



ANATOMÍA FOLIAR DE ESPECIES ARGENTINAS DEL GÉNERO *TYPHA* (TYPHACEAE), SU UTILIDAD COMO HERRAMIENTA TAXONÓMICA

Leaf anatomy of Argentine species of *Typha* (Typhaceae), its usefulness as a taxonomic tool

Valentina Asgrizze^{1*}  & Vanesa Pérez Cuadra² 

Resumen: *Typha* incluye plantas típicas de humedales distribuidas en zonas templadas y tropicales alrededor del mundo. Su identificación taxonómica requiere la observación de caracteres de las inflorescencias masculinas y femeninas. Esta condición representa una complejidad importante ya que no maduran simultáneamente. En este trabajo se analizó la anatomía de la lámina de *T. domingensis*, *T. latifolia*, *T. laxmannii* y *T. subulata* a fin de identificar caracteres que contribuyan a su identificación taxonómica en estado vegetativo. Se utilizaron técnicas convencionales de histología vegetal. *Typha domingensis* y *T. subulata* poseen estomas pseudohundidos, mientras que *T. latifolia* y *T. laxmannii* los poseen a nivel epidérmico. *Typha domingensis* y *T. subulata* presentan casquetes de fibras triangulares en el margen de la lámina, mientras que en *T. latifolia* son redondeados y están ausentes en *T. laxmannii*. Las cavidades aeríferas son ovaladas en sección transversal, en *T. domingensis* y *T. laxmannii* su eje mayor es perpendicular a la superficie de la lámina y en *T. latifolia* y *T. subulata* es paralelo. Solo *T. laxmannii* carece de cables de fibras. Estos resultados aportan herramientas para la identificación taxonómica de las especies de *Typha* en ausencia de estructuras reproductivas.

Palabras clave: Anatomía foliar, cables de fibras, taxonomía, *Typha*.

Summary: *Typha* includes plants typical of wetlands distributed across temperate and tropical regions around the world. Its taxonomic identification requires the simultaneous observation of characters from male and female inflorescences, which is a significant challenge since they do not mature at the same time. In this study, the leaf anatomy of *T. domingensis*, *T. latifolia*, *T. laxmannii*, and *T. subulata* was analyzed in order to identify characters that contribute to their taxonomic identification in vegetative stage. Conventional plant histology techniques were used. *Typha domingensis* and *T. subulata* have pseudosunken stomata, while *T. latifolia* and *T. laxmannii* have the stomata at epidermal level. *Typha domingensis* and *T. subulata* have triangular fiber caps at leaf margin, while in *T. latifolia* they are rounded and they are absent in *T. laxmannii*. The air cavities are oval in transversal section, in *T. domingensis* and *T. laxmannii* their major axis is perpendicular to the leaf surface and in *T. latifolia* and *T. subulata* it is parallel to it. Fiber cables are absent only in *T. laxmannii*. These results provide useful tools for the taxonomic identification of *Typha* species in the absence of reproductive structures.

Key words: Fiber cables, leaf anatomy, taxonomy, *Typha*.

Introducción

Typha L. (Typhaceae, Poales) es un género característico de humedales y hábitats de agua dulce de zonas templadas y tropicales

de todo el mundo (APG III, 2009). 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, 2024). Estas especies

¹ Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, UNS, Bahía Blanca, CP 8000, Buenos Aires, Argentina. E-mail: valentinaasgrizze@gmail.com

² Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, UNS. GEBBA (Grupo de Estudios en Botánica Básica y Aplicada), INBIOSUR UNS-CONICET, Bahía Blanca, CP 8000, Buenos Aires, Argentina. *E-mail: vperezcuadra@gmail.com

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 lugares específicos donde las condiciones de humedad sean las adecuadas (zonas inundables, pequeñas lagunas, etc.) (Franco *et al.*, 2020). Además de las especies citadas, recientemente se han encontrado ejemplares correspondientes a *T. laxmannii* Lepech en la provincia de Buenos Aires y Río Negro, lo que constituye una nueva cita para el país (Villamil & Scofield, 2022).

Las características de la morfología floral de este género permiten identificar taxonómicamente a las diferentes especies. Las claves de identificación hacen referencia a caracteres de las inflorescencias masculinas y femeninas. Por ello, es imprescindible tener ambos tipos de inflorescencias en estado de maduración óptimo a fin de poder reconocer las características diagnósticas. Esto último constituye una importante dificultad, debido a que las flores masculinas y femeninas no maduran de manera sincrónica (Crespo & Pérez Moreau, 1967). Por lo tanto, en muchos casos, se requieren colecciones sucesivas de material para poder arribar a una correcta identificación.

Desde el punto de vista anatómico, las hojas de diferentes representantes del género *Typha* son los órganos más estudiados (McManus *et al.*, 2002; Corrêa *et al.*, 2015; Akhtar *et al.*, 2017). Sin embargo, no se han realizado trabajos que describan completamente, y de manera comparativa, la anatomía foliar de las diferentes especies de este género.

Los caracteres anatómicos foliares del género se relacionan a la resistencia mecánica que posee el órgano (Liu *et al.*, 2017), así como también a la adaptación al ambiente con relación a su carácter palustre. Witztum & Wayne (2014) describen cavidades o espacios aeríferos, en la parte media del mesófilo, formados a partir de la lisis celular del parénquima. Esta adaptación estructural permite la circulación de oxígeno y dióxido de carbono desde la hoja a los órganos sumergidos de la planta, y viceversa. Dentro de estas cavidades aeríferas se encuentra aerénquima, a modo de diafragmas, compuestos de dos a tres capas de células estrelladas que delimitan

grandes espacios intercelulares. Las cavidades aeríferas y los diafragmas están atravesados por cables de fibras (Witztum & Wayne, 2014). Según Kaul (1974), se observan diafragmas en las cavidades (diafragmas porosos) y otros en forma de tabiques formados por células parenquimáticas redondeadas que separan las cavidades de aire contiguas, donde se encuentran los haces vasculares (diafragmas vasculares).

Los cables de fibras se describieron como paquetes de fibras rodeados por una vaina de células parenquimáticas con rafidios. Esta estructura anatómica estaría relacionada a la rigidez y estabilidad mecánica de la hoja, evitando su colapso (Witztum & Wayne, 2014).

