



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
ECOLOGÍA**

**ANATOMÍA Y ESTRÉS HÍDRICO EN PLANTAS CULTIVADAS UTILIZADAS
PARA TRATAR AGUA EN HUMEDALES ARTIFICIALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

GILBERTO ALEMÁN SANCHESCHÚLZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ELOY SOLANO CAMACHO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A. C.

CIUDAD DE MÉXICO, NOVIEMBRE, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
ECOLOGÍA**

**ANATOMÍA Y ESTRÉS HÍDRICO EN PLANTAS CULTIVADAS UTILIZADAS
PARA TRATAR AGUA EN HUMEDALES ARTIFICIALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

GILBERTO ALEMÁN SANCHESCHÚLZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ELOY SOLANO CAMACHO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A. C.

CIUDAD DE MÉXICO, 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

OFICIO CPCB/986/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **13 de septiembre de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **ALEMAN SANCHESCHÚLZ GILBERTO** con número de cuenta **300093069** con la tesis titulada **“ANATOMÍA Y ESTRÉS HÍDRICO EN PLANTAS CULTIVADAS UTILIZADAS PARA TRATAR AGUA EN HUMEDALES ARTIFICIALES”**, realizada bajo la dirección del **DR. ELOY SOLANO CAMACHO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
Vocal: DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ
Vocal: DRA. LAURA YÁÑEZ ESPINOSA
Vocal: DR. CARLOS TREJO LÓPEZ
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 14 de octubre de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1° Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación recibida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada (413914/324744).

Al Dr. Eloy Solano Camacho, por su invaluable guía, apoyo e inagotable paciencia, conocimientos y buena disposición durante la realización de esta investigación. A los doctores Teresa Margarita Terrazas Salgado y Jorge Alejandro López-Portillo Guzmán, por su ayuda, conocimientos, participación y siempre atinados comentarios y sugerencias.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A los miembros del Comité Tutoral y del Jurado, cuyos comentarios y sugerencias enriquecieron este trabajo:

Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte

Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez

Dra. Laura Yáñez Espinosa

Dr. Carlos Trejo López

Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado

Al los maestros Ramiro Ríos Gómez y Eliseo Cantellano de Rosas por su interés y ayuda con el establecimiento de los experimentos para la realización de esta investigación.

A la maestra María de la Luz López Martínez por su valiosa y eficaz ayuda para procurar materiales y equipos para llevar a cabo el presente estudio.

Un agradecimiento especial al ingeniero Carlos Linares López del Laboratorio Universitario de Petrología del LANGEM, UNAM, por su excelente trabajo y buen ánimo para realizarlo.

DEDICATORIA

A mi padre Gilberto Alemán Díaz.

A la memoria de mis abuelos María Luisa Díaz González y Gilberto Alemán Alemán.

ÍNDICE

RESUMEN GENERAL	1
GENERAL ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
LITERATURA CITADA	7
CAPÍTULO I. “La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión”	10
CAPÍTULO II. “Anatomía comparativa de los órganos vegetativos de <i>Canna indica</i> (Cannaceae), <i>Cyperus papyrus</i> (Cyperaceae) y <i>Phragmites communis</i> (Poaceae)”	28
CAPÍTULO III. “Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates”	67
CAPÍTULO IV. “Alteración de la conductividad específica y la resistencia a la cavitación en tres especies de monocotiledóneas irrigadas con diferentes concentraciones de metales pesados”	83
DISCUSIÓN GENERAL	108
CONCLUSIONES GENERALES	111
LITERATURA CITADA	112

RESUMEN GENERAL

El funcionamiento y la eficiencia de los distintos tipos de humedales artificiales y de las plantas que en ellos se cultivan para tratar aguas residuales, han sido ampliamente estudiados, sin embargo, se conoce poco sobre los efectos en el nivel anatómico y fisiológico que tiene la acumulación de contaminantes, como los metales pesados. En los humedales artificiales el agua presenta concentraciones variables de contaminantes disueltos o en suspensión, que son traslocados, metabolizados o acumulados por las plantas. También se ha estudiado el efecto de la composición química de la solución acuosa que fluye a través del xilema, sobre la conductividad hidráulica y la resistencia al embolismo en especies de plantas leñosas; las investigaciones sobre la anatomía funcional y la resistencia a la cavitación en monocotiledóneas son escasas. En esta investigación se estudiaron la anatomía vegetativa y funcional, la conductividad específica, resistencia a la cavitación y la alteración de esta última, en función de la irrigación con diferentes concentraciones de metales pesados, en individuos de *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis*, plantas ornamentales cultivadas y utilizadas para tratar aguas residuales en humedales artificiales. El primer capítulo de esta tesis consiste en un artículo de revisión intitulado “La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión”, publicado en la revista Madera y Bosques. En el segundo capítulo se describe la anatomía de las raíces, los rizomas, tallos aéreos y las hojas de las especies estudiadas. En el tercer capítulo se presenta el artículo de requisito intitulado “*Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates*”, publicado en *Physiologia Plantarum*. En el cuarto capítulo se analiza el efecto de la acumulación de metales pesados (Cd, Hg, Ni, Pb y Sr), sobre la conductividad específica y la resistencia del xilema a la cavitación en individuos de las especies analizadas, irrigados con distintas concentraciones de metales pesados.

GENERAL ABSTRACT

The operation and efficiency of the different types of constructed wetlands and the plants that are grown in them to treat wastewater have been extensively studied, however, little is known about the effects on the anatomical and physiological level of accumulation of contaminants, such as heavy metals. In constructed wetlands, the water presents variable concentrations of dissolved or suspended pollutants, which are translocated, metabolized or accumulated by plants. The effect of the chemical composition of the aqueous solution that flows through the xylem, on the hydraulic conductivity and the resistance to embolism in woody plant species has also been studied; Research on functional anatomy and resistance to cavitation in monocots is scarce. In this research, the vegetative and functional anatomy, the specific conductivity, resistance to cavitation and the alteration of the latter, as a function of irrigation with different concentrations of heavy metals, in individuals of *Canna indica*, *Cyperus papyrus* and *Phragmites communis*, were studied, these are ornamental plants grown and used to treat wastewater in man-made wetlands. The first chapter of this thesis consists of a review article entitled "The hydraulic architecture of terrestrial vascular plants, a review", published in the journal *Madera y Bosques*. The second chapter describes the anatomy of the roots, rhizomes, aerial stems and leaves of the studied species. In the third chapter, the requisite article entitled "Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates", published in *Physiologia Plantarum*, is presented. The fourth chapter analyzes the effect of the accumulation of heavy metals (Cd, Hg, Ni, Pb and Sr), on the specific conductivity and the xylem cavitation resistance in individuals of the analyzed species, irrigated with different heavy metal concentrations.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Uno de los principales problemas de salud y contaminación que tienen las poblaciones humanas, rurales y urbanas, es la descarga de aguas residuales sin tratamiento a cuerpos de agua naturales o artificiales. En los países industrializados el problema de las aguas residuales se resuelve mediante sistemas centralizados de drenaje, en los que se llevan a cabo procesos tecnológicamente complejos de tratamiento del agua de desecho con un alto costo económico. En muchas comunidades de países en vías de desarrollo no es posible aplicar procesos tecnificados para la depuración del agua contaminada, en su lugar se recurre a la construcción de humedales artificiales (HA) pues su tecnología y manejo son simples, amigables con el ambiente y de bajo costo (Haberl, 1999; Haberl *et al.*, 2003).

El funcionamiento de los HA se basa en procesos físicos, químicos y biológicos, relacionados con el sustrato, la vegetación que en ellos se cultiva y la asociación con microorganismos (Kurzbaum *et al.*, 2012; Anning *et al.*, 2013; Vymazal y Brezinova, 2016). Los HA emulan y optimizan procesos naturales de filtración que ocurren en humedales naturales, por tanto, generalmente se construyen para el tratamiento de aguas negras y grises en sitios donde no hay humedales naturales. En los HA se utilizan plantas tolerantes a sustratos inundados como la glicería acuática (*Glyceria maxima*, Poaceae), el lirio (*Iris pseudacorus*, Iridaceae), el carrizo (*Phragmites communis*, Poaceae) y la cola de gato (*Typha latifolia*, Typhaceae). También se ha mostrado que el agua de salida de los HA se puede utilizar en la acuicultura y agricultura. Además, en los HA se pueden cultivar plantas ornamentales, como el alcatraz (*Zantedeschia aethiopica*, Araceae), el platanillo (*Canna flaccida*, Cannaceae) y el papiro (*Cyperus papyrus*, Cyperaceae), esto añade un incentivo económico que beneficia a las comunidades donde se construyen (Belmont *et al.*, 2004; Boyd, 2006; Castro, 2010; Shelef *et al.*, 2013).

En las raíces y los rizomas de las plantas mantenidas en los HA, se favorece la formación de una biopelícula formada por hongos micorrizógenos y rizobacterias. Estos microorganismos generalmente modifican químicamente los contaminantes por medio de procesos como la nitrificación, desnitrificación y oxidación. Los contaminantes modificados pueden ser absorbidos por las plantas (Stottmeister *et al.*, 2003), traslocándolos a las vacuolas y espacios intercelulares, o bien integrándolos a la lignina o los acumulan en los tejidos, e incluso pueden ser expulsados en forma de compuestos no contaminantes (Dennis-Jurries, 2003; Stottmeister *et al.*, 2003; Melo *et al.*, 2011).

Los contaminantes que se encuentran disueltos en el agua de los HA, entran a las raíces, luego al tallo y llegan a las hojas. Este movimiento o traslocación tiene como vehículo el agua y depende

principalmente de un gradiente de presiones negativas que determinan su flujo. Debido a las condiciones deshidratantes de la atmósfera en las plantas terrestres es importante controlar la pérdida de agua, en éstas, el estrés hídrico se produce cuando la demanda de agua excede la disponible en el ambiente, por tanto, la tasa de transpiración es mayor a la de absorción (Moreno *et al.*, 2008). En las plantas el estrés hídrico interfiere con diversas funciones de sus células, tejidos y órganos, afectando negativamente su desarrollo, crecimiento y reproducción (Bray, 2004), por tanto, es necesario que se mantenga un flujo de agua suficiente para la nutrición y formación de compuestos orgánicos a partir del dióxido de carbono, al mismo tiempo que se evita la deshidratación (Martínez-Vilalta y Piñol, 2003).

La principal fuerza motriz que impulsa el ascenso del agua en las plantas es la transpiración, este fenómeno provoca que el agua desarrolle una elevada tensión o presión hidrostática negativa dentro de las células conductoras del xilema, principalmente en las hojas, esta presión negativa succiona agua del suelo a través del xilema y establece un gradiente de potenciales hídricos en la planta (Dixon y Joly, 1895; Cruiziat *et al.*, 2002; Tyree y Zimmermann, 2002). Cuando aumenta la tensión del agua dentro de las células conductoras del xilema puede ocurrir cavitación, fenómeno físico que implica la formación de burbujas (cavidades) por cambios en la presión o en la temperatura de los líquidos (Streeter *et al.*, 2000). Conforme se retira el agua del elemento traqueal que ha cavitado, la burbuja se expande hasta ocupar todo el interior de la célula y se interrumpe el flujo del agua (Tyree y Zimmermann, 2002; Pratt *et al.*, 2008). En casos extremos la cavitación provoca disfunción de todos los procesos fisiológicos acoplados con el transporte del agua.

La resistencia del xilema a la cavitación determina la capacidad de las plantas para soportar la sequía, así como el límite de la presión negativa que se desarrolla en el agua que transporta el xilema, por tanto, en las plantas más tolerantes al estrés hídrico se pueden desarrollar tensiones mayores, antes de que se formen cavidades (Alemán-Sancheschúlz *et al.*, 2019). Esta es una característica propia de cada grupo vegetal y ha sido más estudiada en plantas leñosas que en herbáceas (Lens *et al.*, 2016; Alemán-Sancheschúlz *et al.*, 2020b). La resistencia a la cavitación se calcula según diferentes modelos, los más utilizados son el exponencial-sigmoidal y el de Weibull (Neufeld *et al.*, 1992; Pammenter y Vander-Willigen, 1998), ambos modelos permiten analizar la variación relativa de la capacidad de transporte de agua como una función del potencial hídrico del xilema (Cruiziat *et al.*, 2002).

La resistencia a la cavitación también depende de la presencia de células especializadas en el soporte y de las características estructurales de los elementos traqueales del xilema (Li *et al.*, 2009; Quintanar-Isaías *et al.*, 2009; Lens *et al.*, 2016), además se pueden reconocer patrones anatómico y fisiológicos que permiten hacer inferencias acerca de la resistencia del xilema a la cavitación y el colapso, al ambiente en el que se desarrollan las plantas y a la capacidad de sus elementos traqueales para conducir el agua (Carlquist, 1977; Hacke *et al.*, 2001).

Además de las características estructurales de las células conductoras del xilema, Herbette y Cochard (2010) propusieron que la resistencia a la cavitación y la conductividad hidráulica también dependen de la composición química del agua. La concentración y el tipo de solutos disueltos en el agua alteran la membrana de las punteaduras intervasculares, al endurecerse aumenta la resistencia a la cavitación y disminuye el flujo de agua, pero si se reblandece aumenta el flujo y la posibilidad de que ocurra cavitación. Se ha demostrado que diversas plantas acumulan contaminantes en sus órganos vegetativos, pero se desconoce cuáles y en qué cantidad los almacenan las plantas ornamentales utilizadas para el tratamiento de agua residual en los HA. Tampoco se conoce el efecto estresante de dicha acumulación sobre el desarrollo y crecimiento de las plantas, el potencial hídrico, la conductividad hidráulica y la resistencia del xilema a la cavitación.

El primer capítulo de esta tesis contiene una revisión de la arquitectura hidráulica de las plantas vasculares, en el artículo intitulado “La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión”, publicado en la revista Madera y Bosques. Este artículo presenta una reseña histórica breve y recopila las principales teorías, modelos y técnicas disponibles para el estudio del ascenso del agua en las plantas. En el segundo capítulo se describe la anatomía de los órganos vegetativos de las especies analizadas. En este apartado se presentan las descripciones de los órganos vegetativos de las especies estudiadas. Los resultados de esta sección son similares a los publicados por otros autores sobre la anatomía de las monocotiledóneas.

El tercer capítulo consiste en el artículo de requisito intitulado “*Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates*”, publicado en *Physiologia Plantarum*. Los resultados de esta investigación mostraron que *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis* son poco resistentes a la cavitación, solamente el número de vasos por mm² se relacionan con ésta y que los parámetros inferenciales de la anatomía funcional no se corresponden completamente con los resultados experimentales. Además se plantea que es necesario

desarrollar nuevos modelos que expliquen la anatomía funcional de las plantas herbáceas, pues los modelos utilizados, como los índices de vulnerabilidad, mesomorfia, colapso y conductividad hidráulica relativa, han sido desarrollados para plantas leñosas.

En el cuarto capítulo se analiza la alteración de la conductividad específica y la resistencia a la cavitación en individuos de *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis*, cultivados en condiciones de invernadero e irrigados con distintas concentraciones de metales pesados (Cd, Hg, Ni, Pb y Sr). Los resultados indicaron que la conductividad específica y la resistencia a la cavitación se incrementan al aumentar la concentración de metales pesados. Además, por medio de un análisis con micro sonda de electrones, se observó la acumulación de metales pesados en la periferia de los elementos conductores del xilema.

LITERATURA CITADA

- Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., y López-Portillo, J. (2019). La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión. *Madera y Bosques*, 25(3), 1–17. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531828>
- Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., y López-Portillo, J. (2020). Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates. *Physiologia Plantarum*, 169(4), 571–585. <https://doi.org/10.1111/ppl.13078>
- Anning, A. K., Korsah, P. E., y Addo-Fordjour, P. (2013). Phytoremediation of wastewater with *Limnocharis flava*, *Thalia geniculata* and *Typha latifolia* in constructed wetlands. *International Journal of Phytoremediation*, 15(5), 452–464.
- Belmont, M. A., Cantellano, E., Thompson, S., Williamson, M., Abel, S., y Metcalfe, C. D. (2004). Treatment of domestic wastewater in a pilot-scale natural treatment system in central Mexico. *Ecological Engineering*, 23, 299–311. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2004.11.003>
- Boyd, C. H. (2006). Horizontal subsurface flow constructed wetlands for on-site wastewater treatment. Wright State University.
- Bray, E. A. (2004). Genes commonly regulated by water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 55(407), 2331–2341. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh270>
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887–896.
- Castro, L. (2010). Humedales: una alternativa para tratar el agua residual. *Ciencia Compartida*, 2, 9–14.
- Cruiziat, P., Cochard, H., Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59, 723–752. <https://doi.org/10.1051/forest>
- Dennis-Jurries, P. E. (2003). Biofilters (bioswales, vegetative buffers, & constructed wetlands) for storm water discharge pollution removal (1st ed.). Oregon: State of Oregon, Department of Environmental Quality.
- Dixon, H. H., y Joly, J. (1895). On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 186(1894), 563–576.
- Haberl, R. (1999). Constructed wetlands: A chance to solve wastewater problems in developing countries. *Water Science and Technology*, 40(3), 1999–1999.
- Haberl, R., Langergraber, G., Kadlec, R. H., Cicalini, A. R., Martins Dias, S., Novais, J. M., ... Hebner, A. (2003). Constructed wetlands for the treatment of organic pollutants. *Journal of Soils & Sediments*, 3(2), 109–124.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., y McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. <https://doi.org/10.1007/S004420100628>

- Herbette, S., y Cochard, H. (2010). Calcium is a major determinant of xylem vulnerability to cavitation. *Plant Physiology*, 153(August), 1932–1939. <https://doi.org/10.1104/pp.110.155200>
- Kurzbaum, E., Kirzhner, F., y Armon, R. (2012). Improvement of water quality using constructed wetland systems. *Reviews on Environmental Health*, 27(1), 59–64. <https://doi.org/10.1515/reveh-2012-0005>
- Langergraber, G. (2013). Are constructed treatment wetlands sustainable sanitation solutions? *Water Science and Technology*, 67(10), 2133–2140. <https://doi.org/10.2166/wst.2013.122>
- Lens, F., Picon-Cochard, C., Delmas, C. E. L., Signarbieux, C., Buttler, A., Cochard, H., ... Delzon, S. (2016). Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. *Plant Physiology*, 172(October), pp.00829.2016. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00829>
- Li, Y., Sperry, J. S., y Shao, M. (2009). Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 66(2), 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.02.001>
- Martínez-Vilalta, J., & Piñol, J. (2003). Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas*, XII(1), 1–7.
- Melo, M. R., Flores, N. R., Murrieta, S. V, Tovar, A. R., y Dorantes, A. R. (2011). Comparative plant growth promoting traits and distribution of rhizobacteria associated with heavy metals in contaminated soils. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 8(4), 807–816.
- Moreno, M., Gulías, J., Lazaridou, M., Medrano, H., y Cifre, J. (2008). Ecophysiological strategies to overcome water deficit in herbaceous species under mediterranean conditions. *Options Mediterranee*, 79(79), 247–257.
- Neufeld, H. S., Grantz, D. A., Meinzer, F. C., Goldstein, G., Crisosto, G. M., y Crisosto, C. (1992). Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology*, 100, 1020–1028.
- Pammenter, N. W., y Vander-Willigen, C. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, (18), 589–593.
- Pratt, R. B., Jacobsen, A. L., North, G. B., Sack, L., y Schenk, H. J. (2008). Plant hydraulics: new discoveries in the pipeline. *New Phytologist*, 179(3), 590–593. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02566.x>
- Quintanar-Isaías, A., Ángeles, G., y Zavala-Hurtado, J. A. (2009). Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Madera y Bosques* 15(2), 71–9.
- Shelef, O., Gross, A., y Rachmilevitch, S. (2013). Role of plants in a constructed wetland: Current and new perspectives. *Water*, 5, 405–419. <https://doi.org/10.3390/w5020405>
- Stottmeister, U., Wießner, A., Kusch, P., Kappelmeyer, U., Kästner, M., Bederski, O., ... Moormann, H. (2003). Effects of plants and microorganisms in constructed wetlands for wastewater treatment. *Biotechnology Advances*, 22(1–2), 93–117. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2003.08.010>

- Streeter, L., Wylie, E., y Bedford, K. (2000). *Mecánica de fluidos*. Colombia: Mc. Graw Hill.
- Tyree, M. T., y Zimmermann, M. H. (2002). Xylem structure and the ascent of sap. *Forest Ecology and Management* (Second, Vol. 12). Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(85\)90081-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(85)90081-7)
- Vymazal, J., y Brezinova, T. (2016). Accumulation of heavy metals in aboveground biomass of *Phragmites australis* in horizontal flow constructed wetlands for wastewater treatment: A review. *Chemical Engineering Journal*, 290, 232–242. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2015.12.108>

CAPÍTULO I

La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión

Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., y López-Portillo, J. (2019). La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión. *Madera y Bosques*, 25(3), 1–17.

<https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531828>



La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión

The hydraulic architecture of terrestrial vascular plants, a review

Gilberto Alemán-Sancheschútz^{1,2}, Eloy Solano^{1*}, Teresa Terrazas³ y Jorge López-Portillo⁴

¹ Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo. Ciudad de México, México.

² Universidad Nacional Autónoma de México. Posgrado en Ciencias Biológicas. Ciudad de México, México.

³ Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Departamento de Botánica. Ciudad de México, México.

⁴ Instituto de Ecología, A.C. Red de Ecología Funcional. Xalapa, Veracruz, México.

*Autor de correspondencia. solacael@yahoo.com.mx

RESUMEN

El transporte de agua en las plantas vasculares terrestres es pasivo y está determinado por la transpiración o pérdida de agua a través de las hojas. La teoría de la cohesión-tensión es la más aceptada para explicar este proceso, y se complementa con la analogía de la ley de Ohm, que analiza el flujo del agua como un proceso catenario. La resistencia al estrés hídrico y a la cavitación está fuertemente asociada con las características anatómicas del xilema, de las punteaduras intervasculares y de sus membranas, estas últimas se alteran en función de las propiedades químicas de la solución acuosa que fluye a través de ellas. Con base en estas premisas, esta revisión aborda el fenómeno del ascenso del agua en las plantas vasculares terrestres y analiza los conceptos, las teorías y los métodos más usados en el estudio de la arquitectura hidráulica. Además, señala las diferencias en la estructura del xilema y el transporte del agua entre dicotiledóneas y monocotiledóneas.

PALABRAS CLAVE: cavitación, cohesión-tensión, estrés hídrico, potencial hídrico, transporte de agua en las plantas, xilema.

ABSTRACT

The water transport in terrestrial vascular plants is passive and is determined by the transpiration or loss of water through the leaves. The cohesion-tension theory is the most accepted to explain this process, which is complemented by the Ohm's law analogy, which analyzes the flow of water as a catenary process. Resistance to water stress and cavitation is strongly associated with the anatomical characteristics of the xylem, the intervessel pits, and their membranes, the latter being altered depending on the chemical properties of the aqueous solution that flows through them. Based on these premises, this review addresses the phenomenon of ascent of water in terrestrial vascular plants and analyzes the concepts, theories, and methods most used in the study of hydraulic architecture. In addition, it points out the differences in xylem structure and water transport between dicots and monocots.

KEYWORDS: cavitation, cohesion-tension, water stress, water potential, water transport in plants, xylem.

INTRODUCCIÓN

El transporte del agua en las plantas ocurre principalmente sin gasto de energía en dirección axial y radial, generalmente a través de la red de conductos formados por las células especializadas en la conducción del agua, conocidos como elementos traqueales que se clasifican en elementos de vaso y traqueidas, los primeros se comunican entre sí en sus extremos y porciones laterales, las segundas son células alargadas conectadas

entre ellas en sus costados; a través de estas conexiones fluye el agua desde la raíz hasta las hojas en un gradiente de presiones negativas (Fig. 1). Estas células forman parte del xilema, tejido especializado en la conducción de agua, el soporte y almacenamiento de sustancias. La solución acuosa que es transportada por este sistema también contiene hormonas, proteínas, minerales y otros nutrimentos en pequeñas cantidades (Buhtz, Kolasa, Arlt, Walz y Kehr, 2004).

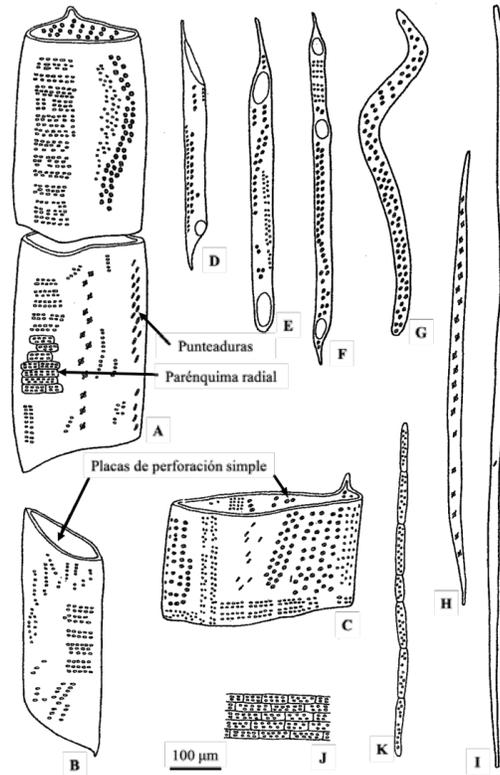


FIGURA 1. Tipos de células del xilema secundario de *Quercus* sp. A-C) Elementos de vaso anchos. D-F) Elementos de vaso estrechos. G) Traqueida. H) Fibrotraqueida. I) Fibra libriforme. J) Parénquima radial. K) Parénquima axial (Modificada de Evert, 2006).

La capacidad que tienen las plantas para transportar el agua determina las tasas de fotosíntesis, crecimiento y acumulación de materia viva; esta actividad metabólica depende de su contenido de agua: si disminuye, ocasiona pérdida de turgencia, cese del crecimiento, cierre de los estomas, reducción de la tasa fotosintética, marchitamiento y muerte (Taiz y Zeiger, 2012). El estudio de la arquitectura hidráulica contribuye al conocimiento de la fisiología de las comunidades vegetales, en relación con el ambiente en el cual se desarrollan. Por tanto, en esta revisión se analizan los conceptos básicos y algunas técnicas para comprender el fenómeno del ascenso del agua en las plantas vasculares.

RELACIONES HÍDRICAS Y ARQUITECTURA HIDRÁULICA, UN POCO DE HISTORIA

La primera publicación donde se indica que las plantas absorben agua del suelo se remonta al siglo XVI. En *De Plantis Libri XVI* (1583), Andrea Cesalpino afirmó que los materiales nutritivos para el desarrollo de las plantas eran absorbidos del suelo por las raíces, y que, transportados por las venas, ascendían por el tallo para producir los frutos. Propuso que la fuerza responsable de este movimiento se encontraba en la médula y la llamó “calor vital”. En el siglo XVII, Marcello Malpighi describió e ilustró los vasos del xilema, señaló que aireaban los tejidos, de manera análoga a los “elementos traqueales” del sistema respiratorio de los



artrópodos (Jansen y Schenk, 2015). Grew (1682) sugirió que los vasos transportaban la savia y que las células de la médula impulsaban el transporte del agua.

En *Vegetable staticks: or, an account of some statical experiments on the sap in vegetables* (1727), Stephen Hales describió los mecanismos de absorción y flujo radial del agua, la interconexión lateral de los vasos y la entrada de aire. Además, estableció que la transpiración de las hojas determina el movimiento del agua a través de los vasos (Fig. 2). Durante el siglo XIX, algunos autores consideraban que el agua no se movía a través del lumen de los vasos, sino por sus paredes celulares o por los espacios intercelulares (Jansen y Schenk, 2015).

A finales del siglo XIX y principios del XX, surgieron varias interpretaciones acerca de la presencia de burbujas de aire en el xilema. Por ejemplo, que el transporte del agua en las células conductoras del xilema ocurría como cadenas de burbujas alternadas con columnas de agua (denominadas “cadenas de Jamin”; Ewart, 1908), o que las burbujas adheridas a las paredes de los vasos participaban en el

transporte de agua (Laschimke, Burger y Vallen, 2006), y que la vulnerabilidad del xilema a la formación de burbujas era mayor de lo que se ha registrado actualmente (Maherali, Pockman y Jackson, 2004; Wheeler, Huggett, Tofte, Rockwell y Holbrook, 2013).

