



พืชที่มีลักษณะเฉพาะของวงศ์ Podostemaceae

ในอำเภอนาแห้ว จังหวัดเลย

The Peculiar Plants of Podostemaceae

in Na Haeo District, Loei Province

เพ็ชรรัตน์ เวฬุคามกุล^{1*} และ ละออ อัมพรพรรณี²

บทคัดย่อ

Podostemaceae เป็นวงศ์พืชน้ำที่มีจำนวนสมาชิกมากที่สุดของพืชมีดอก มีโครงสร้างทางสัณฐานที่แตกต่างจากพืชมีดอกทั่วไป ยกต่อการกำหนดส่วนของรากและลำต้นออกจากกัน ไม่พบการปฏิสนธิคู่และการสร้างเอนโดสเปิร์ม ซึ่งเป็นลักษณะที่สำคัญของพืชมีดอก พืชเจริญเติบโตในพื้นที่แสงแดดส่องถึง เกาะติดกับหินหรือวัตถุแข็งใต้น้ำในแม่น้ำ แก่ง หรือน้ำตก ที่มีการเปลี่ยนแปลงของระดับน้ำตามฤดูกาล ช่วงการเจริญของโครงสร้างที่ไม่เกี่ยวข้องกับเพศ พืชจมอยู่ใต้น้ำที่ไหลเชี่ยวในฤดูฝน เมื่อระดับน้ำลดในช่วงปลายฤดูฝน พืชสร้างตาดอก ดอกบานเมื่อพืชขึ้นสู่อากาศ สร้างผลและเมล็ดอย่างรวดเร็ว พืชจะตายหากอยู่ในน้ำนิ่งหรืออยู่ในโคลนตม ถ้าสิ่งแวดล้อมเปลี่ยนแปลงเกิดน้ำท่วมหรือน้ำแล้งตลอดปีพืชไม่สามารถมีชีวิตอยู่ได้และอาจจะสูญหายไป Podostemaceae ประกอบด้วย 3 วงศ์ย่อย ได้แก่ Podostemoideae, Tristichoideae และ Weddellinoideae วงศ์ย่อยสุดท้ายไม่พบในประเทศไทย ทั่วโลกพบพืชวงศ์นี้ประมาณ 54 สกุล 300 ชนิด กระจายพันธุ์ในเขตร้อนและเขตกึ่งร้อน ส่วนใหญ่เป็นพืชถิ่นเดียว ประเทศไทยพบพืชวงศ์นี้ 47 ชนิด เป็นพืชถิ่นเดียวถึง 34 ชนิด และ 3 พันธุ์ในอำเภอนาแห้ว จังหวัดเลย พบ *Hydrobryum tardhuangense* M. Kato และ *H. loeicum* M. Kato เจริญเติบโตตามแก่งและน้ำตกในแม่น้ำเหือง พืชชนิดแรกกระจายพันธุ์ในประเทศไทย สาธารณประชาธิปไตยประชาชนลาวด้วย และมีสถานภาพใกล้สูญคุกคาม ส่วนพืชชนิดหลังเป็นพืชถิ่นเดียวของประเทศไทย และมีสถานภาพใกล้สูญพันธุ์

¹สาขาวิชาวิทยาศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยเทคโนโลยีราชมงคลพระนคร กรุงเทพฯ 10800

²ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ กรุงเทพฯ 10110

*Corresponding Author, E- mail: petcharat.w@rmutp.ac.th

ABSTRACT

The Podostemaceae is the largest family of aquatic angiosperms. Because of the unusual morphology of the plant body, it is difficult to demarcate into stem and root. Double-fertilization and endosperm production, two defining features of angiosperms, do not occur in the family. They grow only in open, sunlit areas, attaching to rocks or hard substrata in beds of rivers, rapids or waterfalls that are subject to seasonal changes in water level. The vegetative plants are immersed in rapidly flowing water in the rainy season. As the water level recedes towards the close of the rainy season, the plants form flowers, which open as exposing to air. Fruits and seeds quickly develop. The plants will soon die if they are placed in standing water or in muddy substratum. If the environmental changes cause high water level or drought all year round, the plants would be incapable of existence and finally might be lost. Podostemaceae consists of three subfamilies which are Podostemoideae, Tristichioideae and Weddellinoideae. The subfamily Weddellinoideae is not present in Thailand. Approximately 54 genera and 300 species worldwide are distributed in the tropical and subtropical regions. Most of them are endemic. Out of 47 species, thirty-four species and 3 varieties are endemic in Thailand. In Na Haeo district, Loei province *Hydrobryum tardhuangense* M. Kato and *H. loeicum* M. Kato grow in rapids and waterfalls along Hueang River. The former species is also distributed in Lao PDR and considered to be threatened while the latter species is endemic to Thailand and considered to be endangered according to the conservation status.

คำสำคัญ: *Hydrobryum* Podostemaceae อำเภอนาแห้ว จังหวัดเลย

Keywords: *Hydrobryum*, Podostemaceae, Na Haeo District, Loei province

บทนำ

Podostemaceae เป็นพืชมีดอกมีแหล่งอาศัยจำเพาะอยู่ในน้ำ มีโครงสร้างทางสัณฐานที่มีลักษณะเฉพาะ และแตกต่างจากพืชมีดอกทั่วไป ยกต่อการกำหนดส่วนของรากและลำต้นออกจากกัน (Rutishauser, 1997) เช่น ลำต้นของสกุล *Dalzellia* Wight มีลักษณะเป็นแผ่นกว้างทอดนอนไปกับพื้นหินทำหน้าที่สังเคราะห์ด้วยแสง มีใบและดอกเกิดด้านบนของแผ่น (รูปที่ 1B) (Imaichi et al., 2004) แต่ลักษณะที่คล้ายคลึงกันนี้ของสกุล *Hydrobryum* Endl.

เป็นโครงสร้างราก (รูปที่ 3A, 4A) (Zusuki et al., 2002; Koi et al., 2012b) ดอกซึ่งเป็นโครงสร้างสืบพันธุ์ ลดรูปมากจนปรากฏแต่เกสรเพศผู้และเกสรเพศเมียที่เห็นเด่นชัด (รูปที่ 3C, 3D, 4C, 4D) และเป็นลักษณะเดียวทางสัณฐานวิทยาที่แสดงว่าพืชวงศ์นี้เป็นพืชมีดอก ชื่อวิทยาศาสตร์ของพืชในอิตีต มักจะสะท้อนภาพของพืชที่ไม่ใช่พืชมีดอก เช่น *Alpinagia fucoides* (Mart. and Zucc.) Tul. มีรูปร่างคล้ายสาหร่ายสีน้ำตาล สกุล *Fucus* L. *Zeylanidium lichenoides* (Kurz.) Engl. มีลักษณะคล้ายไลเคนส์ หรือ *Willisia*

selaginoides (Bedd.) Warm. ex Willis มีลักษณะ คล้ายต้นตีนตุ๊กแก (*Selaginella* sp.)

