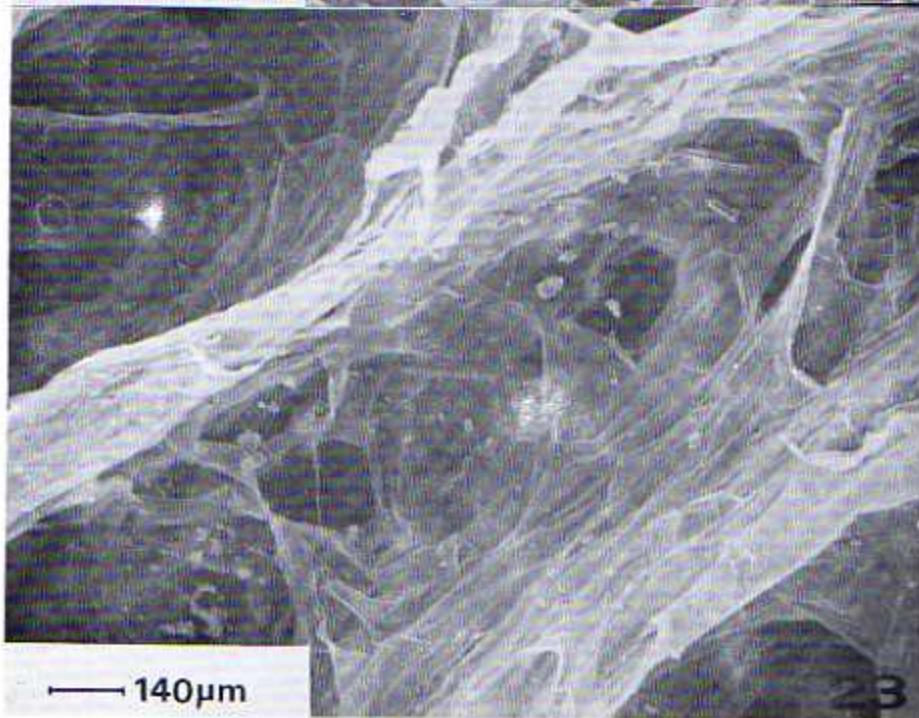
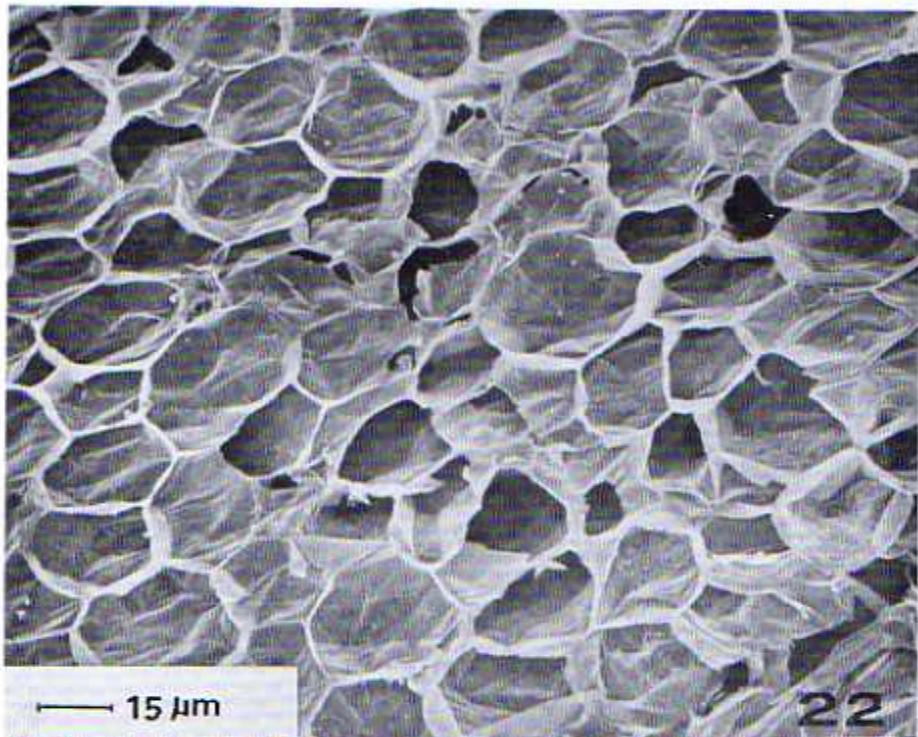