Existen dos publicaciones que constituyeron avances fundamentales en el estudio de las relaciones hídricas de las plantas, una de ellas es *Transpiration and the ascent of sap in plants* (1914), de Henry H. Dixon, en ella argumenta que cuando la presión positiva de las raíces no actúa y las hojas transpiran, la cohesión del agua explica la transmisión de la tensión hacia las raíces y por tanto, el ascenso del agua a través del xilema; la otra publicación es *Xylem structure and the ascent of sap*, de Martin H. Zimmermann (1983), en la que presenta una descripción anatómico-funcional del fenómeno de ascenso del agua en las plantas, revisa los modelos y teorías biológicas y físicas que determinan el transporte de este líquido desde las raíces hasta las hojas, y explica los mecanismos que hacen disfuncional al xilema.

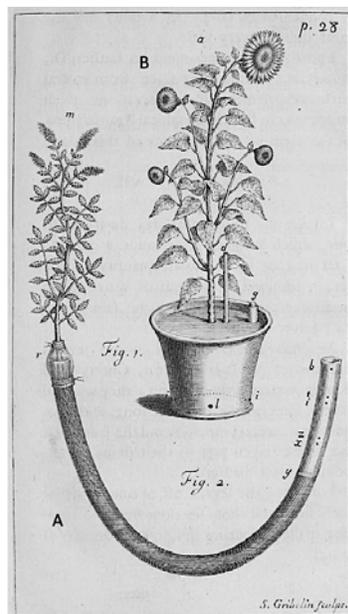


FIGURA 2. Experimentos realizados por Stephen Hales. Registro de la transpiración. A) En una planta de menta. B) En girasol (Modificada de Hales, 1727).

El desarrollo de este campo del conocimiento en países de habla hispana es más reciente. Martínez-Vilalta y Piñol (2003) explican el fenómeno del transporte de agua a través del xilema y la disfunción de este tejido debido al estrés hídrico en términos de las hipótesis más aceptadas. Ángeles-Álvarez (2013), discute algunas generalidades del fenómeno de ascenso del agua en las plantas vasculares y ofrece una reseña histórica de esta temática.

¿QUÉ ES LA ARQUITECTURA HIDRÁULICA?

Se define como la estructura del sistema conductor de agua usado por las plantas para distribuirla a través del sistema raíz-tallo-hoja (Tyree y Ewers, 1991; López-Portillo, Ewers, Ángeles y Fisher, 2000). De acuerdo con Cruiziat, Cochard y Améglio (2002), la arquitectura hidráulica integra la teoría de la cohesión-tensión del ascenso del agua y la ley de Ohm, considerando esta última como una analogía eléctrica que trata del flujo de electrones a través de circuitos eléctricos para modelar la transferencia del agua en el continuo suelo-planta-atmósfera (CSPA).

La arquitectura hidráulica también incluye características del sistema conductor, como la longitud y el diámetro de sus células y vasos (Domec *et al.*, 2008; Chave *et al.*, 2009). El triple compromiso (*tradeoff*) de la anatomía del xilema, basado en la división de las funciones de este tejido, transporte de agua, soporte mecánico y almacenamiento de sustancias, explica la evolución del sistema conductor en términos de diferentes soluciones adaptativas a problemas de estructura y función. Por tanto, hay un compromiso entre la eficiencia y seguridad del transporte del agua, el cual considera que la eficiencia en la conducción de agua es inversamente proporcional a la resistencia mecánica y a la disfunción por bloqueo del lumen celular o embolismo (Baas, 2004). Sin embargo, dada la variabilidad de los caracteres anatómicos del tejido conductor del agua en las plantas, es posible que no siempre exista una relación negativa entre la eficiencia y la seguridad en el transporte del agua a través de los elementos traqueales. Gleason *et al.* (2016) analizaron este compromiso del xilema en 335 especies de angiospermas y no registraron especies donde este tejido fuera eficiente y

seguro contra el embolismo, como lo propuso Baas (2004), sin embargo, sí registraron especies con xilema poco eficiente y vulnerable al embolismo; de acuerdo con Gleason *et al.* (2016), el compromiso entre seguridad y eficiencia del xilema no siempre se cumple, y su relación puede deberse a la especialización del sistema conductor del agua, en función del hábitat y el hábito de las plantas.

La arquitectura hidráulica se puede estudiar mediante el análisis de la estructura del tejido vascular o considerando a la planta como un sistema hidráulico. En el primer caso se analiza la anatomía del xilema, su estructura tridimensional y las características morfométricas de sus células (Tyree y Zimmermann, 2002); en el segundo se estudian los elementos básicos de los sistemas hidráulicos, como la fuerza motriz, los conductos, reservorios y sistemas de regulación (Cruiziat, Cochard y Améglio, 2002).

¿CÓMO ASCIENDE EL AGUA EN LAS PLANTAS? TEORÍA DE LA COHESIÓN-TENSIÓN

Esta teoría establece que el ascenso del agua a través de los elementos traqueales ocurre bajo tensión, esto permite explicar el ascenso del agua en el interior de las plantas a grandes alturas (Dixon y Joly, 1895). La cohesión intermolecular del agua líquida y su adhesión a las paredes de los elementos traqueales, permiten esta tensión. La teoría de la cohesión-tensión es la más aceptada para explicar el ascenso del agua en el sistema raíz-tallo-hoja (Ángeles *et al.*, 2004). Poco después de su publicación se realizaron estudios que confirmaron la presencia de la tensión en el agua dentro de los elementos traqueales (Renner, 1925; Scholander, Hammel, Bradstreet y Hemmingsen, 1965).

La evaporación es la fuerza motriz que ocasiona el ascenso del agua, esta provoca la transpiración en el mesófilo, tejido que se localiza entre la epidermis del haz y el envés de las hojas, excluyendo los haces vasculares, en la región de interfase del agua líquida a vapor. La tensión en las columnas de agua hace que esta ascienda desde las raíces hasta las hojas, al mismo tiempo que se reduce la energía potencial del agua en los elementos traqueales de las raíces y esta entra por difusión; dentro de ellas el agua se mueve a



través del apoplasto, espacios extracelulares y paredes, y el simplasto, que incluye a las membranas celulares, sus interconexiones y al citoplasma (Fig. 3, Fig. 4). Para el ascenso continuo del agua es necesario que se cumplan las siguientes condiciones: la cohesión de las moléculas de agua debe soportar la tensión, las columnas de agua dentro de las células conductoras deben ser continuas, y la diferencia de presión entre las raíces y hojas tiene que ser suficiente para elevar el líquido a través de toda la altura de la columna (Niklas, 1992; Sane y Singh, 2011).

Schenk *et al.* (2017) introdujeron a la teoría de cohesión-tensión el efecto de sustancias que alteran la

tensión superficial del agua (surfactantes), que fluye por los elementos traqueales y hacen posible su ascenso bajo tensión aunque haya burbujas en el sistema. Las burbujas cubiertas de sustancias surfactantes en el xilema, son más estables que las contenidas en agua pura, por tanto, estas evitan que las burbujas se expandan y ocupen todo el lumen celular de los elementos traqueales. Los surfactantes como proteínas y fosfolípidos en el agua del xilema, permiten explicar el ascenso de la misma de acuerdo con la teoría de la cohesión-tensión (Schenk, Steppe y Jansen, 2015; Schenk *et al.*, 2017).

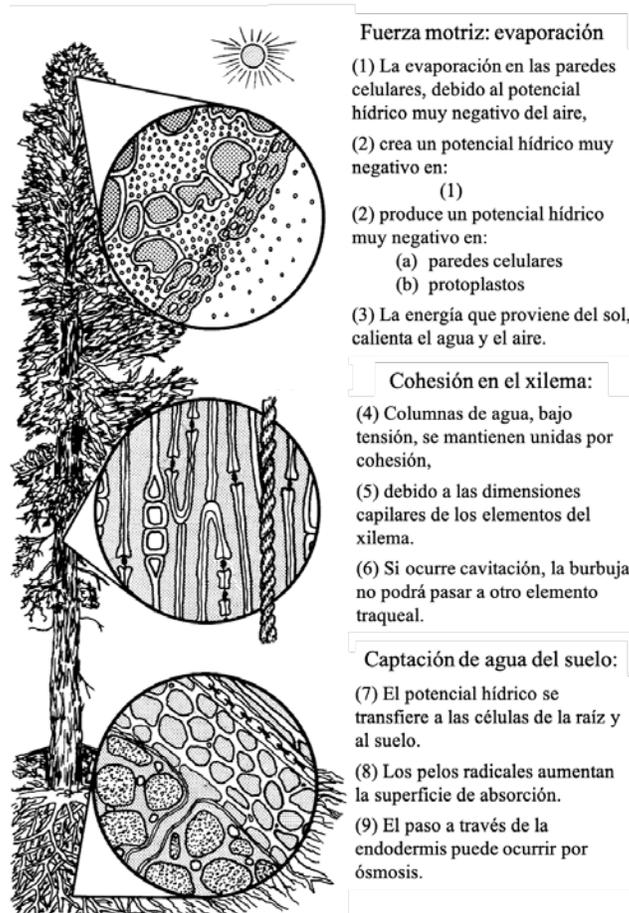


FIGURA 3. Ascenso del agua de acuerdo con la teoría de cohesión-tensión (Modificada de Salisbury y Ross, 1992).

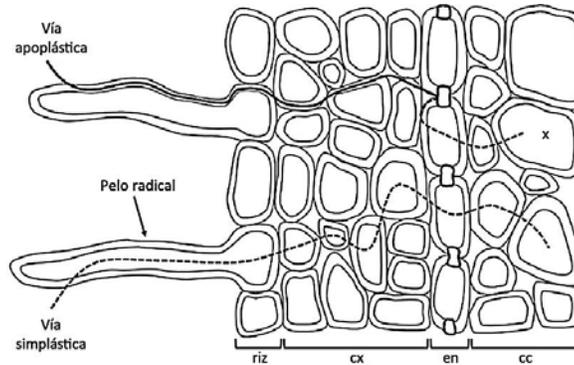


FIGURA 4. Vías de transporte del agua desde el suelo hasta el xilema (cc=cilindro central, cx=córtex, en=endodermis, riz=rizodermis, x=xilema) (Modificada de Trakal, Martínez-Fernández, Vitková y Komárek, 2015).

Algunos autores argumentan que esta teoría tiene limitaciones (Salisbury y Ross, 1992; Kirkham, 2005), y otros han propuesto teorías alternativas (Canny, 1995; Zimmermann, Schneider, Wegner y Haase, 2004). Sin embargo, los argumentos en contra de la cohesión-tensión son inválidos y las teorías alternativas no se han aceptado (Comstock, 1999; Stiller y Sperry, 1999; Ángeles *et al.*, 2004).

ANALOGÍA DE LA LEY DE OHM CON EL FLUJO HÍDRICO

La ley de Ohm establece que la diferencia de potenciales entre los extremos de un material conductor es proporcional a la intensidad de la corriente que circula por el mismo. Van den Honert (1948) propuso que el flujo de agua que ocurre a través del CSPA, es semejante al flujo de electrones a través de un circuito eléctrico. En esta analogía, el flujo del agua también está determinado por la transpiración de las hojas que produce una diferencia de potenciales hídricos entre el suelo y la superficie foliar.

Al considerar la analogía de la ley de Ohm, la arquitectura hidráulica del tallo y la hoja se pueden analizar como un diagrama de resistencias (Tyree, Nardini y Salleo, 2000). De este modo, la resistencia al flujo del agua que ofrece cada elemento hidráulico está en función de la diferencia de presiones que induce dicho flujo a través del elemento

traqueal y del flujo resultante; la relación que guardan estas variables se expresa con la ecuación, $R = \Delta P / F$, donde: R es la resistencia al flujo, ΔP la diferencia de presiones y F el flujo resultante. La resistencia al flujo del agua está determinada por las distintas partes del CSPA dentro de la planta, la resistencia puede ser vascular, e involucrar a las membranas de las punteaduras y las placas de perforación; o no vascular, como el movimiento del agua desde la superficie de las raíces hasta el xilema (Nobel, 2009; Tyree y Zimmermann, 2002) (Fig. 5).

CARACTERÍSTICAS CUALITATIVAS DE LA ARQUITECTURA HIDRÁULICA

Estas características se relacionan con el individuo y son: integración, compartimentación y redundancia (Cruiziat *et al.*, 2002). La primera implica que el sistema vascular de las plantas forma una red que conecta una raíz determinada con una o varias ramas, sin embargo, en algunas monocotiledóneas se distribuye helicoidalmente a lo largo del tallo y su integración ocurre cuando los haces vasculares ascienden desde las raíces, se aproximan al centro del tallo, y después se alejan hacia la periferia ramificándose para vascularizar las hojas (Tyree y Zimmermann, 2002). La segunda indica que el sistema conductor del agua está formado por muchas unidades de conducción que se conectan entre sí a través de las punteaduras y las placas de

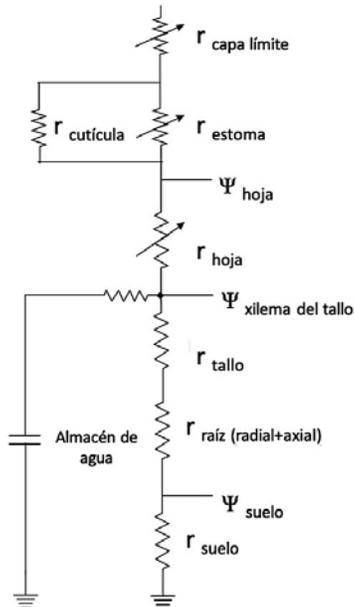


FIGURA 5. Flujo del agua en el continuo suelo-planta-atmósfera, analogía con la ley de Ohm. Las flechas representan resistencias variables (Ψ =potencial hídrico, r =resistencia hidráulica) (Modificada de Blum, 2011).

perforación. La redundancia significa que en cualquier eje (axial o radial) y órgano de la planta están presentes e interconectados varios elementos conductores del xilema; también incluye la porción de la pared celular donde se unen y comunican los elementos traqueales que permiten un flujo de agua continuo. En las monocotiledóneas la redundancia es menor que en las dicotiledóneas debido a que sus elementos traqueales generalmente son solitarios y la comunicación entre el tejido conductor de las hojas es mayor que en el tallo, pues ocurre principalmente por medio del protoxilema que conecta las nervaduras primarias.

La compartimentación se relaciona con la hipótesis de la segmentación hidráulica (Zimmermann, 1983), esta señala que las plantas “sacrifican” segmentos hidráulicamente vulnerables para mantener las partes restantes activas. Tyree y Ewers (1991) modificaron esta hipótesis y la llamaron de segmentación de vulnerabilidad hidráulica, la

cual establece que las porciones más distales de las plantas deben ser más vulnerables al embolismo que las zonas basales. Según Ewers, Ewers, Jacobsen y López-Portillo (2007), es posible que la redundancia de los elementos traqueales proporcione mayor seguridad en el transporte del agua, ya que existirían rutas alternativas cuando algunos elementos conductores embolizan.

CARACTERÍSTICAS CUANTITATIVAS DE LA ARQUITECTURA HIDRÁULICA

El agua en el interior de las plantas fluye a favor de un gradiente de presiones negativas o potenciales hídricos. El potencial hídrico (Ψ) expresa la energía libre del agua por unidad de volumen (Slatyer y Taylor, 1960; Kirkham, 2005; Taiz y Zeiger, 2012). El Ψ se calcula con la ecuación, $\Psi = \Psi_s + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_g$, donde: Ψ_s , Ψ_m , Ψ_p y Ψ_g son los potenciales osmótico (fracción del Ψ debida a la concentración de solutos), mátrico (porción del Ψ atribuible a las interacciones tensiles y cohesivas entre el agua y las partículas del suelo), de presión (contribución de la diferencia de presiones externas al Ψ) y gravitacional (definido por ρgh , donde: ρ es la densidad del agua, g es la aceleración de la gravedad y h es la altura de la columna de agua), respectivamente (Sane y Singh, 2011).

Entre otras técnicas el Ψ se puede determinar con una cámara de presión o con un psicrómetro de termopar (Kirkham, 2005). El primer método fue introducido por Scholander, Hammel, Bradstreet y Hemmingsen (1965) y es el más utilizado para expresar el estado de hidratación de una planta. Los psicrómetros de termopar determinan el Ψ al registrar la humedad relativa a través de la presión de vapor en una cámara pequeña usando técnicas psicrométricas, donde se compara la humedad relativa entre un bulbo húmedo y otro seco (Kirkham, 2005).

El flujo de agua en las plantas es proporcional a la diferencia de potenciales hídricos a través de las estructuras que presentan resistencia a dicho flujo, como las membranas de las punteaduras y los rebordes de las punteaduras areoladas o de las placas de perforación (Nobel, 2009). Tyree y Zimmermann (2002) consideran que el flujo del agua a través de un elemento traqueal es similar

al de un tubo capilar. La tasa de flujo de agua a través de este tubo es proporcional al gradiente de presión aplicada y a la conductividad hidráulica, esta última es la capacidad de un conducto para permitir el flujo de agua por unidad de área, transversal a la dirección del mismo. La conductividad se obtiene con la ecuación de Hagen-Poiseuille, que establece que el volumen de un fluido que se mueve a través de un conducto cilíndrico por unidad de tiempo, es proporcional a la cuarta potencia de su radio, y se define por la ecuación, $v = (\pi pr^4)/(8X\eta)$, donde: v es el volumen que se mueve por segundo, p la diferencia de presiones entre los extremos del conducto, r el radio del conducto, X su longitud y η el coeficiente de viscosidad (Kirkham, 2005).

Al modificar la ecuación de Hagen-Poiseuille se puede calcular la conductividad hidráulica relativa, al estimar el volumen de agua que fluye a través de los elementos traqueales en función de su radio elevado a la cuarta potencia y del número de elementos traqueales por milímetro cuadrado de tejido en sección transversal (Fahn, Werker y Baas, 1986; Carlquist, 1988), de acuerdo con la ecuación, $CHR = r^4 \times FV$, donde: CHR es la conductividad hidráulica relativa ($\mu^4 \times 10^6$), r el radio y FV la frecuencia o densidad de células conductoras por mm^2 .

Sperry, Donnelly y Tyree (1988) desarrollaron un método experimental para determinar la conductividad hidráulica y el embolismo por presencia de aire en el xilema de un segmento de tallo, al registrar la tasa del flujo de agua a través de este por unidad de tiempo. La conductividad hidráulica es el cociente entre la tasa de flujo del agua y el gradiente de presión, calculada como, $L = m/\Delta P$, donde: L es la conductividad hidráulica ($\text{kg s}^{-1} \text{ m MPa}^{-1}$), m la tasa de flujo de agua y ΔP el gradiente de presión. Si se considera la longitud de la muestra, L expresa la conductividad hidráulica teórica del tallo o K_b , entonces, $K_h = F(dx/dp)$, donde: F es el flujo de agua, dx la longitud del segmento de tallo y dp el gradiente de presión (Tyree y Ewers, 1991; Patino, Tyree y Herre, 1995; Cruiziat *et al.*, 2002).

El cálculo de la K_b sobreestima la conductividad hidráulica, pues se supone que el agua fluye por todo el diámetro del segmento de tallo y no solamente por los

elementos traqueales. Para obtener un valor de conductividad hidráulica más preciso, es necesario considerar el área del xilema en el cálculo. La conductividad específica se calcula con la ecuación, $K_s = K_h/S$, donde: K_s es la conductividad específica ($\text{kg s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$) y S el área del xilema (Sperry, Donnelly y Tyree, 1988; Cruiziat *et al.*, 2002). A partir de los valores de K_b o K_s se obtiene la pérdida porcentual de conductividad hidráulica (PLC), causada por el embolismo debido a la cavitación, mediante la fórmula, $PLC = ((K_f - K_i)/K_i) \times 100$, donde: K_f es la conductividad final y K_i la inicial (Kavanagh y Zaerr, 1997). Sperry *et al.* (1988) desarrollaron un sistema de tubos en el que se acoplan segmentos de tallo y se registra el flujo hidráulico en una balanza analítica. Melcher *et al.* (2012) proponen que es posible simplificar el sistema de Sperry, sustituyendo esta balanza por una pipeta o un tubo calibrado que se conecta a un transductor de presión. También existe un modelo comercial del aparato de Sperry denominado “Xyl'em” (Cochard, 2002), que registra el flujo de agua con flujómetros de alta precisión y la ΔP con transductores de presión electrónicos.

La conductividad específica de la hoja es igual a la K_b , dividida entre el área foliar de la porción distal del segmento de tallo (A_f , m^2), y estima la suficiencia hidráulica de una porción de tallo para suministrar agua a las hojas distales del mismo (Tyree y Ewers, 1991). Si se conoce la tasa de transpiración promedio de las hojas y se asume que el contenido de agua es constante, el gradiente de presión a través del segmento de tallo se calcula con la ecuación, $dp/dx = E/K_i$, donde: dp/dx es el gradiente de presión a través del segmento de tallo, E la tasa de transpiración promedio de las hojas ($\text{kg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$) y K_i la conductividad específica de las mismas ($\text{kg s}^{-1} \text{ m MPa}^{-1}$). Por tanto, entre mayor sea K_i , menor será el dp/dx necesario para permitir una tasa de transpiración particular (Tyree y Ewers, 1991).

Cuando aumenta la tensión del agua en las células conductoras del xilema ocurre cavitación, fenómeno físico que implica la formación de burbujas por cambios en la presión o en la temperatura de los líquidos (Streeter, Wylie y Bedford, 2000), en este caso, se trata del cambio súbito de agua líquida a vapor dentro de los elementos traqueales.



Conforme se retira el agua del conducto que ha cavitado, el vapor se expande hasta ocupar todo el interior de la célula, se interrumpe el flujo del agua y se produce embolismo.

Zimmermann (1983) propuso cuatro posibles mecanismos que inducen la cavitación: siembra de burbujas (*air-seeding*) (Fig. 6A), siembra de burbujas por medio de una fisura hidrofóbica (Fig. 6B), nucleación homogénea (Fig. 6C) y falla de adherencia hidrofóbica (Fig. 6D). El primero sucede cuando la diferencia de presiones entre las punteaduras de dos elementos traqueales contiguos es suficiente para que una o más burbujas pasen a través de ellas. El segundo se presenta cuando una burbuja estable se localiza en la base de una fisura de la pared de un elemento traqueal, al disminuir la presión, la burbuja es succionada y sale de la fisura. La nucleación homogénea genera espontáneamente vacío en un fluido, es un proceso aleatorio que requiere el movimiento térmico de las moléculas de agua; conforme aumenta la tensión, los enlaces de hidrógeno de estas moléculas se estiran y se debilitan, así, la energía necesaria para romperlos disminuye

y aumenta la probabilidad de que se forme una burbuja. En la falla de adherencia hidrofóbica, los enlaces de hidrógeno del agua se rompen en la porción hidrofóbica de las paredes de los elementos conductores, reduciéndose la energía que une la pared celular con las moléculas de agua.

Con base en las características anatómicas del xilema y de los elementos traqueales, Carlquist (1977) propuso los índices de vulnerabilidad (*IV*) y mesomorfía (*IM*), expresados como, $IV = \emptyset V / FV$ e $IM = IV \times LEV$, donde $\emptyset V$ es el diámetro promedio de los elementos traqueales, FV el número de estos por mm² y LEV su longitud promedio; el primero estima la vulnerabilidad del xilema a la cavitación y el segundo permite inferir si este tejido tiene características de plantas que se desarrollan en ambientes méxicos o xéricos (Carlquist, 1977). Se considera que el xilema es vulnerable a la cavitación si el *IV* es mayor que uno y resistente si es menor. El xilema es mesomorfo si el *IM* es mayor a 200, si es menor, será xeromorfo. El xilema de ambientes méxicos tiene elementos de vaso de mayor longitud, menor diámetro, paredes delgadas y placas de perforación escalariiformes y el de hábitats xéricos generalmente tiene elementos de vaso más cortos, con mayor diámetro, paredes de mayor grosor y placas de perforación simple.

Hacke, Sperry, Pockman, Davis y McCulloh (2001) desarrollaron el índice de colapso (*IC*), que permite evaluar la resistencia de los elementos traqueales a la implosión por la tensión asociada con el ascenso del agua; proponen que la resistencia al embolismo por cavitación, el refuerzo de las paredes de los elementos traqueales y la densidad de la madera están relacionadas; argumentan que al aumentar la densidad es mayor la resistencia a la cavitación y se mantiene un intervalo de presiones negativas donde no ocurre el colapso de las células conductoras. Según estos autores la resistencia de los elementos traqueales al colapso está en función del grosor de sus paredes y su diámetro promedio. El *IC* se calcula con la fórmula, $IC = (EP/\emptyset V)^2$, donde: *EP* es el grosor de dos paredes celulares contiguas y $\emptyset V$ el diámetro promedio de los elementos traqueales.

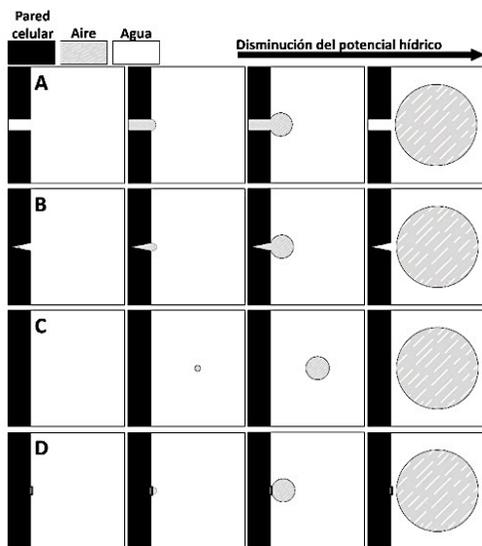


FIGURA 6. Cavitación en los elementos traqueales. A) Siembra de burbujas (*air-seeding*). B) Siembra de burbujas por medio de una fisura hidrofóbica. C) Nucleación homogénea y D) Falla de adherencia hidrofóbica (Modificada de Tyree y Zimmermann, 2002).

La resistencia a la cavitación indica la respuesta de las plantas al estrés hídrico y determina el límite de la presión negativa que se desarrolla en el xilema; también expresa la tensión que tolera una columna de agua antes de cavitarse. Se determina mediante la elaboración de una curva de vulnerabilidad, que indica la relación entre la disminución de la conductividad hidráulica del xilema y su Ψ correspondiente (Tyree y Sperry, 1989).

Existen diferentes métodos para obtener los datos del Ψ y PLC necesarios para la construcción de las curvas de vulnerabilidad, uno de ellos es el de deshidratación (Sperry, 1986), donde se deshidratan ramas de una planta para producir presiones progresivamente más negativas en los elementos traqueales, con la correspondiente pérdida de conductividad hidráulica. La curva se construye con los valores de la conductividad y la presión en múltiples segmentos de las ramas, conforme estas se van deshidratando.

Otro método para generar curvas de vulnerabilidad es el de inyección de aire (Cochard, Cruiziat y Tyree, 1992; Salleo *et al.*, 1992; Sperry y Saliendra, 1994), donde se utilizan cámaras de cavitación para forzar la dispersión de las burbujas formadas por este fenómeno, a través de las punteaduras de los elementos traqueales. En esta técnica se considera que la presión necesaria para introducir aire dentro de las células conductoras funcionales es equivalente y opuesta a la presión necesaria para causar cavitación (Hacke, Sperry, Wheeler y Castro, 2006). En este caso, se asume que la cavitación ocurre por siembra de burbujas (Zimmermann, 1983; Sperry *et al.*, 1996).

Otros dos métodos para construir las curvas de vulnerabilidad son el gravitacional y el *spin method*, en ambos se aplica una fuerza centrífuga a segmentos de tallo donde se induce tensión en el agua que provoca cavitación por medio de máquinas centrífugas especiales (Pockman, Sperry y O'Leary, 1995; Alder, Pockman, Sperry y Nuismer, 1997; Cochard *et al.*, 2005). La tensión generada en el interior de los elementos traqueales por medio de la centrifugación de las muestras es similar al Ψ que se registra con la cámara de presión, en este contexto, las técnicas de

centrifugación validan el uso de la cámara de presión y apoyan la teoría de la cohesión-tensión.

Se han empleado diferentes modelos para describir las curvas de vulnerabilidad. Los más utilizados son el exponencial-sigmoidal y el de Weibull (Neufeld *et al.*, 1992; Pammenter y Van der-Willigen, 1998). El primero se describe con la ecuación, $PLC = 100/(1 + \exp(a(\Psi - b)))$, donde: PLC es la pérdida porcentual de conductividad hidráulica a un determinado Ψ , a determina la pendiente de la curva y el intervalo de potenciales hídricos a los cuales se pierde la conductividad, 100 representa la pérdida máxima de conductividad y b el coeficiente que determina la posición de la curva en el eje X, y expresa el Ψ correspondiente a 50% del PLC (PLC_{50%} o P₅₀).