Podostemaceae เป็นวงศ์พืชน้ำที่มีสมาชิก มากที่สุด (Cook and Rutishauser, 2007) เจริญเติบโตบนโขดหินหรือวัตถุแข็งใต้น้ำที่แสงแดดส่อง ถึงในน้ำไหล ชีวิตในช่วงการเจริญเติบโตของโครงสร้าง ที่ไม่เกี่ยวข้องกับเพศเริ่มจากเมล็ดงอกเป็นต้นกล้าในฝน แรก และเจริญเติบโตขึ้นพร้อมกับระดับน้ำสูงขึ้นและ น้ำไหลแรงขึ้น พืชโตเต็มวัยอยู่ใต้น้ำที่ไหลเชี่ยวในฤดูฝน เมื่อเข้าสู่ปลายฤดูฝน ระดับน้ำลด พืชจึงสร้างตาดอก เมื่อระดับน้ำลดจนพืชอยู่เหนือน้ำ ดอกจึงบาน และ สร้างผลและเมล็ด ดังนั้นที่อยู่ของพืชวงศ์นี้มักจำกัดอยู่ ในพื้นที่ภูเขา ตามแก่งหรือน้ำตกที่มีการเปลี่ยนแปลง ของระดับน้ำตามฤดูกาล พืชจะตายหากอยู่ในน้ำนิ่ง หรืออยู่ในโคลนตม

การจัดจำแนก

Podostemaceae จัดอยู่ในกลุ่มโรสิดิยูไดคอต (rosids eudicot) (APG III, 2009; Wurdack and Davis, 2009) ประกอบด้วย 3 วงศ์ย่อย ได้แก่ Tristichioideae Weddellinoideae และ Podostemoideae (Engler, 1930; Kita and Kato, 2001; Cook and Rutishauser, 2007; Koi et al., 2012a) วงศ์ย่อย Weddellinoideae ไม่พบในประเทศไทย

โครงสร้างของพืชในวงศ์ย่อย Tristichioideae มีการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานน้อยที่สุดซึ่งยังสามารถ กำหนดส่วนของราก ลำต้นและใบได้ (Rutishauser, 1997) เช่น สกุล *Terniopsis* C. H. Chao มีรากเป็น แผ่นแคบ ๆ เกาะบนแผ่นหิน และเจริญเติบโตขนานกับ แนวพื้นหิน ลำต้น (หรือเรียกว่า ramuli) งอกออกจาก ด้านข้างของแผ่นรากทั้งสองข้าง มีใบเรียง 3 แถว (รูปที่

1A) แต่ สกุล *Dalzellia* ไม่มีราก มีลำต้นเป็นแผ่นกว้างแบน ขอบหยักเป็นพู ใบเกิดบนแผ่นและขอบแผ่น (รูปที่ 1B) โครงสร้างของดอกในวงศ์ย่อยนี้ มีจำนวนเป็น 3 ได้แก่ กลีบรวม 3 กลีบ เกสรเพศผู้ 3 อัน และเกสรเพศเมีย 3 คาร์เพล ผลเป็นชนิดแคปซูล และผิวแคปซูลมี สันตามยาว 9 สัน

โครงสร้างของพืชวงศ์ย่อย Podostemoideae มีการเปลี่ยนแปลง และมีความหลากหลายทางโครงสร้าง มาก รากมีลักษณะเป็นแผ่นยาวแคบ (รูปที่ 1C) (เช่น *Polypleurum* (Taylor ex Tul.) Warm.) หรือเป็น แผ่นแบน กว้าง และขอบหยักเป็นพู (รูปที่ 3A, 4A) (เช่น *Hanseniella* C. Cusset, *Hydrobryum* และ *Thawatchaia* M. Kato, Koi & Y. Kita) ลำต้นลดรูป มาก ใบมีลักษณะ คล้ายเส้นด้าย ดอกของ Podostemoideae มีจำนวนเป็น 2 ได้แก่ กลีบรวม 2 กลีบ เกสรเพศผู้มี 1-2 อัน และเกสรเพศเมีย 2 คาร์เพล ผลแบบแคปซูล ผิวมีสันตามยาว (รูปที่ 3, 4) จำนวนสันไม่เท่ากันขึ้นอยู่กับชนิดของพืช

ความแตกต่างจากพืชอื่น

พืชในวงศ์ Podostemaceae ไม่มีการ ปฏิสนธิคู่และการสร้างเอนโดสเปิร์ม (Haig, 1990; Murguia-Sánchez et al., 2002; Sá-Haiad et al., 2010) ซึ่งเป็นลักษณะที่สำคัญของพืชมีดอก เนื้อเยื่อ แอเรนคิมา (aerenchyma) ที่พบในพืชน้ำทั่วไปช่วย การหมุนเวียนอากาศ ก็ไม่พบในพืชวงศ์นี้

ความแตกต่างทางโครงสร้างของพืชวงศ์ Podostemaceae จากพืชมีดอกอื่น ๆ พบตั้งแต่การ งอกและเจริญพัฒนาเป็นต้นกล้า พืชในวงศ์ย่อย Tristichioideae เช่น ต้นกล้าของ *Indotristicha ramosissima* (Wight) P. Royen สร้างยอดแรกเกิดที่ จะเจริญพัฒนาไปเป็นต้นพืช แต่ไม่มีรากแรกเกิด รากที่

พบของพืชชนิดนี้เป็นรากพิเศษที่เกิดจากฐานของต้นอ่อนใต้ใบเลี้ยง (hypocotyl) (Rutishauser, 1991; 1997) ส่วนต้นกล้าของ *Dalzellia zeylandica* Wight สร้างยอดแรกเกิด แต่หยุดการเจริญหลังจากมีใบเกิดขึ้นสองใบ และไม่สร้างทั้งรากแรกเกิดและรากพิเศษ (Imaichi et al., 2004) ลำต้นของวงศ์ย่อยนี้พบเนื้อเยื่อเจริญส่วนยอดเช่นเดียวกับพืชมีดอกทั่วไป (Imaichi et al., 2004) แต่พืชในวงศ์ย่อย Podostemoideae ไม่มีเนื้อเยื่อเจริญส่วนยอดของลำต้น เพราะสูญหายไปตั้งแต่ช่วงแรก ๆ ของการวิวัฒนาการ (Imaichi et al., 2005) ลักษณะต้นกล้าของวงศ์ย่อย Podostemoideae เช่น *Hanseniella heterophylla* C. Cusset, *Thawatchaia trilobata* M. Kato, Koi & Y. Kita และสกุล *Hydrobryum* ไม่สร้างทั้งยอดแรกเกิดและรากแรกเกิด (รูปที่ 1D) แต่สร้างรากพิเศษ ที่พัฒนามาจากเนื้อเยื่อเจริญด้านข้างของต้นอ่อนใต้ใบเลี้ยง (Koi et al., 2012; Suzuki et al., 2002) รากพิเศษนี้เจริญเป็นแผ่นสีเขียวเกาะบนหิน ทำหน้าที่สังเคราะห์ด้วยแสง ไรซอยด์ (rhizoid) เกิดที่ผิวล่างของรากพิเศษ ทำหน้าที่ยึดเกาะกับพื้นผิวหิน

การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของพืชวงศ์ Podostemaceae เป็นผลของวิวัฒนาการแบบก้าวกระโดด (saltational evolution) (Koi and Kato, 2010) เกิดขึ้นในขณะที่พืชวงศ์นี้เริ่มเบนออกจากบรรพบุรุษที่เป็นพืชบก (Rutishauser and Huber, 1991) และพัฒนาขึ้นในระยะการเจริญเติบโตของต้นกล้า ส่งผลให้เกิดความหลากหลายของโครงสร้างที่มีลักษณะเฉพาะ และแตกต่างจากพืชมีดอกวงศ์อื่น ๆ

