

ANATOMIA Y ONTOGENIA FOLIAR DE *PODOCARPUS PARLATOREI* (PODOCARPACEAE)

Por GEORGINA M. DEL FUEYO¹

SUMMARY

The leaf anatomy and ontogeny of *Podocarpus parlatorei* Pilger was studied with OM, SEM and TEM. The adaxial, marginal and submarginal meristems are less evident than the apical and the intercalary ones. The foliar primordium originates from the second layer of cells near the shoot apex. The different tissues are differentiated in the following sequence: epidermis, resin duct, phloem, xylem, transfusion tissue, hipoderm fibres, palisade and spongy clorenchyma and finally the accessory transfusion tissue.

INTRODUCCION

Este trabajo tiene por objeto, incrementar el conocimiento de estructuras de los representantes característicos de la flora argentina y ayudar al esclarecimiento de problemas taxonómicos y paleobotánicos vinculados con las Podocarpáceas.

Podocarpus parlatorei Pilger es nativo de los Bosques Montanos de Bolivia y Argentina, en las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán y Catamarca donde alcanza su límite austral de dispersión. Ocupa las laderas orientales de los cordones montañosos, desde los 1.200 metros hasta los 2.000 metros s.n.m. formando comunidades arbóreas casi puras, o bien acompañadas por *Alnus jorullensis* H.B.K. var. *spachii* (Regel) Winkler (Digilio y Legname, 1966; Dimitri, 1973). Alcanza un porte de 8 a 10 metros y sus nombres vulgares son: "pino del cerro", "pino montano"; "pino de Jujuy" y "pino de Tucumán".

La familia de las Podocarpáceas ha sido tratada taxonómicamente por varios autores: Pilger (1903, 1926), Tengner (1967),

¹ Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Pabellón II. Departamento de Ciencias Biológicas. Laboratorio de Anatomía Vegetal. Ciudad Universitaria. Núñez. 1428. Buenos Aires, Argentina. Becaria del CONICET.

De Laubenfels (1969) y Gausson (1973). El género *Podocarpus*, en particular, fue estudiado por Wasscher (1941), Buchholz y Gray (1948-1951), Gray (1953-1958, 1960, 1962) y Woltz (1986), entre otros.

La anatomía de las hojas de *Podocarpus* es importante para la definición de secciones y sub-secciones del género tal como lo hacen Orr (1937, 1944), Buchholz y Gray (1948-1951) y Florin (1958). *Podocarpus parlatorei* se encuentra en la sección *Eupodocarpus* o *Podocarpus*, sub-sección "C" según Buchholz y Gray (1948); en cambio De Laubenfels (1985) ubica esta especie dentro del sub-género *Podocarpus* en la sección *Capitulatis* teniendo en cuenta además de las características foliares, las reproductivas.

Los estudios del meristema apical del vástago son en general más frecuentes en angiospermas. Sin embargo, varias especies de gimnospermas han sido tratadas en detalle por Tetley (1936), Foster (1939), Cross (1941, 1942), Griffith (1952) y Pillai (1974).

Descripciones morfológicas de varias especies de Podocarpaceas fueron dadas por Robertson (1906), Keng (1963) y De Laubenfels (1978); en el género *Podocarpus* por Seemann (1863), Brook y Stiles (1910), Schoonraad (1974) y Jagmin (1985).

La ontogenia foliar de gimnospermas ha sido tratada en los trabajos de Cross (1940) y Johnson (1943); en particular para la familia y el género se pueden mencionar a Lee (1952) y Griffith (1957).

La historia geológica de las Podocarpaceas se remonta al período Jurásico y su distribución está restringida casi exclusivamente al hemisferio Sur. Según Florin (1963) la Sub-sección "D", como la de otros grupos de *Podocarpus*, pudo haberse originado en la región de Australasia, y migró, vía Antártida, hacia Sudamérica durante el Mesozoico. En el Cretácico inferior de Patagonia, se han hallado varias especies fósiles de la familia (Archangelsky, 1966), cuyo estudio se está profundizando actualmente (Archangelsky y del Fueyo, 1987).

MATERIAL Y METODOS

El material estudiado ha sido recolectado por la autora. Parte del mismo fijado en FAA con su correspondiente material de herbario (BAA N° 20977, 20980, 20981).

Yemas foliares, hojas jóvenes y adultas, catáfilas y ramas jóvenes han sido incluidas en parafina o cortadas con micrótomo de deslizamiento. Hojas jóvenes y adultas fueron diafanizadas (método de Strittmatter, 1973); también fueron maceradas catáfilas y hojas adultas (método de Boodle, 1916).

Se realizaron pruebas microquímicas en cortes transversales de hojas adultas usando los siguientes reactivos: lugol (almidón); violeta de cresil (mucílagos); eosina y ácido pícrico (proteínas); floroglucina clorhídrica (lignina); sudán IV (cutina); rojo de rutenio (pared celular), negro sudán (lípidos y resinas).

Los dibujos y esquemas que aparecen en el texto han sido realizados por la autora.

Se hicieron observaciones de ambas superficies foliares y de cortes transversales de hoja con el MEB; para lo cual el material fue deshidratado en una serie ascendente de alcoholes, secado y planchado entre dos portaobjetos a temperatura ambiente. Para las observaciones con MET, pequeños trozos de hoja fueron fijados en glutaraldehído al 2% en buffer fosfato (pH: 7,2) durante dos horas a temperatura ambiente, refijados en tetróxido de osmio al 2%, deshidratadas en una serie ascendente de alcoholes e infiltradas con Spurr. Las ultrasecciones fueron coloreadas con: a) acetato de Uranilo (5 m) - Reynolds (10 mg) y b) permanganato de potasio (10 m) - acetato de Uranilo (5 m).