El modelo de Weibull se ajusta a diferentes tipos de curvas y se basa en la función de distribución de probabilidades de Weibull (Rawlings y Cure, 1985; Neufeld *et al.*, 1992; Li *et al.*, 2015). Está definido por la ecuación, $H = \alpha \times e^{[-(\Psi/\Phi)^\sigma]}$, donde: H es el porcentaje de máxima conductividad a determinados valores de Ψ , α estima la conductividad máxima, Φ es el Ψ al cual α se reduce a 0.37 y σ define la forma de la curva.

De las curvas de vulnerabilidad se obtiene el P₅₀ y la presión media de cavitación (PMC) (Hacke *et al.*, 2006), esta última se calcula con la ecuación,

$$\sum_{P_0}^{P_n} (\Psi \times PLC) / K_{tot},$$

donde: P_0 es la presión inicial, P_n la final y K_{tot} es la conductividad hidráulica total (Li, Sperry, Taneda, Bush y Hacke, 2008). Ambos parámetros son equivalentes e indican la presión negativa a la que cavitan 50% de los elementos traqueales funcionales. Los valores más negativos de P₅₀ o PMC, implican mayor resistencia a la cavitación. Sin embargo, para determinar la PMC en las curvas de vulnerabilidad, se grafica la pérdida de conductividad por unidad de cambio en la presión del xilema, en vez de la pérdida de conductividad acumulada (Hacke, Jacobsen y Pratt, 2009).



Los valores de P_{50} y PMC son buenos indicadores de la tolerancia de las plantas al estrés hídrico. En plantas leñosas se han registrado valores de P_{50} de -0.5 hasta -19.0 MPa (Maherali *et al.*, 2004; Scoffoni, Rawls, McKown, Cochard y Sack, 2011; Choat *et al.*, 2012). Sin embargo, los estudios en plantas herbáceas se limitan aproximadamente a 14 especies, con registros de P_{50} de 0 a -2 MPa (Stiller y Sperry, 2002; Kocacinar y Sage, 2003), básicamente por la baja conductividad de sus tallos y la fragilidad de sus tejidos.

Es común inferir que las plantas herbáceas son menos resistentes a la cavitación que las leñosas, debido a que los valores de P_{50} son menos negativos, además, las raíces de las hierbas como Poaceae ejercen presiones positivas (Lens *et al.*, 2016). De acuerdo con Lens *et al.* (2016), se presentan ciclos diarios de embolismo y recarga de las células conductoras, esto implica que el potencial hídrico de las plantas herbáceas al medio día, es más negativo que su P_{50} , y significa que estas plantas tienen células conductoras vulnerables a la cavitación, caracterizadas por un margen de seguridad hidráulica negativo, que se expresa como la diferencia entre el potencial hídrico más negativo y el P_{50} . Mientras que el margen de seguridad hidráulica de la mayoría de los árboles es ligeramente positivo (Choat *et al.*, 2012b).

Lens *et al.* (2016) estudiaron 44 especies de angiospermas herbáceas, observaron que 94% de los valores de P_{50} se traslapan con los obtenidos en otros estudios, correspondientes a 301 especies de angiospermas leñosas. El intervalo amplio de estos valores (-0.5 a -7.5 MPa) en las plantas herbáceas, indica que no son tan vulnerables a la cavitación y que tienen una capacidad similar a los árboles para resistir potenciales hídricos muy negativos. También indicaron que el P_{50} de cinco especies de monocotiledóneas, es más negativo que el potencial hídrico registrado al medio día, por tanto, los ciclos de cavitación y recarga, debido a la presión positiva de las raíces, no ocurre habitualmente en este tipo de plantas.

Los parámetros fisiológicos como la conductividad del xilema y la resistencia de este a la cavitación dependen de las características de sus células conductoras, la estructura de las punteaduras y de la composición química de la

solución acuosa que fluye a través de ellas (Cochard, Herbette, Hernández, Hölta y Mencuccini, 2010; Lens *et al.*, 2010). El diámetro y el número de elementos conductores por unidad de área están relacionados con la eficiencia de la conductividad hidráulica, el soporte mecánico y con la resistencia del xilema a la cavitación (Baas, 2004).

Las plantas que son más resistentes a la cavitación generalmente tienen elementos conductores de menor longitud, índices de vulnerabilidad y mesomorfia más bajos, paredes de los elementos traqueales más gruesas y mayor resistencia al colapso (Lens, Endress, Bass, Jansen y Smets, 2009). En cambio, las de ambientes xéricos tienen más vasos, agrupados en mayor número, y rodeados por fibras comparadas con aquellas más vulnerables a la cavitación (Carlquist, 2009).

Lens *et al.* (2010) evaluaron la importancia de la estructura de las punteaduras, como el grosor de su membrana, porosidad y la profundidad de su cámara en relación con la resistencia a la cavitación. Mostraron que en cinco especies de *Acer* (Aceraceae), más que el número, la estructura de las punteaduras tiene mayor influencia en la PMC. Las especies estudiadas más resistentes a la cavitación tienen cámaras de las punteaduras menos profundas, punteaduras con membranas más gruesas y poros más pequeños que las especies más vulnerables. Registraron que las especies con una PMC más negativa tienen un área mayor de pared celular ocupada por punteaduras, y en general en estas especies el diámetro de los vasos no se relaciona con la PMC. Las especies de *Acer* menos resistentes a la cavitación tienen una conductividad específica inicial mayor que aquellas con una PMC más negativa, por tanto, la resistencia a la cavitación es mayor y el xilema presenta menor conductividad específica.

Las membranas de las punteaduras son paredes celulares primarias modificadas, están constituidas de microfibrillas de celulosa embebidas en una matriz gelatinosa, conformada por hemicelulosa, enzimas y pectinas hidratadas (Salazar y Gamboa, 2013). Las pectinas son heteropolisacáridos con cinco dominios, uno de ellos es el homogalacturonano (Willats, McCartney, Mackie y Knox, 2001), que es susceptible de enlazarse con cationes

de calcio como consecuencia de la acción de la enzima pectin metil esterasa (PME) (Pelloux, Rusterucci y Mellerowicz, 2007). Estas pectinas se encuentran en las membranas de las punteaduras intervasculares y son particularmente comunes en las punteaduras areoladas (Hafren, Daniel y Westermark, 2000); el calcio que se les une afecta la elasticidad de la pared celular (Derbyshire, McCann y Roberts, 2007), por tanto, es posible que se relacione con el proceso de cavitación por siembra de burbujas y con la resistencia a la misma. El flujo del agua a través de las membranas de las punteaduras ocurre debido a una pequeña diferencia de presiones a través de ellas, durante este flujo las membranas están relajadas. Durante el proceso de cavitación por siembra de burbujas, aumenta el gradiente de presiones entre las membranas de dos vasos contiguos, estas se deforman, se estiran, sus poros aumentan de diámetro y ocurre la cavitación (Herbette y Cochard, 2010).

Herbette y Cochard (2010) registraron que en *Fagus sylvatica* (Fagaceae), con el aumento de la alcalinidad del agua que fluye a través de sus vasos, disminuye la resistencia a la cavitación; de acuerdo con sus resultados, remover el calcio de la pared celular modifica la elasticidad de las membranas de las punteaduras, disminuye la resistencia a la cavitación y no se altera la conductividad hidráulica.

Cochard *et al.* (2010) señalaron que la composición iónica del agua que fluye a través de los elementos traqueales induce cambios en la conductividad, pero no necesariamente afecta la resistencia a la cavitación. Si se altera la concentración de iones de la solución acuosa que fluye a través de las células conductoras, las pectinas de las membranas de las punteaduras se pueden dilatar o contraer y ocasionan un cambio reversible en la resistencia al flujo del agua (Zwieniecki, Melcher y Holbrook, 2001). La dilatación de las pectinas determina las dimensiones de los microcanales de las membranas de las punteaduras a través de las cuales fluye el agua y también se relaciona con la resistencia al flujo de esta. Sin embargo, las alteraciones estructurales de los poros de las membranas no afectan la resistencia a la cavitación, pues aún dilatados, no son suficientemente grandes para permitir el paso de burbujas

(Shane, McCully y Canny, 2000; Choat, Ball, Luly y Holtum, 2003).

La variación en la conductividad hidráulica como consecuencia de la composición iónica del agua se conoce como “efecto iónico” (Nardini, Dimasi, Klepsch y Jansen, 2012), y sirve para regular el flujo hídrico a través de los elementos traqueales (Cochard *et al.*, 2010). La hipótesis original establece que los cambios en el volumen de la matriz de pectinas en las membranas de las punteaduras son responsables de las modificaciones del tamaño de los poros de estas (Van Doorn, Hiemstra y Fanurakis, 2011). El efecto iónico se relaciona con diversas funciones de las plantas, entre ellas, la evasión al estrés hídrico por medio de la regulación de la conductividad y la compensación de la pérdida de la misma por cavitación (Trifilò, Nardini, Raimondo, Lo Gullo y Salleo, 2011).

ARQUITECTURA HIDRÁULICA DE LA HOJA

La conductancia de las hojas (k_l) es una medida de la eficiencia del transporte del agua a través de estas y es inversa a la resistencia (r). La k_l es la relación entre la diferencia de potenciales hídricos con la tasa de flujo del agua a través del peciolo, las nervaduras y el parénquima, hacia los sitios donde ocurre evaporación (Sack y Holbrook, 2006). La conductancia de las hojas se calcula con la ecuación, $k_l = F_l / \Delta\Psi_l$, donde: F_l es la tasa de flujo y $\Delta\Psi_l$ la diferencia de potenciales hídricos. La k_l influye en el transporte del agua a través de toda la planta, pues la resistencia de los estomas a la difusión de vapor hacia la atmósfera, generalmente es mayor que la resistencia al flujo del agua en la planta (Cowan, 1972). En este sentido, el proceso de difusión determina la tasa de transpiración que depende de las conductancias estomática y de la capa límite, se expresa en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, también depende de la diferencia de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera. En las dicotiledóneas el agua se mueve desde los elementos traqueales del tallo hacia el peciolo o hacia la vaina foliar en las monocotiledóneas y de aquí a las nervaduras primarias (Evert, 2006), el flujo continúa al tejido circundante o a las nervaduras secundarias (Altus, Canny y Blackman, 1985). La mayor parte del volumen de agua que se transpira



proviene de las nervaduras secundarias, por tanto, los dos tipos de venas funcionan en serie para el transporte del agua (Sack, Cowan y Holbrook, 2003). Los patrones de venación son muy diversos entre especies y entre grandes grupos de plantas, por tanto, varían en su disposición y número de órdenes de venación, así como en el tamaño y la forma de los elementos traqueales de las nervaduras. Estas características determinan la distribución del agua a través de la hoja y, en consecuencia, se considera que la conductividad máxima en la misma se correlaciona con las dimensiones de las células conductoras en las nervaduras primarias (Sack y Frole, 2006).

Una vez que el agua sale del xilema se mueve hacia las células de la vaina del haz vascular, con la participación de las acuaporinas fluye a través del protoplasto de estas células y se transfiere al mesófilo. Las células del parénquima esponjoso tienen mayor área de contacto y son más eficientes en la conducción. Después, el agua se transporta hacia la epidermis por medio de las extensiones

de la vaina de los haces; si no están presentes, el agua se desplaza a través del mesófilo, por medio del apoplasto o el simplasto (Martre, Morillon, Barrieu, North y Nobel, 2002; Evert, 2006) (Fig. 7). En las hojas, la evaporación del agua ocurre principalmente en el mesófilo que se encuentra debajo de los estomas, en la epidermis adyacente a estos y también en sus células guarda (Tyree y Yianoulis, 1980).

CONCLUSIONES

El estudio de la arquitectura hidráulica se ha enfocado en las plantas leñosas; en este contexto, hacen falta más investigaciones de este tipo en plantas herbáceas, principalmente en las monocotiledóneas. Esta temática es importante en el ámbito global, pues el cambio climático está afectando la estabilidad de los ecosistemas, donde las comunidades vegetales están sometidas a regímenes hídricos cambiantes que afectan su productividad y supervivencia.

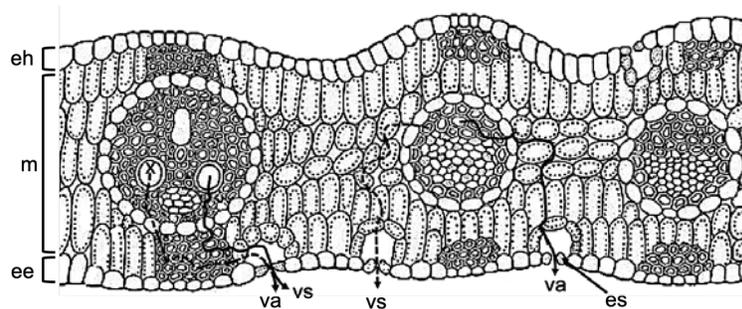


FIGURA 7. Sección transversal de una hoja de monocotiledónea mostrando las vías de transporte del agua, desde el xilema hasta la atmósfera (ee=epidermis del envés, eh=epidermis del haz, es=estoma, m=mesófilo, va=vía apoplástica, vs=vía simplástica, x=xilema) (Modificada de Gupta, 2017).

REFERENCIAS

- Alder, N. N., Pockman, W. T., Sperry, J. S., & Nuismer, S. (1997). Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 48(3), 665–674. doi: 10.1093/jxb/48.3.665
- Altus, D. P., Canny, M. J., & Blackman, D. R. (1985). Water pathways in wheat leaves. II. Water conducting capacities and vessel diameters of different vein types, and behavior of the integrated vein network. *Australian Journal of Plant Physiology*, 12(2), 183–199. doi: 10.1071/PP9850183
- Ángeles, G. (2013). Plomería vegetal. *Ciencia y Desarrollo*, Mayo-Junio, 1–2.
- Ángeles, G., Bond, B., Boyer, J. S., Brodrigg, T., Brooks, J. R., Burns, M. J., ... Tyree, M. (2004). The cohesion-tension theory. *New Phytologist*, 163(3), 451–452. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01142.x

- Baas, P. (2004). Evolution of xylem physiology. En A. R. Hemsley & I. Poole (Eds.), *The evolution of plant physiology* (pp. 273–291). San Diego, California: Elsevier Academic Press.
- Blum, A. (2011). *Plant breeding for water-limited environments* (1ª ed.). Tel Aviv, Israel: Springer Science+Business Media, LLC.
- Buhtz, A., Kolasa, A., Arlt, K., Walz, C., & Kehr, J. (2004). Xylem sap protein composition is conserved among different plant species. *Planta*, 219(4), 610–618. doi: 10.1007/s00425-004-1259-9
- Canny, M. J. (1995). A new theory for the ascent of sap-cohesion supported by tissue pressure. *Annals of Botany*, 75(4), 343–357. doi: 10.1006/anbo.1995.1032
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887–896. doi: 10.1002/j.1537-2197.1977.tb11932.x
- Carlquist, S. (1988). *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood* (1ª ed.). New York, USA: Springer-Verlag.
- Carlquist, S. (2009). Non-random vessel distribution in woods: patterns, modes, diversity, correlations. *Aliso*, 27(1), 39–58. doi: 10.5642/aliso.20092701.04
- Cesalpino, A. (1583). *De plantis libri XVI*. Florence, Italy: Giorgio Marescotti.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Choat, B., Ball, M., Lully, J., & Holtum, J. (2003). Pit membrane porosity and water stress-induced cavitation in four co-existing dry rainforest tree species. *Plant Physiology*, 131(1), 41–48. doi: 10.1104/pp.014100
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., ... Zanne, A. E. (2012). *nature11688-s2*.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., ... Zanne, A. E. (2012b). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752–755. doi: 10.1038/nature11688
- Cochard, H. (2002). *How to measure xylem embolism with the XYLEM apparatus*. Clermont, France. Retrieved from http://www.bronkhorst.fr/fr/produits/xylem_embolismmeter
- Cochard, H., Cruiziat, P., & Tyree, M. T. (1992). Use of positive pressures to establish vulnerability curves: Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure–volume analysis. *Plant Physiology*, 100(1), 205–209. doi: 10.1104/pp.100.1.205
- Cochard, H., Damour, G., Bodet, C., Tharwat, I., Poirier, M., & Améglio, T. (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, 124(4), 410–418. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00526.x
- Cochard, H., Herbette, S., Hernández, E., Hölttä, T., & Mencuccini, M. (2010). The effects of sap ionic composition on xylem vulnerability to cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 61(1), 275–285. doi: 10.1093/jxb/erp298
- Comstock, J. P. (1999). Why Canny's theory doesn't hold water. *American Journal of Botany*, 86(8), 1077–1081. doi: 10.2307/2656968
- Cowan, I. R. (1972). Electrical analog of evaporation from, and flow of water in plants. *Planta*, 106(3), 221–226. doi: 10.1007/BF00388099
- Cruiziat, P., Cochard, H., & Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59(7), 723–752. doi: 10.1051/forest:2002060
- Derbyshire, P., McCann, M. C., & Roberts, K. (2007). Restricted cell elongation in *Arabidopsis* hypocotyls is associated with a reduced average pectin esterification level. *BMC Plant Biology*, 7(1), 31. doi: 10.1186/1471-2229-7-31
- Dixon, H. H. (1914). *Transpiration and the ascent of sap in plants*. London, United Kingdom: Macmillan.
- Dixon, H. H. & Joly, J. (1895). On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 186(1895), 563–576. doi: 10.1098/rstb.1895.0012
- Domec, J. C., Lachenbruch, B., Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Warren, J. M., & McCulloh, K. A. (2008). Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(33), 12069–12074. doi: 10.1073/pnas.0710418105
- Evert, R. F. (2006). *Esau's Plant anatomy* (3ª ed.). New Jersey, USA: John Wiley y Sons, Inc.
- Ewart, A. J. (1908). The ascent of water in trees: (Second paper). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, 199(1908), 341–392. doi: 10.1098/rstb.1908.0008
- Ewers, F. W., Ewers, J. M., Jacobsen, A. L., & López-Portillo, J. A. (2007). Vessel redundancy: modeling safety in numbers. *LAWA Journal*, 28(4), 373–388. doi: 10.1163/22941932-90001650
- Fahn, A., Werker, E., & Baas, P. (1986). *Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions*. Jerusalem, Israel: Israel Academy of Sciences and Humanities.
- Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., ... Zanne, A. E. (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's



- woody plant species. *New Phytologist*, 209(1), 123–136. doi: 10.1111/nph.13646
- Grew, N. (1682). *The anatomy of plants with an idea of a philosophical history of plants*. London, United Kingdom: W. Rawlins.
- Gupta, H. (2017). *Essay on leaf (with diagrams)*. Retrieved November 8, 2017, from <http://www.biologydiscussion.com/essay/essay-on-leaf-with-diagrams-botany/20581>
- Hacke, U. G., Jacobsen, A. L., & Pratt, R. B. (2009). Xylem function of arid-land shrubs from California, USA: An ecological and evolutionary analysis. *Plant, Cell and Environment*, 32(10), 1324–1333. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02000.x
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. doi: 10.1007/S004420100628
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., & Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26(6), 689–701. doi: 10.1093/treephys/26.6.689
- Hafren, J., Daniel, G., & Westermark, U. (2000). The distribution of acidic and esterified pectin in cambium, developing xylem and mature xylem of *Pinus sylvestris*. *LAWA Journal*, 21(2), 157–168. doi: 10.1163/22941932-90000242
- Hales, S. (1727). *Vegetable statics* (1^a ed.). London, United Kingdom: W. and J. Innys and T. Woodward.
- Herbette, S. & Cochard, H. (2010). Calcium is a major determinant of xylem vulnerability to cavitation. *Plant Physiology*, 153(4), 1932–1939. doi: 10.1104/pp.110.155200
- Jansen, S. & Schenk, H. J. (2015). On the ascent of sap in the presence of bubbles. *American Journal of Botany*, 102(10), 1561–1563. doi: 10.3732/ajb.1500305
- Kavanagh, K. L., & Zaerr, J. B. (1997). Xylem cavitation and loss of hydraulic conductance in western hemlock following planting. *Tree Physiology*, 17(1), 59–63. doi: 10.1093/treephys/17.1.59
- Kirkham, M. B. (2005). *Principles of soil and plant water relations* (1^a ed.). Kansas, USA: Kansas State University Elsevier Academic Press.
- Kocacinar, F. & Sage, R. F. (2003). Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, 26(12), 2015–2026. doi: 10.1111/j.1365-2478.2003.01119.x
- Laschimke, R., Burger, M., & Vallen, H. (2006). Acoustic emission analysis and experiments with physical model systems reveal a peculiar nature of the xylem tension. *Journal of Plant Physiology*, 163(10), 996–1007. doi: 10.1016/j.jplph.2006.05.004
- Lens, F., Endress, M. E., Baas, P., Jansen, S., & Smets, E. (2009). Vessel grouping patterns in subfamilies Apocynoideae and Periplocoideae confirm phylogenetic value of wood structure within Apocynaceae. *American Journal of Botany*, 96(12), 2168–2183. doi: 10.3732/ajb.0900116
- Lens, F., Picon-Cochard, C., Delmas, C. E. L., Signarbieux, C., Buttler, A., Cochard, H., ... Delzon, S. (2016). Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. *Plant Physiology*, 172(2), 661–667. doi: 10.1104/pp.16.00829
- Lens, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabacy, D., & Jansen, S. (2010). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190(3), 709–723. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03518.x
- Li, S., Feifel, M., Karimi, Z., Schuldt, B., Choat, B., & Jansen, S. (2015). Leaf gas exchange performance and the lethal water potential of five European species during drought. *Tree Physiology*, 36(2), 179–192. doi: 10.1093/treephys/tpv117
- Li, Y., Sperry, J. S., Taneda, H., Bush, S. E., & Hacke, U. G. (2008). Evaluation of centrifugal methods for measuring xylem cavitation in conifers, diffuse- and ring-porous angiosperms. *New Phytologist*, 177(2), 558–568. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02272.x
- López-Portillo, J., Ewers, F. W., Ángeles, G., & Fisher, J. B. (2000). Hydraulic architecture of *Monstera acuminata*: evolutionary consequences of the hemiepiphytic growth form. *New Phytologist*, 145(2), 289–299. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00578.x
- Maherali, H. M., Pockman, W. T., & Jackson, R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184–2199. doi: 10.1890/02-0538
- Martínez-Vilalta, J. & Piñol, J. (2003). Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas*, 12(1), 1–7.
- Martre, P., Morillon, R., Barrieu, F., North, G. B., & Nobel, P. S. (2002). Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiology*, 130(4), 2101–2110. doi: 10.1104/pp.009019
- Melcher, P. J., Holbrook, N. M., Burns, M. J., Zwieniecki, M. A., Cobb, A. R., Brodribb, T. J., ... Sack, L. (2012). Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 685–694. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00204.x
- Nardini, A., Dimasi, F., Klepsch, M., & Jansen, S. (2012). Ion-mediated enhancement of xylem hydraulic conductivity in four *Acer* species: relationships with ecological and anatomical features. *Tree Physiology*, 32(12), 1434–1441. doi: 10.1093/treephys/tps107

- Neufeld, H. S., Grantz, D. A., Meinzer, F. C., Goldstein, G., Crisosto, G. M., & Crisosto, C. (1992). Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology*, *100*(2), 1020–1028. doi: 10.1104/pp.100.2.1020
- Niklas, K. J. (1992). *Plant biomechanics, an engineering approach to plant form and function* (1^a ed.). Chicago, USA: The University of Chicago Press.
- Nobel, P. S. (2009). *Physicochemical and environmental plant physiology* (4^a ed.). Oxford, United Kingdom: Academic Press Inc.
- Pammenter, N. W. & Van der-Willigen, C. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, *18*(8-9), 589–593. doi: 10.1093/treephys/18.8-9.589
- Patino, S., Tyree, M. T., & Herre, A. E. (1995). Comparison of hydraulic architecture of woody plants of differing phylogeny and growth form with special reference to free-standing and hemi-epiphytic *Ficus* species from Panama. *New Phytologist*, *129*(1), 125–134. doi: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb03016.x
- Pelloux, J., Rusterucci, C., & Mellerowicz, E. J. (2007). New insights into pectin methylesterase structure and function. *Trends in Plant Science*, *12*(6), 267–277. doi: 10.1016/j.tplants.2007.04.001
- Pockman, W. T., Sperry, J. S., & O'Leary, J. W. (1995). Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature*, *378*(6558), 715–716. doi: 10.1038/378715a0
- Rawlings, J. O., & Cure, W. W. (1985). The Weibull function as a dose-response model to describe ozone effects on crop yields. *Crop Science*, *25*(5), 807–814. doi:10.2135/cropsci1985.0011183X002500050020x
- Renner, O. (1925). Zum Nachweis negativer drucke im gefa "sswasser bewurzelter holzgewa" chse. *Flora*, *119*(1), 402–408.
- Sack, L., Cowan, P. D., & Holbrook, N. M. (2003). The major veins of mesomorphic leaves revisited: tests for conductive overload in *Acer saccharum* (Aceraceae) and *Quercus rubra* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, *90*(1), 32–39. doi: 10.3732/ajb.90.1.32
- Sack, L. & Frole, K. (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rainforest. *Ecology*, *87*(2), 483–491. doi: 10.1890/05-0710
- Sack, L. & Holbrook, N. M. (2006). Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology*, *57*(1), 361–381. doi: 10.1146/annurev.arplant.56.032604.144141
- Salazar, A. & Gamboa, A. (2013). Importancia de las pectinas en la dinámica de la pared celular durante el desarrollo vegetal. *REB. Revista de Educación Bioquímica*, *32*(2), 67–75.
- Salisbury, F. B., & Ross, C. W. (1992). *Plant physiology*. (4^a ed.). California, USA: Wadsworth
- Salleo, S., Hinckley, T. M., Kikuta, S. B., Lo Gullo, M. A., Weilgony, P., Yoon, T. M., & Richter, H. (1992). A method for inducing xylem emboli in situ: Experiments with a field-grown tree. *Plant, Cell and Environment*, *15*(4), 491–497. doi: 10.1111/j.1365-3040.1992.tb01001.x
- Sane, S. P. & Singh, A. K. (2011). Water movement in vascular plants: a primer. *Journal of the Indian Institute of Science*, *91*(3), 233–242.
- Schenk, H. J., Espino, S., Romo, D. M., Nima, N., Do, A. Y. T., Michaud, J. M., ... Jansen, S. (2017). Xylem surfactants introduce a new element to the cohesion-tension theory. *Plant Physiology*, *173*(2), 1177–1196. doi: 10.1104/pp.16.01039
- Schenk, H. J., Steppe, K., & Jansen, S. (2015). Nanobubbles: a new paradigm for air-seeding in xylem. *Trends in Plant Science*, *20*(4), 199–205. doi: 10.1016/j.tplants.2015.01.008
- Scholander P. F., Hammel H. T., Bradstreet E. D., A., & Hemmingen, E. A. (1965). Sap pressure in vascular plants negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Advancement of Science*, *148*(3668), 339–346. doi: 10.1126/science.148.3668.339
- Scoffoni, C., Rawls, M., McKown, A., Cochard, H., & Sack, L. (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, *156*(2), 832–843. doi: 10.1104/pp.111.173856
- Shane, M. W., McCully, M. E., & Canny, M. J. (2000). Architecture of branch-root junctions in maize: structure of the connecting xylem and the porosity of the pit membranes. *Annals of Botany*, *85*(5), 613–624 doi: 10.1006/anbo.2000.1113
- Slatyer, K. O. & Taylor, S. A. (1960). Terminology in plant and soil water relations. *Nature*, *187*, 922–924.
- Sperry, J. S. (1986). Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. *Plant Physiology*, *80*(1), 110–116. doi: 10.1104/pp.80.1.110
- Sperry, J. S., Donnelly, J. R., & Tyree, M. T. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, *11*(1), 35–40. doi: 10.1111/j.1365-3040.1988.tb01774.x
- Sperry, J. S. & Saliendra, N. Z. (1994). Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment*, *17*(11), 1233–1241. doi: 10.1111/j.1365-3040.1994.tb02021.x
- Sperry, J. S., Saliendra, N. Z., Pockman, W. T., Cochard, H., Cruiziat, P., Davis, S. D., ... Tyree, M. T. (1996). New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure



- chamber method. *Plant, Cell and Environment*, 19(4), 427–436. doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00334.x
- Stiller, V. & Sperry, J. S. (1999). Canny's compensating pressure theory fails a test. *American Journal of Botany*, 86(8), 1082–1086. doi: 10.2307/2656969
- Stiller, V. & Sperry, J. S. (2002). Cavitation fatigue and its reversal in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 53(371), 1155–1161. doi: 10.1093/jexbot/53.371.1155
- Streeter, L., Wylie, E., & Bedford, K. (2000). *Mecánica de fluidos* (9ª ed.). Santafé de Bogotá, Colombia: Mc. Graw Hill.
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2012). *Plant Physiology* (5ª ed.). Sunderland (Massachusetts), USA: Sinauer Associates.
- Trakal, L., Martínez-Fernández, D., Vitková, M., & Komárek, M. (2015). Phytoextraction of metals: modeling root metal uptake and associated processes. En A. A. Ansari, S. S. Gill, R. Gill, G. R. Lanza, & L. Newman (Eds.), *Phytoremediation* (pp.69-83) (1ª ed.). New York, USA: Springer. doi: 10.1007/978-3-319-10969-5
- Trifilò, P., Nardini, A., Raimondo, F., Lo Gullo, M. A., & Salleo, S. (2011). Ion mediated compensation for drought-induced loss of xylem hydraulic conductivity in field-growing plants of *Laurus nobilis* L. *Functional Plant Biology*, 38(7), 606–613. doi: 10.1071/FP10233
- Tyree, M. T. & Ewers, F. W. (1991). Tansley Review No. 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(34), 345–360. doi: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x
- Tyree, M. T., Nardini, A., & Salleo, S. (2000). Hydraulic architecture of whole plants and single leaves. In M. Labrecque (Ed.), *L'arbre 2000 the Tree* (pp. 215–221). Montreal, Canada: Isabelle Quentin Publisher.
- Tyree, M. T. & Sperry, J. S. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology*, 40(1), 19–38. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315
- Tyree, M. T. & Yianoulis, P. (1980). The site of water evaporation from sub-stomatal cavities, liquid path resistances and hydroactive stomatal closure. *Annals of Botany*, 46(2), 175–193. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085906
- Tyree, M. T., & Zimmermann, M. H. (2002). *Xylem structure and the ascent of sap*. (2ª ed.). Berlin, Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Van den Honert, T. H. (1948). Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3, 146–153. doi: 10.1039/DF9480300146
- Van Doorn, W. G., Hiemstra, T., & Fanurakis, D. (2011). Hydrogel regulation of xylem water flow: an alternative hypothesis. *Plant Physiology*, 157(4), 1642–1649. doi: 10.1104/pp.111.185314
- Wheeler, J. K., Huggett, B. A., Tofte, A. N., Rockwell, F. E., & Holbrook, N. M. (2013). Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell and Environment*, 36(11), 1938–1949. doi: 10.1111/pce.12139
- Willats, W. G., McCartney, L., Mackie, W., & Knox, J. P. (2001). Pectin: cell biology and prospects for functional analysis. *Plant Molecular Biology*, 47(1-2), 9–27. doi: 10.1023/A:1010662911148
- Zimmermann, M. H. (1983). *Xylem structure and the ascent of sap*. (1ª ed.). Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Zimmermann, U., Schneider, H., Wegner, L. H., & Haase, A. (2004). Water ascent in tall trees: does evolution of land plants rely on a highly metastable state? *New Phytologist*, 162(3), 575–615. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01083.x
- Zwieniecki, M. A., Melcher, P. J., & Holbrook, N. M. (2001). Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants. *Science*, 291(5506), 1059–1062. doi: 10.1126/science.1057175

Manuscrito recibido el 1 de agosto de 2018

Aceptado el 21 de marzo de 2019

Publicado el 13 de diciembre de 2019

Este documento se debe citar como:

Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., & López-Portillo, J. (2019). La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión. *Madera y Bosques*, 25(3), e2531828. doi: 10.21829/myb.9019.2531828



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional.