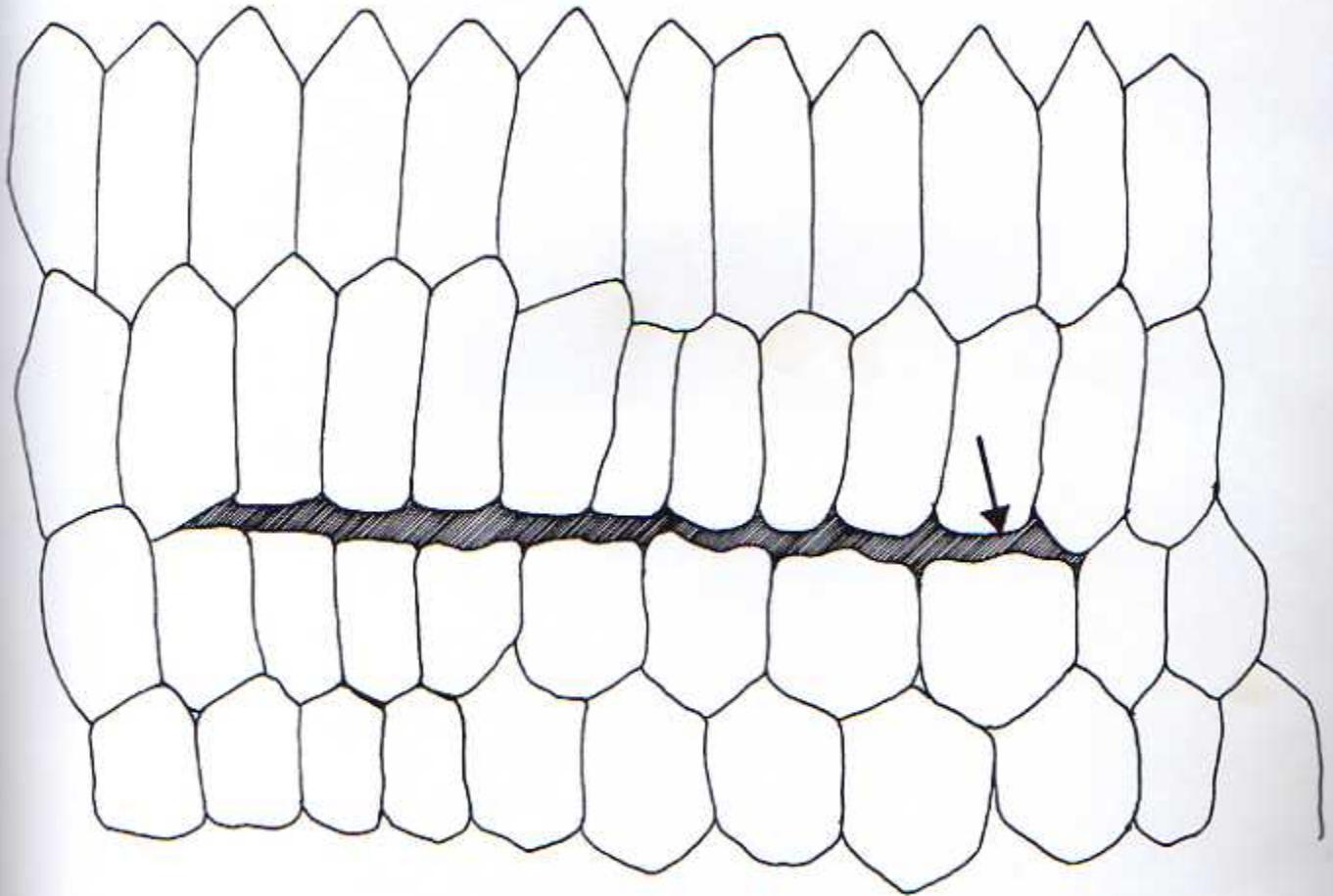