La terminología empleada para las paredes epidérmicas cutinizadas es la de Lyshede (1982).

Parte de las abreviaturas usadas: CL: corte longitudinal; CT: corte transversal; cr: canal resinífero; fl: floema; hv: haz vascular; MEB: microscopio electrónico de barrido; MET: microscopio electrónico de transmisión; TAT: tejido accesorio de transfusión; TT: tejido de transfusión; xl: xilema.

OBSERVACIONES

Morfología de la hoja adulta: El follaje siempre verde de *Podocarpus parlatoresi* está compuesto por hojas sésiles angostamente lineales y aplanadas dorsiventralmente, correspondiendo al tipo II de De Laubenfels (1953). El ápice es atenuado y la base decurrente con una torsión (Fig. 1 F). La cara superior es de color verde oscuro y brillante mientras la cara inferior con vena media visible, es blanquecina. Las hojas alcanzan una longitud de 8 cm y una anchura de 2-4 mm; se disponen helicoidalmente sobre la rama, presentado una filotaxis de 2/5. La rama joven posee unos surcos que se corresponden con la base de las hojas (Fig. 1 A, B).

Morfología de las catáfilas: La yema foliar está protegida por un conjunto de catáfilas dispuestas helicoidalmente en torno a ella (Fig. 2 A). Las más próximas al ápice meristemático son de consistencia carnosa, apenas carenadas y levemente acuminadas. A medida que se alejan del mismo se tornan más coriáceas, muy acuminadas.

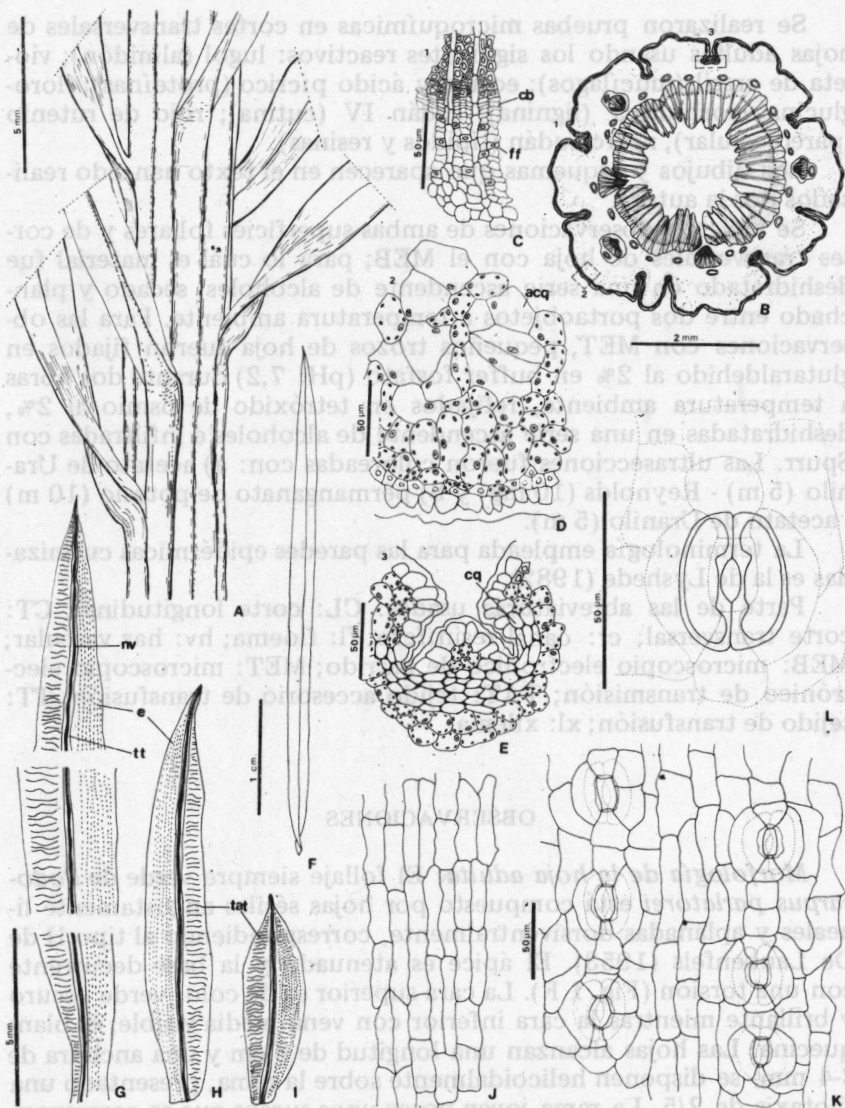


Fig. 1.— *Podocarpus parlatorei*. A-E, rama joven: A, aspecto general; B, corte transversal; C, cilindro vascular, detalle; D, corteza, detalle; E, surco, detalle; F-I, hoja: F, hoja adulta, aspecto general; G-I, hojas diafanizadas: G, hoja adulta; H, hoja joven; I, primordio; J-L, epidermis: J, epidermis adaxial; K, epidermis abaxial con estomas hundidos; L, estoma en detalle en la epidermis invertida. Abrev.: acq, parénquima acuífero; cb, cambium; cq, colénquima; e, estomas; ff, fibras floemáticas; nv, nervio medio; tat, tejido accesorio de transfusión; tt, tejido de transfusión.