CAPÍTULO II

**Anatomía comparativa de los órganos vegetativos de *Canna indica* (Cannaceae),
Cyperus papyrus (Cyperaceae) y *Phragmites communis* (Poaceae)**

Anatomía comparativa de los órganos vegetativos de *Canna indica* (Cannaceae), *Cyperus papyrus* (Cyperaceae) y *Phragmites communis* (Poaceae)

Gilberto Alemán-Sancheschúlz^{a,b}, Eloy Solano^{a,*}, Teresa Terrazas^c y Jorge López-Portillo^d

^aUnidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Ciudad de México, México

^bPosgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

^cInstituto de Biología, Departamento de Botánica, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

^dInstituto de Ecología, A.C., Red de Ecología Funcional, Veracruz, México

Autor para la correspondencia email solacael@yahoo.com.mx (E. Solano)

Resumen

Se describen las características anatómicas de las raíces, tallos y hojas de *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis*, plantas cultivadas simulando las condiciones de un humedal artificial de flujo subsuperficial, utilizadas para depurar aguas residuales. La anatomía de las especies estudiadas es similar a la de otras monocotiledóneas que no están creciendo en humedales artificiales, sin embargo hay características anatómicas que distinguen a estas plantas acuáticas emergentes. En general, sus raíces presentan abundante aerénquima, el córtex de los rizomas exhibe haces vasculares y una capa endodermoide, los tallos aéreos y las hojas presentan aerénquima y tejido fotosintético. Se registraron haces vasculares anfibasales en el rizoma de *C. indica* y *C. papyrus*. *P. communis* presenta una banda de fibras corticales en la raíz, el rizoma y tallo aéreo. Las observaciones realizadas en esta investigación corresponden en general con lo que han descrito otros autores, sin embargo, la información disponible es escasa, incompleta, o se encuentra dispersa en múltiples publicaciones.

Introducción

Los estudios anatómicos de las monocotiledóneas iniciaron a finales del siglo XIX, por ejemplo, Guntz (1886, citado por Grob, 1986) estudió 130 especies de gramíneas para identificar la relación entre la anatomía de las hojas y el área climática en el que se desarrollan dichas especies, especificó cuatro grupos climáticos en función de las características anatómicas de las hojas: bambusal, sabana, pradera y estepa. Grob (1986) describió la epidermis foliar de algunas especies de gramíneas, donde distinguió células silíceas y de corcho cortas. Del mismo modo se ha descrito la anatomía general de Cannaceae, como el tallo aéreo y la hoja de *Canna indica* (Falkenberg, 1876; Guillaud, 1878; Lippitsch, 1889), *C. sanguinea*, *C. zebrina* (Leblois, 1887) y *C. iridiflora* (Lippitsch, 1889).

También en Cannaceae y *Canna* se han descrito características anatómicas particulares de la hoja, como el clorénquima en empalizada de la superficie adaxial y esponjoso en la abaxial, los haces vasculares presentan una vaina sencilla de células parenquimáticas, los de primer orden generalmente tienen un sólo elemento metaxilemático y se encuentran unidos a las dos superficies por cordones de fibras, por encima de ellos regularmente se observa una fila de células silíceas; la nervadura central tiene lagunas de aerénquima que rodean espacios intercelulares pequeños y células estrelladas algiformes (Solereider y Meyer, 1930; Tomlinson, 1961, 1969). En el tallo aéreo hay una banda de clorénquima cortical, debajo de la cual se observan paquetes de fibras que alternan con haces vasculares colaterales; los haces de mayor tamaño están dispersos, contienen uno o dos elementos de metaxilema, solamente los más grandes contienen protoxilema, además, el tallo aéreo y el rizoma tienen canales de mucílago (Tomlinson, 1961; Kanwal *et al.*, 2018).

Sultana *et al.* (2019) investigaron la morfología y la variación anatómica de las raíces, tallos y hojas de *Canna indica*, analizaron la importancia taxonómica de estas características para diferenciar seis morfotipos de esta especie y registraron poca variabilidad en la estructura anatómica de los órganos estudiados. Estos autores señalaron que los morfotipos con flores anaranjadas y rojas pequeñas, se distinguen de las demás por características del esclerénquima y el floema; sin embargo, concluyeron que estas variaciones no son suficientes para establecer diferencias entre los seis morfotipos, por tanto, no es posible delimitarlas como variedades taxonómicas.

Plowman (1906) estudió la anatomía comparativa de Cyperaceae en algunas especies de *Carex*, *Cyperus*, *Eleocharis*, *Eriophorum*, *Scirpus* y *Scleria*, registró haces vasculares anfibasales en los rizomas y en los entrenudos de los tallos aéreos; sugirió que estos haces se originan por la introducción de trazas

foliares en los nudos, que son independientes de la ramificación del tallo. Por tanto consideró a las hojas como el factor dominante en el desarrollo de las características de la estela en Cyperaceae, además, observó patrones anatómicos en el cilindro central del rizoma, y sugirió dividir esta familia en dos grupos “Amphivasae” y “Centrivasae”.

Metcalf (1969) estudió 90 géneros de Cyperaceae, señaló que existen características anatómicas específicas y aquellas con mayor valor taxonómico se encuentran en las hojas, mientras que los caracteres anatómicos del rizoma y la raíz tienen poca utilidad. En seguida estudió la anatomía de los órganos vegetativos de más de 280 especies, pertenecientes a 90 géneros de Cyperaceae; entre sus observaciones registró que, *Cyperus papyrus* presenta caracteres anatómicos distintivos, particularmente en sus hojas, como la presencia de cinco a diez, o más cristales cónicos en las células de la epidermis adaxial y la abaxial, una doble vaina en el haz vascular central, haces vasculares acompañados por cordones de esclerenquima adaxiales, triangulares y abaxiales pulviniformes, sin embargo, también indicó que los haces vasculares de la periferia del culmo son más pequeños que el resto y solamente *C. papyrus* y *C. mwinilungensis* presentan cristales en este órgano.

También se han observado en Cyperaceae varios tipos de placas de perforación en el metaxilema, éstas varían entre órganos, géneros y especies, por ejemplo, en *Cyperus difformis* y *C. tetraphyllus* son simples, mientras que, en *C. filiculmis* son escalariformes; en el rizoma de *Lagenocarpus martii* son reticuladas y en la base del tallo aéreo de *Chorizandra sphaerocephala*, tienen porciones escalariformes y reticuladas en la misma placa (Metcalf, 1971; Cheadle y Kosakai, 1972). Alonso y Moraes-Dallaqua (2004) analizaron la morfología y la anatomía del rizoma y el culmo de *Canna edulis*, sus resultados coinciden con los de Tomlinson (1961), pero señalaron una endodermis y no una capa endodermoide, pues observaron bandas de Caspary.

En el culmo de *Cyperus papyrus* los canales de aerénquima son continuos y se cierran en la región de transición con el rizoma (Li y Jones, 1995). Heinzen *et al.* (2010) describieron la anatomía del rizoma de *C. corymbosus* var. *subnudosus*, registraron un córtex con idioblastos, haces vasculares colaterales y un anillo de esclerenquima adyacente a la capa endodermoide que delimita el cilindro central, conformado por una atactostela con haces vasculares anfigvasales rodeados por fibras. También se ha registrado que algunas especies de Cyperaceae, particularmente de *Cyperus*, presentan anatomía Kranz, esto implica la disposición radial de células del mesofilo alrededor de los haces vasculares y la presencia de una vaina de clorénquima conocida como Kranz; también se ha determinado que las especies de este género pertenecen

a un tipo particular de Kranz, denominado clorociperoide, con dos o tres vainas en los haces vasculares y elementos metaxilemáticos que frecuentemente la interrumpen (Martins y Alves, 2009).

Metcalf (1960) describió la anatomía de Gramineae, donde estudió principalmente los caracteres vegetativos foliares en 206 géneros y 413 especies, identificó los mismos tipos de células en la epidermis de las hojas que registró Grob (1986), y observó células buliformes, mesofilo esponjoso constituido principalmente de clorénquima, el empalizada está poco diferenciado en la región adaxial, y en los bambúes se presentan células fusoides en esta región de la hoja; los haces vasculares presentan vaina sencilla o doble, las primeras son características de plantas panicoides y las segundas de festucoides; el esclerénquima se dispone longitudinalmente por debajo de la epidermis o forma cordones de fibras que acompañan a los haces vasculares.

Los órganos de *Phragmites communis* (= *P. australis*) presentan algunos caracteres anatómicos específicos. Las hojas tienen superficies acanaladas, con hileras de cristales en forma de silla de montar, ocasionalmente oblongos, alineados con las nervaduras; láminas anfiestomáticas, células subsidiarias con forma de domo; epidermis con células cortas dispuestas en pares sobre las nervaduras y células largas entre las mismas. El mesofilo es principalmente esponjoso, los haces vasculares son colaterales, con vaina doble y extensiones hacia uno o ambos lados de la hoja (Metcalf, 1960; Antonielli *et al.*, 2002).

Algunas monocotiledóneas graminoides que crecen en suelos anegados, entre ellas *Cladium mariscus*, *Typha angustifolia* y *Phragmites communis*, presentan dos tipos de raíces, unas especializadas en el anclaje y otras que movilizan los nutrientes, además de aerénquima bien desarrollado en el córtex, que les permite establecerse en medios anóxicos, también desarrollan una barrera de fibras corticales que evita la pérdida radial de oxígeno (Koncalová, 1990).

Al-Hadeethi *et al.* (2016) compararon la anatomía de las raíces, tallos y hojas, en *Phragmites communis* y *Typha dominguensis*. También se ha estudiado la relación entre distintas variables morfológicas y anatómicas, como las dimensiones del tallo, almacenamiento de almidón, presencia de obstrucciones en los vasos y lignificación anormal, con la muerte regresiva de *P. communis*, se ha registrado una correlación negativa entre este fenómeno y el contenido de almidón en raíces y rizomas, sin alterar la anatomía, ni provocar lignificación anormal o bloqueos en las células conductoras del xilema (Reale *et al.*, 2012). Los estudios sobre la anatomía de *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis* son incompletos y poco detallados, por tanto, en esta investigación se describe la anatomía de

la raíz, el rizoma, tallo aéreo y la hoja de *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis*, plantas cultivadas simulando las condiciones de un humedal artificial de flujo subsuperficial.

Material y métodos

Se colectaron individuos completos y adultos de *Canna indica* L. (Cannaceae), *Cyperus papyrus* L. (Cyperaceae) y *Phragmites communis* Trin. (Poaceae), plantas cultivadas en invernadero simulando las condiciones de un humedal artificial de flujo subsuperficial, donde el sustrato se mantuvo a capacidad de campo con agua corriente, conformado por tezontle y suelo proveniente del horizonte A de un andosol húmico. De los ejemplares colectados fueron separadas las raíces, los rizomas, tallos aéreos, las vainas y láminas de las hojas, excepto en *C. papyrus* que tiene hojas sésiles. Las muestras se fijaron en una solución de formol, ácido acético glacial, etanol (96%) y agua destilada (10:5:50:35), posteriormente se lavaron con agua corriente para eliminar el exceso del fijador y se almacenaron en una solución de glicerina, etanol (96%) y agua (1:1:1). De cada muestra se realizaron secciones transversales y longitudinales de aproximadamente cinco milímetros de grosor o de longitud en el caso de las hojas; estos segmentos se infiltraron e incluyeron en Paraplast (McCormick, St. Louis, MO, EUA). Se realizaron secciones transversales y longitudinales de cinco a 14 μm de grosor utilizando un micrótopo rotatorio (Leica, RM2125RT, Wetzlar, Alemania). Las secciones se tiñeron con safranina y verde rápido, se montaron en resina sintética (Johansen, 1940; Patiño, 1986), se describieron las células y tejidos, y se obtuvieron imágenes de los mismos con un microscopio óptico marca Nikon, modelo Eclipse E200 (Eclipse E200, Nikon Corporation, Tokio, Japón). Con el programa ImageJ versión 1.50i (Rasband, 2016) se registraron caracteres cuantitativos para complementar las descripciones anatómicas y evaluar atributos de los elementos traqueales como grosor de sus paredes, longitud, diámetro y número de células por mm^2 ; se consideraron 25 campos por tipo de célula o tejido (Gutiérrez et al. 2009).

Resultados

Canna indica

Raíz

La rizodermis está conformada por una capa de células cuadradas a ligeramente alargadas radialmente, tienen una altura de $24.55 \mu\text{m}$ (± 5.28) (Fig. 1A). La exodermis está compuesta por dos a tres capas de células hexagonales, con paredes engrosadas, que pueden contener granos de almidón, cristales prismáticos y rafidios; mide $108.45 \mu\text{m}$ (± 34.26) de grosor (Fig. 1B). Las otras células del córtex son isodiamétricas, dispuestas en filas radiales, con espacios intercelulares romboidales y granos de almidón; también se observan algunas zonas con aerénquima lisígeno radial (Fig. 1C). La endodermis es uniestratificada, constituida por células alargadas tangencialmente, con paredes delgadas, tienen $14.79 \mu\text{m}$ (± 2.13) de alto, en ellas no se distingue la banda de Caspary (Fig. 1D). El periciclo también es uniestratificado, está compuesto por una capa de células con paredes delgadas, cuadradas a hexagonales, sus células miden $11.68 \mu\text{m}$ (± 2.15) de alto. En el cilindro central el tejido fundamental tiene paredes engrosadas, el xilema es poliarco y se dispone en dos círculos discontinuos concéntricos alrededor de la región central, el externo es protoxilema y el interno metaxilema. Los elementos del protoxilema son poligonales, generalmente agregados, se organizan en hileras radiales de hasta tres células y miden $23.12 \mu\text{m}$ (± 6.30) de diámetro, con punteaduras intervasculares ovadas y engrosamientos helicoidales; los vasos del metaxilema son semicirculares, generalmente solitarios, de $72.19 \mu\text{m}$ (± 15.88) de diámetro, sus punteaduras y engrosamientos son similares a los del protoxilema; las placas de perforación son simples y escalariformes con pocas barras. Los elementos de tubo criboso son semicirculares a poligonales, pequeños, con una célula acompañante cuadrada a rectangular, el floema se alterna con el protoxilema, hacia el interior del floema se encuentran canales de mucílago (Fig. 1D).

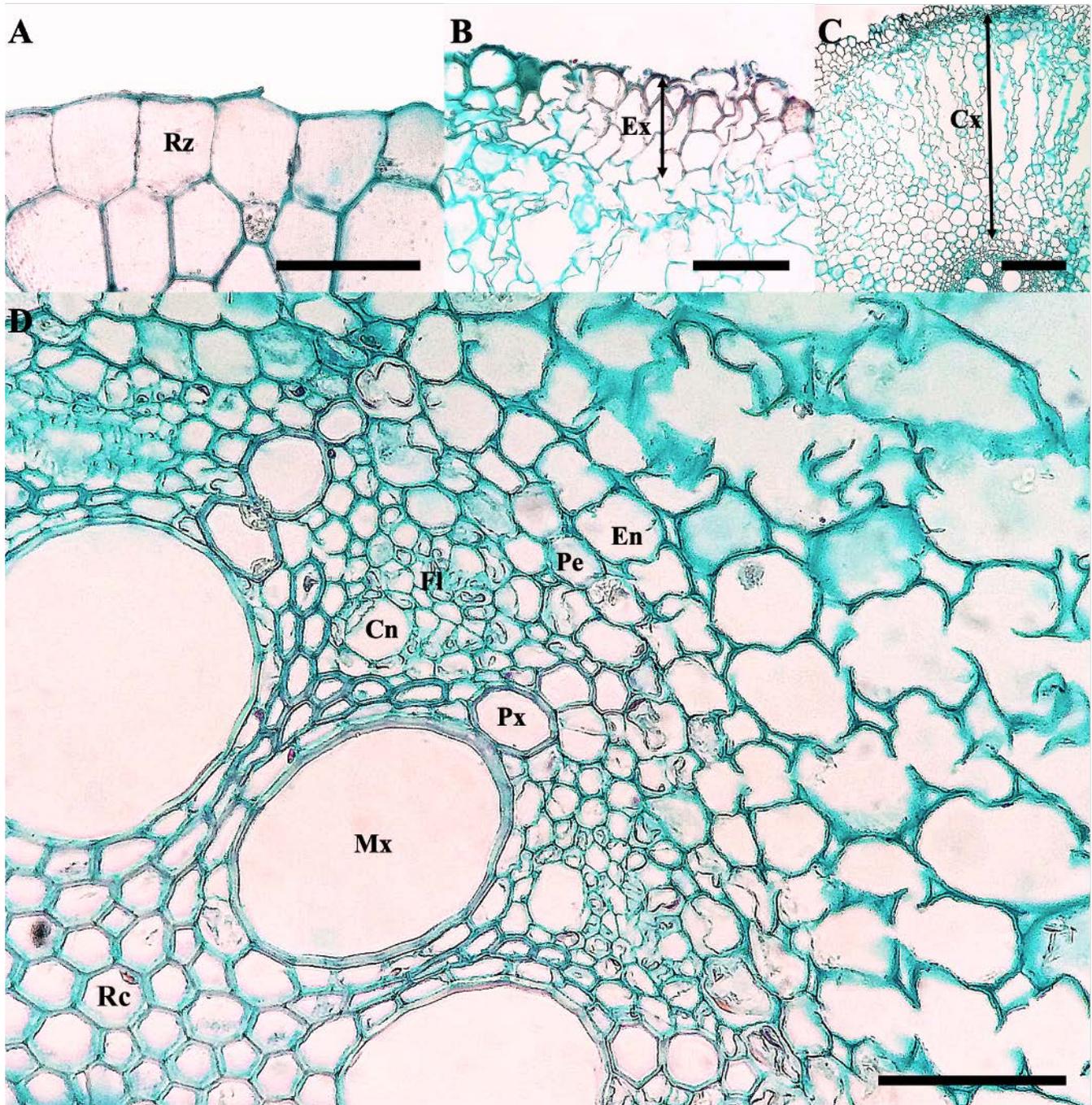


Figura 1. *Canna indica*. Raíz. Sección transversal: (A) Rizodermis (50 μm), (B) exodermis (100 μm), (C) córtex con aerénquima, endodermis (500 μm) y (D) endodermis y cilindro central (50 μm). Cn=canal de mucílago, Cx=córtex, En=endodermis, Ex=exodermis, Fl=floema, Mx=metaxilema, Pe=periciclo, Px=protoxilema, Rc=región central, Rz=rizodermis.

Rizoma

La cutícula es lisa, con un grosor de $0.69 \mu\text{m}$ (± 0.11). La epidermis está compuesta por una capa de células cuadradas o alargadas tangencialmente, con una altura de $6.82 \mu\text{m}$ (± 0.98) (Fig. 2A). La hipodermis consta de dos a seis capas de células parenquimáticas que pueden presentar contenidos rojizos, tiene $205.32 \mu\text{m}$ (± 21.78) de grosor, está interrumpida por paquetes de cuatro a seis capas de fibras (Fig. 2B). En la porción media del córtex se observan algunos haces vasculares pequeños, anfibasales, rodeados por una vaina de fibras, el parénquima tiene paredes delgadas, presentan gran cantidad de idioblastos que contienen sustancias azul-grisáceas a rojizas, se observan zonas con colénquima lagunar asociadas con haces vasculares, donde los elementos conductores del xilema y floema pueden estar obstruidos por contenidos rojizos (Fig. 2C). Los elementos traqueales del xilema cortical parecen ser exclusivamente protoxilemáticos, presentan engrosamientos helicoidales, tienen un diámetro de $8.30 \mu\text{m}$ (± 2.30), el floema está compuesto por elementos de tubo criboso pequeños, semicirculares, con una célula acompañante triangular a cuadrada (Fig. 2C). El límite del córtex es una capa esclerenquimática endodermoide, con un grosor de $65.13 \mu\text{m}$ (± 5.91). La atactostela tiene haces vasculares anfibasales rodeados por una vaina de esclerénquima, más grandes y numerosos que los del córtex, presentan principalmente metaxilema (Fig. 2D). Cuando está presente, el protoxilema exhibe placas de perforación simple y engrosamientos helicoidales. Estos haces tienen de tres a siete vasos de metaxilema, semicirculares, con placas de perforación simple, diámetro de $36.65 \mu\text{m}$ (± 10.78), punteaduras intervasculares alternas y engrosamientos helicoidales (Fig. 2D, E); los elementos de tubo criboso son semicirculares, con una célula acompañante poligonal (Fig. 2D).

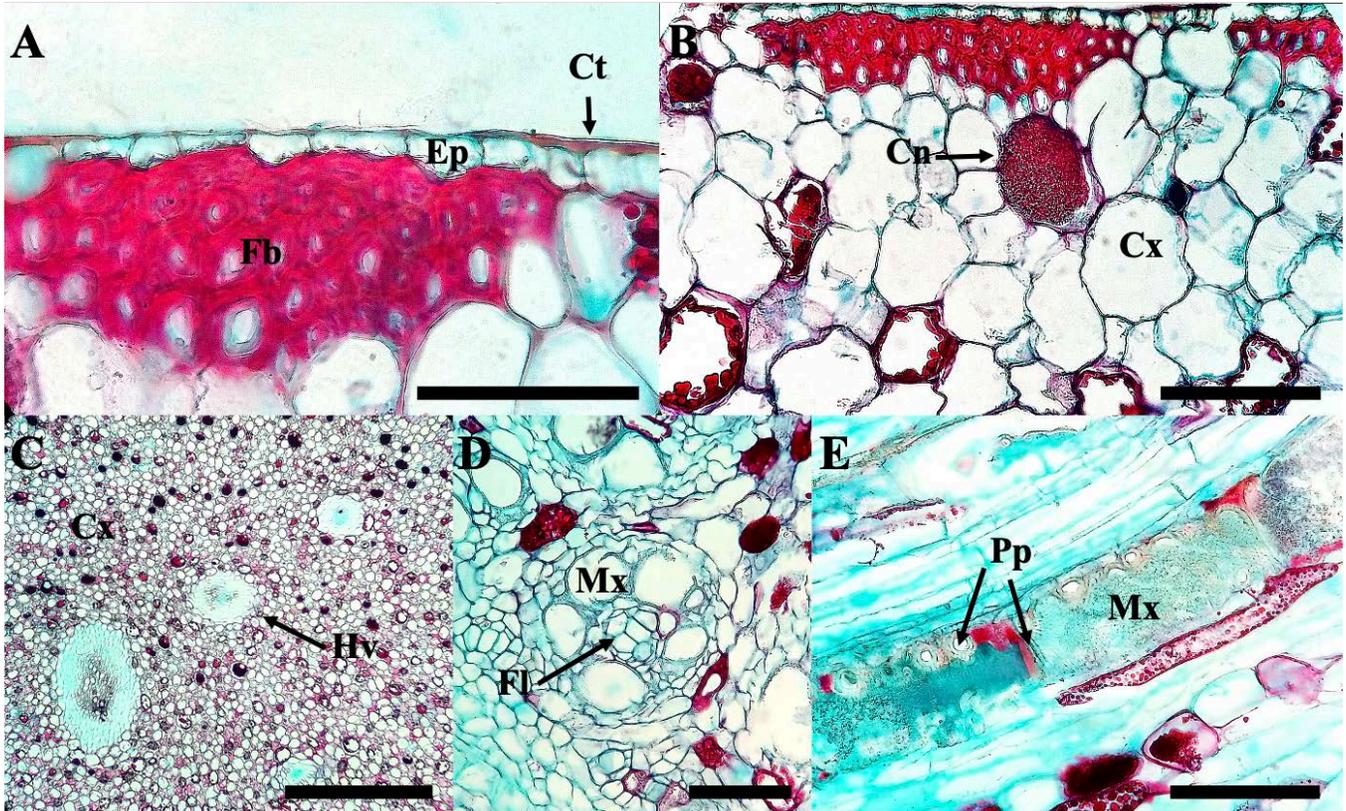


Figura 2. *Canna indica*. Rizoma. (A-D) Sección transversal, (E) longitudinal: (A) Cutícula, epidermis y paquete de fibras (50 μm), (B-C) córtex, canal de mucílago y haces vasculares (100 y 500 μm), (D-E) cilindro central, haces vasculares, metaxilema, floema y placas de perforación (150 y 200 μm). Cn=canal de mucílago, Ct=cutícula, Cx=córtex, Ep=epidermis, Fb=fibras, Fl=floema, Hv=haz vascular, Mx=metaxilema, Pp=placas de perforación, Px=protoxilema.