Hasta el momento, el único carácter morfo-anatómico vegetativo utilizado en las claves taxonómicas de identificación es la presencia de glándulas de mucílago en *T. angustifolia* y *T. domingensis*. En la primera, se ubican únicamente en la epidermis adaxial de las vainas foliares (en la parte proximal de la misma hacia los márgenes). En *T. domingensis*, se presentan en toda la epidermis adaxial de la parte distal de la vaina y zona proximal de la lámina, en mayor cantidad que en la primera especie (Crespo & Pérez Moreau, 1967). De estas glándulas de mucílago se desconoce su constitución anatómica.

El objetivo de este trabajo fue realizar un estudio comparativo de la anatomía foliar de cuatro especies de *Typha* citadas para el territorio argentino, e identificar aquellos caracteres con posible utilidad taxonómica, de manera de generar una herramienta alternativa para la identificación de estas especies durante la etapa vegetativa de su ciclo de vida.

Materiales y Métodos

Las especies estudiadas fueron *T. domingensis*, *T. latifolia*, *T. laxmannii* y *T. subulata*. Se trabajó con muestras de láminas foliares obtenidas de ejemplares depositados en el Herbario Carlos B. Villamil (BBB), Instituto de Ciencias Biológicas y Biomédicas del Sur (INBIOSUR), Universidad Nacional del Sur-CONICET, así como también con material colectado de poblaciones naturales

(*), dentro del Partido de Bahía Blanca, en la provincia de Buenos Aires (Fig. 1). Las especies fueron determinadas en conjunto con el Dr. Carlos B. Villamil siguiendo las claves de Crespo & Pérez-Moreau (1967).

Material estudiado

Typha domingensis. **ARGENTINA. Buenos Aires:** Pdo. Bahía Blanca, Cabildo, 6-III-2019, Villamil et al. 12488 (BBB)*; Dep. Cnel. Rosales, Villa del Mar, 7-II-1991, Villamil & Delhey 7250 (BBB); La Soberana, Río Sauce Grande, 2-I-1993, Villamil 7985 (BBB); Dep. Pehuajó, Pehuajó, 27-I-2002, Villamil & Metlicich 9934 (BBB); Dep. Tres Arroyos, Lin Calel/Copetonas, 16-XII-1986, Villamil & Cazzaniga 4610 (BBB); Tres Arroyos, 3º Brazo, 8-III-1987, Villamil & Cazzaniga 4964 (BBB); Fortín Machado, 11-XII-1988, Villamil & Cazzaniga 6323 (BBB); ídem, Claromecó, 31-I-1989, Villamil & Fangauf 6402 (BBB); Dep. Villarino, Ascasubi, 19-II-1990, Villamil & Fernández 6970 (BBB).

Typha latifolia. **ARGENTINA. Buenos Aires:** Pdo. Bahía Blanca, Corti, 6-III-2019, Villamil et al. 12489 (BBB)*.

Typha laxmannii. **ARGENTINA. Río Negro:** Dep. Alsina, Guardia Mitre, 18-III-2019, Villamil & Abelleira 12499 (BBB); Dep. Avellaneda, Choele-Choele, 18-III-2019, Villamil & Abelleira 12483 (BBB); Choele-Choele, 19-III-2019, Villamil & Abelleira 12506 (BBB); Dep. Conesa, Gral. Conesa, 18-III-2019, Villamil & Abelleira 12504 (BBB).

Typha subulata. **ARGENTINA. Buenos Aires:** Pdo. Bahía Blanca, Corti, 6-III-2019, Villamil et al. 12490 (BBB)*.

De los especímenes de herbario examinados se extrajeron entre tres y cinco hojas maduras de la innovación fértil de cada ejemplar ya que, al tratarse de hojas relacionadas con la inflorescencia, se asegura la correspondencia taxonómica. Las láminas obtenidas de los ejemplares fueron restauradas aplicando algunas modificaciones de la técnica propuesta

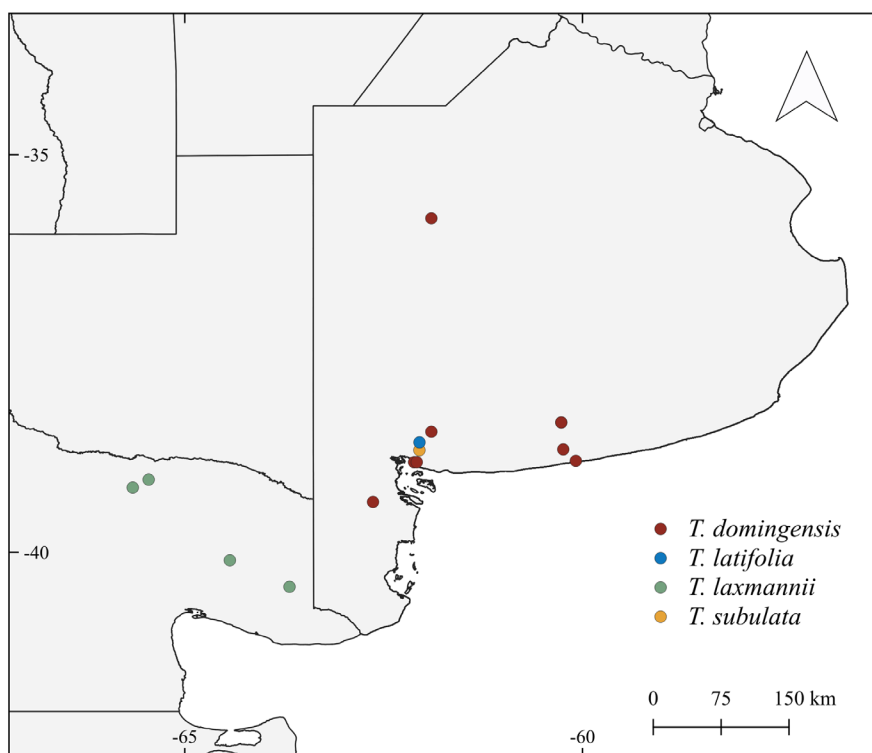


Fig. 1. Localización geográfica de los ejemplares colectados para su estudio anatómico.

por Venning (1954). Las porciones medias de las láminas fueron seccionadas en fragmentos de menos de 5 mm de longitud, y dispuestas en recipientes con agua y dos a tres gotas de detergente (20% de tensoactivos) y llevadas a estufa a 60 °C durante 8 a 10 h. Posteriormente, las muestras fueron lavadas, mantenidas en una solución 1:19 de NH_4OH en agua a 60 °C por 12 h y tratadas con una renovación continua de agua durante 4 h. Las láminas obtenidas a partir de material fresco fueron igualmente seccionadas en porciones menores de 5 mm de longitud y, junto con las porciones de hojas de ejemplares herborizados, fueron fijadas en FAA (formol, etanol 96°, ácido acético). Posteriormente el material fue tratado en estufa de vacío a 25 atm durante 24 h.