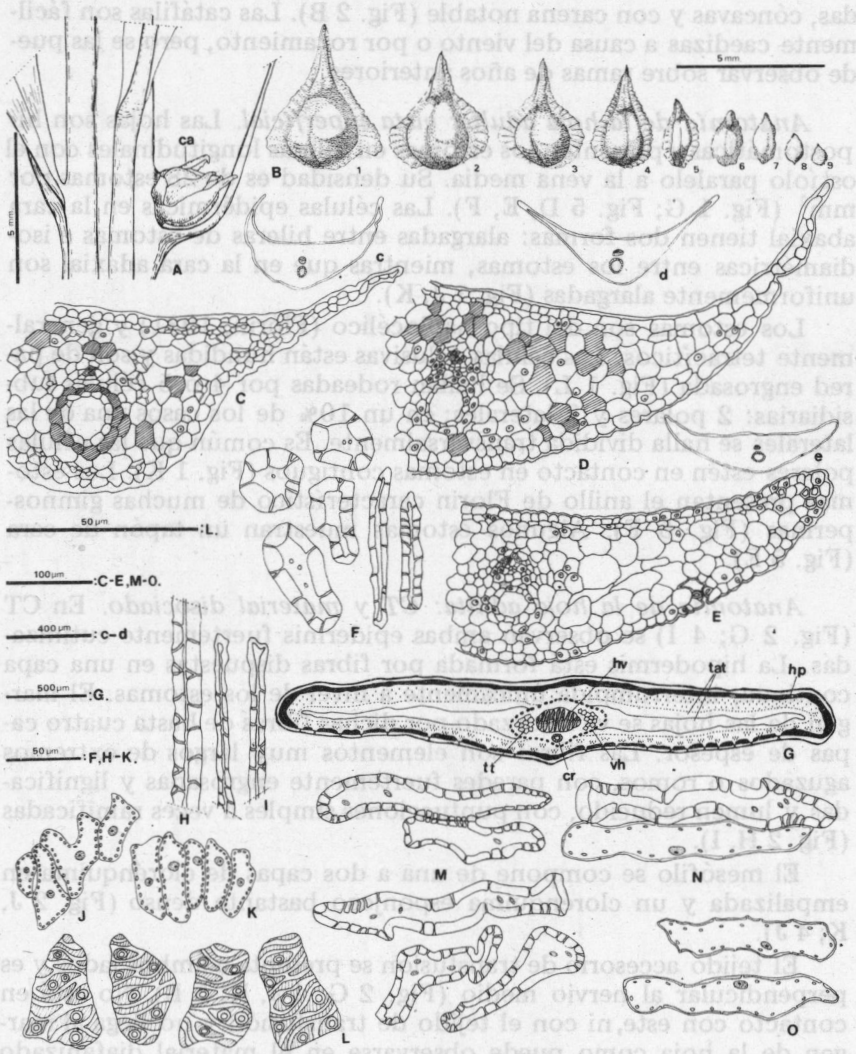


Fig. 2.— *Podocarpus parlatoresi*. A-F, yema foliar: A, aspecto externo; B (1-9), catáfilas en vista superficial (1-5, catáfilas externas; 6-9, catáfilas internas); C-F, catáfilas en CT: C, c, D, d, catáfilas externas: c y d, esquemas; C y D, detalle; E, e, catáfilas internas: e, esquema; E, detalle; F, esclereidas de las catáfilas; G-O, estructuras de la hoja adulta: G, hoja en CT. esquema; H-I, fibras de la hipodermis: H, porción media; I, extremos; J-K, clorénquima, J, lagunoso; K, en empalizada; L, tejido de transfusión; M, traqueidas; N, contacto traqueida-parénquima; O, células parenquimáticas. Abrev.: ca, catáfilas; cr, canal resinífero; hv, haz vascular; hp, hipodermis; tat, tejido accesorio de transfusión; tt, tejido de transfusión; vh, vaina del haz.

das, cóncavas y con carena notable (Fig. 2 B). Las catáfilas son fácilmente caedizas a causa del viento o por rozamiento, pero se las puede observar sobre ramas de años anteriores.

Anatomía de la hoja adulta: vista superficial. Las hojas son hipostomáticas y presentan los estomas en hileras longitudinales con el ostiolo paralelo a la vena media. Su densidad es de 28 estomas por mm^2 (Fig. 1 G; Fig. 5 D, E, F). Las células epidérmicas en la cara abaxial tienen dos formas: alargadas entre hileras de estomas e isodiamétricas entre los estomas, mientras que en la cara adaxial son uniformemente alargadas (Fig. 1 J, K).

Los estomas son del tipo haplocélico (Florin, 1931) y generalmente tetracíticos. Las células oclusivas están hundidas y son de pared engrosada (Fig. 1 L). Se hallan rodeadas por 4 ó 5 células subsidiarias: 2 polares y 2 laterales; en un 10% de los casos una de las laterales se halla dividida transversalmente. Es común que las células polares estén en contacto en estomas contiguos (Fig. 1 K). Los estomas presentan el anillo de Florin característico de muchas gimnospermas (Fig. 5 F). Algunos estomas muestran un tapón de cera (Fig. 5 E).

Anatomía de la hoja adulta: CT y material disociado. En CT (Fig. 2 G; 4 I) se observan ambas epidermis fuertemente cutinizadas. La hipodermis está formada por fibras dispuestas en una capa continua, interrumpida únicamente a nivel de los estomas. El margen de las hojas se ve reforzado por dichas fibras de hasta cuatro capas de espesor. Las fibras son elementos muy largos de extremos aguzados o romos, con paredes fuertemente engrosadas y lignificadas y lumen reducido, con puntuaciones simples a veces ramificadas (Fig. 2 H, I).

El mesófilo se compone de una a dos capas de clorénquima en empalizada y un clorénquima esponjoso bastante denso (Fig. 2 J, K; 4 J).

El tejido accesorio de transfusión se presenta a ambos lados y es perpendicular al nervio medio (Fig. 2 G; 4 J, K; 5 B). No está en contacto con este, ni con el tejido de transfusión y no llega al margen de la hoja como puede observarse en el material diafanizado (Fig. 1 G, H, I).