การกระจายพันธุ์

Podostemaceae มีการกระจายพันธุ์ในเขตร้อนเขตร้อนและเขตกึ่งเขตร้อน มักเป็นพืชถิ่นเดียว อยู่ใน

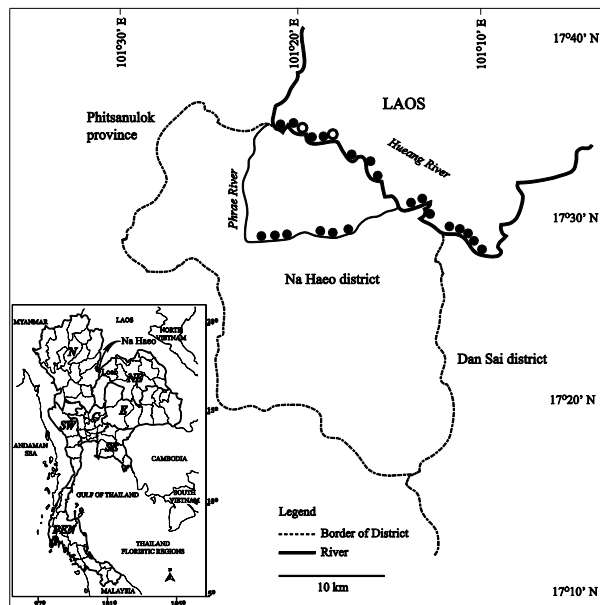
ขอบเขตทางภูมิศาสตร์แคบๆ เช่น พบอยู่ในพื้นที่เดียวหรือประเทศเดียว (Cook, 1999; Cook and Rutishauser, 2007) มีเพียง *Tristicha trifaria* (Bory de Vilmorin) Sprengel ชนิดเดียว ที่กระจายอยู่ทั้งซีกโลกตะวันตกและซีกโลกตะวันออก (Kita and Kato, 2004) และ *Podostemum ceratophyllum* Michx. พบในเขตอบอุ่นทางตะวันออกของทวีปอเมริกาเหนือ

ขนาดของพืชแตกต่างกันมาก พรรณพืชที่พบในทวีปเอเชียโดยเฉพาะในประเทศไทยมักมีขนาดเล็ก เช่น *Hydrobryum varium* Ampornpan, Werukamkul, Koi & M. Kato มีใบยาว 1-2 มม. และดอกสูง 1-4 มม. (Werukamkul et al., 2012) พืชที่มีขนาดใหญ่เห็นได้ชัดจนมักกระจายพันธุ์ในทวีปแอฟริกาและอเมริกาใต้ เช่น *Mourera fluviatilis* Aublet มีใบยาวถึง 2 เมตร และช่อดอกยาวถึง 64 เซนติเมตร (Rutishauser and Grubert, 1999)

ทั่วโลกมีพรรณพืชวงศ์นี้ประมาณ 54 สกุล 300 ชนิด พบในทวีปอเมริกากลางและอเมริกาใต้มากที่สุด 20 สกุล 137 ชนิด ทวีปแอฟริกาและสาธารณรัฐมาดากัสการ์ มี 17 สกุล 80 ชนิด และในทวีปเอเชียและออสเตรเลียมี 18 สกุล 84 ชนิด (Koi et al., 2012a) สำหรับประเทศไทยมี 10 สกุล 47 ชนิด 4 พันธุ์ (ตารางที่ 1) จำแนกอยู่ในวงศ์ย่อย Tristichioideae 3 สกุล 13 ชนิด สกุล *Terniopsis* มีสมาชิกมากที่สุด 8 ชนิด วงศ์ย่อย Podostemoideae 7 สกุล 34 ชนิด 4 พันธุ์ สกุล *Hydrobryum* มีสมาชิกมากที่สุด 14 ชนิด และ 2 พันธุ์ รองลงมาได้แก่ *Polypleurum* มี 12 ชนิด และ 2 พันธุ์ จากพืชทั้งหมด 47 ชนิด เป็นพืชถิ่นเดียวในประเทศไทยถึง 34 ชนิด และ 3 พันธุ์ (ตารางที่ 1) (Kato, 2004 & 2006; Kato and Koi, 2009; Koi and Kato, 2012; Werukamkul et al., 2012)



รูปที่ 1 โครงสร้างของพืช: A. *Terniopsis filiformis* Werukamkul, Ampornpan, Koi & M. Kato ลำต้นงอกออกจากด้านข้างของรากทั้งสองข้าง, ใบเรียงสามแถว B. *Dazellia kailarsenii* M. Kato ลำต้นเป็นแผ่นแบน ใบเกิดด้านบนและด้านข้างของแผ่น C. *Polypleurum pluricostatum* Koi & M. Kato รากเกาะติดกับหิน แยกสองแถว ดอกเกิดบริเวณที่รากแยก D. ต้นกล้าของ *Hydrobryum japonicum* Imamura ไม่มียอดแรกเกิดระหว่างใบเลี้ยง 2 ใบ รากพิเศษ ขยายขนาดเจริญเป็นแผ่น และมีไรซอยด์ เกิดด้านล่างของรากพิเศษทำหน้าที่เกาะวัตถุแข็งได้น้ำ: สัญลักษณ์ R = ราก, c = ใบเลี้ยง, h = ต้นอ่อนใต้ใบเลี้ยง, ad = รากพิเศษ, rh = ไรซอยด์: มาตรฐานของรูป A = 1 มิลลิเมตร B = 0.25 มิลลิเมตร C = 5 มิลลิเมตร D = 0.5 มิลลิเมตร



รูปที่ 2 แผนที่แสดงพื้นที่ที่พบ *Hydrobryum loeicum* (•) และ *H. tardhuangense* (°) ในอำเภอนาแห้ว จังหวัดเลย (ปรับปรุงจาก Werukamkul et al., 2012)

Podostemaceae ในอำเภอนาแห้ว จังหวัดเลย

ในอำเภอนาแห้ว จังหวัดเลย พบพืชวงศ์ Podostemaceae สองชนิดได้แก่ *Hydrobryum loeicum* M. Kato และ *H. tardhuangense* M. Kato (Kato, 2004) เจริญเติบโตอยู่บนหินตามแก่งและน้ำตก ในแม่น้ำเหือง (รูปที่ 2) *H. loeicum* ซึ่งเป็นพืชถิ่นเดียวและมีสถานภาพเป็นพืชใกล้สูญพันธุ์ พบ 16 พื้นที่ในอำเภอนาแห้ว และ 5 พื้นที่ในอำเภอด่านซ้าย (รูปที่ 2) ที่ติดต่อกับอำเภอนาแห้ว (Werukamkul et al., 2012) และไม่มีรายงานการพบพืชสกุลนี้ในพื้นที่อื่นอีก ส่วน *H. tardhuangense* ซึ่งมีสถานภาพเป็นพืชใกล้สูญคุกคาม (Koi and Kato, 2012; Werukamkul et al., 2012) พบเพียง 2 พื้นที่ (รูปที่ 2) ที่น้ำตกตาตเหืองและแก่งวังผาลาด ในอำเภอนาแห้ว (Kato, 2004; Werukamkul et al., 2012) และพบการกระจายพันธุ์อยู่ในจังหวัดพิษณุโลกและเพชรบูรณ์ (Werukamkul et al., unpubl. data) และประเทศสาธารณรัฐประชาธิปไตยประชาชนลาว (Koi and Kato, 2012)