Para el estudio de la epidermis en superficie se realizaron cortes manuales paralelos a la superficie de la hoja y, sobre cada parte, se aplicó la técnica de Metcalfe a fin de obtener las epidermis adaxiales y abaxiales por separado (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Para la obtención de cortes transversales de las láminas, las muestras fueron deshidratadas en una serie de concentración creciente de alcohol etílico y alcohol butílico terciario, infiltradas e incluidas en parafina plástica (Johansen, 1940), realizándose posteriormente cortes transversales y longitudinales de 10 μm de espesor mediante un micrótopo rotativo Reichert Jung. Los preparados fueron teñidos con safranina y fast green y montados en bálsamo de Canadá.

Asimismo, a fin de detectar caracteres que pudieran alterarse con la aplicación de las técnicas antes mencionadas, se efectuaron cortes a mano alzada tanto con material fresco como fijado, los cuales fueron montados en gelatina glicerizada (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Las observaciones se realizaron con un microscopio óptico compuesto Zeiss Axiolab y las fotomicrografías se registraron mediante una cámara Samsung Galaxy S22+ adaptada al microscopio.

Se estudiaron en detalle dos estructuras anatómicas, las glándulas de mucílago y los cables de fibras. Para la descripción de las glándulas de mucílago, sobre la zona proximal de la lámina de *T. domingensis*, se aplicó la técnica descrita anteriormente para la

obtención de epidermis foliar y se utilizó azul de cresilo al 1% a fin de detectar la presencia de mucílago (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Por otra parte, los cables de fibras fueron extraídos manualmente a partir de láminas frescas de *T. domingensis*, *T. latifolia* y *T. subulata*. Se realizó un corte longitudinal con bisturí en la zona proximal de la lámina y se removió el tejido epidérmico y subepidérmico para exponer los cables, que se retiraron con pinzas histológicas. Estas estructuras se sometieron a un disociado débil, hirviéndolas en una solución de NaOH al 5% por 5 min, posteriormente fueron lavados con agua destilada y teñidos con safranina (D'Ambrogio de Argüeso, 1986; Gatusso & Gatusso, 1999).

Resultados

Descripciones anatómicas de las láminas

Typha domingensis. En vista superficial sobre ambas epidermis se deposita una cutícula lisa. Las células epidérmicas presentan dos morfologías, sobre las costillas son cuadrangulares a rectangulares mientras que en las zonas intercostales son de formas poligonales variadas; ambas de paredes lisas y levemente engrosadas (Tabla 1, Fig. 2A). Los estomas en ambas epidermis son paracíticos y se encuentran distribuidos en hileras en las zonas intercostales (Fig. 2A). La lámina, en sección transversal, es plana hacia la cara adaxial y convexa hacia la cara abaxial. Se distinguen zonas costales e intercostales poco marcadas, correspondientes a ligeras elevaciones y depresiones de la epidermis originadas por diferencias en el desarrollo del mesófilo, sin relación directa con la disposición de los haces vasculares. Ambas epidermis son uniestratificadas y presentan cutícula delgada. Las células en sección transversal son cuadrangulares a rectangulares, con la pared tangencial externa convexa (Fig. 2B), encontrándose células de mayor altura asociadas a las zonas costales (Fig. 2B). La lámina es anfiestomática. Los estomas se ubican en las zonas intercostales. Debido a que las células oclusivas son de menor altura que las células acompañantes, se genera una pequeña cavidad epiestomática. Siguiendo la nomenclatura propuesta por Pérez Cuadra

Tabla 1. Comparación de características anatómicas foliares de las especies de *Typha* estudiadas.

Carácter	<i>T. domingensis</i>	<i>T. latifolia</i>	<i>T. laxmannii</i>	<i>T. subulata</i>
Paredes de las células epidérmicas	Levemente engrosadas		Delgadas	Engrosadas
Estomas	Pseudohundidos	A nivel epidérmico		Pseudohundidos
Paquetes de fibras a nivel subepidérmico	5-7 capas de fibras. No asociados a los haces vasculares	5 capas de fibras. Asociados o no a haces vasculares	4-5 capas de fibras. Asociados o no a haces vasculares	2-3 capas de fibras. Asociados o no a los haces vasculares
Fibras en los márgenes de la lámina	Forman un casquete triangular	Forman un casquete redondeado	Ausente	Forman un casquete triangular
Capas de clorénquima	2-3	2-4	4-5	3-4
Forma de células parenquimáticas	Irregulares	Redondeadas		
Cavidades aeríferas	Sección transversal oval con el eje mayor perpendicular a la superficie de la lámina	Sección transversal oval con el eje mayor paralelo a la superficie de la lámina	Sección transversal oval con el eje mayor perpendicular a la superficie de la lámina	Sección transversal redondeada
Cables de fibras	Presentes		Ausentes	Presentes

& Cambi (2014), los estomas se clasifican como pseudohundidos (Tabla 1, Fig. 2B). Las cavidades subestomáticas son pequeñas (Fig. 2B). A nivel subepidérmico, asociados a las zonas costales y hacia ambas caras de la lámina, se encuentran paquetes de fibras, formados por cinco a 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 1). En los márgenes de la lámina, las fibras forman un casquete de forma aproximadamente triangular (Tabla 1, Fig. 2C). Por debajo de los tejidos subepidérmicos (clorénquima y fibras del esclerénquima), se encuentran células parenquimáticas de forma irregular (Tabla 1). En la parte media del mesófilo se diferencian cavidades aeríferas de sección transversal ovalada con el eje mayor perpendicular a la superficie de la lámina (Tabla 1), separadas unas de otras por dos a tres hileras de células parenquimáticas de forma irregular (tabique de células parenquimáticas). En las cavidades de aire se observan diafragmas porosos, atravesados por cables de fibras. Los haces vasculares son colaterales, cerrados, están rodeados por una vaina de

fibras y se encuentran en dos posiciones: los subepidérmicos, son pequeños y de sección circular, no se encuentran asociados a los paquetes de fibras subepidérmicos, y los haces más profundos son grandes y de sección transversal oval, ubicados en los tabiques formados por las células parenquimáticas que delimitan las cavidades aeríferas.

