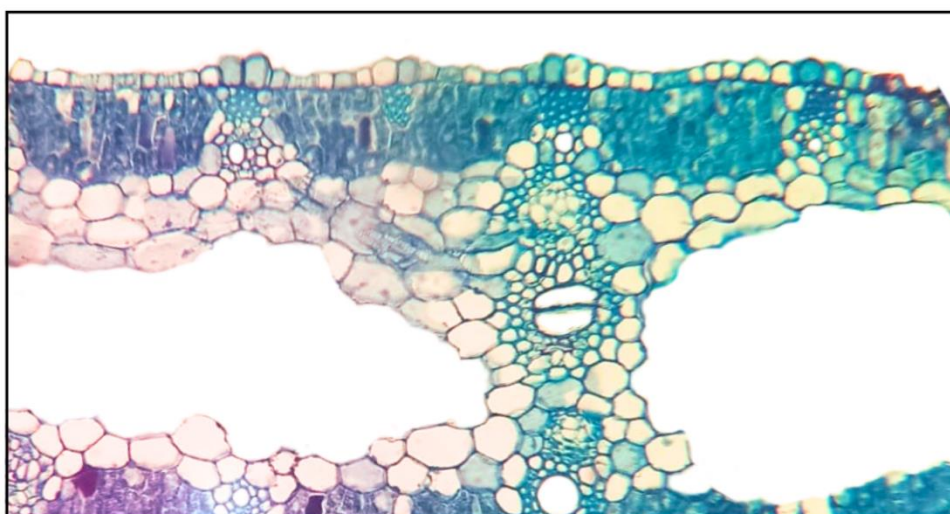


Anatomía foliar de especies argentinas del género *Typha*, su utilidad como herramienta taxonómica



Tesis de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas
Valentina Asgrizze.

Directora
Dra. Vanesa Pérez Cuadra.

Septiembre de 2024

Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina

A handwritten signature in black ink, consisting of a series of loops and a long horizontal stroke extending to the right.

Valentina Asgrizze

Tesista

A handwritten signature in black ink, featuring a stylized 'V' and 'P' with a horizontal line underneath.

Dra. Vanesa Pérez Cuadra

Directora

Índice

1. Agradecimientos.....	4
2. Resumen.....	5
3. Introducción.....	7
4. Materiales y Métodos.....	11
5. Resultados.....	15
5.1. Descripciones anatómicas de las láminas.....	15
5. 2. Descripción de “glándulas de mucílago”, “diafragmas porosos” y “cables de fibras”.....	21
5.3. Análisis estadístico de las mediciones de la altura de las células epidérmicas.....	26
6. Discusión.....	28
7. Bibliografía.....	32

1. Agradecimientos

A mi directora, la Dra. Vanesa Pérez Cuadra, por sus horas de trabajo y paciencia dedicadas a mi formación, pero también por cada palabra de aliento y cada consejo que me acompañaron en mi camino como estudiante y me ayudaron a crecer como persona. A la Dra. Viviana Cambi, por permitirme realizar esta tesis en el laboratorio del Grupo de Estudios de Botánica Básica y Aplicada y por estar a mi disposición siempre que la necesité. A la Lic. Magalí Verolo y a la Dra. Karina Michetti, por su calidez humana y su buena compañía. Realizar esta tesis junto a ustedes cuatro hizo que todo sea más fácil y no hubo día en el que no me hayan hecho reír, gracias.

Al Dr. Carlos Villamil por su colaboración en la recolección y determinación de los ejemplares utilizados en este trabajo, así como por todos sus valiosos aportes de conocimiento. También, al Lic. Lucas Verniere por su ayuda en la recolección de las muestras.

A mis amigos, especialmente a Karen, Fiorella, Lucas, Enzo y Lisandro por estar al lado mío desde el primer día que pisé esta Universidad, acompañándome en cada paso y sintiendo cada logro como propio. También quiero agradecerle profundamente a Delfina, mi amiga botánica, por acompañarme cada día en el laboratorio, por escuchar cada queja que me afligía y por siempre interesarse por lo que estaba haciendo.

A Agustín, por su ayuda en la realización y edición de los gráficos e imágenes de este trabajo. Por su apoyo incondicional, acompañándome en todos los estados de ánimo que me habitaron mientras realizaba esta tesis; por ser una fuente inagotable de conocimientos y por enseñarme de aves. Me gustaría que alguna vez podamos ver al Tachurí sietecolores.

Le agradezco especialmente a mi familia, mis logros son frutos de su amor y contención. A Nicolás, por su perpetua compañía y a Estanislao por iluminarnos la vida. A mi papá por sus palabras justas, sus esfuerzos diarios que me permitieron llegar hasta acá, por hacerme ver Cosmos y por transmitirme su espíritu curioso. Hubieras sido el mejor científico del mundo, pero decidiste ser abogado. A mi mamá, por nunca darse por vencida y por esforzarse siempre para que yo pueda cumplir mis metas, como dijo Maradona, “Si no fuera por la Claudia, yo estaría en el cajón”.

Gracias, soñé siempre con esto.

2. Resumen

Typha L. (Typhaceae) es un género de plantas característico de humedales y hábitats acuáticos, distribuido en zonas templadas y tropicales de todo el mundo. En Argentina, se encuentran cuatro especies, sumándose recientemente la cita de una quinta especie. Habitan en la zona centro-sur y centro-norte del país, mientras que en la Patagonia su presencia está restringida a ciertos lugares. Las especies de este género presentan dificultades para su determinación taxonómica debido a que las claves de identificación hacen referencia a caracteres de las inflorescencias masculinas y femeninas, resultando imprescindible contar con ambas estructuras. Esto representa un gran desafío, dado que las inflorescencias no maduran en simultáneo.

El objetivo de este trabajo fue describir anatómicamente láminas de *T. domingensis*, *T. latifolia*, *T. laxmannii* y *T. subulata*, colectadas en las Provincias de Buenos Aires y Río Negro (Argentina) a fin de hallar caracteres con utilidad taxonómica cuando la planta se encuentra en estado vegetativo. Además se registraron algunos parámetros cuantitativos a fin de evaluar diferencias intra e interespecíficas.

En el corte transversal de las láminas se encontró que las células epidérmicas de ambas epidermis son prismáticas en *T. domingensis*, cuadrangulares a rectangulares en *T. latifolia* y *T. laxmannii*, mientras que en *T. subulata* son de forma prismática sobre las costillas y cuadrangulares en los valles. En la epidermis de las vainas y zona proximal de las láminas de *T. domingensis* se hallaron “glándulas de mucílago” que se corresponden con cúmulos de células epidérmicas que producen y secretan una sustancia mucilagínosa. Los estomas de *T. domingensis* y *T. subulata* son pseudohundidos, mientras que los de *T. latifolia* y *T. laxmannii* se encuentran a igual nivel que las células epidérmicas restantes. A nivel subepidérmico, todas las especies poseen paquetes de fibras. En *T. domingensis* dichos paquetes no se relacionan con haces vasculares subepidérmicos mientras que en las restantes especies sí lo hacen. En *T. domingensis*, *T. latifolia* y *T. subulata*, se encuentran fibras hacia los márgenes de la lámina. Éstas forman un casquete de forma triangular en *T. domingensis* y *T. subulata*, mientras que en *T. latifolia* el casquete es de forma redondeada. A igual nivel que los paquetes de fibras se encuentra clorénquima. Por debajo de los tejidos subepidérmicos, se encuentran células parenquimáticas, de forma irregular en *T. domingensis* y redondeadas en las restantes especies. En la zona central del mesofilo, todas las especies poseen cavidades de aire que presentan a determinados intervalos “diafragmas porosos”, siendo atravesados por “cables de fibras” en *T. domingensis*, *T. latifolia* y *T. subulata*. Éstos están formados por una vaina de células parenquimáticas, con estiloides en su interior, que rodea a un conjunto de fibras ubicadas paralelamente al eje longitudinal del cable. Estas fibras, a su vez, rodean a células conductoras de protoxilema, que se ubican en el centro del cable. Las cavidades aéreas están delimitadas por tabiques de parénquima donde se observan haces vasculares colaterales rodeados por una vaina de fibras.

En cuanto a la altura de las células epidérmicas de los diferentes ejemplares de las especies estudiadas, se ha encontrado una gran variabilidad de este carácter cuantitativo por lo que son necesarios

estudios más exhaustivos a fin de poder interpretar estas variaciones que se pueden vincular con diferentes factores ambientales.

El estudio realizado permite la identificación de características anatómicas que posibilitan la identificación taxonómica de las especies estudiadas, siendo particularmente importantes para *T. domingensis* y *T. subulata*. Además, se encontraron variaciones anatómicas en ejemplares de la misma especie que crecen bajo condiciones ambientales diferentes, lo que refleja las posibles respuestas adaptativas de las plantas de este género.

3. Introducción

La familia Typhaceae, perteneciente al orden Poales, es característica de humedales y hábitats acuáticos (Xu & Chang, 2017). Según el sistema de clasificación de las plantas, propuesto por el Grupo para la Filogenia de las Angiospermas (APG III, 2009), esta familia incluye aproximadamente 51 especies distribuidas en dos géneros: *Typha* L., típico de zonas templadas y tropicales de todo el mundo, y *Sparganium* L., cuyos representantes se encuentran principalmente en zonas templadas y frías del hemisferio norte, existiendo algunas especies en Oceanía. Las especies pertenecientes a la familia Typhaceae poseen sistema radical fibroso y rizomas rastreros perennes. Los tallos aéreos pueden ser, o no, ramificados; las hojas presentan filotaxis alterna y dística. Son especies monoicas con inflorescencias terminales cilíndricas, de flores unisexuales (Xu & Chang, 2017). Ambos géneros de esta familia presentan diferentes usos etnobotánicos (ornamentales, alimenticios, fabricación de artesanías, medicinales, místicos, etc.) (de Carvalho et al., 2021; Rodríguez et al., 2021; Schenck & Gifford, 1952).

El género *Typha* incluye 12 especies, encontrándose cuatro de ellas en Argentina: *T. angustifolia* L., *T. domingensis* Pers., *T. latifolia* L. y *T. subulata* Crespo & R.L. Pérez-Mor. (Pozner et al., 2023). Estas especies habitan en la zona centro-sur y centro-norte del país, mientras que en la Patagonia la aridez y escasa disponibilidad de agua generan que su presencia esté limitada a ciertos lugares (Franco et al., 2020). Recientemente se han encontrado ejemplares de *T. laxmannii* en la provincia de Río Negro, constituyendo una nueva cita para el país (Comunicación personal Villamil, 2023).

Las especies de este género tienen una alta velocidad de propagación debido a su capacidad de reproducción asexual, lo que se suma a su gran producción de semillas que, dispersadas por el viento y el agua, han facilitado a que algunas especies se transformaran en invasoras. Tal es el caso de *T. domingensis* y *T. latifolia*, que son especies invasoras en humedales de México, encontrándose en la mayoría de los sistemas acuáticos del país y donde se las considera, en conjunto con otras especies, una grave amenaza para la biodiversidad nativa incluso de mayor gravedad que la combinación de los efectos de la contaminación, la explotación de plantas nativas y los fitopatógenos (Bonilla-Barbosa & Santamaria, 2013). En Colombia, en el departamento de Boyacá, muchos cuerpos de agua están deteriorados por la presencia de *T. angustifolia*, *T. domingensis* y *T. latifolia*. Por ejemplo, la Laguna Agua Blanca tiene apenas un 15% de agua libre debido a la falta de control de estas especies (Pérez Patarroyo & Sáenz Morales, 2019). En Costa Rica, *T. domingensis*, pese a ser una especie nativa, ha desarrollado un comportamiento invasor debido a cambios en el hábitat (Alpízar, 2018). Otro ejemplo se encuentra en Estados Unidos, donde ha aumentado la distribución y abundancia de especies del género *Typha* a causa de perturbaciones antropogénicas en la hidrología y en la carga de nutrientes de los humedales. Esto afectó a poblaciones de otras plantas, algunas de las cuales eran fuente de alimento para muchas especies de aves, lo que repercutió negativamente en las poblaciones de estos animales (Bansal et al., 2019). Particularmente *T. subulata* genera problemas en cultivos de arroz y puede invadir canales de irrigación y drenaje, impidiendo el flujo del agua. Esto se traduce en dificultades de manejo

de las operaciones de riego asociadas con la medición de caudales, inundación y operatividad de los desagües, aumento de la sedimentación, incremento de las pérdidas de agua por evaporación y obstaculización de las actividades recreativas tales como la pesca, la natación y la navegación (Sobrero et al., 2018). Por otro lado, las especies de *Typha* son de gran utilidad, por ejemplo, en humedales artificiales construidos especialmente para la utilización de su acción remediadora de aguas (Ijaz et al., 2016) o de su potencial como indicadores de contaminación (Bonanno & Cirelli, 2017). Además, su alta tasa de propagación permite su aplicación en diversos campos: como fuente de extracción de fibras a partir de sus hojas (Kamali Moghaddam, 2021), como alternativa para la alimentación de rumiantes (donde se la destaca como un material con un perfil nutricional superior a ciertos materiales forrajeros henificados) (WingChing Jones & Leal Rivera, 2014), entre otros.