ลักษณะของพืชสกุล *Hydrobryum*

ราก เป็นแผ่นสีเขียว ใช้ไรโซมด์เกาะบนหิน ขอบรากเป็นพู่ไม่สม่ำเสมอ (รูปที่ 4A) ใบ รูปเข็มหรือรูปขอบขนาน เรียงเป็นกระจุก กระจายบนแผ่นราก หน่อดอก (flowering shoot) เกิดบนแผ่นราก ลักษณะเอนชิดกับแผ่นราก ตาดอกเกิดที่ปลายยอดของหน่อดอก ใบประดับมี 2-8 ใบ เรียงสลับ ระบายเดียว ปลอกสเปทเทลลา (spathella) หุ้มตาดอก เมื่อดอกใกล้บาน ปลอกสเปทเทลลาอาจจะแตกอย่างไม่เป็นระเบียบที่ปลายบน หรือแตกจากบนลงล่างด้านเดียว ผิวปลอกเรียบหรือเป็นปุ่มเล็ก (papillate) ดอก เป็นดอกเดี่ยว มีก้านดอกสั้น ๆ เป็นดอกสมบูรณ์เพศ สมมาตรด้านข้าง กลีบรวม ลดรูป มีลักษณะเป็นเส้นรูปแถบ สีขาว 2 เส้น ติดอยู่ที่ฐานทั้งสองข้างของก้านชูเกสรเพศผู้ กลีบดอก ไม่มี เกสรเพศผู้ มี 1 หรือ 2 (3) อัน ถ้า 2 อัน ก้านชูอับเรณูสองก้านเกิดบนก้านชูเกสรเพศผู้ (andropodium, เป็นรูป “Y”) ละอองเรณูมี 3

ร่อง หลุดออกทีละสองอัน (dyad) เกสรเพศเมีย ประกอบด้วย 2 คาร์เพล มี 1 รังไข่ มีก้านชูเกสรเพศเมีย รังไข่รูปไข่หรือรูปรี ค่อนข้างแบน มี 1-2 ช่อง ยอดเกสรเพศเมีย 2 แฉก ยาวเท่ากันหรือไม่เท่ากัน พลาเซนตารอบแกนร่วม (axile placenta) ออวูล ติดเต็มหรือติดที่ขอบของพลาเซนตา ผล ชนิดแคปซูล แตกตามรอยประสาน 2 ซีกเท่ากัน ผิวมีสันตามยาว เมล็ด รูปรี มักมีจำนวนเท่ากับออวูล

ความแตกต่างของ *Hydrobryum tardhuangense* และ *H. loeicum*

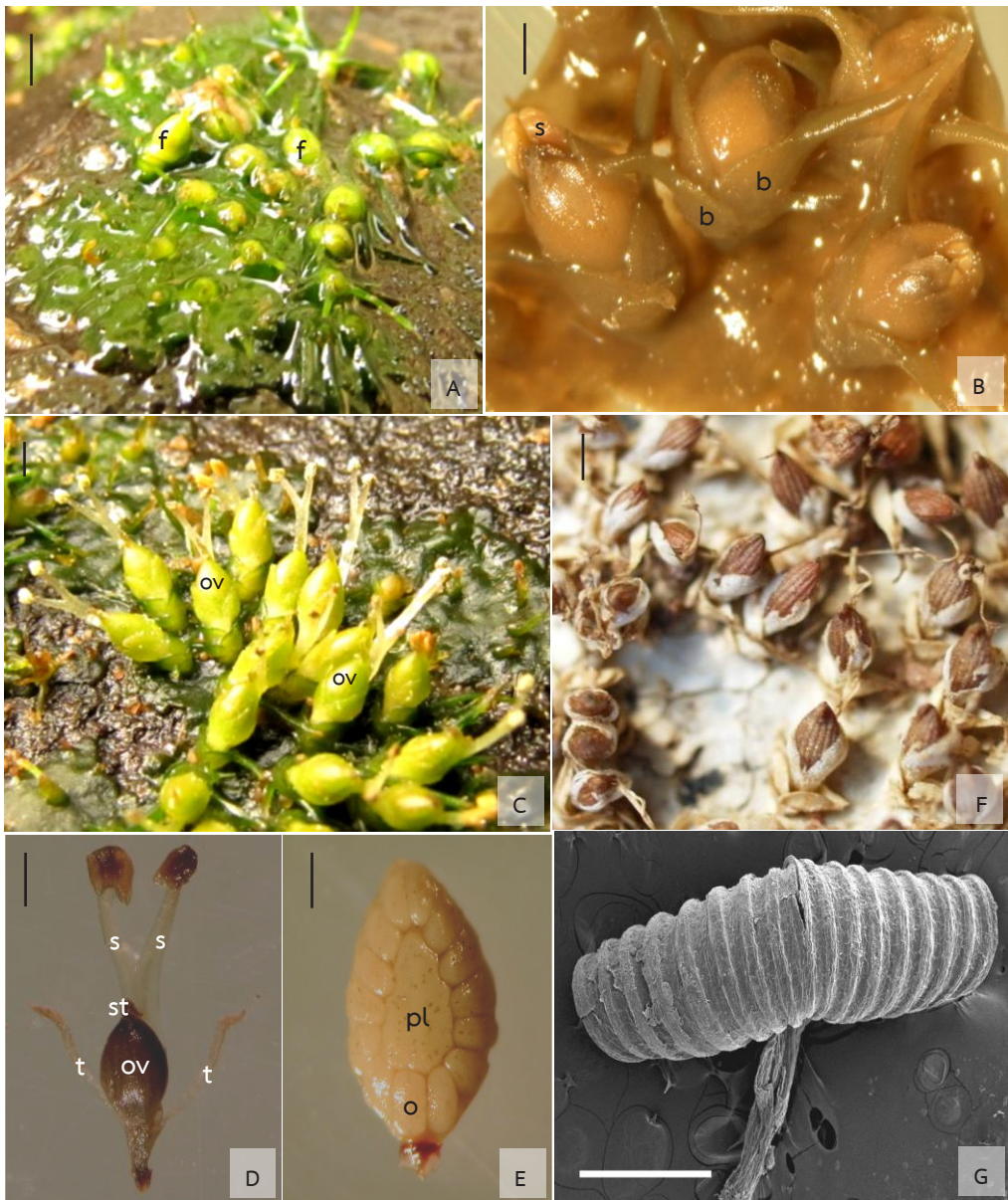
ลักษณะที่แยก *H. tardhuangense* (รูปที่ 3) ออกจาก *H. loeicum* (รูปที่ 4; ตารางที่ 2) ที่ชัดเจนมาก ได้แก่ 1) ลักษณะของใบประดับของ *H. tardhuangense* เป็นรูปสามเหลี่ยม ขอบใบประดับแผยออกเล็กน้อย ปลายใบประดับเรียวแหลมยาว (รูปที่ 3B) 2) ตำแหน่งที่ก้านชูอับเรณู 2 ก้าน ติดบนก้านเกสรเพศผู้ อยู่สูงกว่ารังไข่มาก (รูปที่ 3C, 3D) 3) ยอดเกสรเพศเมีย 2 แฉก แฉกหน้า (ventral) ด้านเกสรเพศผู้ ชีขึ้น ยาว กว้างและหนากว่าแฉกหลัง (dorsal) ที่โค้งลง 4) มีออวูลมากกว่า 11-19 ออวูล ต่อ 1 ช่อง และออวูลขนาดเล็กกว่า ติดบนขอบของผนังกันห้อง (รูปที่ 3E) หรือบางครั้งอาจจะมี 1 หรือ 2 ออวูล ติดกลางด้านบนของผนังกันห้องด้วย 5) สันบนผิวของผลมี 12-18 สัน (รูปที่ 3F, 3G) และ 6) ก้านผลสั้นกว่า (0.7-1.3 มม.) ในขณะที่ *H. loeicum* มีใบประดับ รูปไข่ ปลายป้าน (รูปที่ 4B) ตำแหน่งที่ก้านชูอับเรณู 2 ก้าน ติดบนก้านเกสรเพศผู้ อยู่ต่ำกว่ารังไข่ หรือเท่ารังไข่ (รูปที่ 4C, 4D) ยอดเกสรเพศเมีย 2 แฉก ขนาดเท่ากัน มีออวูลน้อยกว่า (4-11 ออวูล ต่อ 1 ช่อง) และออวูลขนาดใหญ่กว่า ติดบนขอบผนังกันห้อง และผนังกันที่นูนขึ้นอาจแทรกอยู่ระหว่างออวูลตรงกึ่งกลางรังไข่ (รูปที่ 4E)