Typha latifolia. Las características de la vista superficial de la epidermis adaxial y abaxial son similares a las descritas para *T. domingensis* (Fig. 2D). La lámina en sección transversal es plana con zonas costales e intercostales levemente marcadas hacia ambas caras (Fig. 2E). Ambas epidermis son uniestratificadas (Fig. 2E-F) con una cutícula delgada y lisa. Las células en sección transversal son cuadrangulares a rectangulares, con la pared tangencial externa convexa (Fig. 2E-F), encontrándose células de mayor altura asociadas a las zonas costales (Fig. 2E-F). Todas las células de este tejido tienen paredes levemente engrosadas (Tabla 1). La lámina es anfiestomática. Los estomas están localizados a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Tabla 1, Fig. 2E) y las cavidades subestomáticas son reducidas. A nivel subepidérmico en relación a las zonas

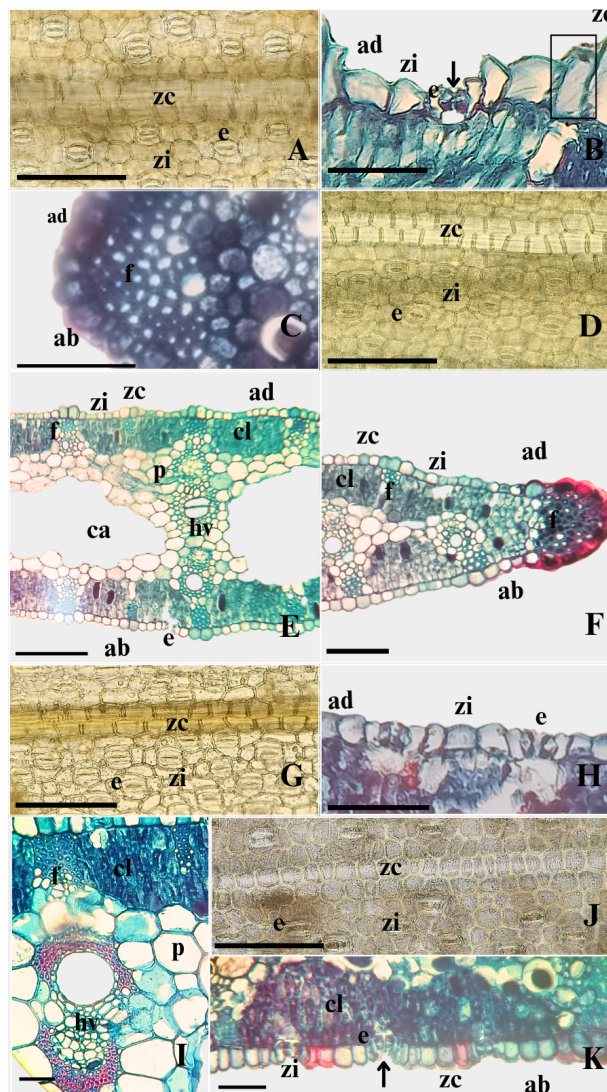


Fig. 2. Vista en superficie de la epidermis y corte transversal de las láminas de las especies de *Typha* estudiadas. *T. domingensis*. A: Epidermis abaxial. B: Detalle de estoma en la epidermis adaxial. C: Detalle del margen de la lámina. *Typha latifolia*. D: Epidermis adaxial. E: Sección transversal de lámina de *Typha latifolia*. F: Detalle del margen de la lámina. *Typha laxmannii*. G: Epidermis adaxial. H: Estomas en la epidermis adaxial. I: Detalle del mesófilo y haz vascular. *Typha subulata*. J: Epidermis abaxial. K: Detalle de la epidermis abaxial. A, D, G, J, Vista en superficie. B-C, E-F, H-I, K, Corte transversal. Abreviaturas: ab, epidermis abaxial; ad, epidermis adaxial; ca, cavidad aerífera; cf, cable de fibras; cl, colénquima; e, estoma; f, fibras; hv, haz vascular; p, parénquima; px, protoxilema; Flecha, indica cámara epiestomática; Recuadro indica célula epidérmica de sección transversal rectangular. Barras: 50 μ m.

costales y hacia ambas caras de la lámina, se observan paquetes de fibras (Fig. 2E-F) formados por aproximadamente cinco capas de células, que alternan con clorénquima formado por dos a cuatro capas de células (Tabla 1). Hacia los márgenes de la lámina, también a nivel subepidérmico, se encuentra un casquete de fibras de forma redondeada (Tabla 1, Fig.

2F). Hacia la parte central del mesófilo se observan células parenquimáticas de forma redondeada (Tabla 1, Fig. 2E). La zona central del mesófilo presenta cavidades de aire de sección transversal ovalada con el eje mayor orientado en sentido paralelo a la superficie de la lámina (Tabla 1, Fig. 2E) separadas por tabiques formados por tres a cuatro

hileras de células parenquimáticas de forma redondeada. Dentro de las cavidades de aire se observan diafragmas porosos atravesados por cables de fibras. Todos los haces vasculares son colaterales, cerrados, están rodeados por una vaina de fibras y se encuentran en dos posiciones: los haces subepidérmicos, asociados a algunos de los paquetes de fibras subepidérmicos, son pequeños y de sección circular; y otros ubicados en los tabiques de células parenquimáticas que delimitan las cavidades aeríferas, son de mayor tamaño y de sección transversal oval (Fig. 2E)