Está formado por traqueidas de paredes secundarias gruesas y lignificadas, de formas alargadas e irregulares, con extremos redondeados. Las puntuaciones sin disposición determinada son ovaladas a circulares, areoladas y con una amplia cámara de la puntuación (Fig. 2 M; 5 L). Estas traqueidas dejan numerosos espacios intercelulares. El tejido asociado con el TAT está compuesto por células alargadas de paredes finas con puntuaciones simples y algunos

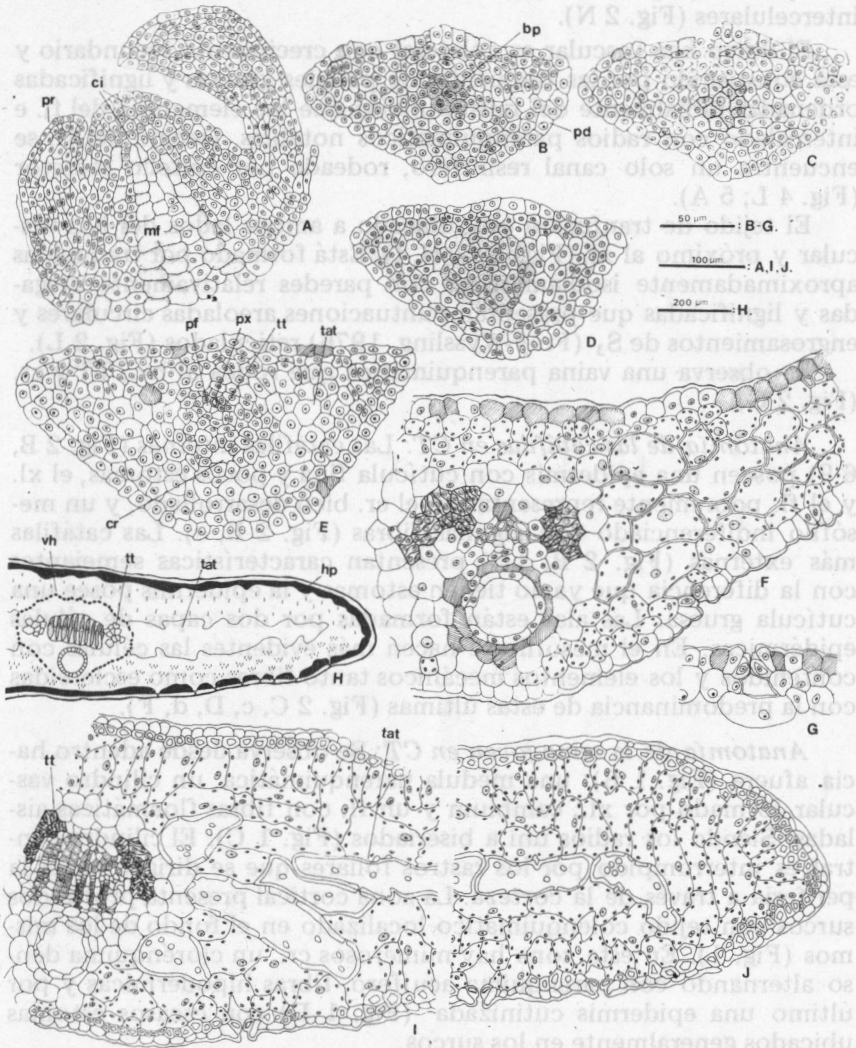


Fig. 3.— Ontogenia de la hoja de *Podocarpus parlatoresi*: A, ápice meristemático en Cl.; B-J, ontogenia en CT.: B, C y D, primeros estadios; E, estadio algo más avanzado; F-G, hoja joven parcialmente diferenciada; F, porción media; G, estoma, detalle, H-J, hoja juvenil; H, esquema; I, porción media y J, margen en detalle. Abrev.: bp, banda procambial; ci, células iniciales; cr, canal resinífero; hp, hipodermis; mf, meristema en fila; pd, protodermis; pr, primordios foliares; pf, protofloema; px, protoxilema; tat, tejido accesorio de transfusión; tt, tejido de transfusión; vh, vaina del haz.

cloroplastos (Fig. 2 N, O). En contacto con el TAT dejan espacios intercelulares (Fig. 2 N).

El único haz vascular es colateral con crecimiento secundario y está constituido por las traqueidas de paredes gruesas y lignificadas ordenadas radialmente del mismo modo que los elementos del fl. e intercalado con radios parenquimáticos notables. Debajo del fl. se encuentra un solo canal resinífero, rodeado por epitelio secretor (Fig. 4 L; 5 A).

El tejido de tranfusión está ubicado a ambos lados del haz vascular y próximo al xl. (Fig. 1 G, H, I). Está formado por traqueidas aproximadamente isodiamétricas con paredes relativamente delgadas y lignificadas que presentan puntuaciones areoladas circulares y engrosamientos de S_3 (Frey-Wyssling, 1976) reticulados (Fig. 2 L).

Se observa una vaina parenquimática que rodea al hv., TT y cr. (Fig. 2 G).

Anatomía de las catáfílas en CT: Las catáfílas internas (Fig. 2 B, 6-9) poseen una epidermis con cutícula fina y pocos estomas, el xl. y el fl. pobremente representados, el cr. bien desarrollado, y un mesófilo indiferenciado con algunas fibras (Fig. 2 E, e). Las catáfílas más externas (Fig. 2 B, 1-5) presentan características semejantes con la diferencia que ya no tienen estomas y la epidermis posee una cutícula gruesa. Las alas están formadas por dos capas de células epidérmicas. En el mesófilo se hacen más evidentes las células con contenidos y los elementos mecánicos tanto fibras como esclereidas con la predominancia de estas últimas (Fig. 2 C, c, D, d, F).