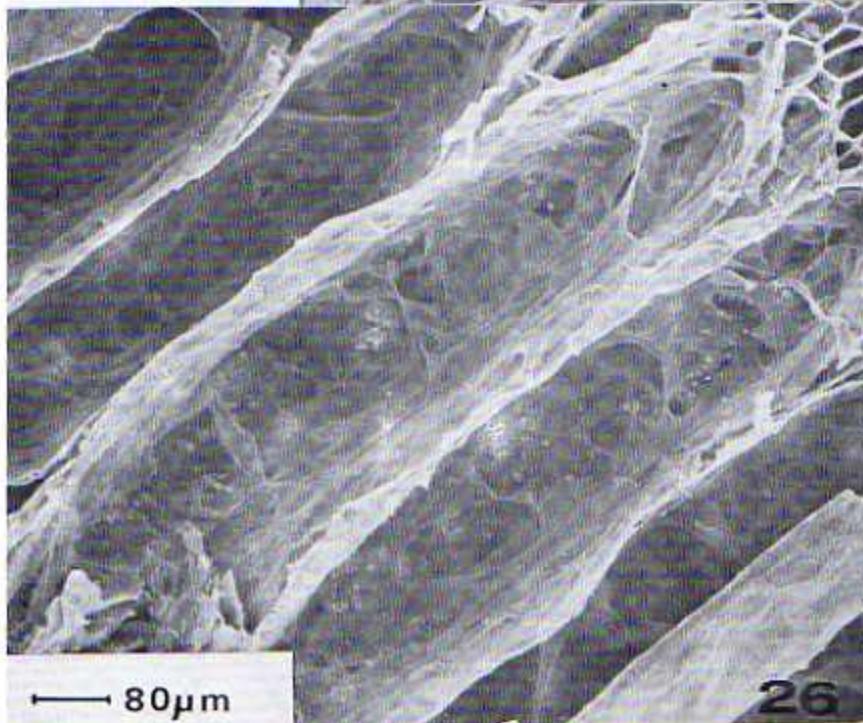
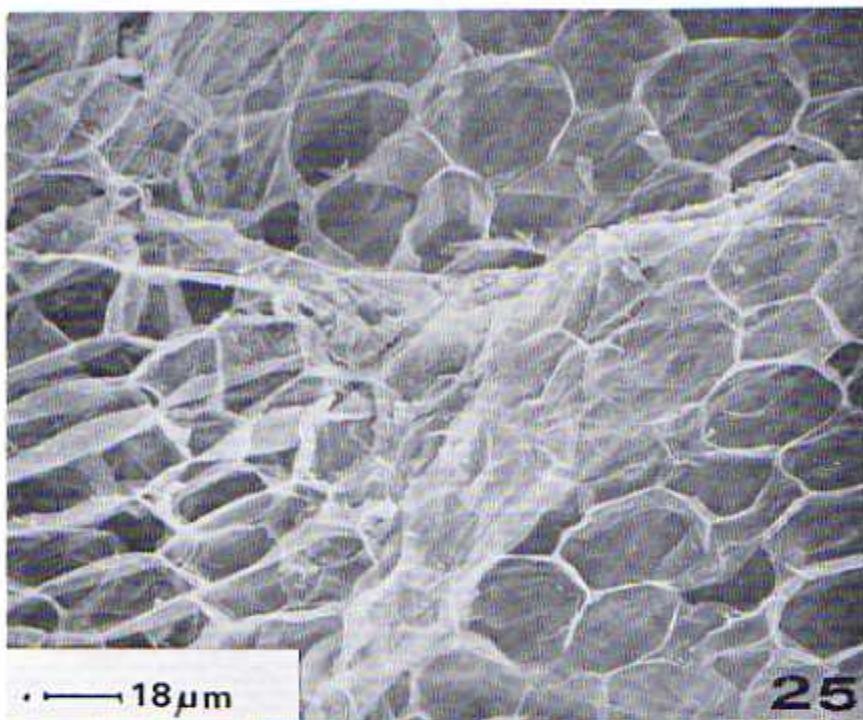
Figura 24. Inicio de la separación de las células del diafragma