Typha laxmannii. Las características de la vista superficial de la epidermis adaxial y abaxial son similares a las descriptas para *T. domingensis*, con la única diferencia que en *T. laxmannii* las células epidérmicas poseen las paredes más delgadas (Fig. 2G). La sección transversal de la lámina es ligeramente cóncava hacia la superficie adaxial y marcadamente convexa hacia la abaxial, observándose zonas costales e intercostales apenas notorias. La cutícula es lisa y delgada, de mayor grosor en la zona de las costillas. Ambas epidermis son uniestratificadas (Fig. 2H). Las células de este tejido son de sección transversal cuadrangular a rectangular en adaxial y abaxial, sin variación notoria de tamaño entre zonas costales e intercostales. Todas las células epidérmicas son de paredes delgadas (Tabla 1, Fig. 2H). La lámina es anfiestomática. Los estomas se ubican en las zonas intercostales y sus células oclusivas se encuentran a la misma altura que las células epidérmicas restantes (Tabla 1, Fig. 2H); las cavidades subestomáticas son reducidas (Fig. 2H). A nivel subepidérmico, asociadas a las costillas y, hacia ambas caras de la lámina, se encuentran paquetes de fibras formados por cuatro a cinco capas de células (Tabla 1, Fig. 2I). Estos alternan con clorénquima formado por cuatro a cinco capas de células rectangulares de paredes delgadas sin variación de tamaño entre ellas (Tabla 1, Fig. 2I). Luego se observan células parenquimáticas redondeadas (Tabla 1, Fig. 2I). En la zona central del mesófilo se encuentran cavidades aeríferas de sección transversal ovalada con el eje mayor orientado en sentido perpendicular a la superficie de la lámina (Tabla 1), delimitadas por tabiques formados por tres

a cuatro capas de células parenquimáticas redondeadas. Dentro de las cavidades de aire se observan diafragmas porosos. 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 aeríferas. Los últimos haces vasculares son grandes y de sección transversal oval (Fig. 2I), mientras que los que están asociados a los paquetes de fibras son pequeños y de sección circular.

Typha subulata. En vista superficial sobre ambas epidermis se deposita una cutícula lisa. Las células epidérmicas, similares en las zonas costales e intercostales, presentan formas poligonales variadas, con una mayor regularidad en su forma en las zonas costales donde son cuadrangulares o rectangulares. En ambas zonas, las paredes celulares son lisas y engrosadas (Tabla 1, Fig. 2J). Los estomas, en ambas epidermis, son paracíticos y se encuentran distribuidos en hileras en las zonas intercostales (Fig. 2J). La lámina en sección transversal es plana hacia la cara adaxial y convexa hacia la abaxial, con zonas costales e intercostales levemente pronunciadas hacia ambas caras. Ambas epidermis son uniestratificadas. Las células de este tejido son de sección transversal cuadrangular a rectangular, sin variación notoria de tamaño entre zonas costales e intercostales. Todas las células tienen las paredes engrosadas (Tabla 1, Fig. 2K). La cutícula es lisa y engrosada (Fig. 2K). La lámina es anfiestomática. Los estomas se encuentran en las zonas intercostales (Fig. 2K), son de tipo pseudohundido, y se observa una cámara epiestomática por encima de las células oclusivas (Tabla 1, Fig. 2K). La cámara subestomática tiene un tamaño reducido (Fig. 2K). A nivel subepidérmico, hacia ambas caras de la lámina y asociados a las costillas, se observan paquetes de dos a tres capas de fibras (Tabla 1) alternando con clorénquima formado por tres a cuatro capas de células (Fig. 2K). En los márgenes de la lámina, las fibras forman un casquete de forma aproximadamente triangular (Tabla 1). Por debajo de los tejidos

subepidérmicos (clorénquima y fibras del esclerénquima) se observa una capa de células parenquimáticas redondeadas (Tabla 1). En la parte media del mesófilo se encuentran cavidades aeríferas de sección transversal redondeada (Tabla 1), separadas unas de otras por tabiques formados por cuatro a cinco hileras de células parenquimáticas de forma redondeada. Dentro de las cavidades de aire se observan diafragmas porosos atravesados por cables de fibras. Todos los haces vasculares son de sección transversal circular, colaterales, cerrados y están rodeados por una vaina de fibras. Se encuentran en dos posiciones: haces 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 aeríferas.

Caracteres anatómicos particulares

Glándulas de mucílago. En la epidermis adaxial proximal de las láminas de *T. domingensis* (Fig. 3A-B), se observan células formando grupos de forma ovalada con el eje mayor paralelo al eje mayor de la lámina (Fig. 3B-D). Las células epidérmicas que forman estos grupos son cuadrangulares a rectangulares con las paredes celulares delgadas y contienen grandes vacuolas con mucílago (reacción positiva a azul de cresilo 1%) (Fig. 3B-C). Este mucílago es liberado

hacia la superficie de la lámina (Fig. 3A-B). Se observa que estos grupos de células epidérmicas secretoras no se relacionan con tejidos subepidérmicos. A medida que las células secretoras dejan de ser funcionales se observa que acumulan una sustancia marrón en su interior (Fig. 3D). Las primeras que la acumulan son las células que se ubican en el centro de estos grupos y luego progresivamente se encuentra en todas, momento en el que cesa la producción de mucílago.

Diafragmas porosos. En las cuatro especies estudiadas, dentro de las cavidades de aire se ubican diafragmas porosos, que se disponen a cierta distancia unos de otros, obturándolas transversalmente (Figs. 4A-B, 5A-B). Estos diafragmas están formados por una a tres capas de células de forma estrellada. Las tres capas de células se observan específicamente en los sitios de inserción de los cables de fibras (Fig. 4B, D). Algunas de las células de este aerénquima presentan un mayor engrosamiento de sus paredes que las restantes (Fig. 4C), sin observarse un patrón definido.