Crespo & Pérez Moreau (1967) describen al género *Typha*, como un género de plantas herbáceas glabras, con tallos aéreos erectos simples y cilíndricos. De hojas alternas, acintadas, lineares y envainadoras. Con inflorescencias terminales, formadas por dos espigas muy densas dispuestas sobre el mismo eje: la inflorescencia masculina hacia el ápice y la femenina por debajo, pudiendo estar en contacto o separadas por una porción desnuda del eje. La inflorescencia masculina es ligeramente cónica, y la femenina cilíndrica, con raquis secundarios papiliformes, subpiramidales o filiformes. Las flores masculinas tienen numerosas bractéolas desde filiformes hasta espatulado-lanceoladas, simples o ramificadas; tienen uno a cinco estambres, con los filamentos total o parcialmente soldados. Las anteras son oblongas, basifijas con dehiscencia longitudinal, conectivo prolongado en ápice obtuso o apiculado. El polen se encuentra en mónadas o en tétradas. Las flores femeninas son ebracteoladas, o con bractéolas filiformes ensanchadas en el ápice. Se encuentran flores femeninas fértiles y estériles. Las fértiles están insertadas en los raquis secundarios y entre estos, y poseen un ginóforo filiforme provisto de largos pelos sedosos. El estilo es filiforme y el estigma lanceolado, ovado-lanceolado o filiforme, a veces arqueado. El ovario es fusiforme y unilocular. Las flores estériles se encuentran generalmente en la parte superior de los raquis secundarios, solitarias o agrupadas, con ginóforo provisto de un menor número de pelos que las fértiles. En estas flores el ovario es obovoide u obcónico, con estilo y estigma rudimentarios. El fruto es un aquenio fusiforme. La semilla es también fusiforme, con el extremo superior truncado.

Las características de la morfología floral de este género, permiten identificar taxonómicamente a las diferentes especies, existiendo una dificultad importante para esto. Las claves de identificación hacen referencia a caracteres tanto de las inflorescencias masculinas como femeninas, por lo que es imprescindible contar con ambas estructuras en simultáneo y en un estado de maduración óptimo tal que se reconozcan sus características diagnósticas. Esto último constituye una importante dificultad, ya que las flores masculinas y femeninas no maduran a la vez (Crespo & Pérez Moreau, 1967), por lo que, en muchos casos, se requieren colecciones sucesivas de material para poder arribar a una correcta identificación.

En cuanto a estudios anatómicos de los representantes del género *Typha*, se han analizado órganos subterráneos de algunas especies, como en el caso de *T. latifolia* (utilizados en medicina popular

en zonas aledañas al Río de la Plata) donde se describieron con el fin de encontrar caracteres diagnósticos que permitan diferenciarlos de los órganos subterráneos de otras especies también utilizadas en la zona (Arambarri et al., 2016). En relación a los órganos aéreos, las hojas constituyen uno de los más estudiados. Las láminas pueden presentar variaciones anatómicas debido a la gran plasticidad que presentan las especies en relación a los factores de estrés a los que están sometidas. Se ha encontrado que *T. angustifolia* presenta diferencias en la cantidad de estomas, la altura de las células epidérmicas, la cantidad de capas del clorénquima, y del aerénquima, así como también en la cantidad de haces vasculares, que se relacionan con variaciones en cuanto a la densidad poblacional (Corrêa et al., 2015). En *T. domingensis* se han identificado cambios en el espesor de las hojas, en el tamaño de las vacuolas celulares y de los vasos metaxilemáticos, cuando las plantas están sometidas a diferentes niveles de estrés salino (Akhtar et al., 2017).

Es importante destacar que las hojas de las especies de este género poseen gran resistencia mecánica, que se ve reflejada en las características anatómicas del tejido epidérmico, el tejido de sostén y el desarrollo de los haces vasculares (Liu et al., 2017). Además, presentan otras características particulares que se relacionan con su adaptación al ambiente. Como describen Witztum & Wayne (2014), en la parte media del mesofilo, las células del parénquima se lisan para formar cavidades o espacios aéreos que permiten que el oxígeno circule desde las hojas hacia las partes sumergidas de la planta y que el dióxido de carbono fluya, en sentido inverso, desde las partes sumergidas hacia las partes aéreas fotosintéticas. Dentro de estas cavidades o espacios aéreos se diferencian diafragmas compuestos por dos o tres capas de células estrelladas (aerénquima) y “cables de fibras” que atraviesan las cavidades aéreas y, también, a los diafragmas. Específicamente los diafragmas fueron descritos por Kaul (1974) diferenciándolos en dos tipos: los “diafragmas porosos”, haciendo referencia a los diafragmas delgados, formados por aerénquima dentro de las cavidades de aire; y los “diafragmas vasculares”, que son tabiques formados por células parenquimáticas que separan las cavidades aéreas contiguas, encontrándose en ellos haces vasculares. Los “cables de fibras” que atraviesan los “diafragmas porosos” fueron descritos como estructuras formadas externamente por una capa de células parenquimáticas (que contienen rafidios) rodeando a un paquete central de fibras (Witztum & Wayne, 2014).

Hasta el momento, el único carácter vegetativo distintivo utilizado en las claves taxonómicas se encuentra en *T. angustifolia* y *T. domingensis*, y es la presencia de “glándulas de mucílago”. La primera las posee en la epidermis adaxial de las vainas foliares (dispuestas lateralmente en la parte superior interna de la misma), mientras que la segunda las presenta en la misma epidermis, aunque en mayor cantidad, y distribuidas por toda la parte distal de la vaina y en las zonas proximales de la lámina. Sin embargo, las “glándulas de mucílago” no fueron estudiadas a nivel anatómico y se desconoce cómo es su estructura específica.

Estudios anatómicos más detallados de los órganos vegetativos de las especies del género *Typha* contribuirían, no sólo a ampliar el conocimiento sobre la constitución anatómica de estas especies, sino también a generar un impacto positivo en la búsqueda de caracteres taxonómicos alternativos a los florales, de los que anteriormente se explicó su limitación.

En este sentido, el objetivo de este trabajo fue realizar la descripción anatómica comparativa de la anatomía foliar de cuatro especies de *Typha* que habitan en la República Argentina, e identificar en las hojas caracteres con posible utilidad taxonómica, que generen una alternativa para su identificación certera durante la etapa vegetativa del ciclo de vida de estas especies.

4. Materiales y Métodos

Las especies estudiadas fueron *T. domingensis* Pers., *T. latifolia* L., *T. laxmannii* Lepech., y *T. subulata* Crespo & R.L. Pérez Mor. (Tabla 1). Se trabajó con muestras de láminas provenientes de material seco obtenidas de ejemplares de herbario depositados en el Herbario “Carlos B. Villamil” (BBB) INBIOSUR UNS-CONICET, así como también con muestras frescas colectadas de diferentes poblaciones naturales dentro del Partido de Bahía Blanca (Prov. de Buenos Aires) (Tabla 1; Fig. 1). Las especies fueron determinadas en conjunto con el Director del Herbario BBB, Dr. Carlos B. Villamil, siguiendo las claves de Crespo & Pérez-Moreau (1967).

De cada ejemplar se colectaron entre tres y cinco hojas maduras de innovación fértil, ya que al ser hojas relacionadas con la inflorescencia se asegura la correspondencia taxonómica.

Las láminas extraídas de ejemplares de herbario, fueron restauradas aplicando algunas modificaciones a la técnica propuesta por Venning (1953). Fueron seccionadas en trozos menores de cinco milímetros de longitud, dispuestas en recipientes con agua y llevadas a estufa a 60 °C por ocho a diez horas. A fin de generar una mejor hidratación, se agregaron algunas gotas de detergente. Luego, las muestras fueron lavadas y se mantuvieron en una solución 1:19 de NH₄OH en agua a 60 °C por 12 horas. Por último, se dispusieron por cuatro horas en un sistema de renovación continua de agua para eliminar los restos de la solución antes mencionada. Posteriormente, el material fue fijado y conservado en FAA (formol-alcohol-ácido acético glacial).

Las láminas obtenidas a partir de material fresco, fueron, también, seccionadas en trozos menores de cinco milímetros de longitud y fijadas en FAA.

Ambos tipos de muestras fijadas fueron dispuestas en estufa de vacío a 25 atm por 24 horas a fin de asegurar una correcta penetración del líquido fijador.

Para la confección de los preparados histológicos permanentes, las muestras fueron deshidratadas en una serie de concentración creciente de alcohol etílico-alcohol butílico terciario, infiltradas en parafina e incluidas en parafina plástica (Johansen, 1940). Se realizaron cortes transversales y longitudinales, de 10 µm de espesor, utilizando un micrótopo rotativo Reichert-Jung. Los cortes fueron teñidos con safranina-fast green y montados en bálsamo de Canadá.

A fin de detectar caracteres que se pudieran alterar con la aplicación de las técnicas antes mencionadas, se complementaron los estudios con cortes de láminas a mano alzada, que se montaron en gelatina-glicerina (D’Ambrogio de Argüeso, 1986).

Las observaciones se realizaron en microscopio óptico compuesto Zeiss, registrándose mediante microfotografías digitales.

Se estudiaron en detalle dos estructuras anatómicas, citadas por la bibliografía como de especial interés, las “glándulas de mucílago” y los “cables de fibras”. Para analizar las primeras se sumaron a los estudios anatómicos, observaciones *in toto* bajo microscopio compuesto de la epidermis adaxial de las vainas y la zona proximal de la lámina de *T. domingensis*. En el caso de los “cables de fibras”, estos fueron extraídos manualmente de láminas provenientes de material fresco de *T. domingensis*, *T. latifolia*

y *T. subulata*. Para esto se realizó un corte paralelo a la superficie de la lámina, utilizando un bisturí, en la porción de la lámina más cercana a la vaina, de manera de quitar parte del tejido epidérmico y subepidérmico. De esta forma los cables quedaron expuestos, siendo retirados manualmente con una pinza histológica. Posteriormente fueron sometidos a un proceso de disociado débil y teñidos con safranina como coloración de contraste (D'Ambrogio de Argüeso, 1986).

Además, se midieron aleatoriamente 10 células epidérmicas de la cara abaxial de la lámina de las zonas costales y 10 de las intercostales de cada ejemplar estudiado. En total se analizaron nueve ejemplares de *T. domingensis*, uno de *T. latifolia*, cuatro de *T. laxmannii* y uno de *T. subulata* (Tabla 1). Para estandarizar y evitar variaciones debidas al cambio de zona en la que se registraron las medidas, se trabajó sobre las células de la parte central de los cortes transversales de cada lámina. Los datos obtenidos fueron analizados utilizando los paquetes de análisis estadísticos de Excel, a fin de evaluar posibles patrones interespecíficos. Además, se evaluó mediante un análisis de varianza (ANOVA) a las medidas tomadas en diferentes ejemplares de las especies de *T. domingensis* y *T. laxmannii*, para determinar, en cada caso, si existía variación intraespecífica.