24

Figura 25. Inserción del diafragma en el parénquima medular periférico

Figura 26. Etapas tempranas en la formación de los diafragmas



## 5. DISCUSION

Con frecuencia las monocotiledóneas acuáticas muestran la presencia de diafragmas en algunos o en todos sus órganos vegetativos, como posible solución a problemas de aereación interna o de biomasa mínima. Las plantas terrestres no sólo presentan diafragmas en escasas ocasiones, sino que a pesar de la amplitud de estudios realizados por los botánicos, no se conocen detalles sobre la presencia o ausencia de estas estructuras.

El primer estudio amplio sobre diafragmas fue hecho en 1973 por Duval-Jouve, quien afirmó que estas estructuras son características de especies acuáticas, y que las células que las forman son diferentes del parénquima circundante, pudiendo estar asociadas a haces vasculares en algunos casos.

Snow (1914) consideró que los diafragmas son característicos de plantas que crecen en el agua o en lugares muy húmedos y se hacen presentes tanto en las partes sumergidas como aéreas de las plantas que los tienen. Kaul (1971, 1973, 1974), a través de sus estudios en Scirpus validus (Cyperaceae), Typha latifolia (Typhaceae) y Sparganium eurycarpum (Sparganiaceae), demostró la presencia frecuente de diafragmas en plantas acuáticas y mencionó también el hecho de que éstos pueden estar presentes en algunas plantas terrestres.

La presencia de diafragmas en una dicotiledónea terrestre como Phytolacca icosandra, permite comparar la ontogenia y anatomía de estas

estructuras con las de las monocotiledóneas acuáticas citadas en la literatura, ya que no existen parámetros similares de comparación en dicotiledóneas terrestres.

Según Kaul (1971, 1973, 1974), los diafragmas caulinos en Scirpus validus así como aquellos diafragmas foliares de Typha latifolia y de Sparganium eurycarpum son producidos por un meristema intercalar.

En Scirpus validus al iniciarse el diafragma, las células que lo van a formar no se distinguen de aquellas que producirán el aerénquima. Posteriormente, por mitosis sucesivas, producen series lineales de células provenientes de una célula madre. De acuerdo con Kaul (1974), el posible estímulo morfogenético que origina la segmentación celular es la presencia de haces vasculares transversales del procambium, ya que las primeras divisiones de la célula madre ocurren cerca del lugar donde se desarrollan dichos haces. Aunque es difícil visualizar el fenómeno de morfogénesis tal y como lo describe Kaul, es indudable que existe una correlación entre las bandas transversales de procambium y el desarrollo de series lineales de células provenientes de las repetidas divisiones de un meristemoide. Siguiendo el patrón ontogenético descrito por Kaul, una vez que los compartimentos caulinos se forman, los diafragmas comienzan a surgir del meristema intercalar en forma independiente, a pesar de que algunas veces surgen simultáneamente para producir diafragmas al mismo nivel en compartimentos adyacentes. En Scirpus validus cada diafragma lleva un haz vascular transversal que une a uno o varios haces vasculares longitudinales

mayores o se fusiona con uno o varios haces más pequeños. Estos haces vasculares transversales tienen una disposición muy variada: algunos son ramificados y otros no, y en muchos casos ni siquiera atraviesan el diafragma, sino que corren cerca del borde del mismo. En esta planta, todas las ramificaciones de los haces vasculares transversales se fusionan a través del metaxilema y del metafloema, con haces vasculares verticales provenientes de las divisiones longitudinales y de la periferia del tallo.

Todos los diafragmas presentes en el entrenudo de Scirpus validus, que es la estructura fotosintética por excelencia de esta especie, son semejantes, pero en el caso de Sparganium eurycarpum y de Typha latifolia donde el mayor órgano fotosintético de la planta es la hoja, los diafragmas son de diferentes tipos y aparecen en determinada secuencia.