Anatomía de la rama joven en CT: Se observa desde adentro hacia afuera (Fig. 1 B): una médula parenquimática, un cilindro vascular formado por xl., cambium y un fl. con fibras floemáticas aisladas. Siendo los radios uni a biseriados (Fig. 1 C). El cilindro central es interrumpido por los rastros foliares que se dirigen hacia la periferia a través de la corteza. La zona cortical presenta profundos surcos con tejido colenquimático localizado en el fondo de los mismos (Fig. 1). En esta zona hay numerosos cr., un clorénquima denso alternando con parenquima acuífero, fibras hipodérmicas y por último una epidermis cutinizada (Fig. 1 D) con escasos estomas ubicados generalmente en los surcos.

Contenidos celulares: Las pruebas químicas realizadas en CT. de hoja adulta pusieron en evidencia lo siguiente: gránulos de almidón simple en los parénquimas clorofíleanos, del radio y de la vaina del haz; lignificación en los elementos del xl., fibras, TAT y TT; gotas de grasa en el parénquima del mesófilo y en el epitelio del cr. (Fig. 5 H). Las reacciones para mucílagos y proteínas fueron negativas.

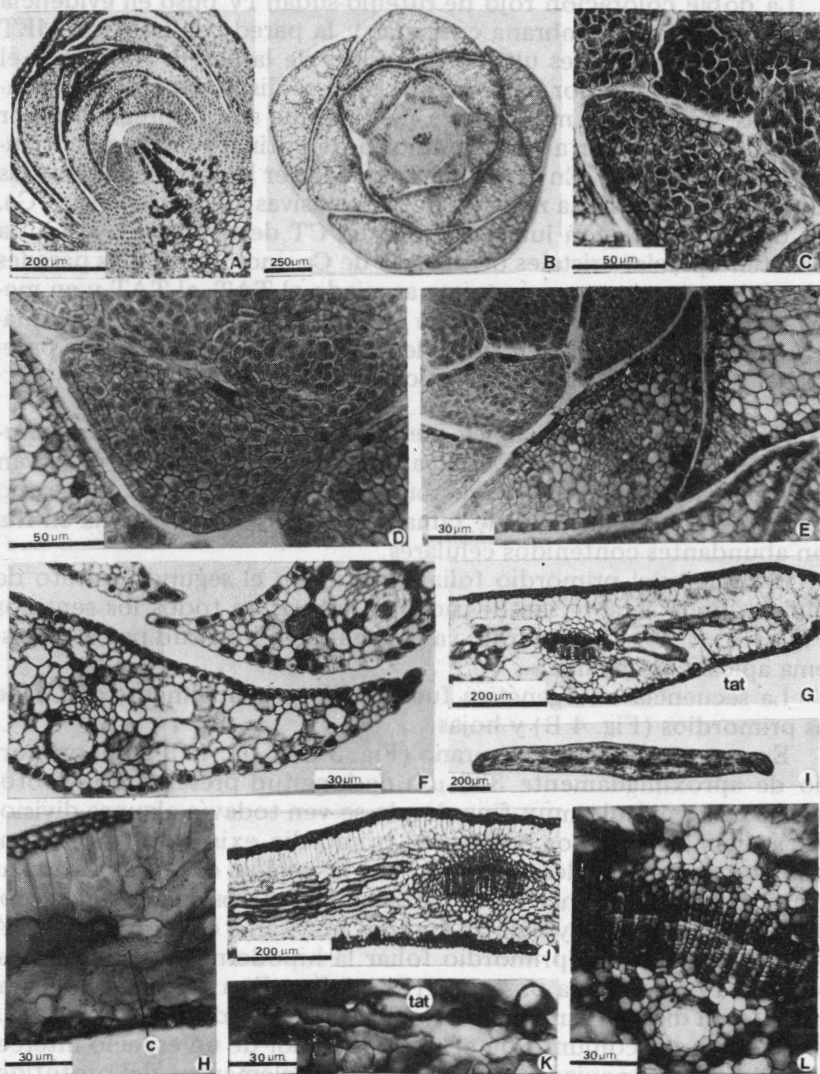


Fig. 4.— Ontogenia de la hoja en fotomicrografías ópticas de *Podocarpus parlatoresi*: A, apice meristemático en CL; B, yema foliar en CT; C-D, primeros estadios; E-F, estadios avanzados; G-H, hoja joven: G, aspecto general en CT; H, parte del ala con incrustación de cristales; I, J-L, hoja adulta en CT: I, aspecto general; J, disposición de tejidos; K, TAT en detalle; L, nervio medio y canal resinífero. Abrev.: cristales.

La doble coloración rojo de rutenio-sudán IV puso en evidencia el límite entre la membrana cuticular y la pared celular. Con MET se aprecian los detalles ultraestructurales de la pared. Así desde el lumen hacia el exterior, las microfibrillas se disponen en capas concéntricas haciéndose más laxas a medida que son impregnadas por la cutina hasta llegar a la capa amorfa de cutina y ceras epicuticulares (Fig. 5 I, J, K). En el estoma se puede ver la cutinización de las células subsidiarias y la relación de las oclusivas con éstas (Fig. 5 G). Las observaciones con luz polarizada en CT de hoja joven y adulta permiten apreciar cristales de oxalato de Ca incrustando las paredes del tejido esponjoso, parénquima asociado al TAT, al TAT y en menor grado el tejido en empalizada (Fig. 4 H; 5 B). De la misma manera en CT de rama joven se evidencian dichos cristales en las paredes del parénquima medular, cortical y radios floemáticos.

Ontogenia foliar: El ápice meristemático de *Podocarpus parlatorei* visto en CL presenta una capa externa en la que se observan divisiones anticlinales y en menor grado las periclinales, un grupo central de células iniciales de tamaño grande y el meristema en fila con abundantes contenidos celulares.