Tabla 1. Detalle de ejemplares de herbario de referencia de cada especie estudiada y material sobre el que se desarrollaron los estudios anatómicos.

Identificación del ejemplar de herbario	Especie	Lugar de recolección	Material sobre el que se realizaron los estudios anatómicos
4610	<i>T. domingensis</i>	Lin Calel, Partido de Tres Arroyos, prov. Bs. As.	Herborizado
4964		Tres Arroyos, Partido de Tres Arroyos, prov. Bs. As.	
6323		Tres Arroyos, Partido de Tres Arroyos, prov. Bs. As.	
6402		Claromecó, Partido de Tres Arroyos, prov. Bs. As.	
6970		Ascasubi, Partido de Villarino prov. Bs. As.	
7250		Villa del Mar, Partido de Coronel Rosales, prov. Bs. As.	
7985		La Soberana, Río Sauce Grande, Partido de Coronel Rosales, prov. Bs. As.	
9934		Pehuajó, Partido de Pehuajó, prov. Bs. As.	
12488		Cabildo, Partido de Bahía Blanca, prov. Bs. As.	Material fresco
12489	<i>T. latifolia</i>	Corti, Partido de Bahía Blanca, prov. Bs. As.	Material fresco
12483	<i>T. laxmannii</i>	Choele Choel, Departamento Avellaneda, prov. RN.	Herborizado
12499		Guardia Mitre, Departamento Adolfo Alsina, prov. RN	
12504		General Conesa, Departamento General Conesa, prov. RN	
12505		Choele Choel, Departamento Avellaneda, prov. RN	
12490	<i>T. subulata</i>	Corti, Partido de Bahía Blanca, prov. Bs. As.	Material fresco

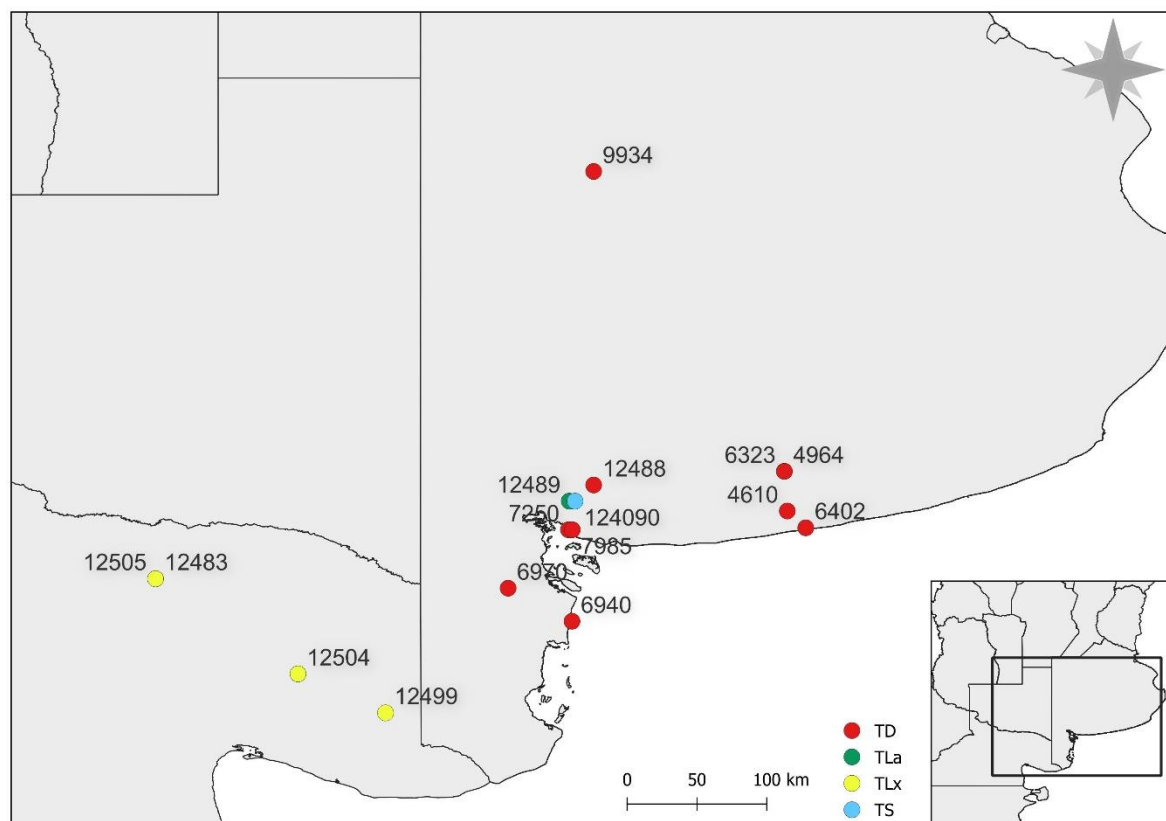


Figura 1. Localización geográfica de los ejemplares colectados para su estudio anatómico.
Abreviaturas: TD, *Typha domingensis*; TLa, *Typha latifolia*; TLx, *Typha laxmannii*; TS, *Typha subulata*.

5. Resultados

5.1. Descripciones anatómicas de las láminas

Primero se describe la anatomía de cada especie y luego, en caso de encontrarse, se detallan las diferencias intraespecíficas halladas.

Typha domingensis

La sección transversal de la lámina es aplanada hacia adaxial y convexa hacia abaxial, con costillas y valles poco pronunciados hacia abaxial (Fig. 2 A). La cutícula es delgada sobre ambas caras de la lámina. Ambas epidermis son uniestratificadas. Tanto hacia adaxial como abaxial, en sección transversal las células de este tejido son prismáticas y de paredes levemente engrosadas (Fig. 2 B; Tabla 2). Se observa que las células que se encuentran en las costillas son de mayor altura que las de los valles. La lámina es anfiestomática. Los estomas se ubican en los valles, con las células oclusivas de menor altura que las células acompañantes generando una cavidad epiestomática, que, siguiendo la nomenclatura propuesta por Pérez Cuadra & Cambi (2014), se denominan pseudohundidos (Fig. 2 B, Tabla 2). Las cavidades subestomáticas son pequeñas. A nivel subepidérmico, asociado a las costillas y hacia ambas caras de la lámina, se encuentran paquetes de fibras, formados por entre cinco y siete capas de células, que alternan con clorénquima formado por dos a tres capas de células rectangulares, de paredes delgadas y de tamaño similar entre ellas (Tabla 2). En los márgenes de la lámina, las fibras forman un casquete de forma más o menos triangular (Fig. 2 C, Tabla 2). Por debajo de los tejidos subepidérmicos, se encuentran células parenquimáticas de forma irregular (Fig. 2 A, Tabla 2). En la parte media del mesofilo se diferencian cavidades aéreas, de sección transversal ovalada con el eje mayor perpendicular a la superficie de la lámina (Fig. 2 A, Tabla 2), separadas unas de otras por dos a tres hileras de células parenquimáticas. En adelante, esta estructura que separa a las cavidades aéreas se denominará en este trabajo como tabique de células parenquimáticas. Dentro de las cavidades de aire se observan “diafragmas porosos” atravesados por “cables de fibras” (ver punto 5.2). Todos los haces vasculares son colaterales, cerrados, están rodeados por una vaina de fibras y se encuentran en dos posiciones: subepidérmicos (sin estar asociados a los paquetes de fibras subepidérmicos) y más profundos ubicados en los tabiques formados por células parenquimáticas que delimitan las cavidades aéreas. Éstos últimos son grandes y de sección transversal oval, mientras que los que se encuentran a nivel subepidérmico son pequeños y de sección circular (Tabla 2).

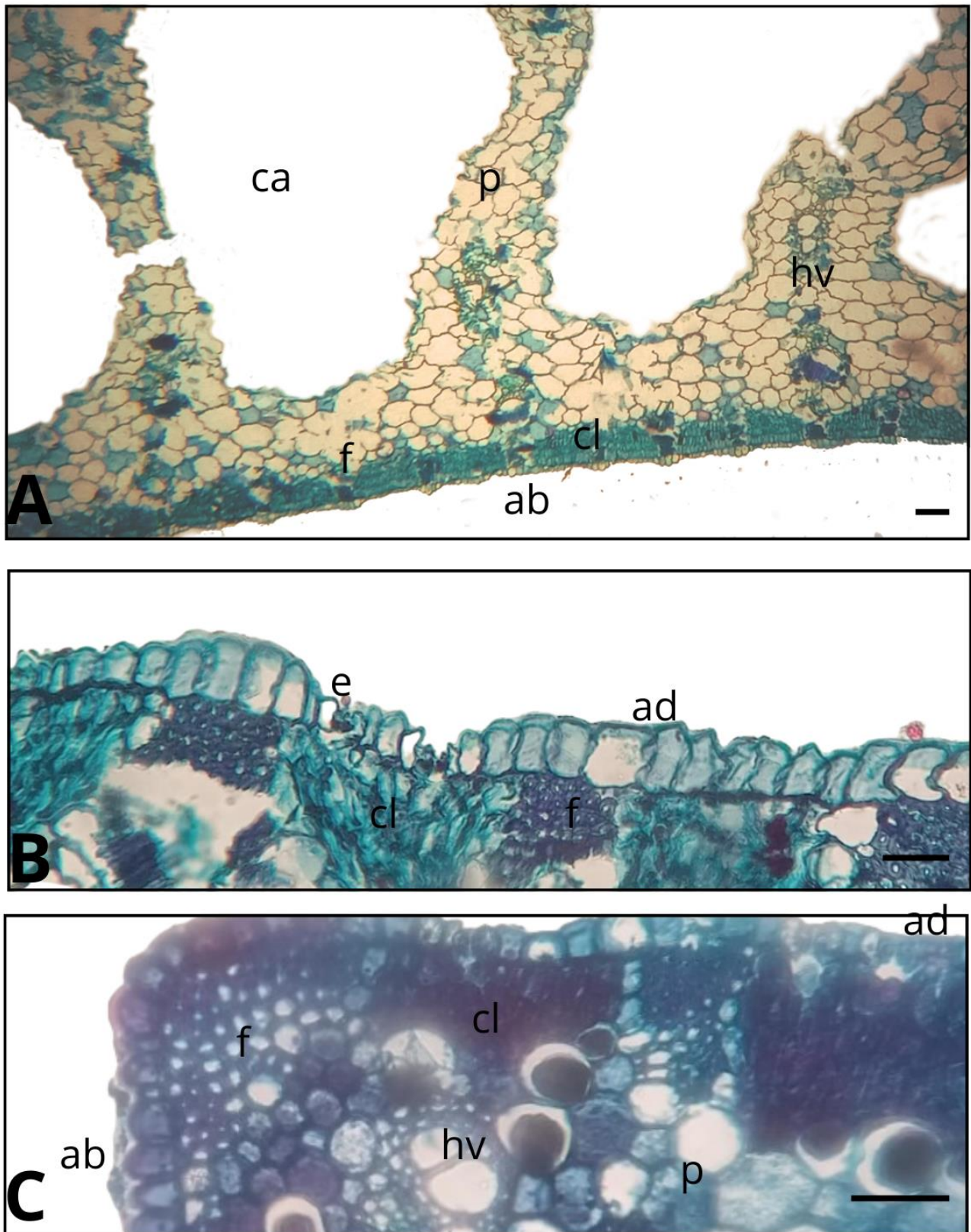


Figura 2. Corte transversal de lámina de *Typha domingensis*. A: corte transversal de la lámina. B: detalle de la epidermis. C: detalle del margen de la lámina. Abreviaturas: ab, epidermis abaxial; ad, epidermis adaxial; ca, cavidad de aire; cl, clorénquima; e, estoma; f, fibras; hv, haz vascular; p, parénquima. Barras: A, 121,4 μm ; B, 26,39 μm ; C, 45,24 μm .