Tallo aéreo

La cutícula es lisa, mide $1.06 \mu\text{m}$ (± 0.17) de grosor. La epidermis es uniestratificada, está conformada por células con pared delgada, cuadradas a ligeramente alargadas tangencialmente, miden $6.84 \mu\text{m}$ (± 0.86) de alto. La hipodermis está compuesta por dos a cuatro capas de células alargadas radialmente a hexagonales, con paredes engrosadas, tiene un grosor de $24.49 \mu\text{m}$ (± 4.44) (Fig. 3A, B). El córtex está conformado por siete a diez estratos de células parenquimáticas que pueden presentar contenidos azul-grisáceos, rojizos y granos de almidón (Fig. 3B). La atactostela contiene abundante aerénquima expansígeno, donde se reconocen haces vasculares colaterales de distintos tamaños, rodeados por una vaina doble, la capa externa es parénquima y la interna esclerénquima (Fig. 3C). El protoxilema tiene de uno a cuatro elementos traqueales poligonales, generalmente agregados, con $12.66 \mu\text{m}$ (± 6.17) de diámetro; el metaxilema está conformado generalmente por dos vasos solitarios, semicirculares, con un diámetro de $24.41 \mu\text{m}$ (± 11.82) (Fig. 3D); el proto y metaxilema presentan placas de perforación, engrosamientos y punteaduras intervasculares, similares a los del rizoma. Los elementos de tubo criboso son semicirculares a hexagonales, con una a tres células acompañantes, triangulares a semicirculares (Fig. 3D).

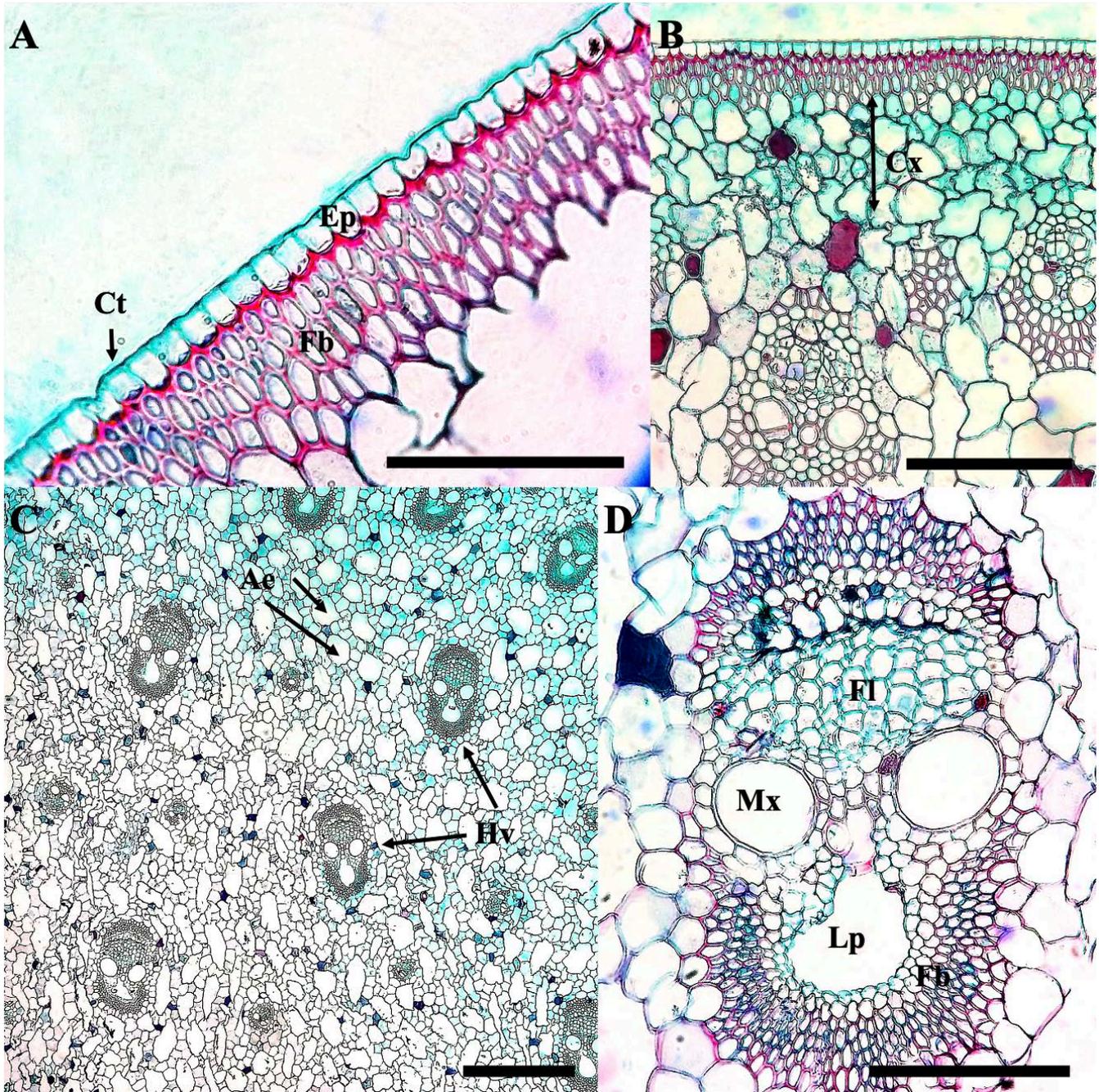


Figura 3. *Canna indica*. Tallo aéreo. Sección transversal: (A) Cutícula, epidermis y fibras (100 μ m), (B) córtex (200 μ m), (C-D) atactostela, aerénquima, haces vasculares (1000 y 20 μ m). Ae=aerénquima, Ct=cutícula, Cx=córtex, Ep=epidermis, Fb=fibras, Fl=floema, Hv=haces vasculares, Lp=laguna protoxilemática, Mx=metaxilema.

Vaina foliar

La cutícula es lisa en ambas superficies, tiene un grosor de $0.65 \mu\text{m}$ (± 0.14) en la cara adaxial y $0.51 \mu\text{m}$ (± 0.09) en la abaxial. La vaina es hipoestomática. Las dos epidermis están conformadas por una sola capa de células cuadradas o alargadas tangencialmente, tienen una altura de $9.96 \mu\text{m}$ (± 2.01) en la cara adaxial y $10.87 \mu\text{m}$ (± 2.41) en la abaxial. La hipodermis está compuesta por dos a tres estratos de células parenquimáticas, mide $58.19 \mu\text{m}$ (± 10.84) de grosor (Fig. 4A). El mesofilo de ambas caras de la vaina tiene clorénquima esponjoso, está constituido por dos a tres estratos de células. Adyacente al clorénquima y a lo largo de la cara abaxial, se encuentran paquetes de fibras hexagonales, algunas de ellas contienen drusas (Fig. 4A, B). En el resto del mesofilo también se observa parénquima de reserva con granos de almidón, además el parénquima forma costillas con uno o dos haces vasculares, intercaladas con lagunas de aerénquima que contienen cámaras pequeñas delimitadas por astroesclereidas (Fig. 4C). Los haces vasculares son colaterales, libres, con una vaina de fibras, más abundantes hacia los polos del xilema y floema (Fig. 4D). El protoxilema presenta uno a cinco elementos celulares poligonales, tienen $14.08 \mu\text{m}$ (± 4.79) de diámetro; el metaxilema generalmente consta de uno a tres vasos, semicirculares, con diámetro de $65.99 \mu\text{m}$ (± 21.28) (Fig. 4D); en el proto y metaxilema, las punteaduras intervasculares, los engrosamientos de las paredes secundarias y las placas de perforación son similares a los del rizoma. Los elementos de tubo criboso son pequeños, poligonales, con una o dos células acompañantes, triangulares a rectangulares (Fig. 4D).

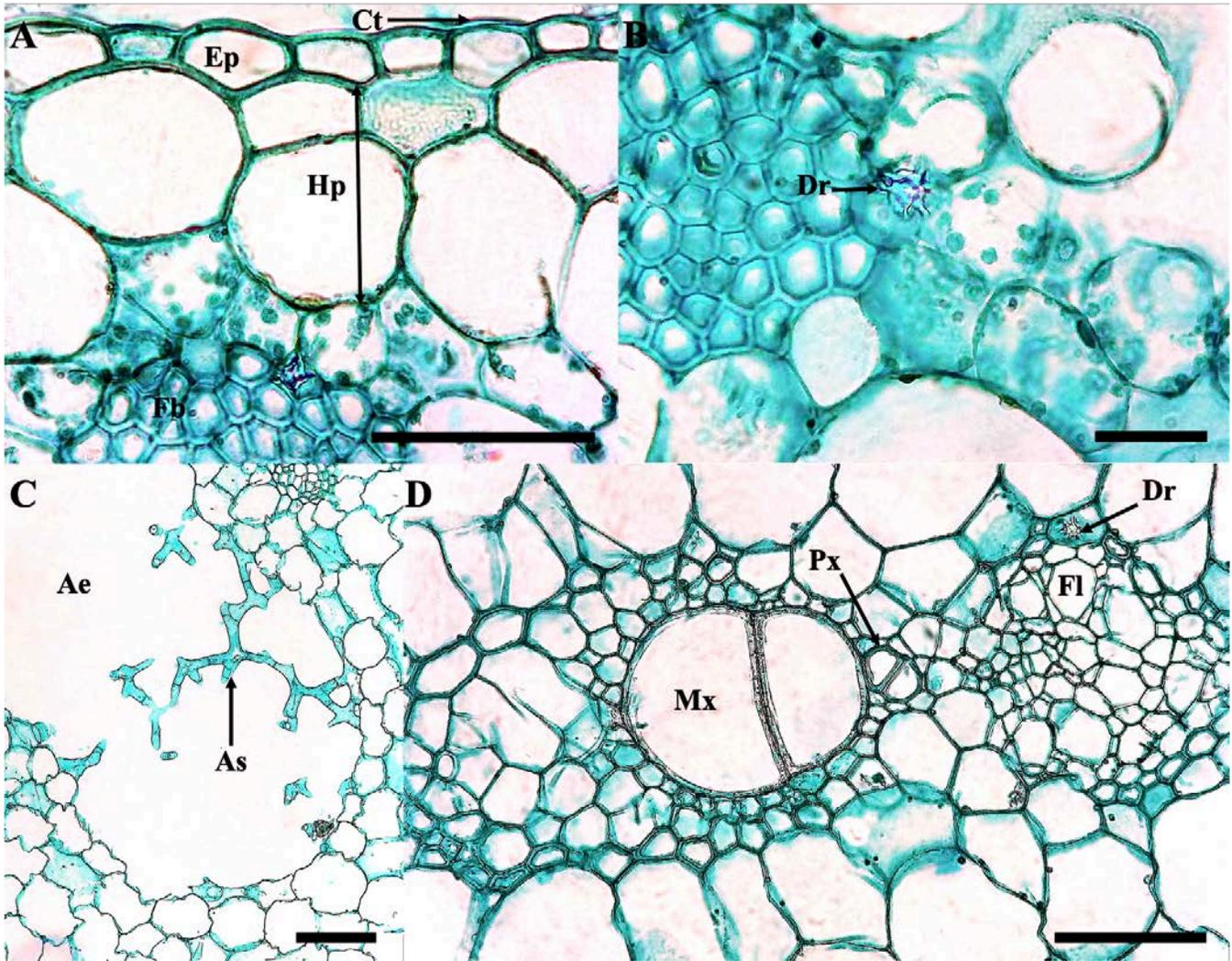


Figura 4. *Canna indica*. Vaina foliar. Sección transversal: (A) Cutícula, epidermis e hipodermis (100 μm), (B) fibras y drusa (50 μm), (C) aerénquima, astroesclereidas (100 μm), (D) haz vascular (100 μm). Ae=aerénquima, Ct=cutícula, Dr=drusa, As=astroesclereida, Ep=epidermis, Fb=fibras, Fl=floema, Hp=hipodermis, Mx=metaxilema, Px=protoxilema.

Lámina

La cutícula es lisa en ambas superficies, mide $0.65 \mu\text{m}$ (± 0.14) de grosor en la cara adaxial y $0.74 \mu\text{m}$ (± 0.10) en la abaxial. La lámina es anfiestomática, con estomas tetracíticos (Fig. 5A). La epidermis adaxial está conformada por una capa de células alargadas tangencialmente, miden $15.96 \mu\text{m}$ (± 3.08) de alto (Fig. 5B). Las células de ambas epidermis son similares, aunque abaxialmente tienen menor altura ($10.19 \pm 2.13 \mu\text{m}$). La hipodermis es uniestratificada en ambas superficies, sus células miden $43.59 \mu\text{m}$ (± 9.22) en la cara adaxial y $24.28 \mu\text{m}$ (± 7.87) en la abaxial (Fig. 5B). En algunas células hipodérmicas hay contenidos de color verde y drusas. En el mesofilo se encuentran una o dos capas de parénquima en empalizada, también se observan cámaras subestomáticas y dos a cinco capas de parénquima esponjoso (Fig. 5C). Los haces vasculares son colaterales, libres, semi trabados o trabados por extensiones de esclerénquima (Fig. 5A, D), están rodeados por una vaina de parénquima y paquetes de fibras poligonales en sus extremos. En el protoxilema se observan dos a cinco elementos conductores, pequeños, poligonales, generalmente agregados, miden $6.34 \mu\text{m}$ (± 2.29) de diámetro, tienen engrosamientos helicoidales y placas de perforación escalariformes con pocas barras; el metaxilema presenta generalmente un elemento semicircular, con diámetro de $20.78 \mu\text{m}$ (± 4.51), punteaduras intervasculares alternas, engrosamientos helicoidales y placas de perforación simple (Fig. 5D, E). Los elementos de tubo criboso son pequeños, poligonales, con una célula acompañante, triangular a rectangular (Fig. 5D).

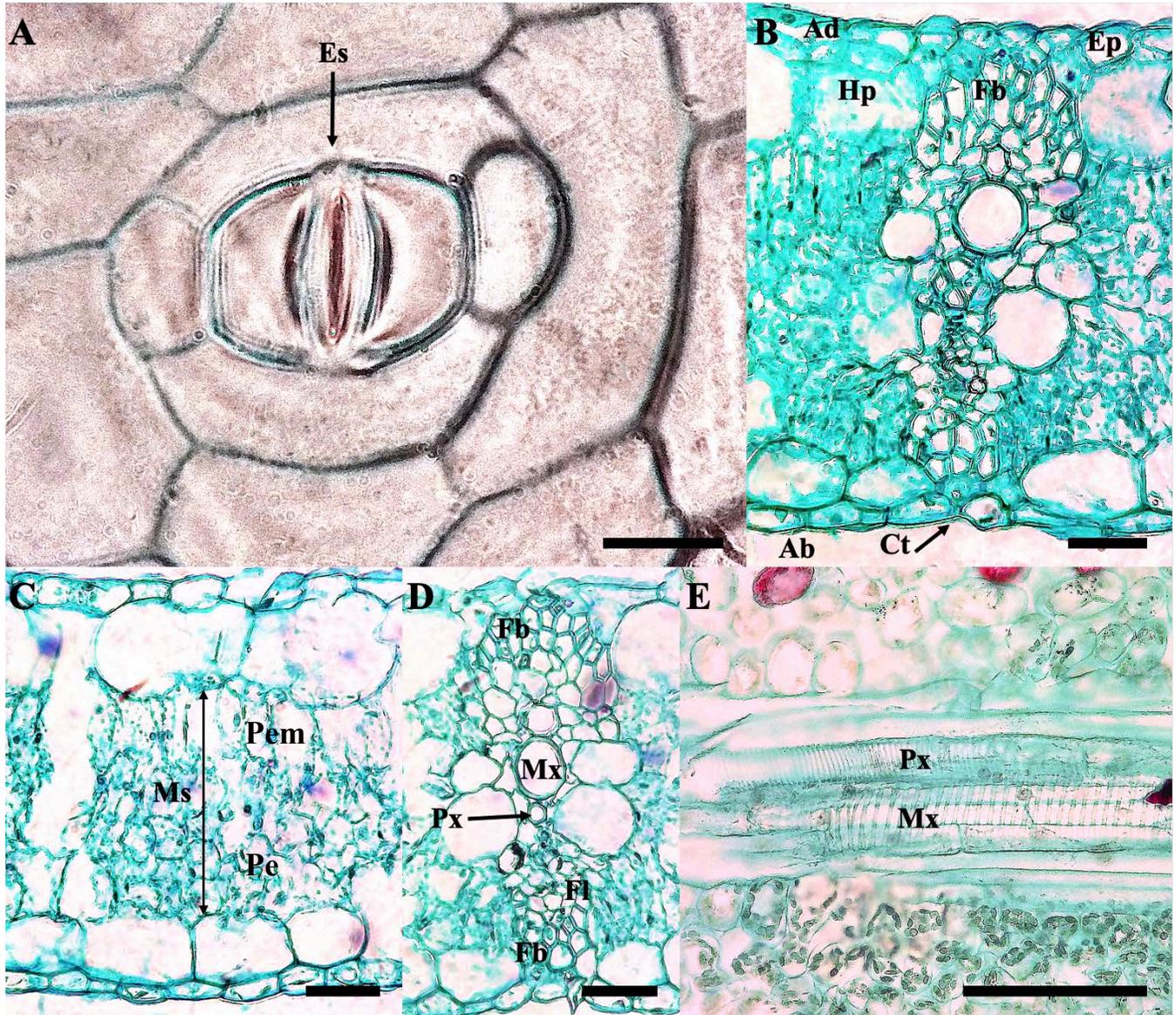


Figura 5. *Canna indica*. Lámina. (A) Impresión, estoma (20 μm), (B, C, D) Sección transversal, (E) paradermal: (B) Epidermis, hipodermis, haz vascular (100 μm), (C) mesofilo (100 μm), (D-E) haz vascular, proto y metaxilema (100 y 200 μm). Ab=abaxial, Ad=adaxial, Ct=cutícula, Ep=epidermis, Es=estoma tetracítico, Fb=fibras, Fl=floema, Hp=hipodermis, Ms=mesofilo, Mx=metaxilema, Pe=parénquima esponjoso, Pem=parénquima empalizada, Px=protoxilema.

Cyperus papyrus

Raíz

La rizodermis está conformada por una capa de células semicirculares a rectangulares, con paredes delgadas, contenidos grisáceos presentes o ausentes, de $12.26 \mu\text{m}$ (± 0.52) de alto (Fig. 6A). La exodermis está compuesta por cuatro a nueve capas de células hexagonales, con paredes ligeramente engrosadas, algunas presentan contenidos rojizos y granos de almidón, con $139.71 \mu\text{m}$ (± 23.44) de grosor (Fig. 6B). El resto de las células del córtex están dispuestas en filas radiales continuas desde la endodermis, las células más internas de cada fila tienen las paredes lignificadas, también pueden presentar contenidos azul-grisáceos a rojizos y granos de almidón; además, se observa aerénquima lisígeno tangencial (Fig. 6C). La endodermis es uniestratificada, está conformada por células cuadradas, con paredes ligeramente engrosadas, tienen una altura de $13.95 \mu\text{m}$ (± 2.08), no se distingue la banda de Caspary. El periciclo es uniestratificado, con células de paredes delgadas, cuadradas a ligeramente alargadas radialmente, tienen $13.41 \mu\text{m}$ (± 2.26) de alto (Fig. 6C). El xilema es poliarco, está dispuesto en tres círculos discontinuos concéntricos alrededor de la región central, el externo de protoxilema y los dos internos de metaxilema (Fig. 6D); el protoxilema tiene $11.75 \mu\text{m}$ (± 2.15) de diámetro, placas de perforación escalariformes y engrosamientos helicoidales; el metaxilema presenta vasos semicirculares a poligonales, solitarios o agregados, con placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas y engrosamientos helicoidales (Fig. 6E), los vasos del círculo externo e interno tienen $43.79 \mu\text{m}$ (± 13.12) y $91.82 \mu\text{m}$ (± 12.44) de diámetro, respectivamente; los elementos de tubo criboso son hexagonales, con una a dos células acompañantes poligonales. El floema se alterna con el protoxilema (Fig. 6D).

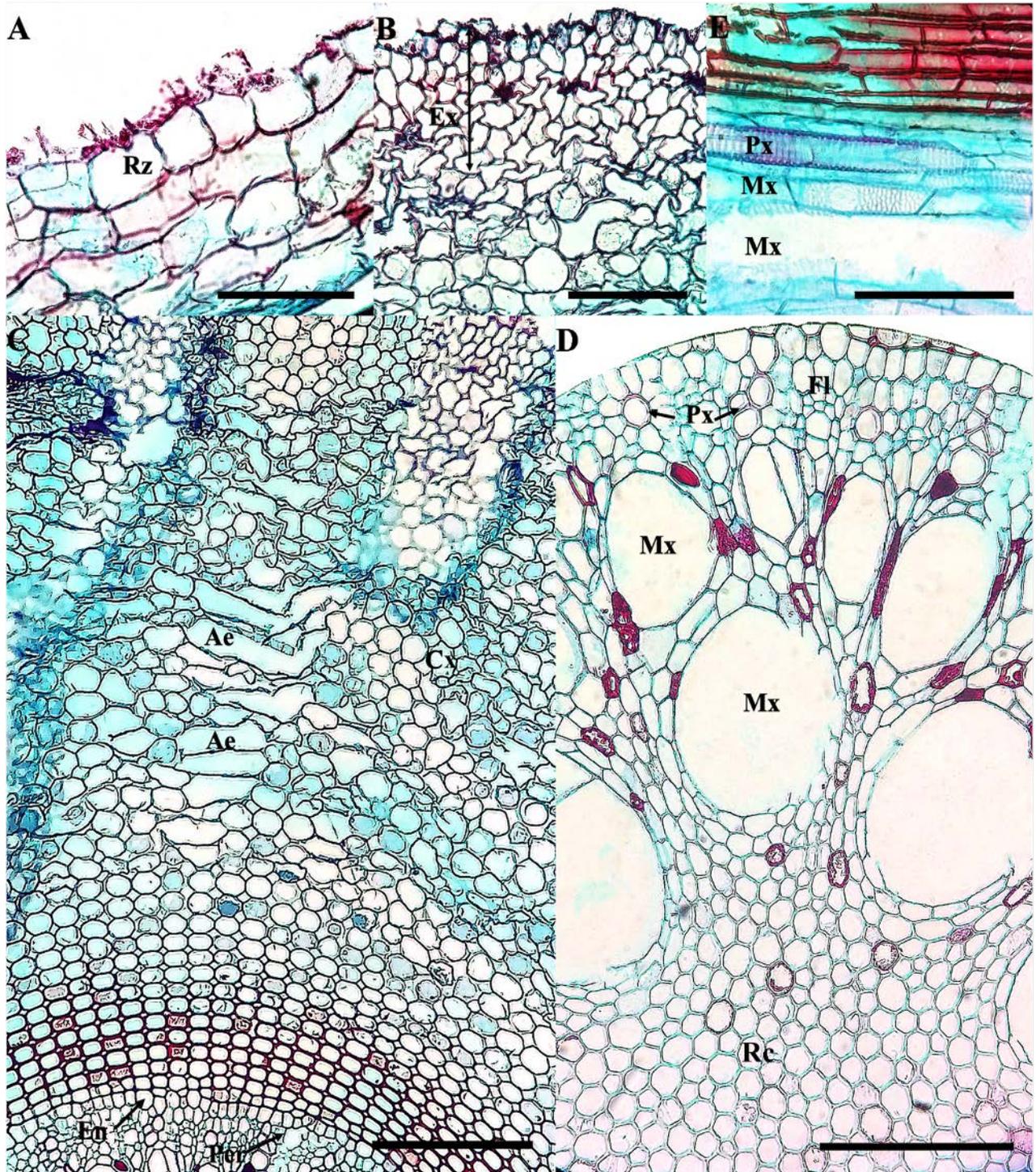


Figura 6. *Cyperus papyrus*. Raíz. (A-D) Sección transversal, (E) longitudinal: (A) Rizodermis (200 µm), (B) exodermis (100 µm), (C) córtex, aerénquima, endodermis y periciclo (500 µm), (D) cilindro central (100 µm), (E) proto y metaxilema (100 µm). Cx=córtex, En=endodermis, Ex=exodermis, Fl=floema, Mx=metaxilema, Per=periciclo, Px=protoxilema, Rc=región central, Rz=rizodermis.

Rizoma

La cutícula es lisa, tiene un grosor de $0.83 \mu\text{m}$ (± 0.31). La epidermis es uniestratificada, está conformada por células semicirculares a cuadradas, con paredes engrosadas, de $7.22 \mu\text{m}$ (± 2.51) de alto. La hipodermis está integrada por uno a cuatro estratos de células con paredes delgadas, pueden presentar contenidos rojizos, grisáceos y granos de almidón, con $21.31 \mu\text{m}$ (± 7.26) de grosor, está interrumpida por paquetes de una a tres capas de fibras (Fig. 7A). En el córtex se observan abundantes idioblastos, el parénquima tiene paredes delgadas, contiene materiales azul-grisáceos a rojizos y granos de almidón, también hay haces vasculares colaterales, pequeños, rodeados por una vaina de fibras, contienen dos a nueve elementos de protoxilema con $9.26 \mu\text{m}$ (± 2.18) de diámetro y engrosamientos anulares; los elementos de tubo criboso de estos haces son pequeños, semicirculares a poligonales, con una célula acompañante cuadrada (Fig. 7B). El límite del córtex es una capa esclerenquimática endodermoide de $109.94 \mu\text{m}$ (± 26.78) de grosor (Fig. 7C). La atactostela tiene haces vasculares anfivasales, generalmente con metaxilema, presentan dos a seis vasos, con $39.37 \mu\text{m}$ (± 11.73) de diámetro, placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas y engrosamientos helicoidales; elementos de tubo criboso poligonales, con una o dos células acompañantes triangulares o cuadradas (Fig. 7D, E).

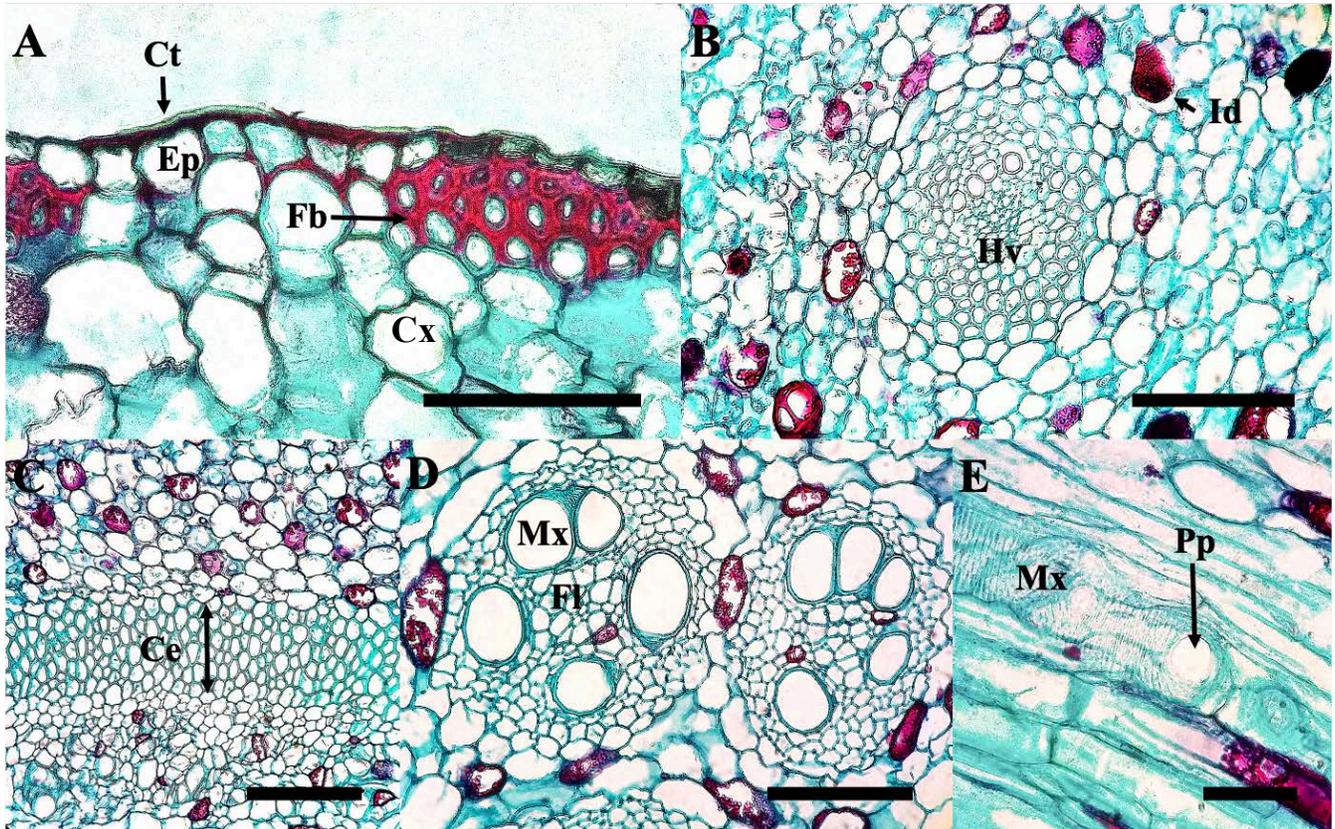


Figura 7. *Cyperus papyrus*. Rizoma (A-D) Sección transversal, (E) longitudinal: (A) Cutícula, epidermis y fibras (50 μm), (B) haz vascular cortical (100 μm), (C) capa endodermoide (100 μm), (D-E) haces vasculares y elementos de vaso (100 y 50 μm). Ce=capa endodermoide, Ct=cutícula, Cx=córtex, Ep=epidermis, Fb=fibras, Fl=floema, Hv=haz vascular, Id= idioblasto, Mx=metaxilema, Pp=placa de perforación.