ผลมี 16-20 สัน (รูปที่ 4F, 4G) และก้านผลยาวกว่า (1.0-2.0 มม.)

ผลกระทบของมนุษย์ต่อพืชวงศ์ Podostemaceae

ในปัจจุบันแหล่งอาศัยธรรมชาติของพืชวงศ์นี้บางพื้นที่ได้พัฒนาเป็นแหล่งน้ำใช้ของชุมชน สร้างเขื่อนใช้เป็นแหล่งกำเนิดพลังงานไฟฟ้า หรือเป็นสถานที่ท่องเที่ยว รวมทั้งพื้นที่ป่าสองฝั่งของแก่งเปลี่ยนเป็นพื้นที่การเกษตร หลายพื้นที่ที่ทำการติดตามผล พบว่าการสร้างเขื่อนที่ลำนํ้าสำหรับผลิตกระแสไฟฟ้า ได้ทำให้ *Hanseniella heterophylla* หายไปจากพื้นที่แก่งสานสวรรค์ เพราะน้ำท่วมขังตลอดเวลา และพื้นที่สองฝั่งของแก่งเข้มน ทำการปลูกข้าวโพด ใช้สารเคมีและเผาต่อข้าวโพด ทำให้ *Thawatchaia trilobata* ซึ่งเคยพบที่แก่งเข้มน ได้สูญหายไป บริเวณหาดหินชนวนช่วงน้ำลด มีชาวบ้านเข้ามาจับกุ้ง หอยและปลาจากแก่ง และเขื่อนามารับประทาน แก่ถ่านและของเสียที่เกิดจากกิจกรรมนี้ ส่งผลให้ขนาดของประชากร *H. loeicum* ลดลงอย่างชัดเจน จากอดีตที่เคยพบพืชขึ้นหนาแน่นทุกพื้นที่ ดังนั้นหากสิ่งแวดล้อมเปลี่ยนแปลงก็จะมีผลกระทบต่อการดำรงอยู่ของพืช แต่ในพื้นที่ธรรมชาติที่ไม่มีการรบกวน เช่น ในอุทยานแห่งชาติภูสวนทราย ขนาดของประชากรมีการเปลี่ยนแปลงบ้างในแต่ละปีแต่ยังคงหนาแน่นอยู่

หากคุณภาพของน้ำ หรือสิ่งแวดล้อมในถิ่นอาศัยเปลี่ยนแปลง หรือปัญหาโลกร้อนขึ้นในปัจจุบันทำให้ลมฟ้าอากาศเปลี่ยนแปลง เกิดน้ำท่วมขังหรือน้ำแล้งตลอดปี ย่อมมีผลกระทบต่อพืชกลุ่มนี้อย่างรุนแรงและในที่สุดอาจจะสูญหายไป ดังนั้น Podostemaceae จึงสามารถใช้เป็นตัวบ่งชี้ทางชีวภาพต่อการเปลี่ยนแปลงของลมฟ้าอากาศและสิ่งแวดล้อมได้ระดับหนึ่ง



รูปที่ 3 โครงสร้างของ *Hydrobryum tardhuangense*: A. รากเป็นแผ่นสีเขียวเกาะบนหินและดอกเกิดบนราก B. ดอกมีปลอกสเปทเทลาหุ้ม C. ดอกเจริญเต็มวัยที่เห็นเด่นชัดคือ เกสรเพศผู้และเกสรเพศเมีย D. ดอกเจริญเต็มวัยเกาะใบประดับและปลอกสเปทเทลาออกหมด ประกอบด้วย กลีบรวม เกสรเพศผู้ รังไข่ และยอดเกสรเพศเมีย 2 แฉก E. รังไข่ที่แก่ผนังรังไข่ออกหมด ออวูลติดบนขอบของพลาเซนตา F. ผลแบบแคปซูลยังติดอยู่บนแผ่นราก ใบประดับ และปลอกสเปทเทลายังติดอยู่ G. ผลแตก 2 ซีกเท่ากัน ผิวมี 18 สัน: สัญลักษณ์ b = ใบประดับ, f = ดอก, o = ออวูล, ov = รังไข่, s = เกสรเพศผู้, pl = พลาเซนตา, st = ยอดเกสรเพศเมีย, t = กลีบรวม: มาตรฐานของรูป A = 2 มิลลิเมตร B, E, G = 0.5 มิลลิเมตร C, D, F = 1 มิลลิเมตร



รูปที่ 4 โครงสร้างของ *Hydrobryum loeicum*: A. รากเป็นแผ่นสีเขียวเกาะบนหินอยู่ใต้น้ำ (ภาพถ่ายใต้น้ำ) เมื่อรากอายุมากขึ้นขอบหยักเป็นพูและเริ่มเกิดใบ (ลูกศรดำ = ตาใบ) B. ตาดอกมีปลอกสเปทเทลาหุ้ม C. ดอกเจริญเต็มวัยที่เห็นเด่นชัดคือ เกสรเพศผู้และเกสรเพศเมีย D. ดอกเจริญเต็มวัยแกะใบประดับและปลอกสเปทเทลาออกหมด ประกอบด้วย กลีบรวม เกสรเพศผู้ รังไข่ และยอดเกสรเพศเมีย 2 แฉก E. รังไข่ที่เกาะผนังรังไข่ออกเพียงด้านเดียว ออูลติดบนขอบพลาเซนตาและส่วนที่พลาเซนต้ายื่นไปจรดผนังรังไข่ไม่มีออูลเกิดขึ้น F. ผลแบบแคปซูลยังติดอยู่บนแผ่นราก G. ผลแตก 2 ซีกเท่ากัน ผิวมี 18 สัน: สัญลักษณ์ b = ใบประดับ, o = ออูล, ov = รังไข่, s = เกสรเพศผู้, pl = พลาเซนตา, st = ยอดเกสรเพศเมีย, t = กลีบรวม: มาตรฐานของรูป A = 2.5 มิลลิเมตร B, C, D = 1 มิลลิเมตร E, G = 0.5 มิลลิเมตร F = 2 มิลลิเมตร