Typha latifolia

La sección transversal de la lámina tiene forma lineal, con costillas y valles levemente marcados hacia ambas caras (Fig. 3 A-C). La cutícula es delgada y lisa. Ambas epidermis son uniestratificadas (Fig. 3 A-C). Las células de este tejido son, tanto hacia adaxial como hacia abaxial, de sección transversal cuadrangular a rectangular, con la pared tangencial externa convexa, encontrándose células de mayor altura asociadas a las costillas. Todas las células de este tejido son de paredes delgadas (Fig. 3 B-C; Tabla 2). La lámina es anfiestomática. Los estomas están localizados a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Fig. 3 B; Tabla 2). Las cavidades subestomáticas son reducidas. A nivel subepidérmico hacia ambas caras de la lámina, y alternando con las fibras se encuentra clorénquima formado por dos a cuatro capas de células y en relación a las costillas, se observan paquetes de fibras formados por aproximadamente cinco capas de células (Fig. 3 A-C). Hacia los márgenes de la lámina, también a nivel subepidérmico, se observa un casquete de fibras de forma redondeada (Fig. 3 C; Tabla 2). Siguiendo hacia la parte central del órgano se encuentran células parenquimáticas de forma redondeadas (Fig. 3 A, C; Tabla 2). En la zona central del mesofilo se observan cavidades aéreas que son de sección transversal ovalada con el eje mayor orientado en sentido paralelo a la superficie de la lámina (Fig. 3 A; Tabla 2) separadas por tabiques formados por tres a cuatro hileras de células parenquimáticas. Dentro de las cavidades de aire se observan “diafragmas porosos” atravesados por “cables de fibras” (ver punto 5.2). Todos los haces vasculares son colaterales, cerrados, están rodeados por una vaina de fibras y se encuentran en dos posiciones: subepidérmicos, asociados a algunos de los paquetes de fibras subepidérmicos; y otros ubicados en los tabiques de células parenquimáticas que delimitan las cavidades aéreas. Éstos últimos son grandes y de sección transversal oval, mientras que los que están asociados a los paquetes de fibras son pequeños y de sección circular (Fig. 3 A-C; Tabla 2).

Typha laxmannii

La sección transversal de la lámina es ovalada, ligeramente cóncava hacia la superficie adaxial y marcadamente convexa en la abaxial donde se observan costillas y valles apenas notorios (Fig. 4 A). La cutícula es lisa y delgada, siendo de mayor grosor en la zona de las costillas. Ambas epidermis son uniestratificadas. Las células de este tejido son, tanto hacia adaxial como abaxial, de sección transversal cuadrangular a rectangular, sin variación notoria de tamaño entre las células de las costillas y las de los valles. Todas las células epidérmicas son de paredes delgadas (Fig. 4 B; Tabla 2). La lámina es anfiestomática. Los estomas se ubican en los valles y sus células oclusivas se encuentran a la misma altura que las células epidérmicas restantes (Fig. 4 B; Tabla 2); las cavidades subestomáticas son reducidas. A nivel subepidérmico, asociadas a las costillas y, hacia ambas caras de la lámina, se encuentran paquetes de fibras (Fig. 4 A-B) formados por cuatro a cinco capas de células (Tabla 2). Éstos alternan con clorénquima (Figura 4 A-C) formado por cuatro a cinco capas de células rectangulares de paredes delgadas sin variación de tamaño entre ellas (Tabla 2). Luego se observan células

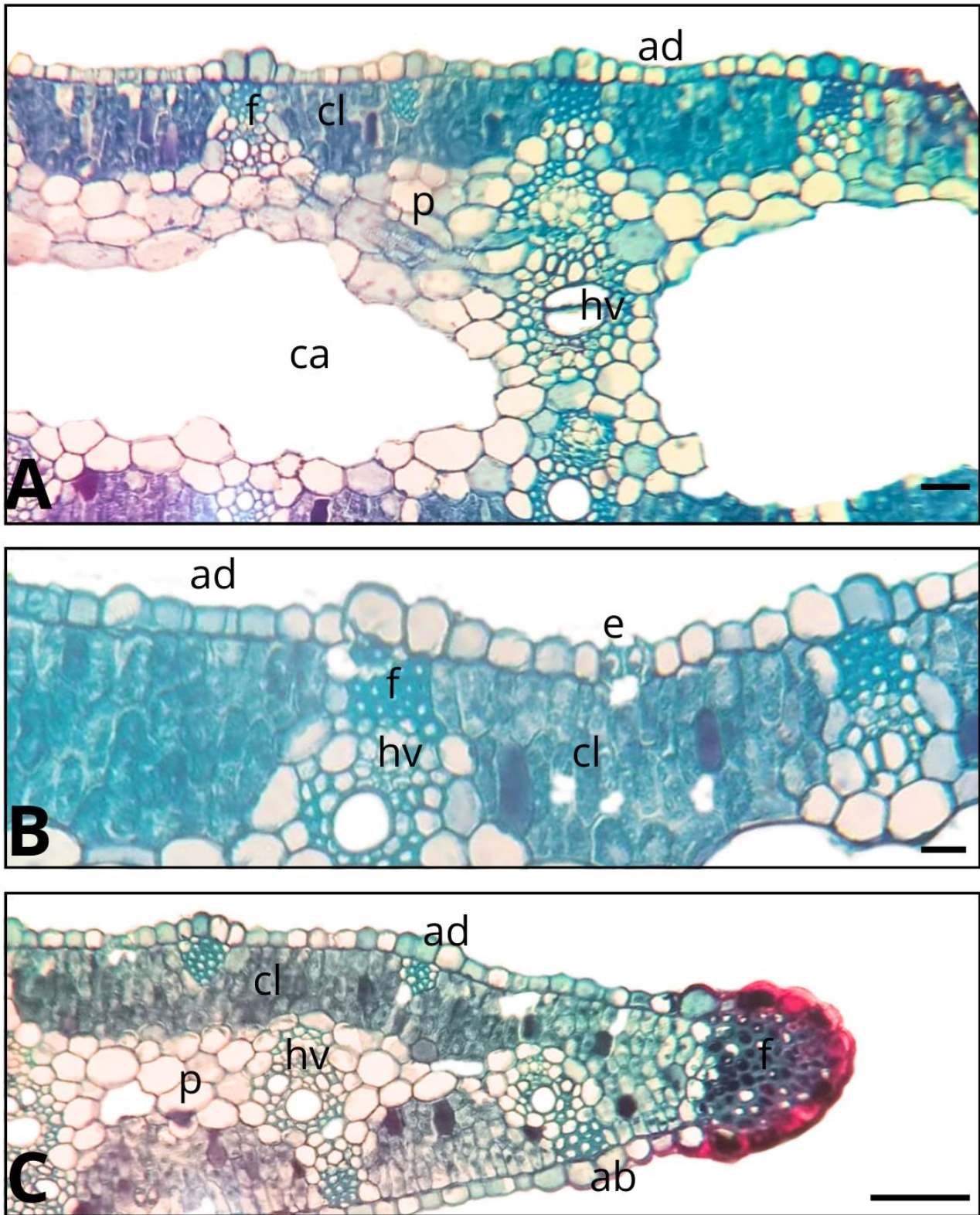


Figura 3. Corte transversal de lámina de *Typha latifolia*. A: corte transversal de la lámina. B: detalle de la epidermis. C: detalle del margen de la lámina. Abreviaturas: ab, epidermis abaxial; ad, epidermis adaxial; ca, cavidad de aire; cl, clorénquima; e, estoma; f, fibras; hv, haz vascular; p, parénquima. Barras: A, 15,08 μm ; B, 30,16 μm ; C, 75,4 μm .

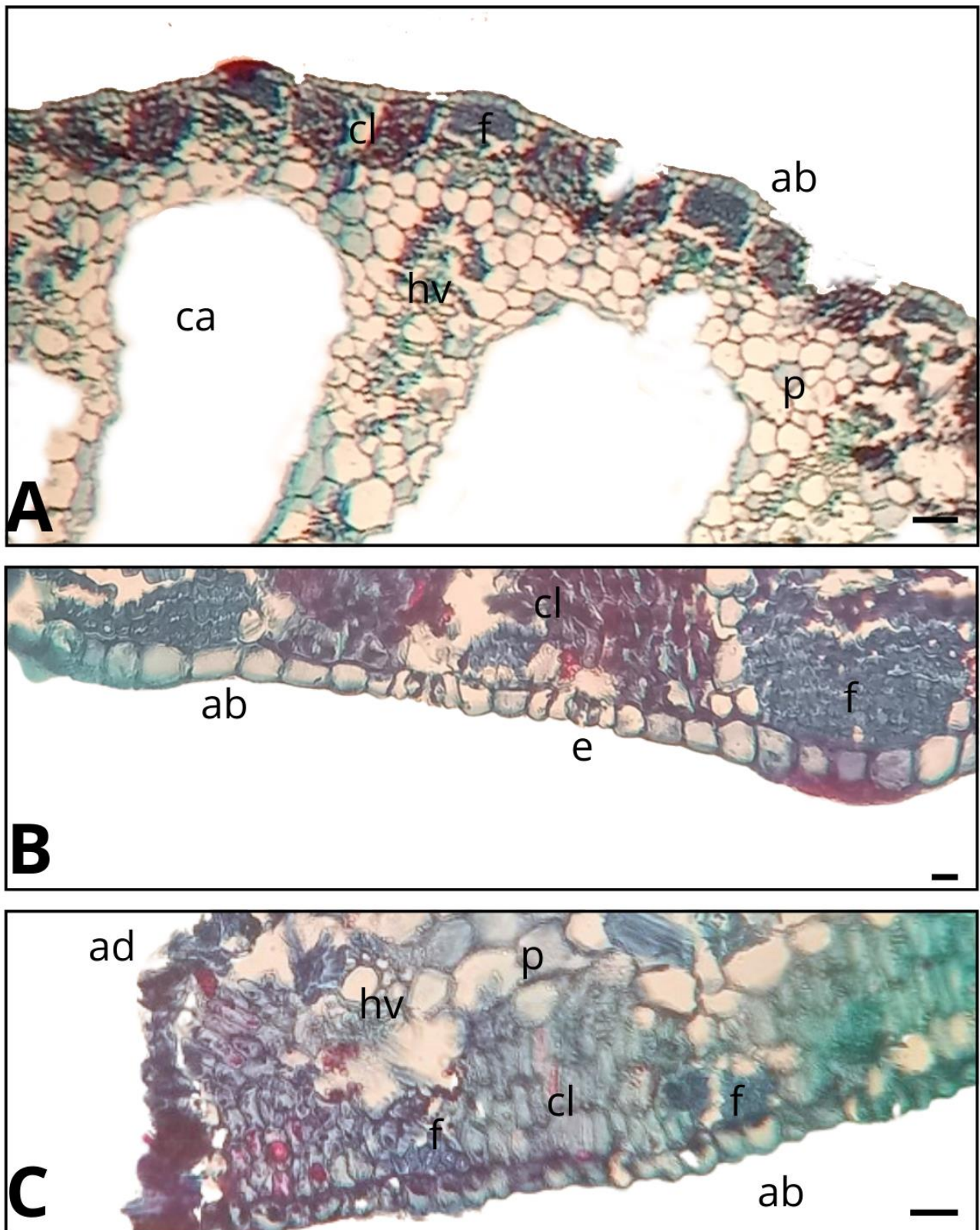


Figura 4. Corte transversal de lámina de *Typha laxmannii*. A: corte transversal de la lámina. B: detalle de la epidermis. C: detalle del margen de la lámina. Abreviaturas: ab, epidermis abaxial; ad, epidermis adaxial; ca, cavidad de aire; cl, clorénquima; e, estoma; f, fibras; hv, haz vascular; p, parénquima. Barras: A, 97,12 μm ; B, 15,08 μm ; C, 18,85 μm .

parenquimáticas redondeadas (Fig. 4 A; Tabla 2). En la zona central del mesofilo se encuentran cavidades aéreas de sección transversal ovalada con el eje mayor orientado en sentido perpendicular a la superficie de la lámina (Fig. 4 A; Tabla 2), delimitadas por tabiques formados por tres a cuatro capas de células parenquimáticas. Dentro de las cavidades de aire se observan “diafragmas porosos” (ver punto 5.2). Todos los haces vasculares son colaterales, cerrados, están rodeados por una vaina de fibras y se encuentran en dos posiciones: subepidérmicos, asociados a algunos de los paquetes de fibras subepidérmicos; y otros ubicados más profundos en los tabiques de células parenquimáticas que delimitan las cavidades aéreas (Fig. 4 A). Éstos últimos son grandes y de sección transversal oval, mientras que los que están asociados a los paquetes de fibras son pequeños y de sección circular (Tabla 2).