El origen del primordio foliar se sitúa en el segundo estrato de células donde se aprecian divisiones celulares en todos los sentidos (Fig. 3 A; 4 A). El primordio va creciendo en longitud por el meristema apical e intercalar.

La secuencia ontogenética fue seguida principalmente en CT de los primordios (Fig. 4 B) y hojas.

En un estadio muy temprano (Fig. 3 B, C; 4 C, D) el primordio de aproximadamente 330 μm de longitud presenta una proto dermis con cutícula muy fina donde se ven todavía algunas divisiones anticlinales. En los bordes del primordio existen divisiones anticlinales y periclinales producto de la acción de los meristemas marginal y sub-marginal. En la parte central se observa la banda procambial. En el ala hay células grandes que van a originar el TAT. A medida que crece el primordio foliar la hipodermis comienza a esbozarse. En una etapa posterior (Fig. 3 E; 4 E) a partir del procambium están diferenciándose los elementos de conducción. Se aprecia el cr. como un conjunto de células alrededor de un espacio intercelular de origen esquizógeno. Se ven varios elementos del protofloema y un único elemento del protoxilema. A ambos lados del hv. en formación existen grupos de células muy pequeñas que van a originar el TT. Se evidencia el meristema adaxial que aumentará el grosor de la hoja a la vez que se producen divisiones en todos los sentidos en el futuro TAT. Cuando el primordio foliar alcanza una longitud de 6 mm aproximadamente (Fig. 3 F, G; 4 F) la apidermis presenta numerosos contenidos, los estomas hundidos en su cara

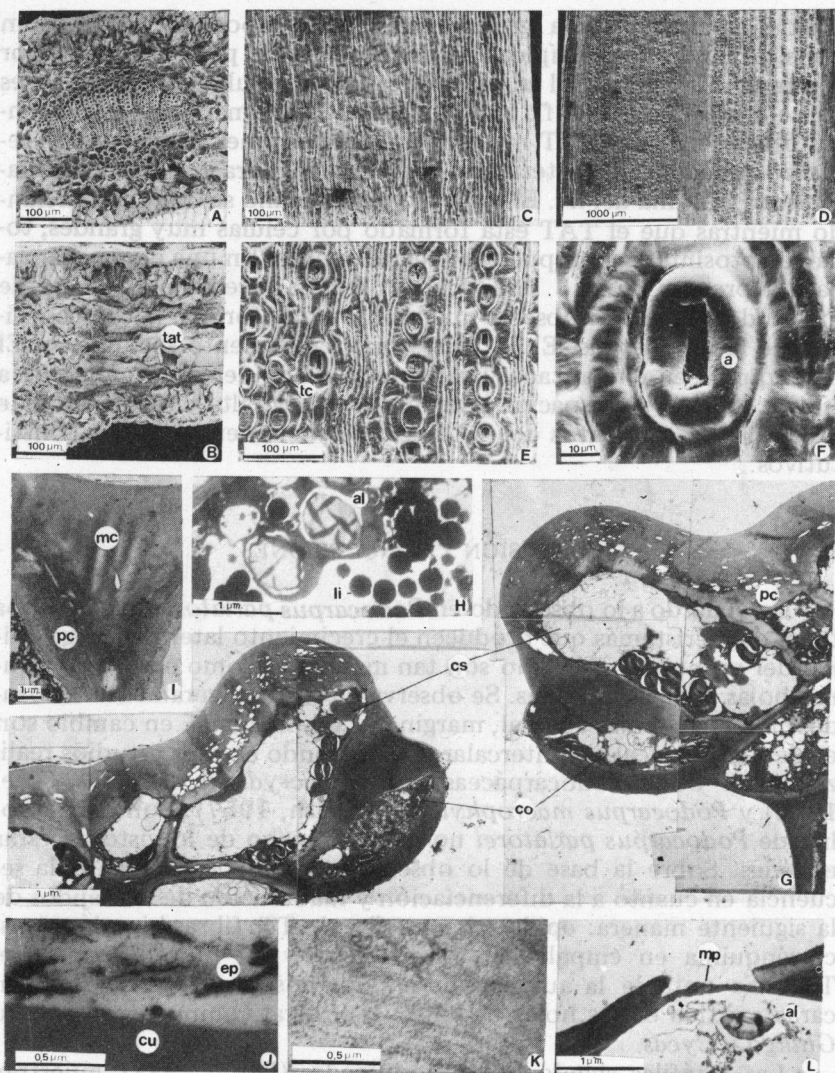


Fig. 5.— Hoja adulta de *Podocarpus parlatoresi*: A-F, observaciones con MEB: A y B en CT, A, nervio medio; B, TAT; C-F, vista superficial: C, cara adaxial; D, cara abaxial; E, disposición de los estomas; F, detalle del estoma; G-L, observaciones con MET: G, células oclusivas y subsidiarias; H, contenidos celulares; I-K, cutícula de la célula epidérmica: I, aspecto general; J, cera epicuticular y cutina pura; K, laminación, detalle; L, puntuación rebordeada del TAT en CL. Abrev.: a, anillo de Florin; al, almidón; cs, células subsidiarias; cu, cutina pura; ep, cera epicuticular; li, lípidos; mc, membrana cuticular; mp, membrana de la puntuación; pc, pared celular; tat, tejido accesorio de transfusión.