ตารางที่ 1 รายชื่อพืชวงศ์ Podostemaceae ในประเทศไทย

ลำดับที่	ชื่อวิทยาศาสตร์	ประเทศไทย (อ้างอิง)	ประเทศอื่น (อ้างอิง)
วงศ์ย่อย Podostemoideae			
<i>Cladopus</i> H. Möller			
1	<i>C. fallax</i> C. Cusset	เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่า เขาสอยดาว, จันทบุรี (Kato, 2006)	เวียดนาม (Cusset, 1973)
2	<i>C. taiensis</i> C. Cusset	เชียงใหม่ นครนายก ชัยภูมิ (Cusset, 1992; Kato, 2006)	-
<i>Hanseniella</i> C. Cusset			
3	<i>Ha. heterophylla</i> C. Cusset	น้ำตกแก่งโสภา, พิษณุโลก (Cusset, 1992; Kato, 2004) ลำน้ำสาน, แก่งเกลี้ยง, เลย (Kato, 2004; Werukamkul et al., 2012)	-
4	<i>Ha. smitinandii</i> M. Kato	ฝาง, เชียงใหม่ (Kato, 2004)	-
<i>Hydrobryum</i> Endl.			
5	<i>H. bifoliatum</i> C. Cusset	น้ำตกแก่งโสภา, พิษณุโลก (Cusset, 1992; Kato, 2004)	-
6	<i>H. Chiangmaiense</i> M. Kato	น้ำตกผามอนและน้ำตกอื่น, เชียงใหม่ (Kato, 2004)	-
7	<i>H. griffithi</i> (Wall. ex Griff.) Tul.	แม่ฮ้อย, เชียงใหม่ (Cusset, 1992) แม่่น้ำฝาง, เชียงใหม่ (Kato, 2004)	เวียดนาม ลาว (Cusset, 1973) เนปาล อินเดีย ภูฏาน (Cusset, 1992) จีน (Kato and Kita, 2003)
8	<i>H. japonicum</i> Imamura	เชียงใหม่, นครนายก, เลย (Cusset, 1992; Kato, 2004) แม่ฮ่องสอน น่าน (Kato, 2004)	เวียดนาม ลาว (Cusset, 1992) จีน (Kato and Kita, 2003) ญี่ปุ่น (Kato, 2008)
9	<i>H. kaengsophense</i> M. Kato	น้ำตกแก่งโสภา, พิษณุโลก (Kato, 2004)	-
10	<i>H. khaoyaiense</i> M. Kato	น้ำตกเหวนรก อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่, นครนายก (Kato, 2004)	-
11	<i>H. loeicum</i> M. Kato	น้ำตกตาดเหืองและน้ำตกอื่น, เลย (Kato, 2004; Werukamkul et al., 2012)	-
12a	<i>H. micrantherum</i> var. <i>micrantherum</i> (P. Royen) C. D. K. Cook & Rutish	แม่น้ำฝาง, เชียงใหม่; เขาสอยดาว, จันทบุรี (Cusset, 1992; Kato, 2004)	-
12b	<i>H. micrantherum</i> var. <i>crassum</i> M. Kato	น้ำตกเหวสุวัต อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่, นครนายก (Kato, 2004)	-
13	<i>H. phetchabunense</i> M. Kato & Koi	น้ำตกตาดพรานบา, เพชรบูรณ์ (Kato and Koi, 2009)	-

ตารางที่ 1 รายชื่อพืชวงศ์ Podostemaceae ในประเทศไทย (ต่อ)

ลำดับที่	ชื่อวิทยาศาสตร์	ประเทศไทย (อ้างอิง)	ประเทศอื่น (อ้างอิง)
14	<i>H. phurueanum</i> Werukamkul, Ampornpan, Koi & M. Kato	แก่งวังโกเหี้ยและแก่งสองคอน เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าภูหลวง, เลย (Werukamkul et al., 2012)	-
15	<i>H. somranii</i> M. Kato	น้ำตกตาดคำ น้ำตกตาดโพ, นครพนม (Kato, 2004)	-
16	<i>H. tardhuangense</i> M. Kato	น้ำตกตาดเหือง, แก่งวังผาลาด, เลย (Kato, 2004; Werukamkul et al., 2012)	ลาว (Koi and Kato, 2012)
17	<i>H. varium</i> Ampornpan, Werukamkul, Koi & M. Kato	น้ำตกห้วยไฟ อุทยานแห่งชาติภูเรือ, เลย (Werukamkul et al., 2012)	-
18	<i>H. vientianense</i> (M. Kato & Fukuoka) Koi & M. Kato	แม่น้ำหมื่นและแม่น้ำเลย, เลย (Werukamkul et al., 2012)	ลาว (Koi and Kato, 2012)
	<i>Paracladopus</i> M. Kato		
19	<i>Pa. Chiangmaiensis</i> M. Kato	ลำน้ำแม่วัง, เชียงใหม่ (Kato, 2006)	ลาว (Koi and Kato, 2012)
20	<i>Pa. Chanthaburiensis</i> M. Kato & Koi	จันทบุรี (Kato and Koi, 2009)	-
	<i>Polylepium</i> (Taylor ex Tul.) Warm.		
21	<i>P. erectum</i> M. Kato	น้ำตกชะแนน เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าภูว้าว, หนองคาย (Kato, 2006)	-
22	<i>P. insulare</i> M. Kato & Koi	น้ำตกคลองพลู เกาะช้าง, ตราด (Kato and Koi, 2009)	-
23	<i>P. longicaule</i> M. Kato	น้ำตกธารงาม, อุตรธานี (Kato, 2006)	-
24	<i>P. longifolium</i> M. Kato	น้ำตกชะแนน เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าภูว้าว, หนองคาย (Kato, 2006)	-
25	<i>P. longistylusum</i> M. Kato	อุทยานแห่งชาติทองนาค, อุบลราชธานี; น้ำตกภูละออ, ศรีสะเกษ (Kato, 2006)	-
26	<i>P. phuwaense</i> M. Kato	น้ำตกเจ็ดสี เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าภูว้าว, หนองคาย (Kato, 2006)	-
27	<i>P. pluricostatum</i> Koi & M. Kato	อุทยานแห่งชาติภูเรือ, เลย (Werukamkul et al., 2012)	ลาว (Koi and Kato, 2012)
28	<i>P. prachinburiense</i> M. Kato & Koi	แก่งวังใส น้ำตกแก่งหินเพิง, ปราจีนบุรี (Kato and Koi, 2009)	-
29	<i>P. schmidtianum</i> Warm.	เกาะช้าง, ตราด (Warming, 1901; Kato, 2006) เกาะช้างและเกาะกูด, ตราด; น้ำตกนางรองและน้ำตกสาริกา, นครนายก (Cusset, 1992)	ลาว (Koi and Kato, 2012)
30	<i>P. sisaketense</i> M. Kato & Koi	น้ำตกภูละออ, ศรีสะเกษ (Kato and Koi, 2009)	-

ตารางที่ 1 รายชื่อพืชวงศ์ Podostemaceae ในประเทศไทย (ต่อ)