Diferencias anatómicas intraespecíficas

El depósito de cutícula es mayor en los ejemplares 12483 y 12505, ambos colectados en Choele Choe, provincia de Río Negro siendo, de los ejemplares estudiados, los de distribución más al norte.

Typha subulata

La sección transversal de la lámina es aplanada hacia adaxial y convexa hacia abaxial, con costillas y valles levemente pronunciados hacia ambas caras (Figura 5 A-B). La cutícula es lisa y engrosada. Ambas epidermis son uniestratificadas. Las células de este tejido son, tanto hacia adaxial como hacia abaxial, de sección transversal prismática en las costillas, mientras que en los valles son de menor altura y cuadrangulares. Todas las células tienen las paredes levemente engrosadas (Fig. 5 B; Tabla 2). La lámina es anfiestomática. Los estomas se encuentran en los valles, siendo de tipo pseudohundido, por lo que se forma una cámara epiestomática por encima de las células oclusivas (Fig. 5 B; Tabla 2). La cámara subestomática tiene un tamaño reducido. A nivel subepidérmico, se encuentra clorénquima formado por tres a cuatro capas de células (Fig. 5 A-B) y, hacia ambas caras de la lámina y asociados a las costillas, se observan paquetes de dos a tres capas de fibras (Fig. 5 A-B; Tabla 2). En los márgenes de la lámina, las fibras forman un casquete de forma más o menos triangular (Fig. 5 C; Tabla 2). Siguiendo hacia el centro de la lámina se observa una capa de células parenquimáticas redondeadas (Figura 5 A; Tabla 2). En la parte media del mesofilo se encuentran cavidades aéreas de sección transversal redondeada (Tabla 2), separadas unas de otras por tabiques formados por cuatro a cinco hileras de células parenquimáticas. Dentro de las cavidades de aire se observan “diafragmas porosos” atravesados por “cables de fibras” (ver punto 5.2). Todos los haces vasculares son colaterales, cerrados, están rodeados por una vaina de fibras y de sección transversal circular. Se encuentran en dos posiciones: superficiales, pequeños, asociados a algunos de los paquetes de fibras subepidérmicos; y otros más grandes, ubicados en los tabiques de células parenquimáticas que delimitan las cavidades aéreas (Figura 5 A; Tabla 2).

Tabla 2: Comparación de características anatómicas foliares de las especies de *Typha* estudiadas.
Aclaración: los caracteres se mencionan tal como se observan en corte transversal y el sombreado gris destaca aquellos que son determinantes en la diferenciación de las especies.

	<i>T. domingensis</i>	<i>T. latifolia</i>	<i>T. laxmannii</i>	<i>T. subulata</i>
Características de las células epidérmicas	Prismática.	Cuadrangular a rectangular.		Prismática en las costillas y cuadrangular en los valles.
	Todas las paredes levemente engrosadas.	Todas las paredes delgadas.		Todas las paredes levemente engrosadas.
Estomas	Pseudohundidos.	A nivel epidérmico.		Pseudohundidos.
Características del mesofilo a nivel subepidérmico	2-3 capas de clorénquima.	2-4 capas de clorénquima.	4-5 capas de clorénquima.	3-4 capas de clorénquima.
	Paquetes de 5-7 capas de fibras sin asociación a los haces vasculares.	Paquetes de 5 capas de fibras. Pueden estar asociados los a haces vasculares.	Paquetes de 4-5 capas de fibras. Pueden estar asociados a haces vasculares.	Paquetes de 2-3 capas de fibras. Pueden estar asociados a los haces vasculares.
	Casquete de fibras triangular en los márgenes de la lámina.	Casquete de fibras redondeado en los márgenes de la lámina.	No hay fibras en los márgenes de la lámina.	Casquete de fibras triangular en los márgenes de la lámina.
Características del mesofilo a nivel medio	Parénquima con células de forma irregular.	Parénquima con células de forma redondeada.		
	Cavidades aéreas de sección transversal oval con el eje mayor perpendicular a la superficie de la lámina.	Cavidades aéreas de sección transversal oval con el eje mayor paralelo a la superficie de la lámina.	Cavidades aéreas de sección transversal oval con el eje mayor perpendicular a la superficie de la lámina.	Cavidades aéreas de sección transversal redondeada.
Posición y forma de los haces vasculares	Pequeños y de sección circular a nivel subepidérmico y grandes y de sección oval en los tabiques de parénquima que delimitan las cavidades aéreas.			Pequeños a nivel subepidérmico y de mayor tamaño en los tabiques de parénquima. Todos de sección circular.

5. 2. Descripción de “glándulas de mucílago”, “diafragmas porosos” y “cables de fibras”

En la epidermis adaxial de la zona distal de las vainas y de la proximal de las láminas de *T. domingensis*, se observan grupos de células epidérmicas que presentan características diferentes a las de las células epidérmicas restantes (Fig. 6 A). Se las observa formando pequeños grupos de forma ovalada

con el eje mayor paralelo al eje mayor de la vaina/lámina. Estas células contienen una sustancia mucilaginosa que se libera debido a la ruptura de las paredes tangenciales externas de las células, que al oxidarse adquiere un color pardo o marrón (Fig. 6 A). No se observó que estos grupos de células posean características anatómicas particulares que permitan reconocerlas como parte de una estructura específica (Fig. 6 A-C).

En todas las especies estudiadas, dentro de las cavidades de aire se observan “diafragmas porosos” que se disponen a cierta distancia unos de otros y las obturan transversalmente (Figura 7 A). Estos diafragmas están formados por una capa de células de aerénquima, de forma estrellada. Algunas de las células de este aerénquima presentan un mayor engrosamiento de sus paredes que las restantes, sin observarse un patrón definido.

En *T. domingensis*, *T. latifolia* y *T. subulata* dentro de las cavidades aéreas y, atravesando los diafragmas, se encuentran “cables de fibras”, que se disponen en sentido paralelo al eje longitudinal de la cavidad aérea que, a su vez, se ubican paralelas al eje longitudinal de la hoja (Fig. 7 A). Cada cable está formado por una capa de células parenquimáticas, con estiloides en su interior, formando una vaina alrededor de fibras orientadas en sentido paralelo al eje longitudinal del cable (Fig. 7 B). Estas fibras rodean a células conductoras de protoxilema que se ubican en el centro del cable (Figura 7 B-C). La cantidad de cables encontrados fue variable entre las especies estudiadas, encontrándose mayor cantidad de ellos en *T. domingensis*.

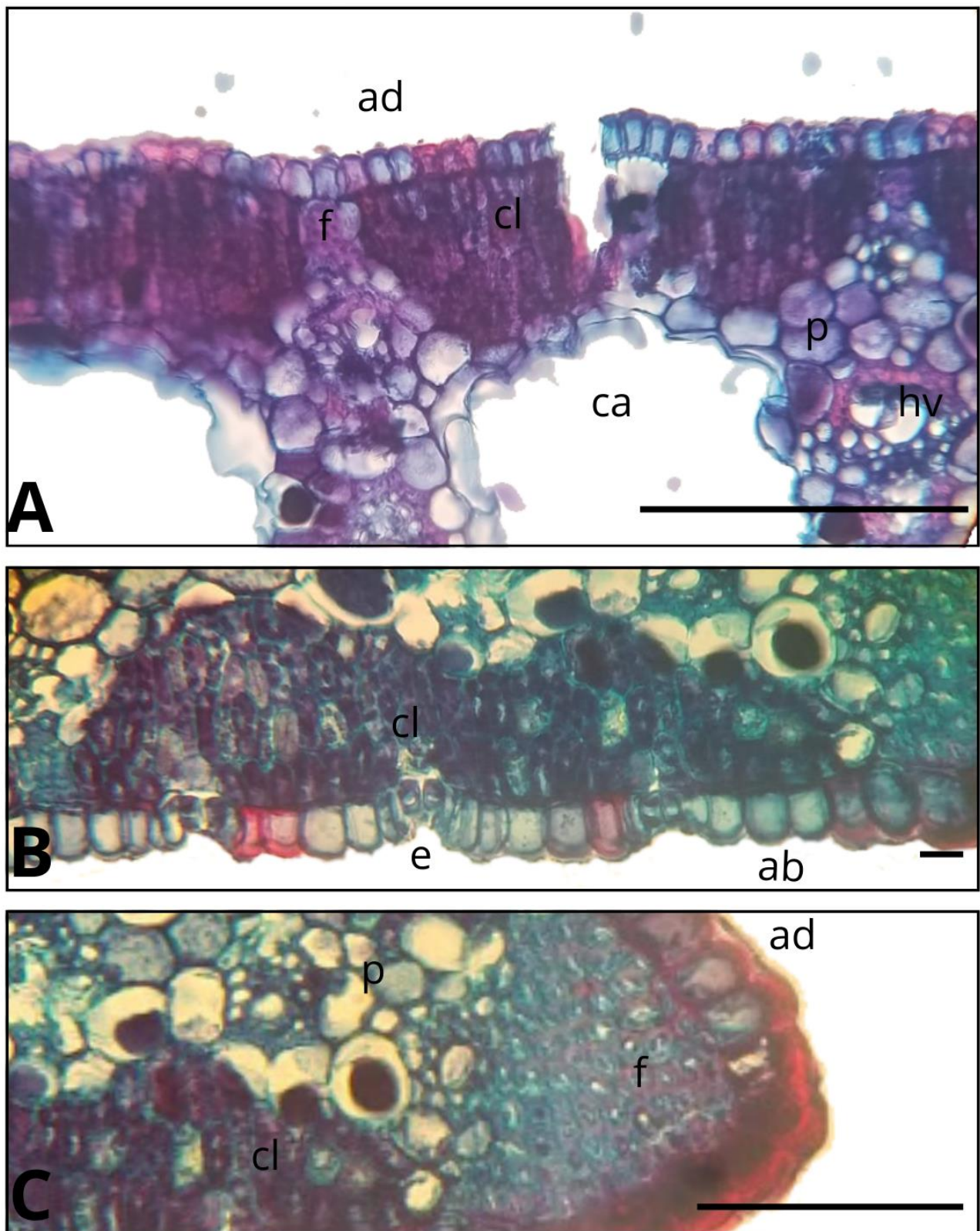


Figura 5. Corte transversal de lámina de *Typha subulata*. A: corte transversal de la lámina. B: detalle de la epidermis. C: detalle del margen de la lámina. Abreviaturas: ab, epidermis abaxial; ad, epidermis adaxial; ca, cavidad de aire; cl, clorénquima; e, estoma; f, fibras; hv, haz vascular; p, parénquima. Barras: A, 150,8 μm ; B, 18,85 μm ; C, 131,95 μm .