abaxial y una cutícula gruesa. Las células hipodérmicas se están transformando en las típicas fibras comenzando principalmente por el margen de la hoja. El cr. está rodeado por células con abundantes contenidos. El xl. y el fl. han aumentado el número de sus elementos diferenciados. El TT muestra las puntuaciones areoladas y el refuerzo reticulado característico de la hoja madura y se distingue claramente la vaina del hv. El mesófilo clorofileano se está diferenciando mientras que el TAT está formado por células muy grandes, todavía fotosintéticas dispuestas irregularmente. En una etapa avanzada del proceso (Fig. 3 H, I, J; 4 G) la hoja joven tiene 1,2 cm de longitud y, en ella se observa que las fibras conforman la capa continua de la hipodermis. El hv. muestra el crecimiento secundario. El parénquima en empalizada y el esponjoso adquieren su morfología típica, todavía sin espacios intercelulares por falta de expansión de la hoja. Los elementos del TAT se diferencian en sus tipos constitutivos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

De acuerdo a lo observado en *Podocarpus parlatoresi* los distintos tipos de meristemas que producen el crecimiento lateral y longitudinal del primordio foliar no son tan marcados, como ocurre en algunas hojas de angiospermas. Se observa que están ligeramente esbozados, los meristemas adaxial, marginal y sub-marginal, en cambio son evidentes el apical y el intercalar. Comparando con los estudios realizados en otras Podocarpaceas como *Dacrydium taxoides* (Lee, 1952) y *Podocarpus macrophyllus* (Griffith, 1957) la ontogenia foliar de *Podocarpus parlatoresi* no difiere mucho de lo visto en estas especies. Sobre la base de lo observado se puede establecer la secuencia en cuanto a la diferenciación y maduración de los tejidos de la siguiente manera: epidermis, cr., fl., xl., TT, fibras hipodérmicas, clorénquima en empalizada y esponjoso y en último término el TAT. Es notable la ausencia de endodermis alrededor del hv., tan característico en las hojas de Pináceas, y otras Gimnospermas como *Ginkgo* y *Cycas*.

Las catáfilas siendo hojas modificadas (Fahn, 1982), muestran en general un mesófilo poco diferenciado, el sistema vascular y el crecimiento marginal reducidos, pocos estomas o ausencia de ellos son anatómicamente comparables a las catáfilas de *Pinus lambertiana* (Sacher, 1955) y de otras gimnospermas.

El tejido accesorio de transfusión ha atraído siempre la atención de los investigadores en cuanto a su estructura, función y origen. La mayoría de los autores consideran que son traqueidas otros en cambio esclereidas (Buchholz y Gray, 1948; Lee 1952). Muchos

dan más importancia a las funciones mecánicas que a las de transporte. Wordsell (1897) sugiere que el tejido accesorio se origina a partir de extensiones laterales del xilema. Sin embargo, en *Podocarpus parlatoresi* los elementos del TAT, que ocupa un lugar tan prominente en el mesófilo de las hojas, se forman a partir de derivadas del meristema submarginal y no de las derivadas procambiales ya que las bandas procambiales están ausentes en las alas de la hoja. Esta conclusión sobre el origen del TAT concuerda con la definición dada por Griffin (1907). Por otra parte las traqueidas del TAT si bien pueden contribuir al refuerzo mecánico de la hoja dado las gruesas paredes que poseen, las puntuaciones areoladas sugieren que están involucradas así mismo en el sistema conductor-transpiratorio de la hoja.

Es interesante hacer notar para *Podocarpus parlatoresi* la incrustación de las paredes del parénquima por los cristales tetraédricos de oxalato de Ca, tanto en las hojas jóvenes y adultas como en las ramas jóvenes. Se han mencionado anteriormente (Marguerier et Woltz, 1977) la presencia de drusas de oxalato de Ca en la médula de algunas especies de *Podocarpus*.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue dirigido por la Profesora Doctora Elena Ancibor, a quien mucho agradezco su invaluable crítica y asistencia para lograr los objetivos del mismo. También agradezco al Doctor Sergio Archangelsky la lectura del manuscrito.

Al Centro de Virología Animal (CONICET) las fotografías obtenidas con el MET.

Parte del trabajo fue financiado por el subsidio NSF-BSR-8313786 (T.N. Taylor) y CONICET, 11211 a (S. Archangelsky).

BIBLIOGRAFIA

- ARCHANGELSKY, S. 1966. New gymnosperms from the Ticó flora, Santa Cruz province, Argentina. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 13 (15) 259-295.
- y DEL FUEYO, G. M. 1987. Sobre una *Podocarpácea* fértil del Cretácico inferior de la Pcia de Santa Cruz. República Argentina. Actas VII Simposio Argent. Paleobot. Palir. 85-88, Buenos Aires.
- BOODLE, L. A. 1916. A method of macerating fibres. *Bull. Misc. Inform.* 4: 108-110.
- BROOKS, M. A. and STILES, W. 1910. The structure of *Podocarpus spinulosis* (Smith) R. Br. *Ann. Bot.* 24: 305-318.
- BUCHHOLZ, J. T. and GRAY, N. E. 1948-1951. A taxonomic revision of *Podocarpus*. I-VI. *J. Arnold Arbor.* 29: 49-76, 117-151; 32: 82-97.