Las hojas de Sparganium eurycarpum están divididas en compartimentos, de manera simétrica. Las partes más jóvenes y gruesas de la lámina foliar presentan un mayor número de divisiones que las partes más viejas y delgadas. La distribución de las diferentes clases de diafragmas en cada compartimento es la siguiente: tres diafragmas finos, no fotosintéticos, formados por células estrelladas, seguidas por un diafragma fotosintético y grueso. Los diafragmas no fotosintéticos pueden tener una o dos capas de células en grosor. La forma estrellada de sus células se debe al estiramiento producido por la presión mecánica que ejercen las paredes del compartimento. El número común de brazos de estas células estrelladas es de seis, aunque también hay algunas que presentan siete u ocho brazos. En este tipo de diafragmas

es característica la presencia de grandes espacios intercelulares entre los brazos de las células que los forman. El otro tipo de diafragma foliar presente en Sparganium eurycarpum, es el diafragma fotosintético que es más complejo en estructura que los no fotosintéticos. Los fotosintéticos, se caracterizan por estar formados por tres o cuatro capas de células en grosor, y son también portadores de haces vasculares. Estos haces transversales son observables en los diafragmas como bandas de procambium ligeramente diferenciado, cuando estos todavía están próximos al meristema intercalar. Las bandas se caracterizan por la temprana diferenciación de floema. La posición de un tipo de diafragma en un compartimento no guarda relación alguna con la posición de un diafragma de su misma clase en el compartimento adyacente. Los diafragmas se forman en el meristema intercalar y son desplazados en sentido acrópeta con los otros derivados cuando maduran. Las diferentes clases de diafragmas pueden ser detectados aún dentro de las capas derivadas del meristema intercalar. Los diafragmas fotosintéticos son más gruesos y sus células más oscuras y pequeñas; se distinguen fácilmente de las células más grandes de tejidos adyacentes en sección longitudinal. Aún se pueden observar las diferencias entre diafragmas fotosintéticos vasculares y no vasculares en el meristema intercalar, ya que los no vasculares son más delgados y pálidos que los vasculares. Los diafragmas no se vuelven fotosintéticos hasta que emergen de las bases envainadoras de las hojas adyacentes.

La ontogenia de los diafragmas en Typha latifolia es semejante a la de

los diafragmas de Sparganium eurycarpum. En este caso, también es el meristema intercalar el encargado de producir los diferentes tipos de diafragmas. Las células que forman los diafragmas sufren cambios sucesivos que les impiden colapsarse. En Typha latifolia, la división y alargamiento de dichas células se correlacionan con el aumento en diámetro de la lámina foliar (Kaul, 1974). En Sparganium eurycarpum, los diafragmas vasculares son moderadamente meristemáticos y producen placas de células delgadas, mientras que aquellos formados por células estrelladas muestran este patrón, debido a que sus células sufren estiramientos en sus paredes por acción de las particiones que forman los compartimentos (Kaul, 1973). Los diafragmas de Typha latifolia son foliares y por lo general están comprendidos entre particiones rígidas que no permiten comunicación entre un compartimento y el adyacente. La presencia de diferentes clases de diafragmas en un compartimento sigue una secuencia definida. Entre dos diafragmas vasculares hay quince intermedios, no vasculares, formados por células estrelladas. De estos quince no vasculares, el octavo es más grueso que los demás. En compartimentos ya totalmente formados, los diafragmas no vasculares estrellados comienzan a desintegrarse en forma alterna, quedando finalmente un total de siete comprendidos entre dos vasculares. Los haces vasculares transversales presentes en los diafragmas vasculares no atraviesan el diafragma como en el caso de Scirpus y Sparganium, sino que corren cerca de sus bordes, conectando el floema de haces vasculares mayores. En Typha latifolia ninguno de los tipos de diafragma es fotosintético.