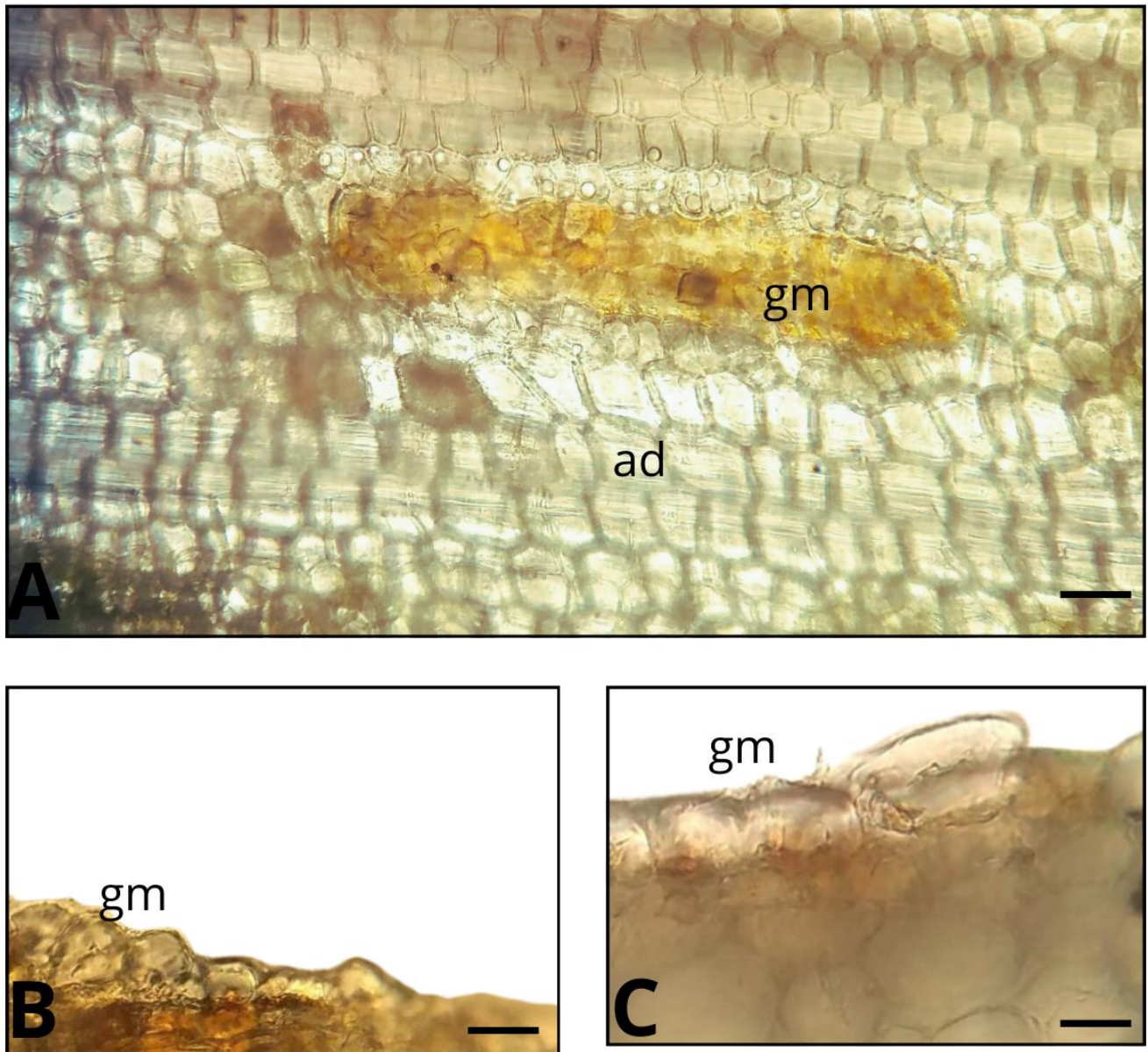


Figura 6. “Glándulas de mucílago” de *Typha domingensis*. A: vista en planta. B-C: corte transversal. Abreviaturas: ad, epidermis adaxial; gm, “glándula de mucílago”. Barras: A, 94,25 μm ; B-C, 18,85 μm .

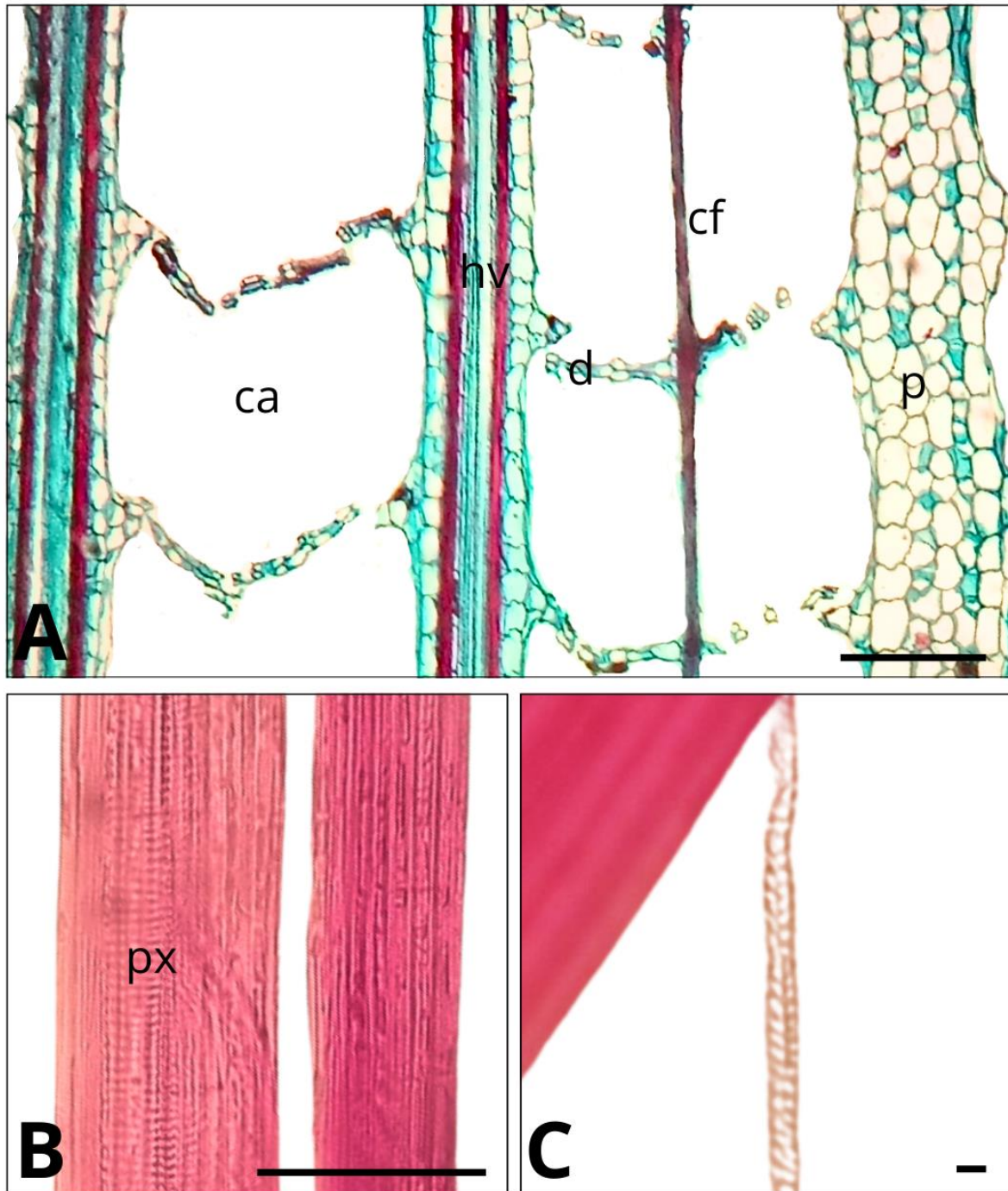


Figura 7. “Diafragmas porosos” y “cables de fibras”. A-C: *Typha domingensis*. A: corte longitudinal de la lámina. B: detalle de “cable de fibra”. C: detalle de célula conductora de protoxilema. Abreviaturas: ca, cavidad de aire; cf, “cable de fibra”; d, diafragma; hv, haz vascular; p, parénquima; px, protoxilema. Barras: A, 242,8 μm ; B, 86, 71 μm ; C, 7,26 μm .

5.3. Análisis estadístico de las mediciones de la altura de las células epidérmicas

Al evaluar estadísticamente las medidas registradas en cuanto a la altura de las células epidérmicas en todos los ejemplares estudiados (Tabla 3), se halló una correlación positiva significativa entre el alto de las células epidérmicas de las costillas y de los valles (Gráfico 1), de manera que a medida que aumenta el alto de las células epidérmicas de las costillas también lo hacen las que se encuentran en los valles.

Los análisis de varianza, realizados en las medidas registradas para el alto de las células epidérmicas de los valles y las costillas de los distintos ejemplares de *T. domingensis* indican que hay diferencias significativas entre ellos ($p < 0,005$). Los mismos análisis desarrollados en los datos de *T. laxmannii* arrojan un resultado semejante.

Si bien fueron graficados los valores obtenidos de *T. latifolia* y *T. subulata*, al tener solo un ejemplar de cada especie, no fue posible realizar análisis estadístico alguno.

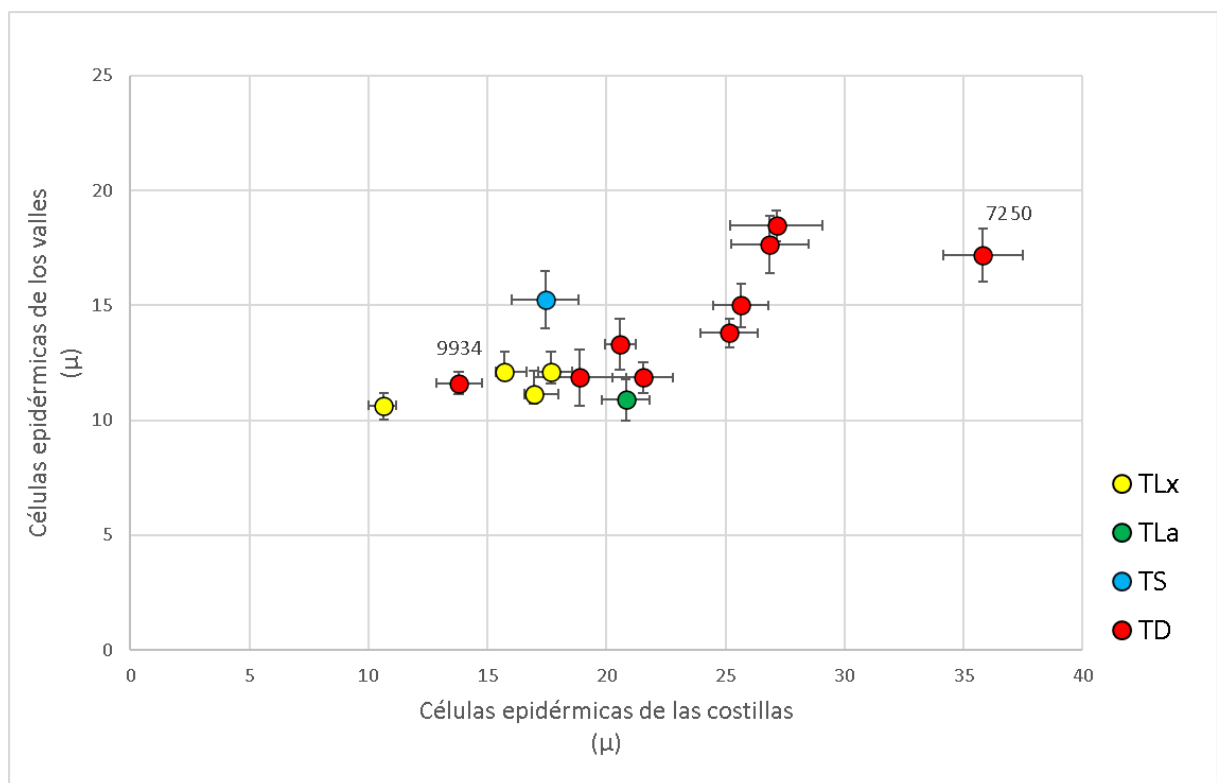


Gráfico 1: Correlación entre el alto de las células epidérmicas de las costillas y de los valles.

Abreviaturas: TD, *T. domingensis*; TLa, *T. latifolia*; TLx, *T. laxmannii*; TS, *T. subulata*. Los ejemplares 7250 y 9934 son los ejemplares de *T. domingensis* con células epidérmicas de mayor y menor altura respectivamente.

Tabla 3: Altura de las células de la epidermis abaxial de las especies estudiadas. Abreviaturas: M: promedio de altura de cada ejemplar; EE: error estándar.