Tallo aéreo

La cutícula es lisa, mide $1.90 \mu\text{m}$ (± 0.77) de grosor. La epidermis es uniestratificada, está conformada por células cuadradas o alargadas radialmente, de paredes engrosadas, con $18.90 \mu\text{m}$ (± 5.68) de alto, cristales bilobados y estomas (Fig. 8A). La hipodermis está compuesta por uno a tres estratos de células, tiene un grosor de $35.40 \mu\text{m}$ (± 13.91), con paquetes de fibras intercalados (Fig. 8A, B). El córtex está integrado principalmente por clorénquima, haces vasculares pequeños rodeados por una vaina con tres capas, la externa de clorénquima radial, la intermedia de células con paredes engrosadas y la interna de células con cloroplastos conspicuos (Fig. 8B). La atactostela tiene aerénquima expansígeno, haces vasculares colaterales de diferentes tamaños, generalmente con laguna protoxilemática, una vaina doble, la capa externa es parénquima y la interna esclerénquima (Fig. 8C); el protoxilema presenta dos a cuatro elementos traqueales agregados, tienen $11.39 \mu\text{m}$ (± 2.57) de diámetro, engrosamientos anulares, punteaduras intervasculares opuestas y ovadas; el metaxilema generalmente está constituido por dos vasos solitarios, semicirculares, con $53.82 \mu\text{m}$ (± 15.10) de diámetro, placas de perforación simple y engrosamientos helicoidales, (Fig. 8D, E). Los elementos de tubo criboso son poligonales, con una o dos células acompañantes, triangulares o cuadradas (Fig. 8C).

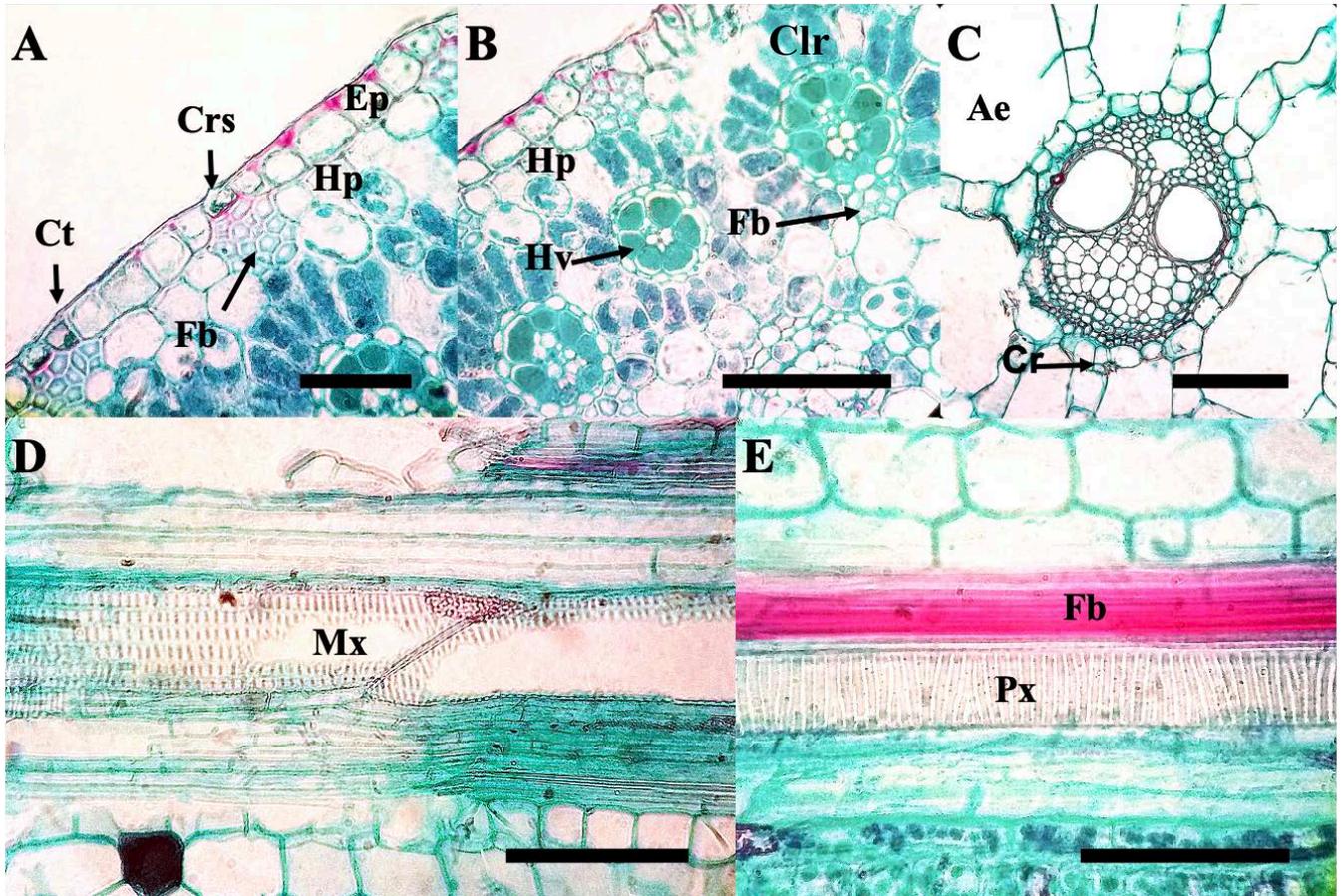


Figura 8. *Cyperus papyrus*. Tallo aéreo. (A-C) Sección transversal, (D-E) longitudinal: (A) Cutícula, epidermis, cristal, hipodermis y fibras (50 μm), (B) córtex, haces vasculares, clorénquima y fibras (50 μm), (C) aerénquima y haz vascular (100 μm), (D-E) metaxilema, protoxilema y fibras. Ae=aerénquima (100 y 50 μm), Clr=clorénquima radial, Ct=cutícula, Cr=cristal, Ep=epidermis, Fb=fibras, Crs=cristal en forma de silla de montar, Hp=hipodermis, Hv=haces vasculares, Mx=metaxilema, Px=protoxilema.

Hoja

La cutícula es lisa en ambas superficies, en la cara adaxial mide $0.99 \mu\text{m}$ (± 0.32) de grosor y $3.4 \mu\text{m}$ (± 1.31) en la abaxial. La hoja es hipoestomática, con estomas paracíticos (Fig. 9A). Ambas epidermis son uniestratificadas, están conformadas por células, cuadradas o alargadas tangencialmente, en la cara adaxial tienen $20.46 \mu\text{m}$ (± 2.23) de alto (Fig. 9B) y $8.52 \mu\text{m}$ (± 1.17) en la abaxial. La hipodermis adaxial se compone por una capa de parénquima, con $30.14 \mu\text{m}$ (± 16.19) de alto (Fig. 9B), en la abaxial solamente se observa hacia el ápice de la hoja (Fig. 9C). El mesofilo presenta idioblastos con contenidos pardos a rojizos, células parenquimáticas usualmente con granos de almidón, lagunas de aerénquima con cámaras más pequeñas delimitadas por astroesclereidas (Fig. 9D). Los haces vasculares son colaterales, libres o semi trabados por extensiones de su vaina esclerenquimática (Fig. 9E); el protoxilema está constituido de dos a cinco elementos traqueales generalmente agregados, de $8.48 \mu\text{m}$ (± 1.94) de diámetro, poligonales, con placas de perforación escalariforme y engrosamientos anulares; el metaxilema generalmente se integra por dos vasos semicirculares, con $17.48 \mu\text{m}$ (± 5.07) de diámetro, solitarios, con placas de perforación simple, engrosamientos helicoidales, punteaduras intervasculares ovadas y opuestas (Fig. 9E). Los elementos de tubo criboso son poligonales, con una o dos células acompañantes, triangulares o cuadradas.

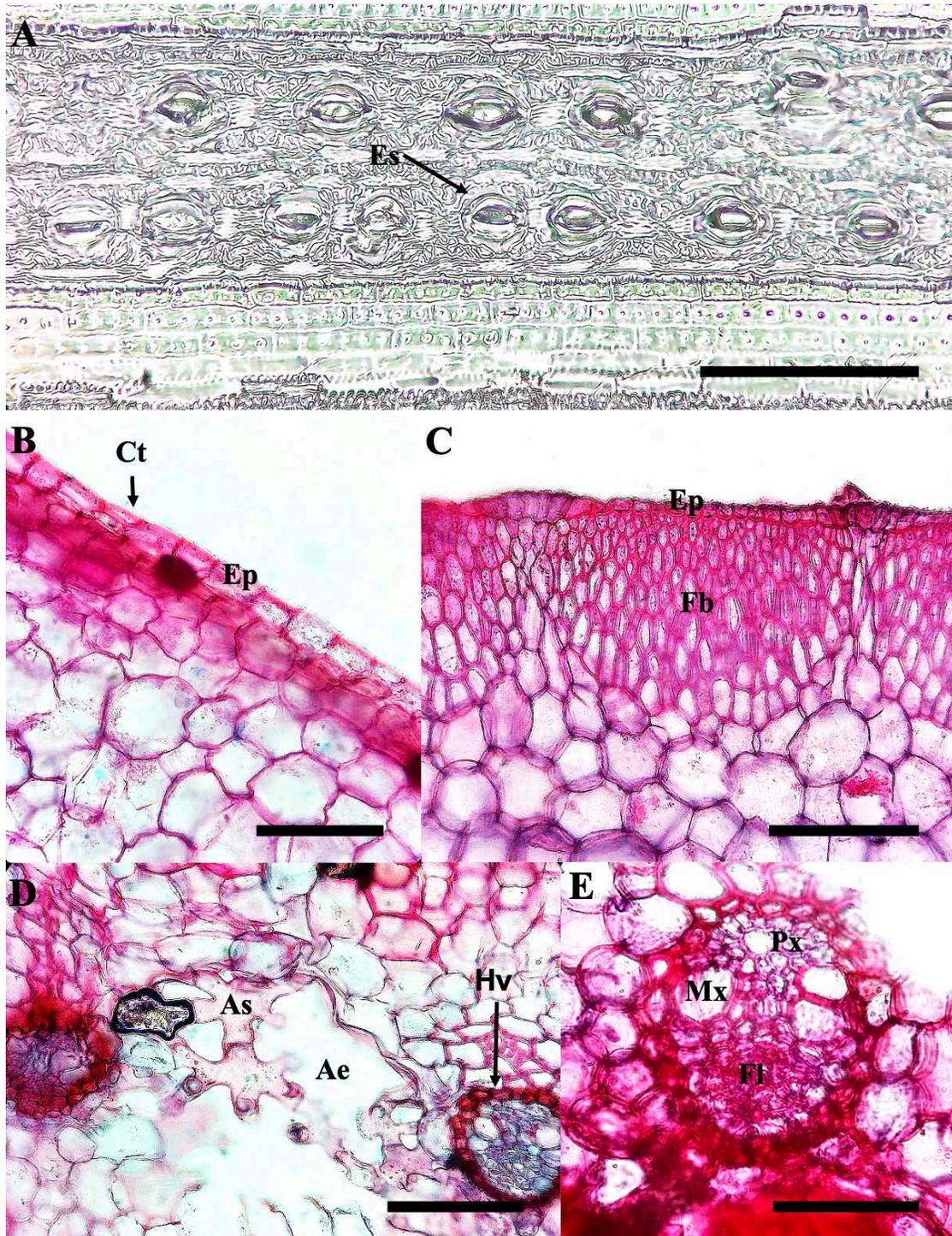


Figura 9. *Cyperus papyrus*. Hoja. (A) Impresión, estomas (100 μ m), (B-D) sección transversal: (B) Cutícula y epidermis adaxial (100 μ m), (C) epidermis abaxial y fibras (100 μ m), (D) aerénquima y astroesclereidas (100 μ m), (E) haz vascular (50 μ m). Ae=aerénquima, As=astroesclereida, Ep=epidermis, Es=estoma, Fb=fibras, Fl=floema, Mx=metaxilema, Px=protoxilema.

Phragmites communis

Raíz

La rizodermis es uniestratificada, con células alargadas tangencialmente, de $17.35 \mu\text{m}$ (± 2.36) de alto. En el córtex la exodermis consta de dos capas de células irregulares, con granos de almidón, $52.56 \mu\text{m}$ (± 2.36) de grosor; también se observa una banda de fibras integrada por dos a cuatro estratos celulares, de $73.94 \mu\text{m}$ (± 15.71) de grosor, además, se observa parénquima radial que se alterna con aerénquima lisígeno radial (Fig. 10A). La endodermis consta de dos capas de células alargadas radialmente, con paredes tangenciales internas y radiales lignificadas, mide $38.61 \mu\text{m}$ (± 3.86) de grosor, no se distingue la banda de Caspary. El periciclo es uniestratificado, está constituido por células alargadas radialmente, con paredes engrosadas, de $22.31 \mu\text{m}$ (± 3.41) de alto (Fig. 10B). El xilema es poliarco, está dispuesto en un círculo discontinuo alrededor de la región central (Fig. 10C); los elementos del metaxilema son ovados, generalmente solitarios, tienen $83 \mu\text{m}$ (± 19.47) de diámetro, placas de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas; las células del protoxilema son poligonales, solitarias, con placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, engrosamientos helicoidales, tienen $13.83 \mu\text{m}$ (± 1.89) de diámetro; el floema está dispuesto en paquetes alrededor del círculo de xilema, los elementos de tubo criboso son ovados a poligonales, con una célula acompañante rectangular.

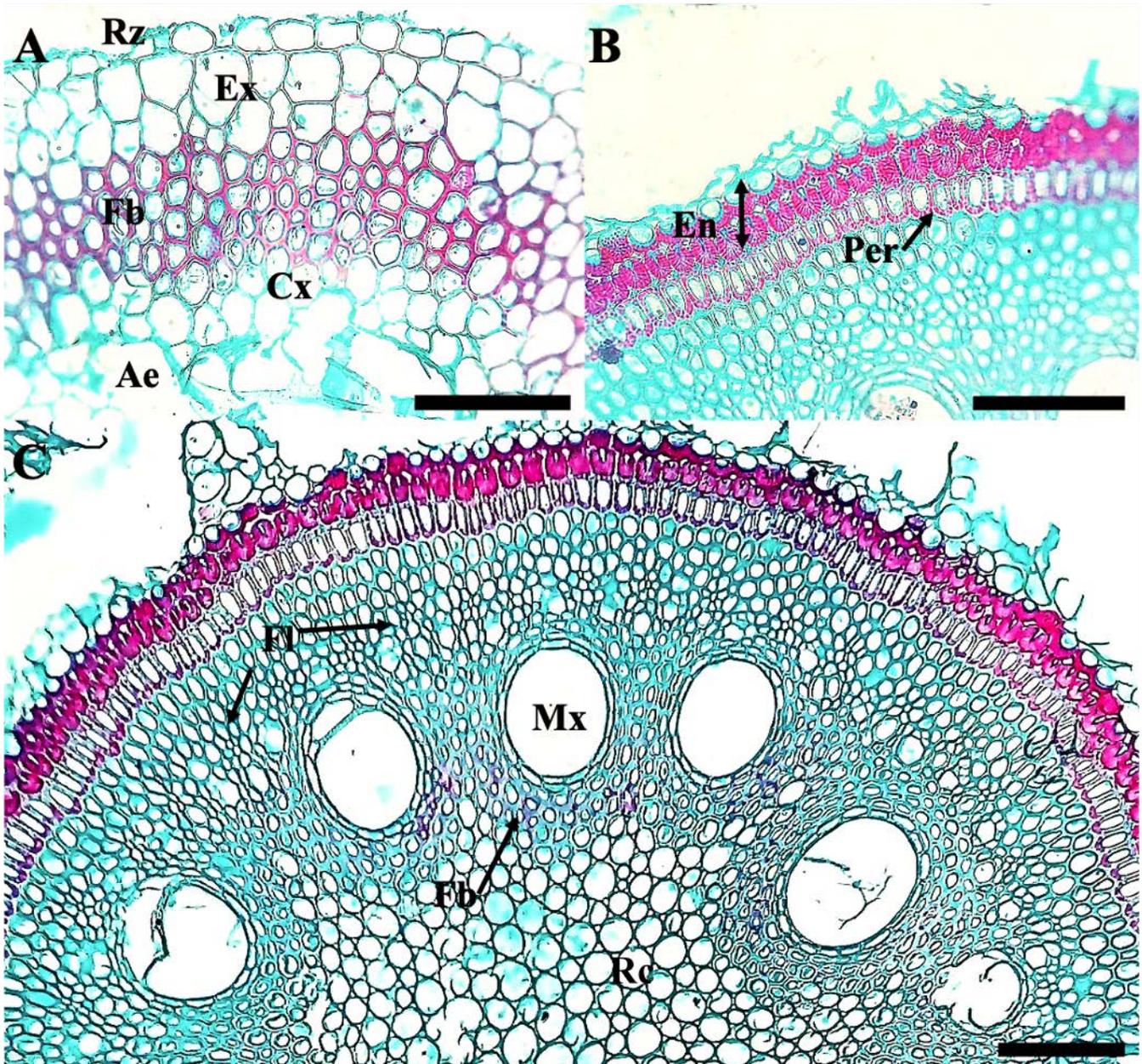


Figura 10. *Phragmites communis*. Raíz. Sección transversal: (A) Rizodermis, exodermis, fibras, córtex y aerénquima (100 μ m), (B) endodermis y periciclo (100 μ m), (C) cilindro central (100 μ m). Ae=aerénquima, Cx=córtex, En=endodermis, Ex=exodermis, Fb=fibras, Fl=floema, Mx=metaxilema, Per=periciclo, Rc=región central, Rz=rizodermis.

Rizoma

La cutícula es lisa, con $0.74 \mu\text{m}$ (± 0.12) de grosor. La epidermis está conformada por una capa de células cuadradas a ligeramente alargadas tangencialmente, con paredes engrosadas, tienen $7.71 \mu\text{m}$ (± 0.65) de alto, se observan cristales bilobados (Fig. 11A). La hipodermis está integrada por dos a cinco capas de células parenquimáticas, con paredes delgadas, de $36 \mu\text{m}$ (± 10.88) de grosor, sus células pueden presentar granos de almidón (Fig. 11B). En el córtex se observa una banda continua de células con paredes ligeramente engrosadas, formada por seis a diez capas de células (Fig. 11C), idioblastos, haces vasculares y parénquima que puede presentar contenidos rojizos, granos de almidón y cristales (Fig. 11D). Los haces vasculares corticales son pequeños, colaterales, rodeados por una vaina de células con paredes engrosadas, presentan solamente protoxilema, con engrosamientos anulares, tienen $5.27 \mu\text{m}$ (± 1.91) de diámetro (Fig. 11E); los elementos de tubo criboso de estos haces son pequeños, cuadrados a octagonales, con una célula acompañante rectangular; el límite interno del córtex es una capa endodermoide conformada por cuatro a ocho estratos de células cuadradas a octagonales, de paredes engrosadas, con $92.59 \mu\text{m}$ (± 15.46) de grosor (Fig. 11F). La atactostela exhibe haces vasculares colaterales, más grandes y numerosos que en el córtex, presentan principalmente metaxilema (Fig. 11G); el protoxilema tiene uno a cinco elementos conductores, solitarios o agregados, miden $12.76 \mu\text{m}$ (± 3.57) de diámetro, son poligonales, tienen placas de perforación escalariforme y engrosamientos anulares; el metaxilema está compuesto por uno a cuatro vasos semicirculares, generalmente solitarios, de $57.53 \mu\text{m}$ (± 11.98) de diámetro, placas de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas; los elementos de tubo criboso son poligonales, con una célula acompañante rectangular.

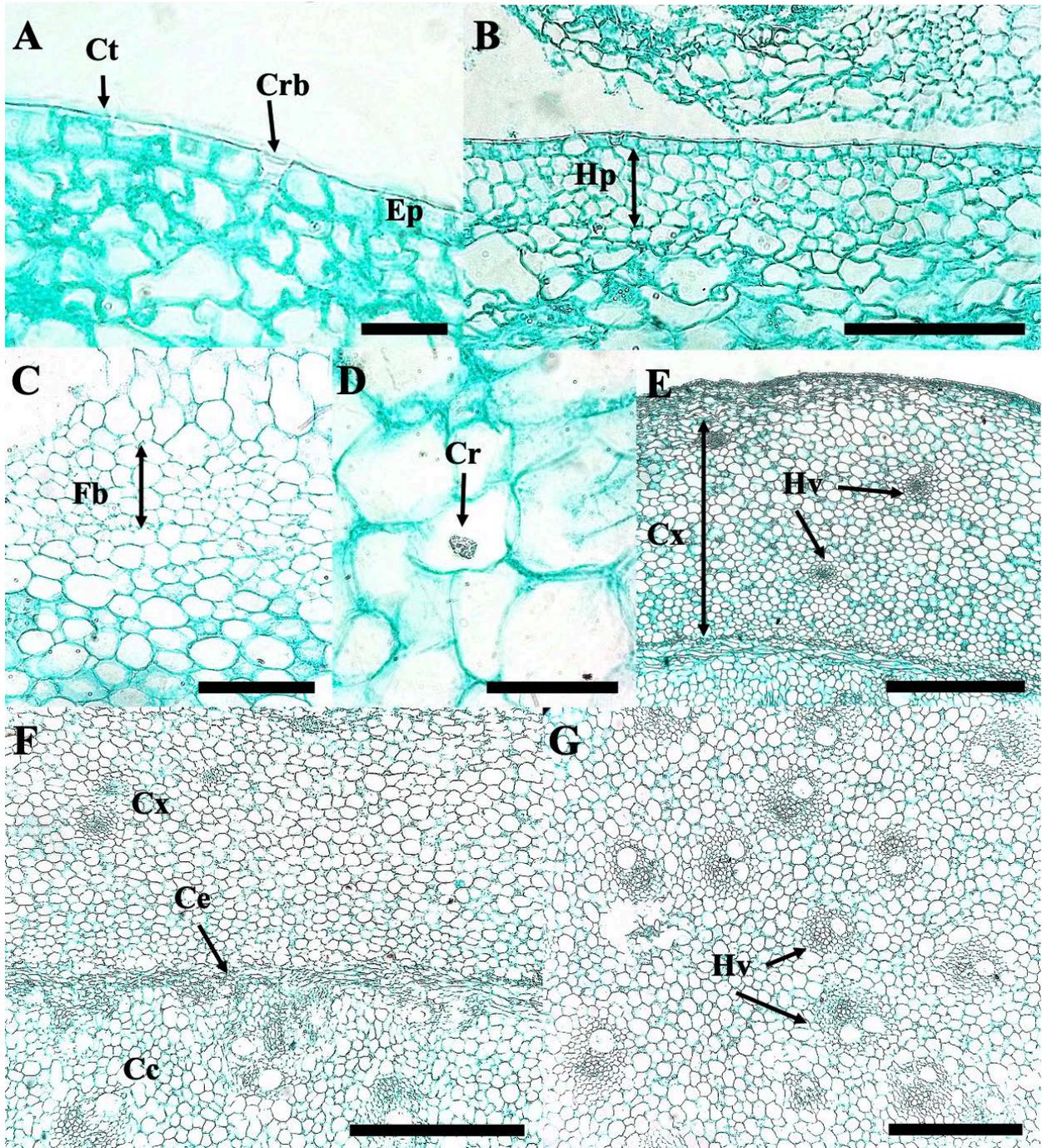


Figura 11. *Phragmites communis*. Rizoma. Sección transversal: (A) Cutícula, epidermis y cristales (50 μm), (B) hipodermis (100 μm), (C) fibras (100 μm), (D) cristal (50 μm), (E) córtex y haces vasculares (500 μm), (F-G) córtex, capa endodermoide y haces vasculares (500 y 100 μm). Cc=cilindro central, Ce=capa endodermoide, Cr=cristal, Crb=cristal bilobado, Ct=cutícula, Cx=córtex, Ep=epidermis, Fb=fibras, Hp=hipodermis, Hv=haz vascular.

Tallo aéreo

La cutícula es delgada, lisa, tiene $0.70 \mu\text{m}$ (± 0.32) de grosor. La epidermis está conformada por una capa de células alargadas tangencialmente, con cloroplastos, miden $6.46 \mu\text{m}$ (± 0.77) de alto, con cristales bilobados. La hipodermis es uniestratificada con granos de almidón, sus células tienen $11.26 \mu\text{m}$ (± 2.62) de alto (Fig. 12A). El córtex está compuesto de aerénquima lisígeno, parénquima de reserva y una banda de fibras con haces vasculares colaterales (Fig. 12B). La atactostela presenta haces vasculares colaterales de distintos tamaños, rodeados por una vaina de fibras (Fig. 12C); el protoxilema exhibe dos a cuatro elementos traqueales, semicirculares o poligonales, con placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, engrosamientos helicoidales, miden $12.64 \mu\text{m}$ (± 3.98) de diámetro; el metaxilema consta generalmente de dos vasos solitarios, semicirculares, de $32.19 \mu\text{m}$ (± 18.46) de diámetro, tienen placas de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas (Fig. 12C, D). Los elementos de tubo criboso son poligonales, con una o dos células acompañantes rectangulares. El tallo aéreo es fistuloso.

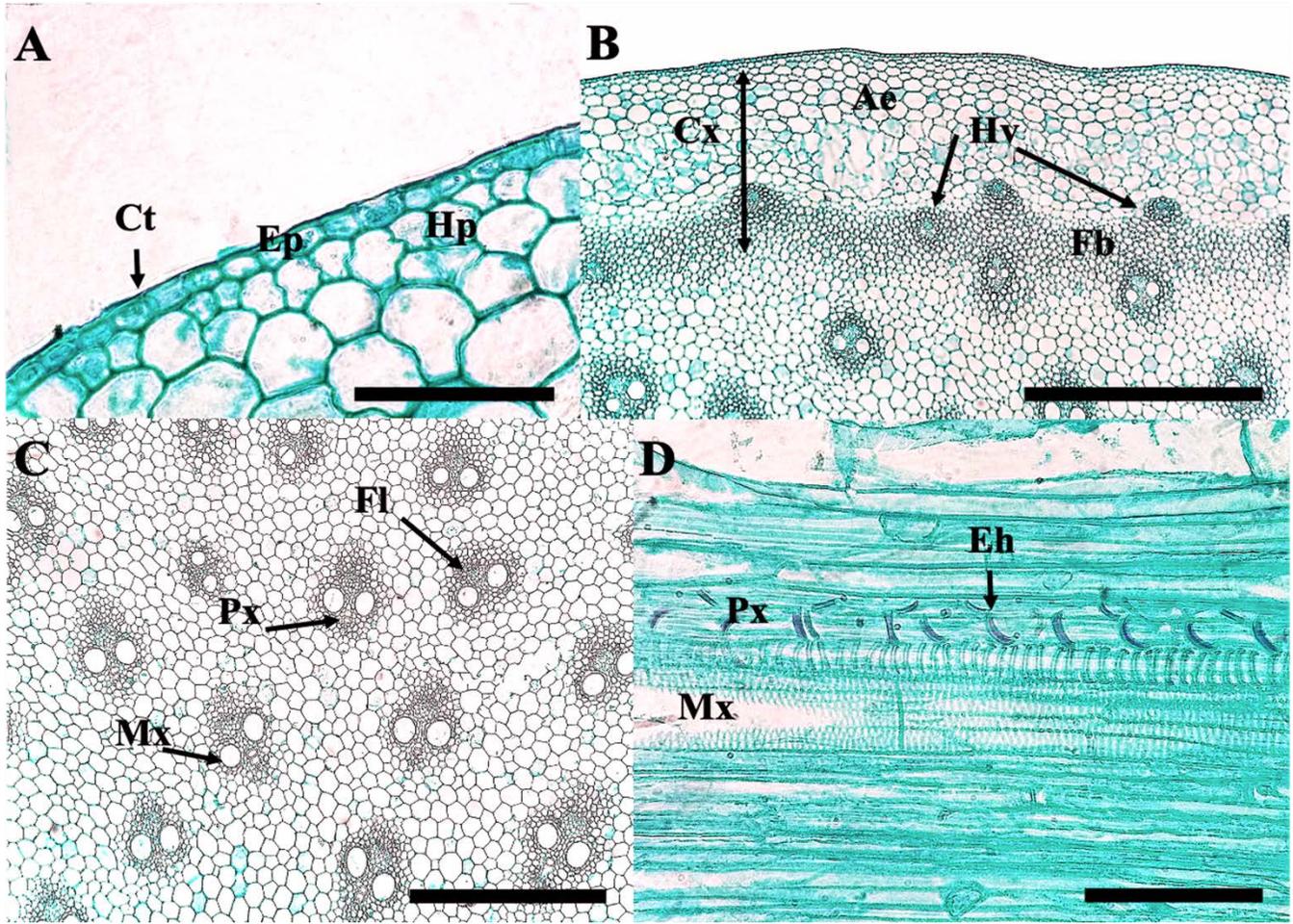


Figura 12. *Phragmites communis*. Tallo aéreo. (A-C) Sección transversal, (D) longitudinal: (A) Cutícula, epidermis e hipodermis (50 μm), (B-C) córtex, aerénquima, fibras y haces vasculares (500 μm), (D) protoxilema, metaxilema y engrosamientos helicoidales (100 μm). Ae=aerénquima, Ct=cutícula, Cx=córtex, Eh=engrosamientos helicoidales, Ep=epidermis, Fb=fibras, Fl=floema, Hp=hipodermis, Hv=haces vasculares, Mx=metaxilema, Px=protoxilema.