Si se comparan los estadios ontogenéticos de los diafragmas presentes en los tres géneros de monocotiledóneas acuáticas estudiadas por Kaul (1971, 1973, 1974) con los observados en el desarrollo de los diafragmas caulinos de P. icosandra, es evidente la diferencia que existe al respecto. Mientras que en monocotiledóneas acuáticas el origen de las diferentes clases de diafragmas está en el meristema intercalar, en el caso de P. icosandra el proceso de formación de los diafragmas responde a un fenómeno de desintegración del tejido medular al iniciarse el crecimiento anómalo secundario. Esta desintegración conlleva la aparición de remanentes de tejido de la médula en forma de placas celulares transversales no perforadas o diafragmas.

Si el meristema intercalar en monocotiledóneas acuáticas es el encargado tanto de dar origen a los diafragmas como de producir las divisiones longitudinales de los compartimentos, la formación de unas y otras obedece a un patrón de desarrollo preestablecido. Por el contrario, en P. icosandra la formación de diafragmas no es producto de actividad de meristemas intercalares, sino un fenómeno correlacionado con el crecimiento secundario. Es posible que su aparición obedezca a la presión mecánica ejercida sobre la médula por los tejidos circundantes, como sucede en el tallo del maíz. Por lo tanto, la distribución y el tamaño de los diafragmas y de los espacios aéreos a lo largo del tallo no es uniforme. Los espacios aéreos formados de este modo han sido denominados espacios intercelulares rexígenos (Esau, 1977). Mientras que los diafragmas foliares de Typha latifolia y los de Sparganium eurycarpum se caracterizan por ser de diferentes clases (vasculares, no vasculares, fotosintéticos, estrellados) y por obedecer a una secuencia regular de alternancia (Kaul, 1971, 1973, 1974), los de Scirpus validus y de P. icosandra

son todos iguales. En ambas plantas el tipo de diafragma no es fotosintético y está formado por varias capas de células en grosor. Otra diferencia básica entre los diafragmas de Typha latifolia, Sparganium eurycarpum y Scirpus validus con respecto a los de P. icosandra, es el hecho de que estos tres géneros presentan diafragmas vasculares, mientras que P. icosandra no tiene haces vasculares transversales en los diafragmas.

Es interesante hacer notar que en las monocotiledóneas acuáticas citadas en la literatura, los diafragmas, ya sean foliares o caulinos, se mantienen presentes aún en la etapa madura del órgano que los porta. En P. icosandra durante el crecimiento secundario se produce una desintegración paulatina de las diferentes capas celulares que forman los diafragmas. Estos llegan finalmente a desaparecer por completo, produciendo un ducto aéreo en la cavidad del tallo. La única posible analogía con este proceso está en la desintegración de las bandas verticales parenquimatosas de Typha latifolia. Estas bandas se localizan entre los compartimentos donde están los diafragmas, y eventualmente se colapsan, conforme la hoja alcanza su madurez. Kaul (1974) sugiere que esa desintegración contribuye al mantenimiento de las células de los compartimentos, mientras éstos están en período de formación. En realidad, en P. icosandra la separación de paredes a lo largo de la lámina media y el colapso y ruptura de las células parece producirse debido a los ajustes de crecimiento que provoca el temprano inicio del crecimiento secundario. Al no aumentar su talla ni dividirse como lo hacen las células circundantes, estas células se separan y desintegran.

A los diafragmas se les han asignado diversas funciones: mecánicas, de soporte de haces vasculares transversales, de nutrición, y de circulación de

aire, entre otras. Algunas de estas posibles funciones que se les han atribuido, son más fáciles de analizar debido a las hipótesis y teorías que se han formulado al respecto.

Kaul (1972) ha sugerido que la presencia de haces vasculares transversales sólo en los diafragmas fotosintéticos de Sparganium eurycarpum es la clave de la función que desempeñan. Si todos los diafragmas fueran fotosintéticos, la luz sería incapaz de penetrar suficiente dentro de la hoja joven y a las cámaras de aereación internas les haría falta el oxígeno proveniente de las células fotosintéticas vecinas.