		Especie														
		Typha domingensis									Typha latifolia	Typha laxmannii				Typha subulata
		4610	4964	6323	6402	6970	7250	7985	9934	12488	12489	12483	12499	12504	12505	12490
Costillas (µm)	Replicas	19.36	37.7	21.78	33.88	24.2	36.3	19.36	16.94	24.2	21.78	19.36	12.1	19.36	14.52	12.1
		26.62	26.39	16.94	38.72	31.46	31.46	19.36	12.1	26.62	21.78	14.52	12.1	16.94	14.52	12.1
		19.36	18.85	14.52	36.3	26.62	29.04	21.78	19.36	29.04	19.36	14.52	12.1	14.52	16.94	14.52
		24.2	37.7	19.36	24.2	24.2	31.46	21.78	12.1	16.94	19.36	12.1	9.68	14.52	16.94	14.52
		16.94	22.62	21.78	41.14	29.04	26.62	19.36	16.94	29.04	19.36	14.52	9.68	16.94	16.94	16.94
		24.2	26.39	16.94	36.3	24.2	24.2	21.78	12.1	26.62	19.36	14.52	9.68	16.94	21.78	16.94
		21.78	26.39	33.88	31.46	24.2	24.2	21.78	12.1	29.04	24.2	16.94	7.26	16.94	14.52	24.2
		14.52	26.39	14.52	43.56	16.94	24.2	24.2	12.1	26.62	21.78	19.36	9.68	24.2	12.1	19.36
		21.78	22.62	16.94	36.3	26.62	21.78	19.36	14.52	24.2	24.2	12.1	12.1	16.94	21.78	19.36
		26.62	26.39	12.1	36.3	24.2	19.36	16.94	9.68	24.2	16.94	19.36	12.1	19.36	19.36	24.2
M	21.538	27.144	18.876	35.816	25.168	26.862	20.57	13.794	25.652	20.812	15.73	10.648	17.666	16.94	17.424	
EE	1.27289853	1.93052796	1.936	1.68436945	1.20730812	1.63138237	0.65035546	0.9578636	1.15215045	0.739322212	0.90188075	0.53508213	0.88733333	1.02036159	1.38784181	
Valles (µm)	Replicas	12.1	18.85	12.1	16.94	12.1	19.36	14.52	12.1	12.1	7.26	12.1	12.1	12.1	12.1	24.2
		16.94	15.08	12.1	14.52	14.52	16.94	21.78	12.1	12.1	4.84	12.1	7.26	12.1	9.68	16.94
		12.1	15.08	16.94	24.2	12.1	16.94	12.1	9.68	14.52	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	16.94
		12.1	18.85	12.1	14.52	12.1	12.1	14.52	14.52	19.36	9.68	9.68	12.1	14.52	12.1	16.94
		12.1	18.85	19.36	16.94	12.1	14.52	9.68	9.68	16.94	12.1	12.1	12.1	14.52	9.68	12.1
		9.68	18.85	12.1	14.52	14.52	16.94	9.68	12.1	19.36	12.1	12.1	9.68	9.68	12.1	16.94
		12.1	18.85	9.68	19.36	12.1	16.94	12.1	12.1	12.1	14.52	12.1	7.26	12.1	12.1	12.1
		9.68	22.62	9.68	12.1	14.52	14.52	12.1	9.68	16.94	12.1	12.1	9.68	12.1	9.68	12.1
		12.1	18.85	7.26	16.94	16.94	24.2	14.52	12.1	14.52	12.1	14.52	12.1	12.1	9.68	12.1
		9.68	18.85	7.26	21.78	16.94	24.2	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	9.68	12.1	12.1
	M	11.858	18.473	11.858	17.182	13.794	17.666	13.31	11.616	15.004	10.89	12.1	10.648	12.1	11.132	15.246
	EE	0.67006766	0.67673571	1.22070817	1.16618447	0.63002681	1.25228343	1.09718529	0.484	0.94072691	0.901880751	0.3607523	0.64533333	0.5101808	0.39518435	1.252283425

6. Discusión

Las especies del género *Typha* pueden encontrarse en una amplia variedad de hábitats acuáticos y semiacuáticos, ya sean: cuerpos de agua estable, tales como orillas de lagos, lagunas, arroyos, estuarios, pantanos y canales de riego; o cuerpos de agua temporales, como charcos o drenajes. Estos hábitats se caracterizan por tener suelos y/o sedimentos húmedos o saturados de agua siendo de textura variable (Franco et al., 2020). Los ejemplares aquí estudiados fueron encontrados asociados tanto a cuerpos de agua estables como temporales.

La presencia de especies vegetales en los ambientes antes descritos se relaciona con la posibilidad de las mismas de adaptarse a las condiciones fluctuantes que caracterizan a dichos hábitats, a través de adaptaciones estructurales y/o debido al desarrollo de adaptaciones fisiológicas.

A pesar de que la anatomía vegetal es una disciplina netamente descriptiva, su utilización en estudios asociados a otras áreas de la ciencia tiene una gran importancia. La anatomía vegetal, en conjunto con datos moleculares y cladísticos, permite realizar estudios de estructura comparada, sistemática y evolución vegetal. Además, la expresión de diversas características anatómicas en los órganos de las plantas conforma un buen instrumento para el conocimiento de aspectos ecológicos y de adaptación al ambiente (Apóstolo, 2021; Cosa, 2012).

En el caso particular de las especies del género *Typha*, al estudiar anatómicamente sus órganos, se esperarían encontrar mayormente características relacionadas con la escasez de oxígeno, reflejado en la presencia de adaptaciones anatómicas (como aerénquima y espacios o cavidades aéreas) que contribuyan con la retención de aire, lo que se relaciona estrechamente con las particularidades de los ambientes húmedos en los que habitan (Franco et al., 2020). No obstante, se debe tener presente que estos ambientes son dinámicos, caracterizándose por fluctuaciones no sólo en lo relacionado al nivel de agua, sino también a otras condiciones ambientales, como las climáticas, la radiación solar, etc. Esto hace que se puedan reconocer otras características anatómicas no vinculadas tradicionalmente a ambientes húmedos, como cutícula gruesa, estomas protegidos, mayor desarrollo de tejido esclerenquimático, etc. Por ejemplo, en las especies aquí estudiadas se encontró cutícula engrosada en *T. subulata* y estomas pseudohundidos en *T. domingensis* y *T. subulata*, ambas adaptaciones anatómicas típicamente relacionadas con distintos grados de xerofitismo (Villagra et al., 2011) y que en estas especies se relaciona con la sequedad atmosférica de la estación estival. Este mosaico de caracteres anatómicos que presentan las especies de *Typha* les permite adaptarse y sobrevivir a las variaciones de las condiciones climáticas que se presentan en las áreas geográficas que habitan, que se relaciona con su amplia distribución espacial.

En relación a la posible utilidad taxonómica de los caracteres anatómicos de las láminas, se destaca que las características de las células epidérmicas, la posición de los estomas con respecto a las células epidérmicas restantes, la presencia/ausencia y características de los casquetes de fibras en los márgenes de la lámina, la morfología de las células parenquimáticas del mesofilo, la forma de las cavidades aéreas y los haces vasculares, son útiles para diferenciar las especies del género *Typha* aquí

estudiadas. *T. domingensis* se caracteriza por poseer células epidérmicas de sección transversal prismática y paredes levemente engrosadas, estomas pseudohundidos, casquetes de fibras triangulares en los márgenes de la lámina, células parenquimáticas de forma irregular y cavidades aéreas de sección transversal oval con el eje mayor perpendicular a la superficie de la lámina. *T. subulata*, si bien comparte varias características con *T. domingensis*, se diferencia de esta por presentar cavidades aéreas de sección transversal redondeada, además de ser la única especie con todos sus haces vasculares de sección transversal circular. *T. latifolia* y *T. laxmannii* presentan una epidermis similar, con células epidérmicas de sección transversal cuadrangular a rectangular y estomas dispuestos al mismo nivel que las células epidérmicas restantes. En ambas especies, las cavidades aéreas son de sección transversal oval, diferenciándose ya que en *T. latifolia* el eje mayor de la misma se encuentra paralelo a la superficie de la lámina, mientras que en *T. laxmannii*, se encuentra perpendicular. Por último, las fibras en los márgenes de la lámina de *T. latifolia* forman un casquete redondeado, mientras que en *T. laxmannii*, no se encuentran fibras en los márgenes de la lámina.

Crespo y Pérez Moreau (1967) mencionan que la presencia de “glándulas de mucílago” en la epidermis adaxial de zonas específicas de la vaina y lámina de *Typha angustifolia* y *T. domingensis*, permite la diferenciación de estas especies. Según Fahn (1978), las glándulas de mucílago tienen forma de tricoma; el mucílago es liberado por células secretoras y se acumula en el espacio comprendido entre la pared celular y la cutícula, la cual al romperse permite que el mucílago se libere a la superficie. Sin embargo, en las láminas estudiadas en este trabajo no se encontraron estructuras glandulares que se ajusten a dicha descripción. Fahn (1978) también menciona que pueden encontrarse estructuras glandulares que se observan como protuberancias epidérmicas multicelulares o, como en el caso de las glándulas de sal, que no son protuberantes pero que se diferencian claramente de las células epidérmicas restantes. El hecho de que las estructuras secretoras analizadas en *Typha domingensis* aquí estudiadas no reflejen las características clásicas descritas anteriormente, sugiere que no se trata de glándulas, sino de cúmulos de células epidérmicas secretoras que producen y secretan una sustancia mucilagínosa liberada por lisis celular por lo que la nomenclatura utilizada por Crespo y Pérez Moreau (1967) debería ser modificada.

Como se explicó en la introducción de este trabajo, las láminas de las especies estudiadas poseen características anatómicas particulares que ayudan a mantener la integridad estructural de la hoja, lo cual es importante para su resistencia aerodinámica (Liu et al., 2017; Witztum y Wayne, 2015). Una de estas características son los diafragmas, que cumplen la función de impedir que colapsen las lagunas o cavidades de aire, permitiendo a su vez el movimiento libre de los gases por estar formados por aerénquima. Como se mencionó en la Introducción Kaul (1974) definió dos tipos de diafragmas, específicamente los que reconoce como “vasculares”, son remanentes de parénquima luego de la lisis de las células que dan origen a las cavidades de aire. En este trabajo no se ha adoptado dicha terminología y se han redefinido a los “diafragmas vasculares” como tabiques de células parenquimáticas. Estos no permiten que el aire fluya de una cavidad a la otra, si no que cumplen una función estructural y de sostén debido a que en ellos se encuentran haces vasculares. Con esta diferencia en la terminología se asegura

que no exista una confusión entre los diafragmas que se encuentran dentro de las cavidades aéreas y los tabiques que delimitan o separan una cavidad aérea de la siguiente.

Otra de las características particulares de las láminas de estas especies, son los “cables de fibras” que Witztum y Wayne (2014) describieron compuestos de células parenquimáticas (con rafidios) formando una vaina alrededor de fibras orientadas paralelamente al eje longitudinal del cable. En los “cables de fibras” de las especies aquí estudiadas se observaron algunas diferencias con respecto a lo descrito anteriormente. Por un lado, las células parenquimáticas poseen cristales que, si bien tienen forma acicular, no se encuentran agrupados como la definición de rafidios indica (Franceschi & Nakata, 2005; Horner, 1981; Zuñiga, 2005), sino que se los observa como unidades separadas, por lo que se corresponden con la definición de estiloides (Franceschi & Nakata, 2005). Por otro lado, cuando se analizaron los “cables de fibras” se descubrió que, en la parte central de los mismos, se encuentran células conductoras del protoxilema, característica que no ha sido reportada en la bibliografía hasta el momento. Posiblemente, en algún momento a lo largo del camino evolutivo que han seguido las especies de este grupo, los actuales “cables de fibras” habrían sido haces vasculares completos que formaban parte de la nerviación de la lámina, siendo las fibras y las células parenquimáticas parte de las vainas que los rodeaban. Es importante destacar que el término "cables de fibras" induce a una interpretación errónea de la composición celular de esta estructura, ya que no están compuestos exclusivamente por fibras, sino que incluyen también células parenquimáticas, cristales de oxalato de calcio y elementos del protoxilema. Por lo tanto, es importante reconsiderar el nombre dado a esta estructura a fin de que se refleje de manera más precisa su constitución.