Vaina foliar

La cutícula es lisa en ambas superficies, tiene $0.8 \mu\text{m}$ (± 0.98) de grosor en la cara adaxial y $1.4 \mu\text{m}$ (± 0.193) en la abaxial. La vaina es hipoestomática. Las dos epidermis son uniestratificadas, están conformadas por células cuadradas o alargadas tangencialmente, con $3.88 \mu\text{m}$ (± 0.63) de alto en la cara adaxial y $5.23 \mu\text{m}$ (± 0.79) en la abaxial (Fig. 13A), en esta última las células tienen paredes engrosadas, se observan cristales bilobados (Fig. 13B, C). El mesofilo está compuesto por parénquima de reserva que se alterna con lagunas de aerénquima (Fig. 13C); se observa una capa discontinua de esclerénquima en la cara abaxial y algunas zonas de la adaxial. Los haces vasculares son colaterales, de primer y segundo orden, semi trabados con la región abaxial por una extensión de esclerénquima de la vaina, algunos haces presentan laguna protoxilemática (Fig. 13C). El protoxilema exhibe una a tres células agregadas, semicirculares, con engrosamientos helicoidales y $18.06 \mu\text{m}$ (± 5.06) de diámetro; el metaxilema generalmente presenta dos vasos solitarios, semicirculares, con placas de perforación simple, punteaduras alternas y diámetro de $25.11 \mu\text{m}$ (± 1.84) (Fig. 13C, D). Los elementos de tubo criboso son poligonales, con una célula acompañante rectangular.

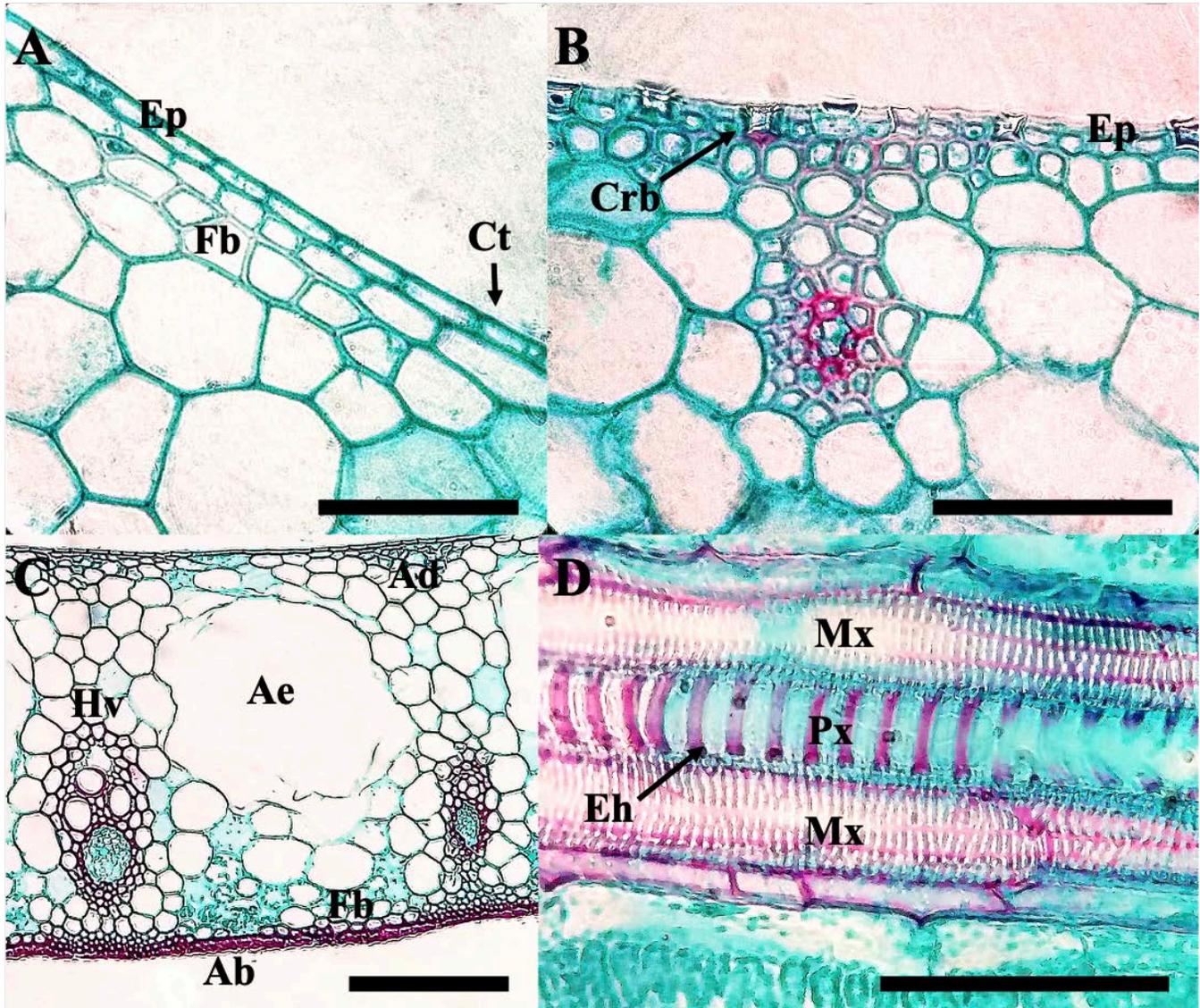


Figura 13. *Phragmites communis*. Vaina foliar. (A-C) Sección transversal, (D) longitudinal: (A) Cutícula, epidermis y fibras (50 μ m), (B) cristales (50 μ m), (C) aerénquima y haces vasculares (500 μ m), (D) elementos traqueales de proto y metaxilema (200 μ m). Ab=abaxial, Ad=adaxial, Ae=aerénquima, Crb=cristal bilobado, Ct=cutícula, Eh=engrosamientos helicoidales, Ep=epidermis, Fb=fibras, Fl=floema, Hv=haz vascular, Mx=metaxilema, Px=protoxilema.

Lámina

La cutícula es gruesa, lisa en ambas superficies, mide $1.53 \mu\text{m}$ (± 0.07) de grosor en el lado adaxial y $1.35 \mu\text{m}$ (± 0.26) en el abaxial. La lámina es anfiestomática, con estomas paracíticos (Fig. 14A). Ambas epidermis son uniestratificadas, están constituidas por células ovadas a isodiamétricas, de $8.67 \mu\text{m}$ (± 1.54) de alto en la región adaxial y $14.37 \mu\text{m} \pm (2.59)$ en la abaxial (Fig. 14B). El mesofilo tiene uno o dos estratos de parénquima en empalizada poco diferenciado, en ambos lados de la lámina, también presenta parénquima esponjoso en la región media (Fig. 14C). Se observan paquetes de cinco a diez células buliformes en la cara adaxial, alternadas con los haces vasculares (Fig. 14C, D). Los haces vasculares son colaterales, presentan una vaina doble, la capa externa es parénquima y la interna esclerénquima, están trabados o semi trabados por extensiones de la vaina o por esclerénquima (Fig. 14C, D); se distinguen haces vasculares de primer y segundo orden, algunos pueden presentar una laguna protoxilemática. El protoxilema está compuesto por una a tres células semicirculares, generalmente agregadas, con engrosamientos helicoidales, miden $12.85 \mu\text{m}$ (± 6.06) de diámetro (Fig. 14C, D); el metaxilema presenta generalmente dos vasos solitarios, con $27.56 \mu\text{m}$ (± 7.83) de diámetro, semicirculares, con placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas. Los elementos de tubo criboso son poligonales, con una célula acompañante triangular a semicircular (Fig. 14C, D).

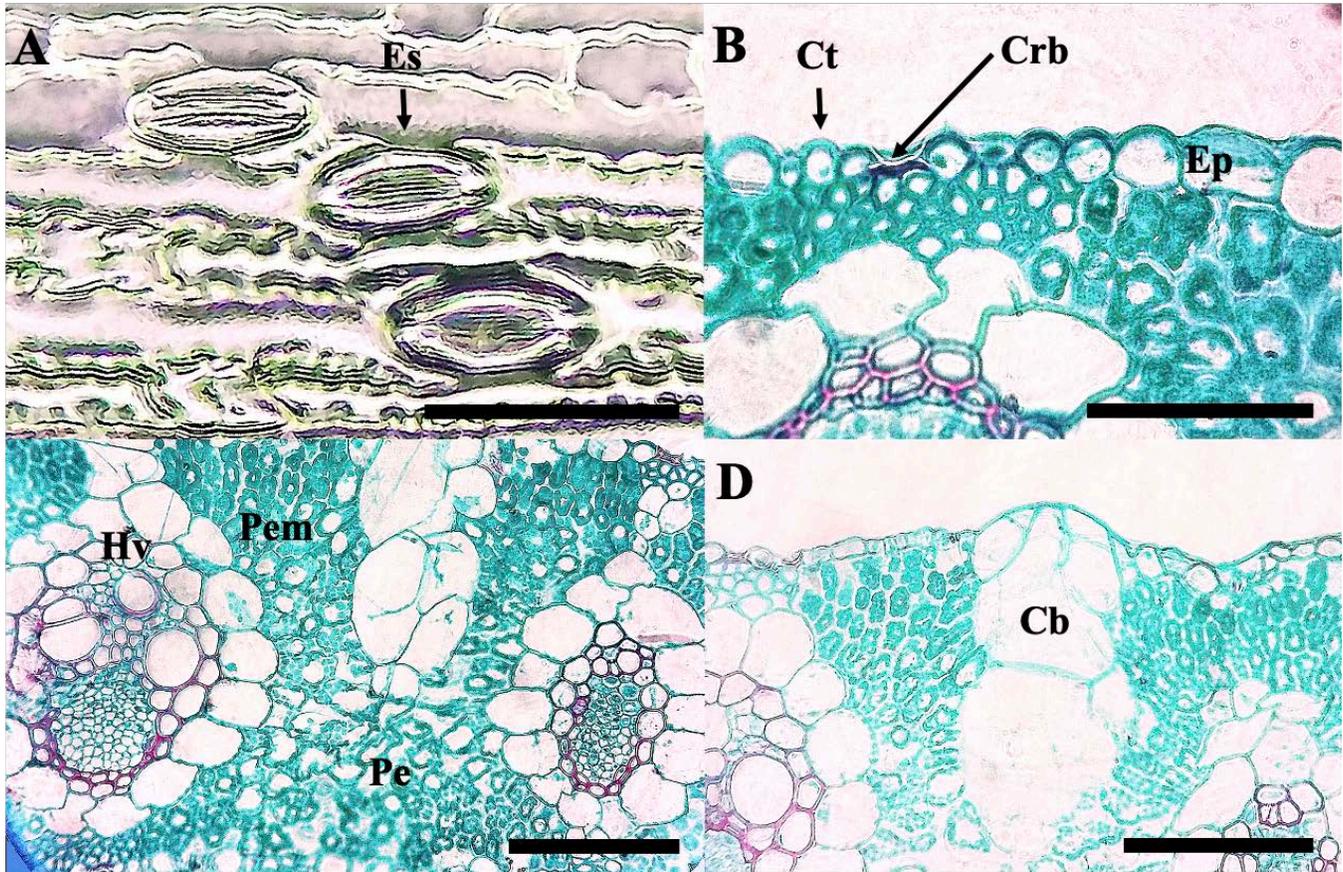


Figura 14. *Phragmites communis*. Lámina. (A) Impresión, estomas (50 μ m), (B-D) sección transversal: (B) Epidermis y cristal (50 μ m), (C) parénquima en empalizada, esponjoso y haces vasculares (100 μ m), (D) células buliformes (100 μ m). Cb=células buliformes, Crb=cristal bilobado, Ct=cutícula, Ep=epidermis, Es=estoma, Hv=haz vascular, Pe=parénquima esponjoso, Pem=parénquima en empalizada.

Discusión y conclusiones

Los órganos de las especies estudiadas poseen las características típicas de las monocotiledóneas señaladas por otros autores (Plowman, 1906; Metcalfe, 1960, 1969, 1971; Tomlinson, 1961, 1969, 1970). Estas plantas exhiben tejidos y células que les permiten establecerse en sitios con el suelo saturado de agua o usarse en el tratamiento de agua residual, como son las lagunas con cámaras de aerénquima observadas en *Cyperus papyrus* y *Canna indica*, el tallo fistuloso y aerénquima en la vaina foliar de *Phragmites communis* (Weisner y Strand, 1996; Graven *et al.*, 1997; Lynn, 1999; Pagter *et al.*, 2005; Armstrong *et al.*, 2006; Engloner, 2009; Martins y Scatena, 2013; Ming-Zhi *et al.*, 2014; Bhardwaj *et al.*, 2015).

En esta investigación se observó que el aerénquima en la raíz de *Canna indica* es expansígeno radial, resultado que coincide con Sultana *et al.* (2019), al estudiar seis morfotipos de esta especie, aunque en algunos casos este tejido está ausente y siempre está presente en morfotipos con flores amarillas (Kanwal *et al.*, 2018). En el cilindro central hay canales de mucílago alternando con el protoxilema y alineados al floema, estos canales también fueron descritos por Solereder y Meyer (1930). Las características de los elementos traqueales y su disposición, en todos los órganos analizados, corresponden con las observaciones realizadas en *Canna* y en particular *C. indica* (Tomlinson, 1960; Carlquist y Schneider, 2010; Carlquist, 2012).

Las características anatómicas del rizoma de *Canna indica* son similares a las descritas por Tomlinson (1960) para el género *Canna*, sin embargo este autor designa como endodermis al tejido localizado entre el cilindro central y el córtex; en *C. indica* este tejido carece de bandas de Caspary y corresponde a una capa esclerenquimática endodermoide, también descrita para otras especies de monocotiledóneas (Heinzen *et al.* 2010). La atactostela tiene haces vasculares anfibasales, estos caracteres también los describió Tomlinson (1960), pero únicamente indicó los haces se disponen de forma irregular y contienen varios elementos de metaxilema. En el cilindro central del tallo aéreo de *C. indica* los haces vasculares son colaterales y forman una atactostela donde predomina el aerénquima expansígeno, que no observaron Sultana *et al.* (2019).

En la vaina foliar y en la costa de las hojas de *Canna indica* se registraron lagunas de aerénquima dispuestas en forma de arco, que contienen astroesclereidas, estas células dan soporte a las lagunas y también Tomlinson (1960) las denominó células estrelladas algiformes, además, son similares a las observadas en *Cyperus papyrus*. Este mismo autor indicó que las hojas de *Canna* generalmente no son anfiestomáticas, sin embargo, en esta investigación se observó esta característica en *C. indica*. Wafa *et al.*

(2016) registraron células epidérmicas y estomas similares a los aquí descritos, Sultana et al. (2019) describió los estomas erróneamente como paracíticos, aunque en sus figuras se observan tetracíticos, igual que en este estudio.

En el córtex de la raíz de *Cyperus papyrus* se registraron algunas regiones con aerénquima lisígeno tangencial, esta característica la describió Plowman (1906), como típica de las especies acuáticas de Cyperaceae. Este autor también hizo referencia a las hileras radiales de células parenquimáticas del córtex, aunque no menciona que en *C. papyrus* las capas más internas tienen las paredes engrosadas. La disposición y características del tejido vascular de la raíz se corresponden con las descritas por Plowman (1906). Se ha indicado que la estructura de la raíz es poco variable y que este órgano y el rizoma son de poca utilidad diagnóstica para establecer diferencias entre las Cyperaceae (Plowman, 1906; Metcalfe, 1969).

Cyperus papyrus presenta un rizoma similar al de *Canna indica*, su córtex contiene haces vasculares y está separado del cilindro central por una capa endodermoide, la atactostela tiene haces vasculares anfibasales; estas características fueron descritas por Plowman (1906), sin embargo, también designó al tejido que se encuentra entre el córtex y el cilindro central como endodermis. Los haces vasculares periféricos del tallo aéreo de *C. papyrus* tienen anatomía Kranz, conformada por una capa externa de clorénquima radiado, otra de células con paredes engrosadas y la interna de parénquima con cloroplastos conspicuos, estas características fueron indicadas por Martins y Alves (2009), como típicas de las ciperáceas con anatomía Kranz, particularmente del tipo clorociperoide. La vaina Kranz es responsable de la asimilación de carbono, llevada a cabo inicialmente por el clorénquima radiado y después por la capa interna de parénquima (Soros y Dengler, 1998; Soros y Bruhl, 2000). La atactostela del tallo aéreo contiene haces vasculares colaterales y abundante aerénquima expansígeno, igual que en *Cyperus alopecuroides* y *C. papyrus* (El-Amier y El-Gawad, 2017).

Las hojas de *Cyperus papyrus* son escuamiformes, su epidermis y estomas son similares a los de *C. dilatatus*, *C. difformis*, *C. haspan*, *C. distans*, *C. imbricatus* y *C. compressus* (Odedeji y Adedeji, 2015). En las hojas abunda el parénquima de reserva, lagunas de aerénquima con astroesclereidas semejantes a las de *Canna indica* y paquetes de fibras en la superficie abaxial, además no se observó parénquima fotosintético. *Cyperus papyrus* carece de células buliformes en la superficie adaxial y haces vasculares con vaina Kranz, como se ha registrado en otras especies de este género (Rad y Sonboli, 2008; Martins y Alves, 2009).

En la raíz de *Phragmites communis* el córtex presenta una banda de fibras y aerénquima lisígeno radial, similar al de *Canna indica*, pero forma cavidades más grandes, estos caracteres en las raíces y los rizomas, se han interpretado como adaptaciones para desarrollarse en suelos inundados (Koncalová, 1990; Zhang et al., 2003; Hong et al., 2008). La endodermis con paredes tangenciales internas y radiales lignificadas, además de las características del cilindro central, también han sido registradas por otros autores (Reale et al., 2012). El rizoma presenta una banda de fibras corticales que evitan la pérdida radial de oxígeno (Koncalová, 1990), similar a la que presentan la raíz y el tallo aéreo. En el córtex de esta especie también se observaron haces vasculares y está separado del cilindro central por una capa endodermoide. A diferencia de *C. indica* y *Cyperus papyrus*, *P. communis* presenta haces vasculares colaterales en el cilindro central de este órgano.

El tallo aéreo de *Phragmites communis* es fistuloso, en el córtex se observa una banda de fibras con algunos haces vasculares, en la atactostela el parénquima es de reserva y los haces vasculares son colaterales; estos caracteres también fueron observados por otros autores (Metcalf, 1960; Hu y Lee, 1963; Al-Hadeethi et al., 2016). La vaina foliar de esta especie presenta lagunas de aerénquima, pero carece de astroesclereidas, las cuales están presentes en *Canna indica* y *Cyperus papyrus*. La lámina es anfiestomática, con estomas paracíticos, más abundantes en la superficie abaxial y en la adaxial además hay células buliformes que se prolongan hasta el mesofilo, estas observaciones concuerdan con Antonielli et al. (2002). Los haces vasculares foliares presentan una vaina doble, la capa interna se denomina mestoma (Schwendener, 1890); los haces pueden estar trabados o semi trabados por extensiones de la capa externa de su vaina o por esclerénquima (Antonielli et al., 2002; Chen et al., 2006; Zhu et al., 2012; Al-Hadeethi et al., 2016).

Las características anatómicas de las células y tejidos de los órganos vegetativos, de las tres especies analizadas, son similares a las descritas por otros autores, aunque las descripciones están incompletas, no se registran algunas características o éstas no se explican detalladamente.

Literatura citada

- Al-Hadeethi, M. A., Al-Obaidi, B. M., Hamadi, S. S., y Al-Rikabi, R. H. (2016). Comparative anatomical study between *Typha domingensis* and *Phragmites communis*. *Ibn AL- Haitham Journal For Pure and Applied Science*, 29(2), 320–330.
- Alonso, A. A., y Moraes-Dallaqua, M. A. (2004). Morfoanatomia do sistema caulinar de *Canna edulis*. *Revista Brasileira de Botanica*, 27(2), 229–239. Retrieved from <http://www.scielo.br/pdf/rbb/v27n2/v27n2a03.pdf>
- Antonielli, M., Pasqualini, S., Batini, P., Ederli, L., Massacci, A., y Loreto, F. (2002). Physiological and anatomical characterisation of *Phragmites australis* leaves. *Aquatic Botany*, 72(1), 55–66. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00220-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00220-0)
- Cheadle, V. I., y Kosakai, H. (1972). Vessels in the Cyperaceae. *Botanical Gazette*, 133(3), 214–223. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2473909>
- Falkenberg, P. (1876). *Vergleichende untersuchungen über den bau der vegetationsorgane der monocotyledonen* (First edit). Stuttgart: Ferdinand Enke.
- Grob, A. (1986). Beiträge zur anatomie der epidermis der Gramineen-blätter. *Biblioth. Bot.*, 7(36), 1–107.
- Guillaud, A. (1878). Recherches sur l’anatomie comparée et le développement des tissues de la tige dans les monocotylédones. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 6(5), 5–167.
- Heinzen, F., Ramos, J. C., Tivano, J. C., y Vegetti, A. (2010). Anatomía del sistema caulinar subterráneo de *Cyperus corymbosus* var. *subnodosus* (Cyperaceae). *Gayana Botanica*, 67(2), 223–233. Retrieved from <https://scielo.conicyt.cl/pdf/gbot/v67n2/art08.pdf>
- Kanwal, H., Hameed, M., Akhter, N., Ilyas, A., Mahmood, A., y Noreen, N. (2018). Ecological and taxonomic significance of root anatomy in some species and cultivars of genus *Canna* L . *International Journal of Agricultural and Environmental Research*, 4(1), 36–44.
- Koncalova, H. (1990). Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids: limitations and drawbacks. *Aquatic Botany*, 38, 127–134.
- Leblois, A. (1887). Recherches sur l’origine et développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 7(5–6), 247–330.
- Li, M., y Jones, M. B. (1995). CO₂ and O₂ transport in the aerenchyma of *Cyperus papyrus* L. *Aquatic Botany*, 52, 93–106. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00484-H](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00484-H)
- Lippitsch, K. (1889). Ueber das Einreissen der Laubblätter der Musaceen und einiger verwandter Pflanzen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, (39), 284–293.
- Martins, S., y Alves, M. (2009). Anatomical features of species of Cyperaceae from northeastern Brazil. *Brittonia*, 61(2), 189–200. <https://doi.org/10.1007/s12228-009-9073-0>
- Metcalf, C. R. (1960). *Anatomy of the monocotyledons. I. Graminae*. (First Edit). New York: Oxford University Press.

- Metcalf, C. R. (1969). Anatomy as an aid to classifying the Cyperaceae. *American Journal of Botany*, 56(7), 782–790.
- Metcalf, C. R. (1971). *Anatomy of the monocotyledons. V. Cyperaceae*. (First Edit, Vol. 5). New York: Oxford University Press.
- Plowman, A. B. (1906). The comparative anatomy and phylogeny of the Cyperaceae. *Annals of Botany*, 20(77), 1–33.
- Reale, L., Gigante, D., Landucci, F., Ferranti, F., y Venanzoni, R. (2012). Morphological and histo-anatomical traits reflect die-back in *Phragmites australis* (Cav.) Steud. *Aquatic Botany*, 103, 122–128. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.07.005>
- Solereeder, H., y Meyer, F. J. (1930). Cannaceae. In: Systematische Anatomie der Monokotyledonen. In *Systematische Anatomie der Monokotyledonen* (pp. 56–62). Berlin, Germany: Gebr. Borntraeger.
- Sultana, N., Akhi, S. S., Hassan, M. A., y Rahman, M. O. (2019). Morphological and anatomical investigation among six variants of *Canna indica* L. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 26(2), 219–230. <https://doi.org/10.3329/bjpt.v26i2.44582>
- Tomlinson, P. B. (1961). The anatomy of *Canna*. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, 56(368), 467–473. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1961.tb02541.x>
- Tomlinson, P. B. (1969). *Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales*. Oxford. Oxford.

CAPÍTULO III

Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates

Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., y López-Portillo, J. (2020). Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates.

Physiologia Plantarum, 169(4), 571–585. <https://doi.org/10.1111/ppl.13078>

Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates

Gilberto Alemán-Sancheschúlez^{a,b}, Eloy Solano^{a,*},  Teresa Terrazas^c and Jorge López-Portillo^d

^aUnidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Ciudad de México, México

^bPosgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

^cInstituto de Biología, Departamento de Botánica, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

^dInstituto de Ecología, A.C., Red de Ecología Funcional, Veracruz, México

Correspondence

*Corresponding author,
e-mail: solacael@yahoo.com.mx

Received 27 March 2019;
revised 10 February 2020

doi:10.1111/ppl.13078

There are few investigations that analyze the xylem functional anatomy of monocotyledons, as the methods have been developed for woody plants. This study describes the root, rhizome and aerial stem xylem anatomy and functional anatomy of *Canna indica*, *Cyperus papyrus* and *Phragmites communis* grown on flooded substrates; and it aims to evaluate the relationship between the xylem anatomy and its cavitation resistance. To calculate the indexes of vulnerability, mesomorphy, collapse and relative hydraulic conductivity in the three organs mentioned, the diameter, number of vessels per mm², thickness of the walls and the length of the tracheal elements were recorded. In addition, the xylem specific conductivity of the aerial stem was measured with the pipette method, and its resistance to cavitation was determined experimentally by the air injection technique. The protoxylem is xeromorphic, it has longer vessel elements, smaller diameters, thin walls and scalariform perforation plates, whereas the metaxylem is mesomorphic, with shorter vessel elements, larger diameters, thicker walls and simple perforation plates. Both present low collapse resistance but have a high relative hydraulic conductivity. *P. communis* recorded the highest cavitation resistance, and the number of vessels per mm² was related to xylem cavitation resistance in *Canna indica* and *Cyperus papyrus*. The experimental results of this investigation match partially the anatomical indexes and showed that the xylem of these species has a low specific conductivity and is more vulnerable to cavitation than that of other monocots.

The resistance to cavitation and the efficiency of water conduction depend mainly on the xylem anatomical characteristics. Studies on the functional anatomy of this tissue have focused on woody species, where the density of fibers, vessels per unit area and the thickness of their

walls are often higher than in herbaceous plants (Williams 2005, Gutiérrez et al. 2009, Quintanar-Isaías et al. 2009, Scholz et al. 2013).