Cables de fibras. En *T. domingensis*, *T. latifolia* y *T. subulata* se ubican dentro de las cavidades aeríferas, atravesando los diafragmas, y en sentido paralelo al eje longitudinal de la hoja un número variable de cables de fibras (Tabla 1, Figs. 4A-B, 5A-B). Cada cable, de afuera hacia el centro, está formado por una capa de células parenquimáticas (con estiloides

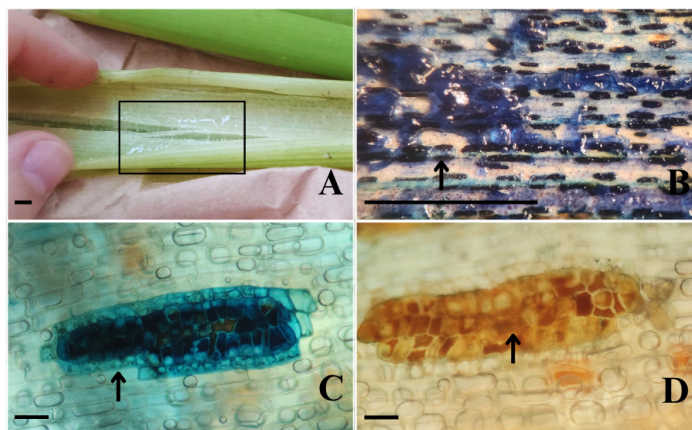


Fig. 3. Glándulas de mucílago en epidermis adaxial de la lámina de *Typha domingensis*. A: Vista general sobre material fresco. B: Vista en superficie con reacción positiva a azul de cresilo al 1%. C-D: Detalle de células secretoras de mucílago. Recuadro, indica el mucílago. Flecha, indica las glándulas de mucílago. Barras: A-B, 5 mm; C-D, 50 μ m.

en su interior) formando una vaina que rodea a un grupo de células esclerenquimáticas (fibras) orientadas en sentido paralelo al eje longitudinal del cable (Figs. 4D-E, 5C). Estas fibras, en algunos cables, rodean a traqueidas

del protoxilema que se ubican en el centro del mismo (Fig. 4F-G, 5C). La cantidad de cables encontrados fue variable entre las especies estudiadas, hallándose mayor cantidad en *T. domingensis*.

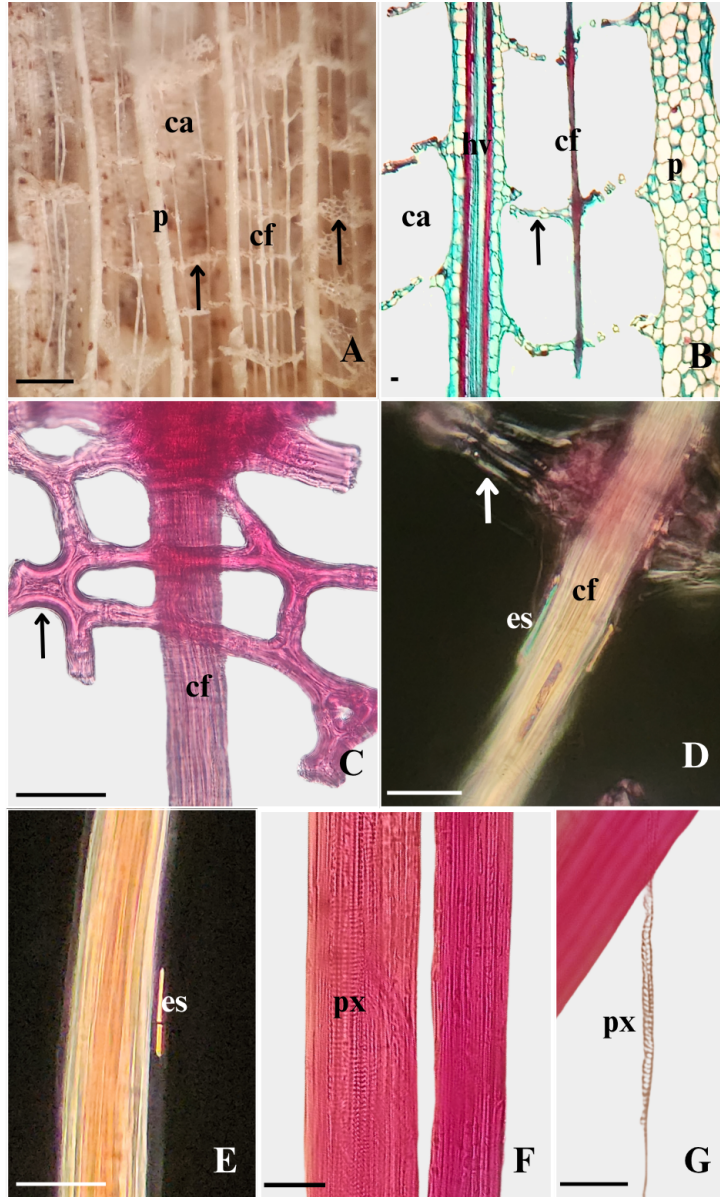


Fig. 4. Cables de fibras en *Typha domingensis*. A-B: Detalle de los espacios aeríferos con diafragmas porosos y cables de fibras. C: Detalle de diafragma poroso atravesado por un cable de fibras. D: Detalle de la inserción del cable de fibra en el diafragma poroso bajo luz polarizada. E: Detalle de los estiloides de las células parenquimáticas bajo luz polarizada. F: Detalle de células conductoras (traqueidas) en el interior del cable de fibras. G: Detalle de una traqueida del protoxilema del cable de fibra. A-B; F-G, corte longitudinal; C-E, vista en su totalidad. Abreviaturas: ca, cavidad aerífera; cf, cable de fibra; es, estiloide; hv, haz vascular; p, parénquima; px protoxilema. Flecha, indica diafragma poroso. Barras: A, 1 mm; B-G, 50 µm.