En cuanto a las mediciones realizadas de la altura de las células epidérmicas de los diferentes ejemplares de las especies estudiadas, se ha encontrado una gran variabilidad de este carácter cuantitativo por lo que son necesarios estudios más exhaustivos a fin de poder interpretar estas variaciones que se pueden vincular con diferentes factores ambientales. Sin embargo, se pueden analizar algunos casos puntuales, por ejemplo, en el Gráfico 1, se observa un ejemplar de *T. domingensis* (9934) ubicado hacia la izquierda, más alejado del resto de los puntos de la especie, lo que indica que sus células epidérmicas son de menor altura en comparación con las medidas en otros ejemplares de la misma especie. Este ejemplar fue recolectado en Pehuajó (Provincia de Buenos Aires), la localidad ubicada más al norte y geográficamente más alejada de los restantes puntos de colección. Este entorno presenta condiciones ambientales significativamente diferentes, con temperaturas promedio más altas y mayores precipitaciones (SMN, 2024). Por otro lado, se observa que el ejemplar 7250, recolectado en Villa del Mar (Provincia de Buenos Aires), es el ejemplar que presenta las células epidérmicas más altas entre los estudiados. Crece en suelos con un alto nivel de salinidad, lo que podría generar un patrón diferente de absorción de agua en comparación con plantas arraigadas en suelos con menores niveles de sal. En condiciones de alta salinidad, el potencial hídrico del agua en el suelo disminuye, dificultando la absorción de agua por las plantas, ya que se reduce la diferencia de potencial hídrico entre el suelo y las raíces. Sin embargo, durante las lluvias, el agua de las precipitaciones diluye la concentración de sal en el suelo, facilitando la absorción de agua por parte de la planta y permitiendo su almacenamiento

(Azcón-Bieto & Talón, 2008). Analizando el alto de las células epidérmicas de estos dos ejemplares se puede pensar en que las células epidérmicas actúan como células buliformes, almacenando o no agua según la disponibilidad en el medio, y las características ambientales del entorno. Por lo que la mayor altura de las células epidérmicas en el ejemplar 7250 podría deberse a un patrón de absorción y almacenamiento de agua bajo condiciones fluctuantes de salinidad mientras que cuando la humedad ambiental es alta y constante (como en el hábitat del ejemplar 9934) se reduce la necesidad de almacenar agua en las células epidérmicas siendo entonces de menor altura.

Estas variaciones intraespecíficas también se observan, aunque con menor claridad, en *T. laxmannii* donde los ejemplares 12483 y 12505, recolectados en la localidad de Choele Choel (Provincia de Río Negro), presentan una cutícula más gruesa en comparación con otros ejemplares de la misma especie colectados en otras zonas. Los depósitos de cutícula varían según las condiciones ambientales, encontrando una capa más delgada en zonas más húmedas y más gruesa en zonas secas. En cuanto a esto, Choele Choel tiene un clima semiárido, con precipitaciones moderadas a bajas, y su humedad relativa suele ser menor en comparación con las localidades en las que fueron recolectadas las restantes muestras de *T. laxmannii* (Guardia Mitre y General Conesa). Estas localidades, al encontrarse más cercanas al mar tienden a tener una mayor influencia de la humedad costera, lo que puede elevar sus niveles de humedad relativa. Por lo tanto, esta diferencia observada en los ejemplares de *T. laxmannii*, también podría estar asociada a diferencias en las condiciones ambientales a las que están expuestos.

Si bien es necesario ampliar los estudios al respecto, las variaciones en determinadas características anatómicas encontradas en este trabajo en ejemplares de una misma especie que crecen bajo condiciones ambientales diferentes, reflejan la respuesta adaptativa a dichas condiciones. Las diferencias encontradas en los depósitos de cutícula y en la altura de las células epidérmicas en sección transversal subrayan la necesidad de realizar más estudios en diferentes individuos de diferentes poblaciones a lo largo de gradientes ambientales, de manera de comprender cómo las adaptaciones anatómicas se generan y manifiestan en caracteres de mayor y menor plasticidad.

En conclusión, los resultados obtenidos en este trabajo resaltan no solo la importancia de los estudios morfo-anatómicos como una herramienta de importancia para la taxonomía del género *Typha* sino también para la interpretación de diferentes caracteres anatómicos adaptativos y estructurales.

7. Bibliografía

- Akhtar, N., Hameed, M., Nawaz, F., Ahmad, K. S., Hamid, A., Segovia-Salcedo, C., & Shahnaz, M. vM. (2017). Leaf anatomical and biochemical adaptations in *Typha domingensis* Pers. ecotypes for salinity tolerance. *Botanical Sciences*, 95(4), 807-821. <https://doi.org/10.17129/botsoci.886>
- Alpizar, P. V. (2018). Especies exóticas invasoras: dos casos en humedales Ramsar. *Ambientico*, (266), 34-41.
- Angiosperm Phylogeny Group. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2), 105-121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- Apóstolo, N. M. (2021). Estudio de la estructura de las plantas y sus aplicaciones. En *Atlas de Anatomía Vegetal* (pp. 9-10). EdUNLU. <http://ri.unlu.edu.ar/xmlui/handle/rediunlu/1363>
- Arambarri, A. M., Hernández, M. P., Perrotta, V. G., Colares, M. N., & Novoa, M. C. (2016). Anatomía de los órganos subterráneos de monocotiledóneas medicinales rioplatenses (Argentina). I. Acuáticas y palustres. *Lilloa*, 53(2), 1-10.
- Azcón-Bieto, J., Talón, M. (2008). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Madrid, España: McGraw-Hill.
- Bansal, S., Lishawa, S. C., Newman, S., Tangen, B. A., Wilcox, D., Albert, D., & Windham-Myers, L. (2019). *Typha* (cattail) invasion in North American wetlands: biology, regional problems, impacts, ecosystem services, and management. *Wetlands*, 39, 645-684. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01174-7>
- Bonanno, G., & Cirelli, G. L. (2017). Comparative analysis of element concentrations and translocation in three wetland congener plants: *Typha domingensis*, *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 143, 92-101. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.05.021>
- Bonilla-Barbosa, J. R., & Santamaría, B. (2013). Plantas acuáticas exóticas y trasladadas invasoras. En R. Mendoza y P. Koleff (Coords.), *Especies acuáticas invasoras en México* (pp. 223-247). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Cosa, M. T., Dottori, N., Hadid, M., Stiefkens, L., Matesevach, M., Delbón, N., Wiemer, P., Machado, S., & Figueroa, S. (2012). *Atlas de Anatomía Vegetal III: Adaptaciones de las Plantas Vasculares*. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
- Corrêa, F. F., Madail, R. H., Barbosa, S., Pereira, M. P., Castro, E. M., Soriano, C. T. G., & Pereira, F. J. (2015). Anatomy and physiology of cattail as related to different population densities. *Planta Daninha*, 33(1), 01-12. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582015000100001>
- Crespo, S., & Pérez-Moreau, R. L. (1967). Revisión del género *Typha* en la Argentina. *Darwiniana*, 14(2/3), 413-429.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. (1986). *Manual de Técnicas en Histología Vegetal*. Ed. Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires.

- de Carvalho, J. D. T., Báez-Lizarazo, M. R., & Ritter, M. R. (2021). Revisão etnobotânica de *Typha* L. (Typhaceae) no Brasil. *Ethnoscintia-Brazilian Journal of Ethnobiology and Ethnoecology*, 6(3), 159-172. <http://dx.doi.org/10.18542/ethnoscintia.v6i3.10717>
- Fahn, A. (1978). *Anatomía vegetal*. Madrid, España: H. Blume.
- Franceschi, V. R., Nakata, P. A. (2005). Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annual Review of Plant Biology*, 56, 41-71. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144106>
- Franco, M. F., Medici, S. K., Okada, E., & Pérez, D. J. (2020). Biorremediación de aguas contaminadas por actividades agropecuarias: uso de la planta acuática *Typha* spp. (totorá) como organismo fitorremediador. *Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, INTA*. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/11172>
- Horner, H. T. (1981). Growth and change in shape of raphide and druse calcium oxalate crystals as function of intracellular development in *Typha angustifolia* L. (Typhaceae) and *Capsicum annuum* L. (Solanaceae). *Scanning Electron Microscopy*, 3, 251-262.
- Ijaz, A., Iqbal, Z., & Afzal, M. (2016). Remediation of sewage and industrial effluent using bacterially assisted floating treatment wetlands vegetated with *Typha domingensis*. *Water Science and Technology*, 74(9), 2192-2201. <https://doi.org/10.2166/wst.2016.405>
- Johansen, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill, Nueva York.
- Kamali Moghaddam, M. (2021). *Typha* leaves fiber and its composites: A review. *Journal of Natural Fibers*, 19(13), 1-15. <https://doi.org/10.1080/15440478.2020.1870643>
- Kaul, R. B. (1974). Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia*. *American Journal of Botany*, 61(3), 318-323. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1974.tb10780.x>
- Liu, J., Zhang, Z., Yu, Z., Liang, Y., Li, X., & Ren, L. (2017). The structure and flexural properties of *Typha* leaves. *Applied Bionics and Biomechanics. Appl Bionics Biomech* 10:1–9. <https://doi.org/10.1155/2017/1249870>
- Pérez Cuadra, V., & Cambi, V. N. (2014). Ocurrencia de caracteres anatómicos funcionales foliares y caulinares en 35 especies xero-halófilas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 49(3), 347-359. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n3.9465>
- Pérez Patarroyo, N. E., & Sáenz Morales, A. D. P. (2019). *Plan de manejo participativo para Typha sp. en la Laguna Agua Blanca, Vereda Palo Caído, Umbita-Boyacá*. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja. <http://repositorio.uptc.edu.co/handle/001/3800>
- Pozner, R. *Typha*. En A. M. Anton & F. O. Zuloaga (directores), *Flora Argentina*. <http://www.floraargentina.edu.ar> [Fecha de consulta 14 de junio de 2024].
- Rodríguez, E. F. R., Izquierdo, E. A., Ramos, J. N. G., Velásquez, L. E. P., Morales, S. K. C., Moreno, A. H., & Cabrejos, F. Y. A. (2021). Elementos florísticos del humedal Laguna Mancoche, provincia Chepén, región La Libertad, Perú. *Sagasteguiana*, 9(1), 3-14.
- Schenck, S. M., & Gifford, E. W. (1952). *Karok ethnobotany* (Vol. 13, No. 6). University of California Press.

- Servicio Meteorológico Nacional (SMN) - Centro de Información Meteorológica (CIM). (Acceso 6 de junio de 2024).
- Sobrero, M. T., Fernández, O. A., & Sabbatini, M. R. (2018). *Thypa subulata* Crespo & Pérez Mor. En *Malezas e Invasoras de la Argentina. Tomo III: Historia y biología*. Universidad Nacional del Sur. ISBN: 978-987-655-193-9.
- Vening, F. D. (1953). *Manual of advanced plant microtechnique*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa.
- Villagra, P. E., Giordano, C., Alvarez, J. A., Bruno Cavagnaro, J., Guevara, A., Sartor, C. & Greco, S. (2011). Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología austral*, 21(1), 29-42.
- WingChing Jones, R., & Leal Rivera, J. C. (2014). Valoración agronómica y nutricional de la *Typha domingensis*, como alternativa de alimentación en animales rumiantes. *Nutrición Animal Tropical*, 8(2), 24-35.
- Witztum, A., & Wayne, R. (2014). Fibre cables in the lacunae of *Typha* leaves contribute to a tensegrity structure. *Annals of Botany*, 113(5), 789-797. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu002>
- Witztum, A., & Wayne, R. (2015). Variation in fiber cables in the lacunae of leaves in hybrid swarms of *Typha* × *glauca*. *Aquatic Botany*, 124, 39-44. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.02.006>
- Xu, Z., Chang, L. (2017). Typhaceae. Identification and Control of Common Weeds: Volume 3, 725-731. https://doi.org/10.1007/978-981-10-5403-7_21
- Zuñiga, D. J. (2005). Estudios de biomineralización del oxalato de calcio en plantas superiores (Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México).