ลำดับที่	ชื่อวิทยาศาสตร์	ประเทศไทย (อ้างอิง)	ประเทศอื่น (อ้างอิง)
31a	<i>P. wallichii</i> var. <i>wallichii</i> (R. Br.ex Griff.) Warm.	ดอยสะเก็ด, เชียงใหม่; น้ำตกห้วยขาน, ศรีสะเกษ; อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่, นครนายก (Cusset, 1992; Kato, 2006)	อินเดีย พม่า (Cusset, 1992; Kato, 2006) ลาว (Koi and Kato, 2012)
31b	<i>P. wallichii</i> var. <i>parvum</i> M. Kato	น้ำตกเหวนรก อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่, นครนายก (Kato, 2006)	-
32	<i>P. wongprasertii</i> M. Kato	อุทยานแห่งชาติภูจองนายอย, อุบลราชธานี (Kato, 2006)	-
Thawatchaia M. Kato, Koi & Y. Kita			
33	<i>T. trilobata</i> M. Kato, Koi & Y. Kita	แม่วัง, เชียงใหม่ (Kato, 2004) แก่งเข็ม แก่งถ้ำ แก่งท่าลาด แก่งรี แก่งลาดไคร้, เลย (Werukamkul et al., 2012)	ลาว (Koi et al., 2012b)
Zeylanidium (Tul.) Engl.			
34	<i>Z. lichenoides</i> (Kurz) Engl.	ห้วยแก้ว, เชียงใหม่ (Kato and Koi, 2009)	พม่า อินเดีย ศรีลังกา (Cusset, 1992)
วงศ์ย่อย Tristichioideae			
Cussetia M. Kato			
1	<i>C. diversifolia</i> (Lecomte) M. Kato	อุบลราชธานี (Kato, 2006)	-
Dalzellia Wight			
2	<i>D. angustissima</i> M. Kato	น้ำตกสะพานหิน, ตราด (Kato, 2006)	-
3	<i>D. kailarsenii</i> M. Kato	น้ำตกตาดโตน, ชัยภูมิ (Kato, 2006)	-
4	<i>D. ranongensis</i> M. Kato	ห้วยน้ำใส ใกล้ น้ำตกเหวไหลม, ชุมพร (Kato, 2006)	-
5	<i>D. ubonensis</i> M. Kato	แก่งลำดวน เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าอดโดม, อุบลราชธานี (Kato, 2006)	-
Terniopsis C. H. Chao			
6	<i>T. brevis</i> M. Kato	แก่งลำดวน เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าอดโดม, อุบลราชธานี (Kato, 2006)	-
7	<i>T. chanthaburiensis</i> M. Kato & Koi	คลองใหญ่, จันทบุรี (Kato and Koi, 2009)	-
8	<i>T. filiformis</i> Werukamkul, Ampornpan, Koi & M. Kato	น้ำตกกกทับ แก่งหัววังไฮ, เลย (Werukamkul et al., 2012)	-
9	<i>T. heterostaminata</i> Werukamkul, Ampornpan, Koi & M. Kato	แก่งกวาง แก่งถ้ำ แก่งท่าลาด แก่งรี แก่งลาดไคร้, เลย (Werukamkul et al., 2012)	-

ตารางที่ 1 รายชื่อพืชวงศ์ Podostemaceae ในประเทศไทย (ต่อ)

ลำดับที่	ชื่อวิทยาศาสตร์	ประเทศไทย (อ้างอิง)	ประเทศอื่น (อ้างอิง)
10	<i>T. malayana</i> (J. Dransf. & Whitmore) M. Kato	สุโขทัย โกลก นราธิวาส ชุมพร นครศรีธรรมราช (Kato, 2006)	มาเลเซีย (Kato, 2006)
11	<i>T. minor</i> M. Kato & Koi	น้ำตกคลองแก้ว บ้านบ่อพลอย, ตราด (Kato and Koi, 2009)	-
12	<i>T. ramosa</i> M. Kato	อุบลราชธานี (Kato, 2006)	-
13	<i>T. ubonensis</i> M. Kato	แก่งสะพือ แม่น้ำมูล, อุบลราชธานี (Kato, 2006)	-

ตารางที่ 2 เปรียบเทียบลักษณะของ *Hydrobryum loeicum* และ *H. tardhuangense*

ลักษณะ	<i>H. loeicum</i>	<i>H. tardhuangense</i>
ราก หนา, พูรากกว้าง	0.2-0.5 มิลลิเมตร, 6.0-17.0 มิลลิเมตร	0.2-0.4 มิลลิเมตร, 6.0-14.0 มิลลิเมตร
ใบ ลักษณะ	เรียวยาว แผลม คล้ายเข็ม	โคนเป็นกาบเล็กน้อย เรียวแหลม คล้ายเข็ม
จำนวนใบต่อกระจุย, ยาว	1-3 ใบ, 0.5-3.6 มิลลิเมตร	2-6 ใบ, 3.0-7.0 มิลลิเมตร
หน่อดอก (flowering shoot) สูง	1.6-3.5 มิลลิเมตร	1.5-2.2 มิลลิเมตร
ใบประดับ ลักษณะ	รูปไข่ ปลายป้าน ขอบเรียบ ผิวเป็นปุ่มเล็ก	รูปสามเหลี่ยม ปลายเรียวแหลม ขอบเรียบ ผิวเป็นปุ่มเล็ก
ขนาด ยาว x กว้าง	0.5-1.5 x 0.3-1.0 มิลลิเมตร	1.2-3.5 x 1.0-1.6 มิลลิเมตร
สปาทเทลลา (spathella) ลักษณะ	รูปเรือ ผิวเป็นปุ่มเล็ก	รูปเรือ ผิวเป็นปุ่มเล็ก
การแตก	แตกไม่เป็นระเบียบ เริ่มจากปลายด้านบน	แตกตามยาว เริ่มจากปลายด้านบน
ก้านดอก ยาว	0.1-0.5 มิลลิเมตร	0.3-0.7 มิลลิเมตร
กลีบรวม จำนวน, ยาว	2 กลีบ, 1.5-4.0 มิลลิเมตร	2 กลีบ, 1.5-3.0 มิลลิเมตร
เกสรเพศผู้ จำนวน, ยาว	2 อัน, 3.0-5.9 มิลลิเมตร	2 อัน, 3.0-4.5 มิลลิเมตร
ก้านชูเกสรเพศผู้ ยาว	1.5-4.0 มิลลิเมตร, 1/2-2/3 จากฐาน	1.5-3.2 มิลลิเมตร, 2/3 จากฐาน
จุดที่ก้านชูอับเรณูแยก 2 ก้าน	สูงเท่ากับ หรือต่ำกว่ารังไข่	อยู่สูงกว่ารังไข่มาก
เกสรเพศเมีย ก้านชูเกสรเพศเมีย ยาว	0.3-1.0 มิลลิเมตร	0.4-0.6 มิลลิเมตร
รังไข่ ลักษณะ	รูปไข่ หรือรูปรีค่อนข้างแบน	รูปรี แบน
ขนาด ยาว x กว้าง	0.9-2.0 x 0.4-1.0 มิลลิเมตร	1.5-2.2 x 0.7-1.0 มิลลิเมตร
จำนวนช่อง, จำนวนอวุล	2 ช่อง, 4-11 อวุล ต่อ 1 ช่อง	2 ช่อง, 11-19 อวุล ต่อ 1 ช่อง
การติดของอวุล	ติดบนขอบพลาเซนตา	ติดบนขอบของพลาเซนตา หรือมี 1 หรือ 2 อวุลติดกลางด้านบนของพลาเซนตา

ตารางที่ 2 เปรียบเทียบลักษณะของ *Hydrobryum loeicum* และ *H. tardhuangense* (ต่อ)