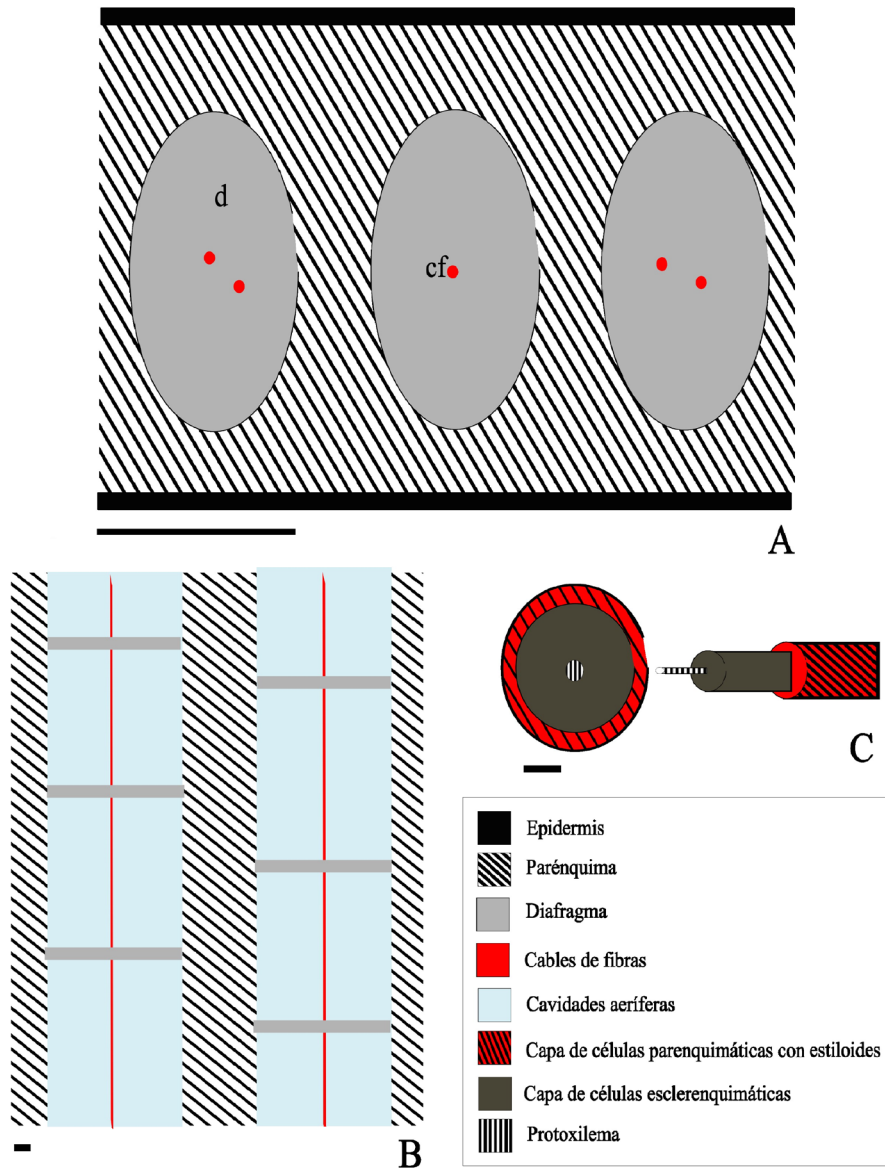


Fig. 5. Representación gráfica del corte transversal y longitudinal de la lámina y detalle del cable de fibras de *Typha domingensis*. A: Corte transversal de la lámina. B: Corte longitudinal de la lámina. C: Detalle del cable de fibras en corte transversal (izquierda) y en sentido paralelo (derecha) al eje del mismo. Abreviaturas: cf, cable de fibra; d, diafragma. Barras: 50 µm.

Discusión

La identificación de las especies del género *Typha* resulta compleja debido a la escasa disponibilidad de caracteres vegetativos y la falta de simultaneidad en la maduración de las flores masculinas y femeninas (Crespo & Pérez Moreau, 1967). De esta forma, el estudio de la anatomía foliar constituye una herramienta

potencial para suplir esas limitaciones, ya que permite identificar caracteres estables a lo largo del ciclo de la vida. Los resultados obtenidos en este trabajo permiten discutir tanto el valor diagnóstico que la anatomía foliar pueda tener dentro del género como su valor adaptativo al ambiente, y, también, resignificar, a partir de mayores o nuevos detalles estructurales reportados, la descripción de ciertas estructuras.

Las especies del género *Typha* están presentes en hábitats que se caracterizan por tener suelos y/o sedimentos húmedos o saturados de agua y de textura variable (Franco *et al.*, 2020). Debido a esto, al estudiar anatómicamente sus órganos, es esperable encontrar características relacionadas con la escasez de oxígeno, reflejadas en la presencia de adaptaciones anatómicas que contribuyan con la retención de aire (McManus *et al.*, 2002; Franco *et al.*, 2020), como el aerénquima y/o espacios o cavidades aeríferas. No obstante, se debe tener presente que estos ambientes sufren fluctuaciones no sólo relacionadas al nivel de agua, sino también a otras condiciones ambientales. Esto hace que puedan reconocerse otras características anatómicas no vinculadas tradicionalmente a ambientes húmedos. Por ejemplo, en las especies aquí estudiadas se encontró una cutícula levemente engrosada en *T. subulata*, estomas pseudohundidos en *T. domingensis* y *T. subulata* y estructuras secretoras de mucílago en *T. domingensis*, adaptaciones anatómicas típicamente relacionadas con distintos grados de xerofitismo (Villagra *et al.*, 2011) y que, en estas especies, se relaciona con la escasa humedad atmosférica de la estación estival. Estos caracteres anatómicos que presentan las especies de *Typha* les permiten 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 la combinación de caracteres como 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 mesófilo, la forma de las cavidades aeríferas y la presencia/ausencia de cables de fibras, son útiles para diferenciar las especies del género *Typha* aquí estudiadas. Es importante destacar que no se observaron diferencias entre las estructuras anatómicas de los ejemplares de herbario y las de material vivo. Este hallazgo refuerza el valor de las diferencias identificadas como herramienta taxonómica, ya que no están condicionadas por el estado de conservación del material.

Crespo y Pérez Moreau (1967) señalaron que la distribución de las glándulas de mucílago en la epidermis adaxial de vaina y lámina permiten diferenciar a *T. angustifolia* y *T. domingensis*. Según Fahn (1978), este tipo de estructuras son tricomas donde el mucílago secretado se acumula bajo la cutícula hasta romperla. No obstante, en las láminas analizadas, no se hallaron estructuras acordes a dicha descripción. Fahn (1978) también indica que existen otros tipos de glándulas, como pueden ser protuberancias epidérmicas multicelulares o estructuras variadas que se diferencian claramente de las células vecinas. En *T. domingensis*, las células que conforman las glándulas de mucílago, se diferencian de las restantes células epidérmicas por su tamaño y en que poseen su pared más delgada, por lo que podrían describirse como grupos de células epidérmicas secretoras. Cabe destacar que la síntesis de mucílago en hojas no es un rasgo frecuente, ya que en la mayoría de las plantas esta sustancia se produce principalmente en semillas, frutos o raíces (Tosif *et al.*, 2021). Dado el limitado conocimiento existente sobre estas estructuras y el amplio potencial del mucílago en la industria alimentaria (Tosif *et al.*, 2021), resulta pertinente profundizar en su estudio.