Analizando el posible significado funcional que cumplen los diafragmas en el transporte de oxígeno, encontramos que la presencia de estas estructuras así como del aerénquima, se pueden explicar a través de tres teorías. La "teoría del transporte" formulada por Williams y Barber (1961), afirma que la parte sumergida de una planta acuática depende para su aereación de la parte aérea de la misma. Como el sistema de espacios intercelulares es insuficiente para el transporte de todo el oxígeno que la planta necesita, se hace necesaria la presencia de un aerénquima que promueva el intercambio gaseoso. Es necesario hacer notar que la mayoría de las plantas que presentan tejidos aerenquimatosos, tienen sus cámaras aéreas limitadas por la presencia de diafragmas con poros de diámetro muy pequeño. De manera que la difusión de gases no está controlada por el tamaño de los canales aéreos, sino por la presencia de diafragmas porosos.

La "teoría de la reserva" según Williams y Barber (1961), considera que las partes sumergidas de la planta dependen de las partes aéreas para el suministro de oxígeno. Esta teoría sostiene que si los estomas están cerrados de noche, se produce una interrupción en el intercambio gaseoso, de donde se hace necesario contar con una reserva de aire oxigenado mientras se restablece el abastecimiento normal de oxígeno al día siguiente. Inmediatamente surgen tres objeciones a esta teoría. La primera de ellas reside en el hecho de que las afirmaciones que se hacen son notablemente reticentes en lo que se refiere a la función de los grandes reservorios que se encuentran comúnmente en las hojas aéreas de las plantas acuáticas.

La segunda objeción la encontramos en el hecho de que la mayoría de los tejidos de las plantas, posean o no sistemas metabólicos especiales, son capaces de resistir períodos regulares de anaerobiosis sin sufrir ningún daño. Una tercera objeción es que se sabe que muchas plantas abren los estomas de noche.

La "teoría del soporte" considera que la fuerza de anclaje de una planta depende de la fricción entre la raíz y el substrato (Williams y Barber, 1961). En hábitats húmedos, esta fricción está muy reducida, razón por la cual los canales aéreos y diafragmas evolucionaron para compensar la reducción de la razón superficie-volumen en el interior de la planta, ya que si no fuera así se correría el riesgo de que las células que forman el sistema de anclaje, no fueran capaces de soportar el movimiento continuo de la parte aérea sin ser dañados. Un sistema de anclaje sumergido basado en las condiciones de las

plantas terrestres no serviría, porque si bien mecánicamente resulta adecuado, sus requerimientos de oxígeno son muy altos. Lo que se requiere es una estructura interna semejante a un panal capaz de proveer a la planta con fortaleza necesaria, utilizando la menor cantidad de tejido posible.

Contrario a lo descrito para las plantas acuáticas o hidrófitas, las plantas mesófitas tienen un sistema continuo de espacios intercelulares pequeños, carecen de diafragmas y tienen un sistema de anclaje diferente ya que sus raíces son más largas y menos ramificadas (Daubemire, 1947). P. icosandra puede clasificarse como una planta mesófito en el sistema de Warming (1895) citado por Daubemire (1947); como tal, es atípica al presentar diafragmas y espacios aéreos de gran tamaño. Sin embargo, tampoco es posible asignarle a sus diafragmas caulinos las funciones propuestas por las teorías anteriores, ya que esta planta dista mucho de parecerse a las hidrófitas. En esta planta los diafragmas y compartimentos parecen representar una etapa intermedia del proceso que culmina con la destrucción de la médula que sólo conlleva como ventaja el aligerar el peso del tallo. Esto quizá permita evitar los problemas de anclaje que podría producir el rápido crecimiento de la planta y el temprano inicio del crecimiento secundario.