ลักษณะ	<i>H. loeicum</i>	<i>H. tardhuangense</i>
ยอดเกสรเพศเมีย ยาว	ยาวเกือบเท่ากันหรือเท่ากัน 0.3-1.0 มิลลิเมตร	ยาวไม่เท่ากัน แฉกหน้า (ventral ด้านเกสรเพศผู้) ยาว 0.5-0.8 มิลลิเมตร กว้างและหนากว่าแฉกหลัง ยาว 0.4-0.7 มิลลิเมตร
ผล ขนาด ยาว x กว้าง	1.2-2.0 x 0.6-1.2 มิลลิเมตร	1.5-2.2 x 0.7-1.0 มิลลิเมตร
ก้านยาว	1.0-2.0 มิลลิเมตร	0.7-1.3 มิลลิเมตร
จำนวนสันบนผล	16-20 สัน	12-18 สัน
เมล็ด ขนาด ยาว x กว้าง	0.54-0.79 x 0.21-0.33 มิลลิเมตร	0.21-0.42 x 0.12-0.22 มิลลิเมตร

กิตติกรรมประกาศ

ผู้เขียนขอขอบคุณมหาวิทยาลัยเทคโนโลยีราชมงคลพระนครที่ให้การสนับสนุนในการเขียนบทความวิชาการ และผู้ทรงคุณวุฒิสองท่านที่ให้คำแนะนำในการปรับปรุงการเขียนบทความวิชาการฉบับนี้

เอกสารอ้างอิง

- Angiosperm Phylogeny Group. (2009). An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc. 161: 105-121.
- Cook, C. D. K. (1999). The number and kinds of embryo-bearing plant, which have become aquatic: A survey perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst. 2: 79-102.
- Cook, C. D. K. and Rutishauser, R. (2007). Podostemaceae. In Kubitzki, K. (ed.). The families and genera of vascular plants. Berlin: Springer 9: 304-344.
- Cusset, C. (1973). Podostemaceae and Tristichaceae. Flore du Cambodge du Laos du Viêt-nam 14: 65-79.
- Cusset, C. (1992). Contribution à l'étude des Podostemaceae 12. Les genres asiatiques. Bul. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, Ser. 4, Sect. B, Adansonia 14: 13-54.
- Engler, A. (1930). Reihe Podostemales. In Engler, A. and Prantl, K. (eds.). Die natuerlichen pflanzenfamilien 2nd ed. Engelmann, Leipzig. 18a: 1-68.
- Haig, D. (1990). New perspectives on the angiosperm female gametophyte. Bot. Rev. 56: 236-277.
- Imaichi, R., Hiyama, Y. and Kato, M. (2005). Leaf development in the absence of a shoot apical meristem in *Zeylanidium subulatum* (Podostemaceae). Ann. Bot. 96: 51-58.
- Imaichi, R., Maeda, R., Suzuki, K. and Kato, M. (2004). Developmental morphology of foliose shoots and seedlings of *Dalzellia zeylanica* (Podostemaceae) with special reference to their meristems. Bot. J. Linn. Soc. 144: 289-302.
- Kato, M. (2004). Taxonomic studies of Podostemaceae of Thailand. 1. *Hydrobryum* and related genera with crustaceous roots (subfamily Podostemoideae), Acta Phytotax. Geobot. 55(3): 133-165.
- Kato, M. (2006). Taxonomic studies of Podostemaceae of Thailand. 2. Subfamily Tristichioideae and subfamily Podostemoideae with ribbon-like roots. Acta Phytotax. Geobot. 57(1): 1-54.
- Kato M. (2008). A Taxonomic study of Podostemaceae of Japan. Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo, B. 34(2): 63-73.
- Kato, M. and Kita, Y. (2003). Taxonomic study of Podostemaceae of China. Acta Phytotax. Geobot. 54(2): 87-97.

- Kato, M. and Koi, S. (2009). Taxonomic studies of Podostemaceae of Thailand. 3. Six new and rediscovered species. *Gard. Bull. Singapore* 61(1): 55-72.
- Kita, Y. and Kato, M. (2001). Intrafamilial phylogeny of the aquatic angiosperm Podostemaceae inferred from the nucleotide sequences of the *matK* gene. *Pl. Biol.* 3: 156-163.
- Kita, Y. and Kato, M. (2004). Molecular phylogeny of *Cladopus* and *Hydrobryum* (Podostemaceae, Podostemoideae) with implications for their biogeography in East Asia. *Syst. Bot.* 29: 921-932.
- Koi, S. and Kato, M., (2010). Developmental morphology of seedling and shoot and phylogenetic relationship of *Diplobryum koyamae* (Podostemaceae) *Amer. J. Bot.* 97(3): 373-387.
- Koi, S. and Kato, M. (2012). Taxonomic study of Podostemaceae subfamily Podostemoideae of Laos with phylogenetic analyses of *Cladopus*, *Paracladopus* and *Polyleptum*. *Kew Bull* 67(3): 331-365.
- Koi, S., Kita, Y., Hirayama, Y., Rutishauser, R., Huber, K.A. and Kato, M. (2012a). Molecular phylogenetic analysis of Podostemaceae: implications for taxonomy of major groups. *Bot. J. Linn. Soc.* 169: 461-492.
- Koi, S., Werukamkul, P., Ampornpan, L. and Kato, M. (2012b). Seedling development in *Harseniella*, *Hydrobryum* and *Thawatchaia* (Podostemaceae), and implications on body plan evolution in the *Hydrobryum* clade. *Plant Syst. Evol.* 298(9): 1755-1766.
- Murguía-Sánchez, G., Novelo, R. A., Philbrick, C. T. and Márquez-Guzmán, G. J. (2002). Embryo sac development in *Vanroyenella plumosa*, Podostemaceae. *Aquat. Bot.* 73: 201-210.
- Rutishauser, R. (1997). Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds). *Aquat. Bot.* 57: 29-70.
- Rutishauser, R. and Grubert M. (1999). The architecture of *Mourera fluviatilis* (Podostemaceae): developmental morphology of inflorescences, flowers and seedlings. *Amer. J. Bot.* 86: 907-922.
- Rutishauser, R. and Huber, K.A. (1991). The developmental morphology of *Indotristicha ramosissima* (Podostemaceae, Tristichioideae). *Plant Syst. Evol.* 178: 195-223.
- Sá-Haiad, de B., Torres, C. A., Abreu, de V. H. R., Gonçalves, M. R., Mendonça, C. B. F., Santiago-Fernandes, de L. D. R., Bove C. P. and Gonçalves-Esteves, V. (2010). Floral structure and palynology of *Podostemum webellianum* (Podostemaceae, Malpighiales) *Plant Syst. Evol.* 290: 141-149.
- Suzuki, K., Kita, Y., and Kato, M. (2002). Comparative developmental anatomy of seedlings in nine species of Podostemaceae (subfamily Podostemoideae) *Ann. Bot.* 89: 755-765.
- Warming, E. (1901). Podostemaceae. In Schmidt, J. (ed.). *Flora of Koh Chang: contributions to the knowledge of the vegetation in the Gulf of Siam*. *Bot. Tidsskr.* 24: 241-327.
- Werukamkul, P., Ampornpan, L., Koi, S. & Kato, M. (2012). Taxonomic study of Podostemaceae in Loei province, northeastern Thailand. *Acta Phytotax. Geobot.* 63(1): 11-28.
- Wurdack K. J. and Davis C. C. (2009). Malpighiales phylogenetics: Gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *Amer. J. Bot.* 96: 1551-1570.