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 (Witztum & Wayne, 2014; Liu *et al.*, 2017). Una de estas características son los diafragmas, para los cuales Kaul (1974) distinguió dos tipos porosos y vasculares. En cuanto a los descriptos como diafragmas vasculares, en este trabajo no se ha adoptado dicha terminología y se han redefinido como tabiques de células parenquimáticas, ya que estos no permiten que el aire fluya de una cavidad a la otra, sino 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 y los tabiques que delimitan o separan una cavidad aerífera de la siguiente. Por su parte, Witztum & Wayne (2014) y Liu *et al.* (2017) indicaron que los diafragmas porosos, están compuestos

por dos a tres capas de células estrelladas, sin embargo, en este estudio se observó que están formados sólo por una capa de células de forma estrellada y aumentan a tres en el sitio en el que son atravesados por los cables de fibras.

Los cables de fibras se encontraron en tres de las cuatro especies estudiadas, ya que *T. laxmanni* no los presenta, sumando un carácter anatómico más que permite diferenciar a estas especies. Los cables de fibras fueron descriptos por Witztum & Wayne (2014) como grupos de fibras rodeadas por una vaina de células parenquimáticas que contienen rafidios. En este trabajo se observaron diferencias notorias con respecto a lo mencionado: los cristales que presentan las células de la vaina parenquimática son aciculares y no se encuentran agrupados como se indica en la definición de los rafidios (Horner, 1981; Franceschi & Nakata, 2005; Zuñiga, 2005), por lo que se corresponden con la definición de estiloides (Franceschi & Nakata, 2005). Además, en la zona central de algunos de los cables de fibras se encontraron células conductoras de protoxilema (traqueidas), lo que constituye el primer reporte al respecto. Esto sugiere que estas estructuras podrían derivar de haces vasculares, que formaban parte de la nerviación de la lámina, donde las fibras y las células parenquimáticas constituían las vainas que los rodeaban. Es importante destacar que, si bien el término cables de fibras se adoptó siguiendo la terminología utilizada en trabajos previos (Witztum & Wayne, 2014), resulta sólo parcialmente representativo e induce a una interpretación errónea. Esto se debe a que, además de fibras, estas estructuras poseen otros tipos celulares, como células parenquimáticas y traqueidas del protoxilema.

Conclusiones

Los caracteres de la anatomía foliar como la posición de los estomas, la forma de los casquetes de fibras en el margen foliar, de las células parenquimáticas del mesófilo y de las cavidades aeríferas, permiten diferenciar las especies de *Typha* aquí estudiadas. Se destaca la importancia de los estudios morfo-anatómicos como una herramienta taxonómica que complementa la información brindada por

los caracteres florales, un aporte que resulta fundamental cuando las plantas se encuentran en estado vegetativo.

Contribución de los Autores

VA realizó el trabajo experimental, análisis de datos y redacción inicial del manuscrito. VPC participó en el diseño de la investigación, interpretación de resultados, revisión crítica y edición del manuscrito. Ambas autoras aprobaron la versión final

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional del Sur (PGI 24/B317). Las autoras desean agradecer a C. Villamil por sugerir el estudio de estas especies, así como también por toda la colaboración brindada en los muestreos e identificación del material.

Bibliografía

- AKHTAR, N., HAMEED, M., NAWAZ, F., AHMAD, K. S., HAMID, A., SEGOVIA-SALCEDO, C. & SHAHNAZ, M. M. (2017). Leaf anatomical and biochemical adaptations in *Typha domingensis* Pers. ecotypes for salinity tolerance. *Botanical Sciences* 95: 807-821. <https://doi.org/10.17129/botsci.886>
- APG. 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: 105-121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- CRESPO, S. & PÉREZ-MOREAU, R. L. (1967). Revisión del género *Typha* en la Argentina. *Darwiniana* 14: 413-429.
- 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: 1-12. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582015000100001>
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. (1986). Manual de técnicas en histología vegetal. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

- FAHN, A. (1978). Anatomía vegetal. H. Blume Ediciones, Madrid.
- 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. (totora) como organismo fitorremediador. INTA. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/11172>
- GATUSSO, M. A. & GATUSSO, S. J. (1999). Manual de procedimientos para el análisis de drogas en polvo. UNR Editora, Rosario.
- 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.
- JOHANSEN, D. A. (1940). Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- KAUL, R. B. (1974). Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia*. *American Journal of Botany* 61: 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* 1249870: 1-9. <https://doi.org/10.1155/2017/1249870>
- MCMANUS, H. A., SEAGO, J. L. & MARSH, L. C. (2002). Epifluorescent and histochemical aspects of shoot anatomy of *Typha latifolia*, *Typha angustifolia* and *Typha glauca*. *Annals of Botany* 90: 489-493. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf211>
- 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: 347-359. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n3.9465>
- POZNER, R. (2024). *Typha*. En A. M. ANTON & F. O. ZULOAGA (Dir.), Flora Argentina. <http://www.floraargentina.edu.ar>
- TOSIF, M. M., NAJDA, A., BAINS, A., KAUSHIK, R., DHULL, S. B., CHAWLA, P. & WALASEK-JANUSZ, M. (2021). A comprehensive review on plant-derived mucilage: Characterization, functional properties, applications, and its utilization for nanocarrier fabrication. *Polymers* 13: 1066. <https://doi.org/10.3390/polym13071066>
- VENNING, F. D. (1954). Manual of advanced plant microtechnique. Wm. C. Brown Company, Dubuque.
- VILLAGRA, P. E., GIORDANO, C., ÁLVAREZ, 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: 29-42.
- VILLAMIL, C. B. & SCOFFIELD, R. (2022). Flora del partido de Villarino: Provincia de Buenos Aires, Argentina (1.ª ed.). Ediuns, Bahía Blanca.
- WITZTUM, A. & WAYNE, R. (2014). Fibre cables in the lacunae of *Typha* leaves contribute to a tensegrity structure. *Annals of Botany* 113: 789-797. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu002>
- ZUÑIGA, D. J. (2005). Estudios de biomineralización del oxalato de calcio en plantas superiores. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México. 80pp.