## LITERATURA CITADA

1. Cutter, E. 1971. Plant Anatomy. Part 2. Edward Arnold (Publishers) Ltda. London.
2. Daubenmire, R.E. 1947. Plants and Environment. J. Willey & Sons. New York.
3. De Bary, A. 1884. Comparative Anatomy of Phanerogams and Ferns. Oxford.
4. Duval-Jouve, J. 1869. Sur quelques tissus de Juncus et de Gramineés. Bull. Soc. Bot. Fr., 16:404-410.
5. \_\_\_\_\_. 1871. Sur quelques tissus de Juncus et de Gramineés. Bull. Soc. Bot. Fr., 18:231-239.
6. \_\_\_\_\_. 1873. Diaphragmes vasculifères des Monocotylédones aquatiques. Mém. Acad. Sci. Lett. Montpellier, 8:157-176.
7. Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. 2a. ed. Wiley, New York.
8. Foster, A. y E. Gifford. 1975. Comparative Morphology of Vascular Plants. 2a. ed. Freeman. San Francisco.
9. Goebel, K. 1891. Pflanzenbiologische Schilderungen. PT II:115-266.
10. \_\_\_\_\_. 1905. Organography of plants. Oxford.
11. \_\_\_\_\_. 1912. Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl., 22:385-397, 417-438, 481-505.

12. Haberlandt, G. 1904. Physiologische Pflanzenanatomie. 3a. ed. Leipzig.
13. Hess, R.W. 1936. Occurrence of raphydes in wood. Trop. Woods, 1936:22-31.
14. Kaul, R. 1971. Diaphragms and Aerenchyma in Scirpus validus. Amer. J. Bot., 58:808-816.
15. \_\_\_\_\_. 1972. Adaptive leaf architecture in emergent and floating Sparganium. Amer. J. Bot., 59:270-278.
16. \_\_\_\_\_. 1973. Development of foliar Diaphragms in Sparganium eurycarpum. Amer. J. Bot., 60:944-949.
17. \_\_\_\_\_. 1974. Ontogeny of Foliar Diaphragms in Typha latifolia. Amer. J. Bot., 61:318-323.
18. Lawrence, G.H.N. 1951. Taxonomy of vascular plants. Macmillan, New York.
19. Le Blanc, M. 1912. Sur les diaphragmes des canaux aëriifères des plantes. Rev. Gén. Bot., 24:233-243.
20. Leitbeg, H. 1857. Die Luftwege der Pflanzen. S.B. Akad. Wiss. Wien, 18:384-393.
21. Mangin, L. 1893. Sur les composés pectiques. J. Bot. Paris, 7:329.
22. Metcalfe, C.R. y L. Chalk. 1965. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 2. Clarendon Press. Oxford.

23. Pfeiffer, H. 1926. Das abnorme Dickenwachstum. Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. Vol. 9. Berlin.
24. Polhill, R.M. 1971. Phytolaccaceae. In E. Milne-Redhead & R. M. Polhill, eds., Flora of Tropical East Africa. The east African Community, Nairobi.
25. Record, S.J. y R.W. Hess. 1943. Timbers of the New World. New Haven, Conn.
26. Sauvageau, S. 1890. Sur la structure de la feuille des genres Halodule et Phyllospadix. J. Bot. Paris, 4:321-332.
27. Schacht, H. 1852. Physiologische Botanik. Die Pflanzenzelle, der innere Bau un das Leben der Gewächse. Berlin.
28. Schenck, H. 1887. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. Bot. I.
29. Schwendener, S. 1874. Das mechanische. Prinzip in anatomischen bau des Monocotyledonen. Leipzig.
30. Sharman, B.C. 1943. Tannic acid and iron alum with safranin and orange G in studies of the shoot apex. Stain Tech., 18:105-111.
31. Snow, L. 1914. Contributions to the knowledge of the diaphragms of water plants. I. Scirpus validus. Bot. Gaz., 58:495-517.
32. Solereder, H. 1908. Systematic Anatomy of the Dicotyledons. Oxford.

33. Standley, P.C. 1937. Flora of Costa Rica (II). Field Museum of Natural History, Chicago.
34. Stant, M.Y. 1964. Anatomy of Alismataceae. J. Linn. Soc. Bot., 59:1-42.
35. \_\_\_\_\_. 1967. Anatomy of the Butomaceae. J. Linn. Soc. Bot., 59:1-42.
36. Tschirch, A. 1880. Angewandte Pflanzenanatomie. Vol. I. Viena.
37. Walter, H. 1909. Phytolaccaceae . In A. Engler, ed. Das Pflanzenreich, IV. 83 (h. 39).
38. Williams, W.T. y D.A. Barber. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. Symp. Soc. Biol., 15:132-144.