- CROSS, G. L. 1940. Development of foliage leaves of *Taxodium distichum* L. Rich. *Amer. J. Bot.* 27: 471-482.
- 1941. Some histogenetic features of the shoot of *Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don. *Amer. J. Bot.* 28: 573-582.
- 1942. Structure of the apical meristem and development of foliage of *Cunninghamia lanceolata* (Lamb) Hook. *Amer. J. Bot.* 29: 288-301.
- DE LAUBENFELS, D. J. 1953. The external morphology of coniferous leaves. *Phytomorphology* 3 (1-2): 1-20.
- 1969. A revision of the Malesian and Pacific rain forest conifers. I. *Podocarpaceae* in part. *J. Arnold Arbor.* 50 (2): 274-314.
- 1978. The genus *Prumnopitys* (*Podocarpaceae*) in Malesia. *Blumea* 24: 189-190.
- 1985. A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*. *Blumea* 30: 251-278.
- DIGILIO, A. y LEGNAME, P. 1966. Arboles Indígenas de la Provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* XV. Instituto Miguel Lillo. UNT.
- DIMITRI, M. J. 1973. Libro del Arbol. Tomo I. Celulosa Argentina.
- FAHN, A. 1982. *Plant Anatomy*. (Third edition). Pergamon Press. Oxford.
- FLORIN, R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Handl. K. Sv. Vet-Akad. Ser. 3; Band. 10*: 1-588.
- 1958. Notes on the Systematics of the *Podocarpaceae*. *Acta Horti. Berg.* Band. 17: N: o 11.
- 1963. The distribution of Conifers and Taxad genera in time and space. *Acta Horti. Berg.* Band: 20: 121-312.
- FOSTER, A. S. 1939. Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta* Thunb. *Amer. J. Bot.* 26: 372-385.
- FREY-WYSSLING, A. 1976. The plant cell wall. Ultrastructure and biogenesis of the cell wall. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Bd. III. Teil 4. pp 294. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- GAUSSEN, H. 1973. Les Gymnospermes actuelles et Fossiles. *Trav. Lab. Forest. Toulouse. T. 2. (1)*: 1-43.
- GRAY, N. E. 1953-1958. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VII-XI. *J. Arnold Arbor.* 34: 67-76, 163-175; 36: 199-206; 37: 190-172; 39: 424-477.
- 1960. A taxonomic revision of *Podocarpus*. XII. *J. Arnold Arbor.* 41 (1): 36-39.
- 1962. A taxonomic revision of *Podocarpus*. XIII. *J. Arnold Arbor.* 43 (1): 67-79.
- GRIFFIN, E. M. 1907. Conifer leaves with regard to transfusion tissue and to adaptation to environment. *Trans. & Proc. New Zealand Inst.* 40: 43-72.
- GRIFFITH, M. M. 1952. The structure and growth of the shoot apex in *Araucaria*. *Amer. J. Bot.* 39: 253-262.
- 1957. Foliar ontogeny in *Podocarpus marcophyllus* D. Don. with special reference to the transfusion tissue. *Amer. J. Bot.* 44: 705-715.
- JAGMIN, N. 1985. Contribuição ao estudo anatômico de *Podocarpus lambertii* K. no Rio Grande do sul. *Comun. Mus. Ci. PUCRS, Sér. Bot., Porto Alegre, n° 36*. p: 93-114.
- JOHNSON, M. A. 1943. Foliar development in *Zamia*. *Amer. J. Bot.* 30: 366-378.
- KENG, H. 1963. Aspects of morphology of *Phyllocladus hypophyllus* (*Podocarpaceae*). *Ann. Bot. (n.s.)* 27 (104/105): 69-78.
- LEE, C. L. 1952. The anatomy and ontogeny of leaf of *Dacrydium taxoides* (*Podocarpaceae*). *Amer. J. Bot.* 39: 393-398.

- LYSHEDE, O. B. 1982. Plant Cuticle. *Linnean Society Symposium. Series. Number 10.* 87-98.
- MARGUERIER, J. et WOLTZ, P. 1977. Anatomie comparée et Systématique des *Podocarpus* Malgaches (I. Partie). *Adansonia. Ser. 2, 17 (2):* 155-192.
- ORR, M. Y. 1937. On the value for Diagnostic Purposes of certain of the Anatomical features of conifer leaves *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 19:* 255-266.
- 1944. The leaf anatomy of *Podocarpus*. *Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh. 34 (1):* 1-54.
- PILGER, R. 1903. *Taxaceae* (Podocarpoideae) in A. Engler, *Pflanzenreich. 18 (5):* 38-99.
- 1926. *Podocarpaceae* in Engler u. Prantl, *Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 13:* 211-249.
- PILLAI, A. and PILLAI, S. K. 1974. Shoot apical organization of some Gymnosperms. *Phytomorphology 24 (1 et 2):* 68-74.
- ROBERTSON, A. 1906. Some points in the morphology of *Phyllocladus alpinus* Hook. *Ann. Bot. 20:* 259-265.
- SACHER, J. A. 1955. Cataphyll ontogeny in *Pinus lambertiana* Dougl. *Amer. J. Bot. 42:* 82-91.
- SCHOONRAAD, E. and VAN DER SCHIJFF, H. P. 1974. Anatomy of leaves of the genus *Podocarpus* in South Africa. *Phytomorphology 24 (1 et 2):* 75-85.
- SEEMANN, B. 1863. *Podocarpus vitensis*, a new coniferous tree from the Viti Islands. *J. Bot. 1:* 33) 36.
- STRITTMATTER, C. G. Dizeo de. 1973. Nueva Técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot. 15 (1):* 126 129.
- TENGNER, J. 1967. Anatomy and Taxonomy in the *Podocarpaceae*. *Bot. Not. 120:* 504-506.
- TETLY, U. 1936. Tissue differentiation in some foliage leaves. *Ann. Bot. 50:* 523-557.
- WASSCHER, J. 1941. The genus *Podocarpus* in the Netherlands Indies. *Blumea 4:* 459-481.
- WOLTZ, P. 1986. Les *Podocarpus* (S.I.). Origines et Evolution. Etude des plantes; Comparaison avec les familles de Conifères de L'Hémisphère Sud. Thèse présentée à la Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, pour obtenir Le Grade de Docteur Es-Sciences. Marseille, France.
- WORSDELL, W. C. 1897. On "Transfusion tissue": its origin and function in the leaves of gymnospermous plants. *Trans. Linn. Soc. London, Bot. 5:* 301-319.