In recent years, interest in studying the functional anatomy of monocotyledons has increased (Cochard 2002,

Abbreviations – BF, band of fibers; CC, central cylinder; CI, collapse index; CLR, radiated chlorenchyma; dp, pressure gradient; dx, stem segment length; F, water flow; FB, fibers; HT, helical thickenings; K_h, hydraulic conductivity; K_s, specific conductivity; MI, mesomorphy index; MX, metaxylem; P, pits; P₅₀, pressure at which 50% of the tracheal elements become dysfunctional by cavitation; PAR, parenchyma; PH, phloem; PP, perforation plate; PX, protoxylem; r, vessel element radius; RC, relative hydraulic conductivity; S, xylem area; TE, tracheal elements; VB, vascular bundle; VF, number of vessels per mm²; VI, vulnerability index.

Cobb et al. 2007, Carlquist 2009, Kaufmann et al. 2009, Zinkernagel et al. 2011, Cao et al. 2012, Jupa et al. 2017). However, there are only few studies about xylem structure and function in these plants and its response to changes in environmental conditions (Carlquist 2012), because of the difficulty to analyze the transport of water in a xylem often surrounded by aerenchyma or parenchyma and few fibers. The scarce studies focusing on the structure–function relationship in monocots herbaceous species, have shown that the degree of lignification in the stems of herbaceous plants is related to xylem embolism resistance (Lens et al. 2016). In two *Zea mays* (Poaceae) hybrids, Li et al. (2009) recorded that the differences in hydraulic conductivity and resistance to cavitation are related to a greater number of vascular bundles per unit area and not to the dimensions of their tracheal elements.

A fundamental difference is that woody dicots develop secondary xylem from the vascular cambium, while the monocotyledons usually have primary xylem, differentiated into proto- and metaxylem. Some hypotheses have been generated to correlate the xylem anatomy with its function, for example, the thickness of the intervessel pit membranes is strongly related to embolism resistance in woody plants; it is assumed that plants with a higher cavitation resistance have shorter tracheal elements, higher secondary xylem density and lower vulnerability (VI), mesomorphy index (MI) and higher collapse (CI) indexes; the CI is also known as the thickness-to-span ratio of vessels (Carlquist 1977, Carlquist and Debuhr 1977, Hacke et al. 2001, Li et al. 2016). The VI allows the estimation of the resistance to cavitation, while one can infer the type of environment where the plants develop with the MI, depending on the anatomical characteristics of the xylem (xeromorphic or mesomorphic). Xeromorphic xylem has longer vessel elements, smaller diameters, thin walls and scalariform perforation plates, whereas mesomorphic xylem usually has shorter vessel elements, larger diameters, thicker walls and simple perforation plates (Carlquist 1977). The CI allows the evaluation of the resistance of the tracheal elements to the implosion associated with the tension generated by the ascent of water at very low water potentials (Quintanar-Issaías et al. 2009, Sonsin et al. 2012).

There is a tradeoff between the efficiency and safety of water transport: the efficiency of water conduction is inversely proportional to the mechanical resistance and to the dysfunction due to embolism (Hargrave et al. 1994, Baas et al. 2004, Cai and Tyree 2010). These relationships are inferred from the aforementioned indexes and by calculating the relative hydraulic conductivity (RC). The RC calculates the capacity of the tracheal elements to conduct water, depending on the number of

vessels per square millimeter and its radius to the fourth power (Fahn et al. 1986). Other authors have linked safety and efficiency of water conduction with the thickening of the secondary wall of the conductive elements, the type of perforation plates and the presence of a subsidiary conductor system composed of imperforate tracheal elements (Cheadle 1942, Lindorf 1994, Carlquist 2012).

The explanatory values of anatomical indexes and the relative hydraulic conductivity are limited because they do not consider some variables that intervene in the ascent of water through the xylem and the resistance of this tissue to cavitation such as, the composition and lignin content of the tracheal elements (Lima et al. 2018, Pereira et al. 2018), the structure of the intervessel pits and their membranes (Hargrave et al. 1994, Lens et al. 2010, Grego-Valencia et al. 2015), the change in the mechanical properties of the pit membranes, including increased porosity and flexibility, and the alteration of the water flow rate as a consequence of xylem sap chemical composition (Choat 2004, Cochard et al. 2010, Herbette and Cochard 2010, Nardini et al. 2012).

In this context, different methods have been developed to determine the xylem hydraulic conductivity and its resistance to cavitation (Sperry et al. 1988, Cochard et al. 1992, Cochard et al. 2005, Melcher et al. 2012, Venturas et al. 2017), which are based on the cohesion-tension theory and the Ohm's law analogy (Dixon and Joly 1895, Van den Honert 1948, Tyree and Sperry 1989). In addition, they have been widely used in studies of the hydraulic architecture of woody plants, while only a few species of herbaceous angiosperms have been analyzed, owing to the fragility of their structures and their low xylem hydraulic conductivity (Carlquist 2012, Lens et al. 2016).

In this research, the anatomy of the xylem of the roots and stems of three monocotyledonous species is described, and it is related to different anatomical indexes and hydraulic parameters. *Canna indica* (Cannaceae), *Cyperus papyrus* (Cyperaceae) and *Phragmites communis* (Poaceae), are commonly used for wastewater treatment in constructed wetlands and have economic value as ornamental plants. The aim of this study is to answer the following questions: Are the attributes of the xylem of the monocotyledon species associated with its cavitation resistance? Is the xylem of the monocots studied more vulnerable to cavitation than that of other herbaceous plants? And, do the calculated anatomical indexes match the hydraulic parameters obtained experimentally?

Materials and methods

Xylem anatomy and anatomical indexes

Individual *Canna indica* L. (Cannaceae), *Cyperus papyrus* L. (Cyperaceae) and *Phragmites communis* Trin.

(Poaceae) plants were grown under greenhouse conditions, with temperatures that oscillated annually between 10.8 and 32.1°C, a photoperiod that also oscillated between 10:58 to 13:18 h of light and 10:42 to 13:03 h of darkness, in a stratified substrate constituted by tezontle and soil from the A horizon of a humic andosol, maintained at field capacity. These plants were selected because they are ornamental and are used to treat wastewater in constructed wetlands. After a year, five complete individuals of each species were collected at random, and samples of roots, rhizomes, and aerial stems were harvested. They were fixed for 72 h in a solution of formaldehyde, glacial acetic acid, ethanol (95%), and distilled water (10:5:50:35). Then, they were washed under running water to remove excess fixatives and were stored in a solution of glycerin, ethanol (95%) and water (1:1:1). Sections of approximately 5 × 5 mm were made from each sample, which were infiltrated and included in Paraplast (McCormick). Following this, transverse and longitudinal sections of 5 to 14 µm thickness were made using a rotary microtome (Leica) and were stained with safranin-fast green and mounted on synthetic resin (Johansen 1940, Patiño 1986). The cells and tissues were described from the images obtained with an optical microscope (Eclipse E200, Nikon Corp.).

Using ImageJ software, version 1.50i (Schneider et al. 2012), in 25 fields per type of cell or tissue (Gutiérrez et al. 2009), in cross-sections of proto and metaxylem, the diameter of the lumen and the number of tracheal elements per mm² were recorded, and in the longitudinal section, the length of vessel elements was measured. Finally, the following variables were calculated (VI, MI: Carlquist 1977), (CI: Hacke et al. 2001), (RC: Carlquist 1988):

$$\text{Vulnerability Index} = (\text{average vessel diameter}) / (\text{number of vessels per mm}^2).$$

$$\text{Mesomorphy Index} = \text{VI} / (\text{average vessel length}).$$

$$\text{Collapse Index} = ((\text{average cell wall thickness of two adjacent cells}) / (\text{average vessel diameter}))^2.$$

$$\text{Relative Conductivity} = r^4 \times \text{VF},$$

$$\text{where } r \text{ is the vessel element radius and VF is the number of vessels per mm}^2.$$

The anatomical indexes were interpreted as follows: the xylem is more vulnerable to cavitation if VI > 1 and is more resistant if VI < 1. When MI > 200, the xylem is mesomorphic, it has vessel elements with greater length, smaller diameter, thin walls and scalariform perforation

plates; if MI < 200, then the xylem is xeromorphic and its vessel elements are shorter, with larger diameter, and walls have greater thickness and simple perforation plates. Finally, the resistance to collapse and relative conductivity are directly proportional to CI and RC, respectively (Carlquist 1977, 1988, Hacke et al. 2001).

Xylem specific conductivity

Five aerial stems of each species were collected, and segments of 15 cm length were cut under water. These were connected to a tubing system to record the water flow through the stem, with a 3 kPa (approximately 31 cm high) hydraulic head, using 1 ml pipettes (Melcher et al. 2012), and then the specific conductivity (K_s) was calculated. To ensure that the water flow occurred through the xylem, in *P. communis*, the fistular region of the aerial stem was blocked with silicone sealant injected with a 3 ml syringe, and for *C. indica* and *C. papyrus*, a 0.1% basic fuchsine solution was added to the water reservoir of the hydraulic head. Then, one end of the stem segments was observed with the help of an optical microscope, and thus, it was ensured that the flow of stained water corresponded to the tracheal elements. The hydraulic (K_h , kg m MPa⁻¹ s⁻¹) and specific (K_s , kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹) conductivities were calculated with the following equations: $K_h = F (dx/dp)$, where F is the water flow (kg/s), dx is the length of the stem segment (m) and dp is the pressure gradient (MPa) (Tyree and Ewers 1991, Patino et al. 1995, Cruiziat et al. 2002), and $K_s = K_h/S$, where S is the xylem area (m²) (Sperry et al. 1988, Cruiziat et al. 2002).

Cavitation resistance

The data for the vulnerability curves were obtained with the air injection method in three 30 cm long segments of the aerial stem of each species (Cocharde et al. 1992, Ennajeh et al. 2011), as follows: each segment was perfused for 30 min with a filtered solution (0.2 µM, 20 mM KCl and 1 mM CaCl₂), then placed inside a two-end cavitation chamber, one end of the stem segment was connected, by means of a silicone tube, to a 3 kPa hydraulic head, and the other end to a 1 ml pipette, to induce and record the water flow. Subsequently, compressed nitrogen was injected with a pressure of 0.1 MPa for 5 min, then the pressure was released and the sample was allowed to rest for an additional 10 min, and then the water flow was recorded again. This process was repeated at 0.1 MPa increments until the specific conductivity was reduced by at least 95%. The vulnerability curves were adjusted to a Weibull distribution (Neufeld et al. 1992) by means of the *fitplc* package in R statistical software (Duursma and Choat 2017, R Development

Core Team 2017). To calculate the 50% loss of conductivity (P_{50}), three vulnerability curves were averaged per species.

Data analysis

To establish if there were significant differences in the number of tracheal elements per square millimeter, their diameter, length and thickness of their walls, anatomical indexes, relative hydraulic conductivity, specific conductivity and xylem cavitation resistance among species, organs and types of xylem, one-way analysis of variance was performed, and when significant differences between species were detected ($P < 0.05$), Tukey's multiple comparison tests were performed. To determine the possible relationship between the registered xylem anatomical characteristics and the cavitation resistance, a multiple regression was performed, where the anatomical characteristics were the predictive variables and the P_{50} values were the response variable. All statistical analyses were carried out with Minitab 18 for Windows (Minitab Inc.).

Results

Xylem anatomy

Root

In general, the roots of the three studied species had the typical anatomy of monocotyledons. In cross-section, they were polyarchs, and the xylem was arranged around a central group of parenchymal cells (Fig. 1A). The protoxylem (PX) was oriented towards the pericycle, and the metaxylem (MX) was contiguous to the central parenchyma. In *P. communis*, the PX and MX were intercalated around the central parenchyma; the first consisted of solitary cells, and the second was surrounded by fibers and a layer of parenchyma. In *C. papyrus*, the PX was arranged in solitary or aggregate form, and the MX was distributed in two discrete sets, with the internal set having a greater diameter (Fig. 1B). In *C. indica*, there was a set of MX with an adjacent PX (Fig. 1C). In all three species, the vessels of the MX were polygonal or semicircular, and in the PX, the cells were polygonal. The perforation plates were generally scalariform in the PX and simple in the MX. Both types of xylem showed alternate pits, which were present in greater quantity and were larger in the MX, and with thinner and closer helical thickenings.

The number of cells and the length, diameter and thickness of their walls in the PX and the MX are shown in Table 1. In the three analyzed species, the PX had a greater number of cells than the MX (*C. indica*: $F = 217$, $P < 0.0001$; *C. papyrus*: $F = 24$, $P < 0.0001$; *P. communis*: $F = 142$, $P < 0.0001$), and *C. indica* had longer vessel

elements compared to the other two species (PX: $F = 122.5$, $P < 0.0001$; MX: $F = 28.3$, $P < 0.0001$). Significant differences were recorded between the diameters of the MX of *C. papyrus* and *P. communis* ($F = 4.1$, $P = 0.03$), with the latter species showing the largest diameter vessels. PX with greater diameter was observed in *C. indica* ($F = 57.2$, $P < 0.0001$), and the thickest cell walls were recorded in the MX of *P. communis* ($F = 38$, $P < 0.0001$) and the PX of *C. indica* ($F = 25$, $P < 0.0001$) (Table 1).

Rhizome

In cross-section, the cortex presented a few small vascular bundles surrounded by fibers, which were amphivasal in *C. indica* and collateral in *C. papyrus* and *P. communis*. The xylem of the cortical vascular bundles was constituted only by PX, with annular thickenings in longitudinal section, except in *C. indica*, where they were helical. The atactostele had vascular bundles surrounded by fibers that often only had MX and were collateral in *P. communis* (Fig. 2A) and amphivasal in the other two species (Fig. 2B,C). The MX in these vascular bundles generally exhibited solitary cells, sometimes aggregated, ellipsoid to semicircular, with simple perforation plates and generally alternate pits (Fig. 2D). If present, the PX was constituted by polygonal cells, with simple or scalariform perforation plates and helical thickenings.

The number of cells and the length, diameter and thickness of their walls in the PX and MX are indicated in Table 2. The MX showed a greater number of cells per vascular bundle than the PX in *C. indica* and *C. papyrus* (*C. indica*: $F = 21.7$, $P < 0.0001$; *C. papyrus*: $F = 56$, $P < 0.0001$; *P. communis*: $F = 3.6$, $P = 0.087$). Longer tracheal elements were recorded in *P. communis* (MX: $F = 11.4$, $P < 0.0001$; PX: $F = 24.3$, $P < 0.0001$). *C. indica* presented PX with a smaller diameter ($F = 23.4$, $P < 0.0001$). Thicker cell walls corresponded to the MX of *C. papyrus* ($F = 339.7$, $P < 0.0001$) and the PX of *P. communis* ($F = 25.6$, $P < 0.0001$) (Table 2).

Aerial stem

In cross-section, the atactostele had collateral vascular bundles. The *C. papyrus* cortex exhibited bundles associated with or surrounded by radiated chlorenchyma and generally lacked PX (Fig. 3A). In the central cylinder, small vascular bundles were mixed with larger ones, both surrounded by parenchyma and an inner layer of fibers; those adjacent to the cortex presented a set of fibers on the xylem side (Fig. 3B,C). *P. communis* presented a series of vascular bundles bordered by the cortex embedded in a band of fibers (Fig. 3B). These were small, with a fiber sheath, where PX and MX were observed. Between

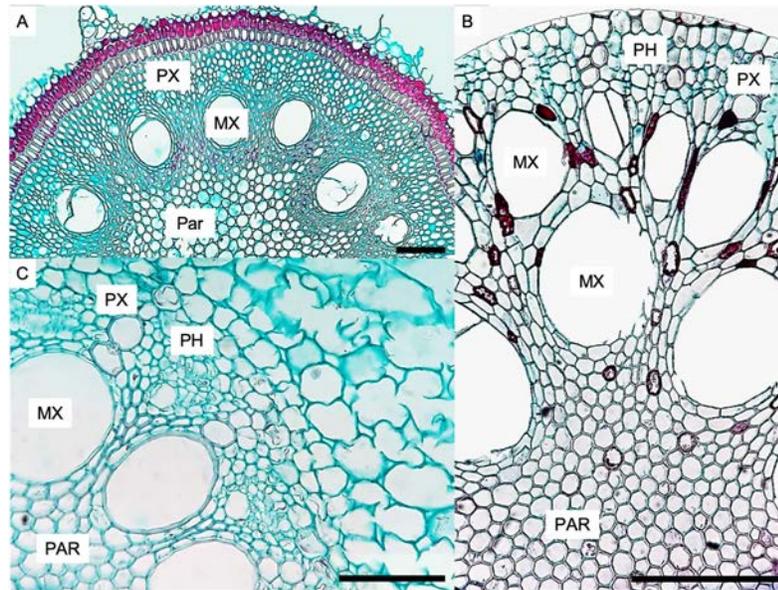


Fig. 1. Root, central cylinder cross-section. (A) *Phragmites communis* (100 μm), (B) *Cyperus papyrus* (100 μm) and (C) *Canna indica* (50 μm). MX, metaxylem; PAR, parenchyma; PH, phloem; PX, protoxylem.

Table 1. Root, xylem quantitative characteristics. CC, central cylinder; MX, metaxylem; PX, protoxylem. Different letters indicate significant differences ($n = 25$ fields; $P < 0.05$), in the number of cells between PX and MX; the length, diameter, and cell wall thickness of each type of xylem, between species. Tukey's multiple comparisons analysis ($P < 0.05$).

Species	Type of xylem	Number of vessels in the CC	Length	Diameter	Wall thickness
			(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)
<i>Canna indica</i>	PX	20–27 ^a	1120 \pm 310 ^a	23 \pm 6 ^a	1.8 \pm 0.3 ^a
	MX	8–11 ^b	793 \pm 312 ^a	72 \pm 16 ^{ab}	2.3 \pm 0.2 ^a
<i>Cyperus papyrus</i>	PX	53–61 ^a	450 \pm 50 ^b	11.8 \pm 2.2 ^b	1.3 \pm 0.3 ^b
	MX	48–56 ^b	220 \pm 50 ^b	67.8 \pm 12.8 ^b	1.9 \pm 0.3 ^b
<i>Phragmites communis</i>	PX	30–46 ^a	230 \pm 86 ^c	13.8 \pm 2 ^b	1.4 \pm 0.3 ^c
	MX	15–18 ^b	606 \pm 299 ^c	83 \pm 19.5 ^a	3.0 \pm 0.6 ^c

this band and the fistular region of the stem, there were bundles that varied in size and presented this sheath (Fig. 3B). In *C. indica*, the vascular bundles adjoined to the cortex were small, the inner ones varied in size and both had a set of fibers towards the phloem and the xylem and were surrounded by a layer of parenchyma (Fig. 3C). The PX was made up of semicircular or polygonal cells, generally grouped. The three studied species had protoxylem lacunae in some vascular bundles (Fig. 3C). The MX cells were semicircular to circular, solitary, with two to four vessels per vascular bundle. The PX and MX had simple perforation plates, alternate pits, and helical

thickenings in the PX (Fig. 3D); only the *C. papyrus* MX had opposite pits, and its PX thickenings were annular.

The cell number, length, diameter and thickness of the PX and MX walls are shown in Table 3. In *C. indica*, MX exhibited more cells per vascular bundle than PX (*C. indica*: $F = 7.58$, $P = 0.013$; *C. papyrus*: $F = 0.56$, $P = 0.46$; *P. communis*: $F = 3.06$, $P = 0.09$). *P. communis* presented longer MX vessel elements ($F = 21.5$, $P < 0.0001$) and shorter PX cells, as did *C. papyrus* ($F = 40.3$, $P < 0.0001$). The diameter of the PX was similar among the studied species ($F = 0.66$, $P = 0.52$). MX with a larger diameter was recorded in *C. papyrus*, and MX with

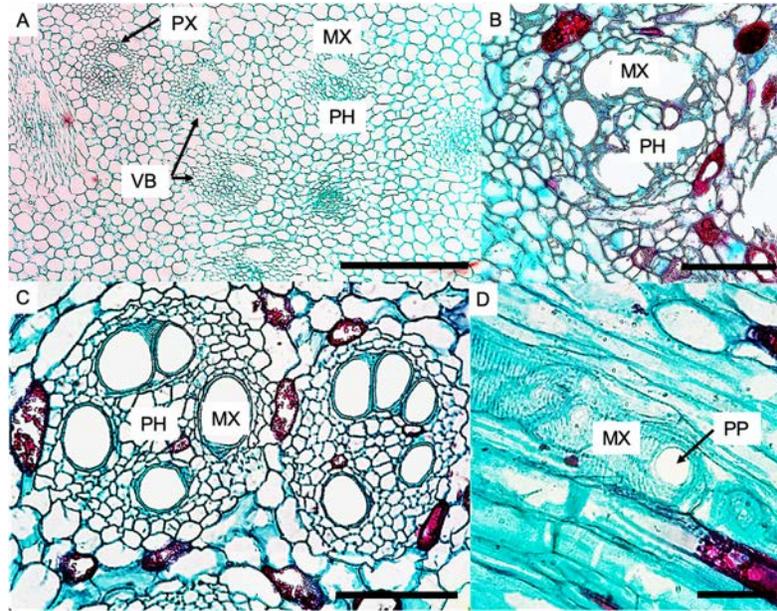


Fig. 2. Rhizome. (A–C) Cross-section and (D) longitudinal section. (A) *Phragmites communis* (100 μm), collateral vascular bundles of the central cylinder, (B) *Canna indica* (150 μm), (C) *Cyperus papyrus* (100 μm), amphivasal vascular bundles of the central cylinder and (D) *C. papyrus*, metaxylem vessel elements (50 μm). PH, phloem; VB, vascular bundles; MX, metaxylem; PP, perforation plate; PX, protoxylem.

Table 2. Rhizome, xylem quantitative characteristics. MX, metaxylem; PX, protoxylem; TE, tracheal elements; VB, vascular bundle. Different letters indicate significant differences ($n = 25$ fields; $P < 0.05$), in the number of tracheal elements per vascular bundle between the PX and MX of the same species; the length, diameter, and cell wall thickness of each type of xylem, between species. Tukey's multiple comparisons analysis ($P < 0.05$).

Species	Type of xylem	Number of TE/VB	Length	Diameter	Wall thickness
			(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)
<i>Canna indica</i>	PX	0–2 ^a	575 \pm 214.2 ^a	8.28 \pm 2.3 ^a	1.1 \pm 0.1 ^a
	MX	3–10 ^b	206.7 \pm 70.2 ^a	36.6 \pm 10.8 ^a	1.9 \pm 0.2 ^a
<i>Cyperus papyrus</i>	PX	0–2 ^a	358.2 \pm 92 ^b	9.26 \pm 2.2 ^a	1.3 \pm 0.22 ^b
	MX	2–9 ^b	171.7 \pm 44.2 ^a	39.42 \pm 11.2 ^a	2.1 \pm 0.18 ^b
<i>Phragmites communis</i>	PX	0–4 ^a	682 \pm 141.3 ^b	12.8 \pm 3.3 ^b	1.8 \pm 0.19 ^c
	MX	1–4 ^a	257.5 \pm 51.28 ^b	57.5 \pm 12 ^b	0.65 \pm 0.1 ^c

thinner cell walls was recorded in *P. communis* ($F = 12.7$, $P < 0.0001$), which also had PX with thicker walls ($F = 47.4$, $P < 0.0001$) (Table 3).

Xylem comparison between organs

Based on a comparison between organs of the same species and by xylem type, significant differences were recorded in vessel length, its diameter, and cell wall thickness, except for this last variable in the PX of *C. papyrus* (Fig. 4A–I). In both xylem types of *C. indica*

and the PX of *C. papyrus*, roots had longer tracheal elements than the other organs (Fig. 4A,D). The aerial stem of this last species and *P. communis* recorded the longest MX cells (Fig. 4G).

In both xylem types of *C. indica*, roots had conductive elements with a larger diameter, the same was observed for the MX of *P. communis* (Fig. 4B,H); the PX of the rhizome of this last species and *C. papyrus* presented significantly shorter cells (Fig. 4D,G). *C. indica* and *P. communis* recorded MX elements with thicker walls in their roots, and *C. papyrus* in its rhizome; only

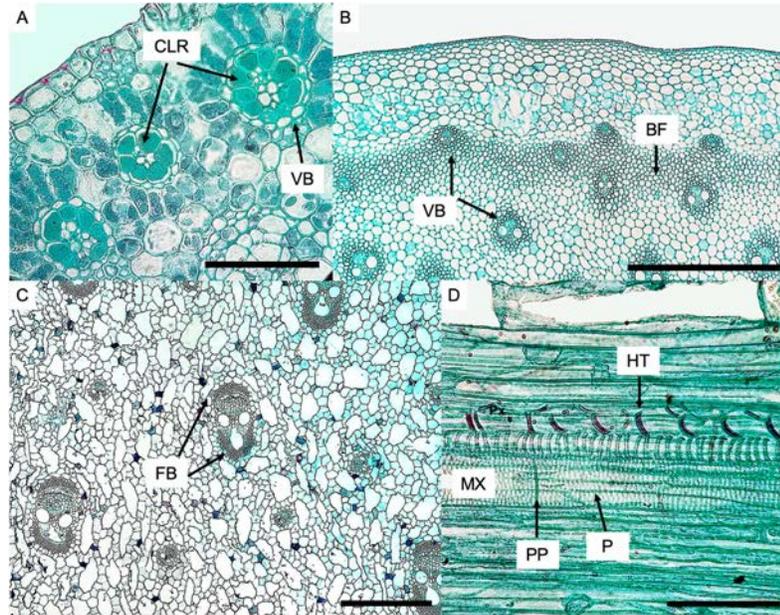


Fig. 3. Cross-sections (A–C) and longitudinal sections (D) of aerial stem. (A) *Cyperus papyrus* (50 μm), vascular bundles surrounded by radiated chlorenchyma, (B) *Phragmites communis* (500 μm), vascular bundles embedded in a band of fibers, (C) *Canna indica* (1 mm), vascular bundles with fibers at both ends and (D) *P. communis* (100 μm), proto and metaxylem cells. BF, band of fibers; CLR, radiated chlorenchyma; FB, fibers; HT, helical thickenings; MX, metaxylem; PP, perforation plate; P, pits; PX, protoxylem; VB, vascular bundles.

Table 3. Aerial stem, xylem quantitative characteristics. MX, metaxylem; PX, protoxylem; TE, tracheal elements; VB, vascular bundles. Different letters indicate significant differences ($n = 25$ fields; $P < 0.05$), in the number of tracheal elements between the PX and MX of the same species; the length, diameter and thickness of the walls of each type of xylem, between species. Tukey's multiple comparisons analysis ($P < 0.05$).

Species	Type of xylem	Number of TE/VB	Length	Diameter	Wall thickness
			(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	(μm ; $\bar{x} \pm \text{sd}$)
<i>Canna indica</i>	PX	2–6 ^a	703 \pm 238.5 ^a	12.5 \pm 6.4 ^a	1.7 \pm 0.4 ^a
	MX	2–4 ^b	284.5 \pm 85 ^a	24.6 \pm 11.9 ^a	1.8 \pm 0.16 ^a
<i>Cyperus papyrus</i>	PX	2–5 ^a	301 \pm 132 ^b	11.2 \pm 2.5 ^a	1.3 \pm 0.2 ^b
	MX	2–4 ^a	525 \pm 194 ^b	53.9 \pm 15 ^b	1.7 \pm 0.5 ^a
<i>Phragmites communis</i>	PX	1–3 ^a	278.1 \pm 103.7 ^b	12.6 \pm 4.2 ^a	2.64 \pm 0.5 ^c
	MX	2–4 ^a	831.6 \pm 409.2 ^c	32.5 \pm 18.7 ^a	1.4 \pm 0.45 ^b

P. communis presented PX cells with significantly thicker walls in the aerial stem (Fig. 4C,F,I).

Anatomical indexes

In general, the VI was higher in the metaxylem (root: $F = 32$, $P < 0.0001$; rhizome: $F = 15.4$, $P = 0.001$; aerial stem: $F = 48.6$, $P < 0.0001$), except in the rhizome of *C. papyrus*. When comparing this index between the organs of the same species, the roots of *C. indica* and

P. communis registered the highest value in PX and MX. Among the studied species, the roots of *C. indica* had the highest value (PX: $F = 1676$, $P < 0.0001$; MX: $F = 1255$, $P < 0.0001$). In the rhizome, *C. papyrus* had the highest VI in the protoxylem, while *P. communis* had the highest in the metaxylem (PX: $F = 359.7$, $P < 0.0001$; MX: $F = 1775$, $P < 0.0001$). In addition, *C. papyrus* and *C. indica* presented a high VI value in the MX of the aerial stem, and *C. indica* registered a high value in the PX of the same organ (PX:

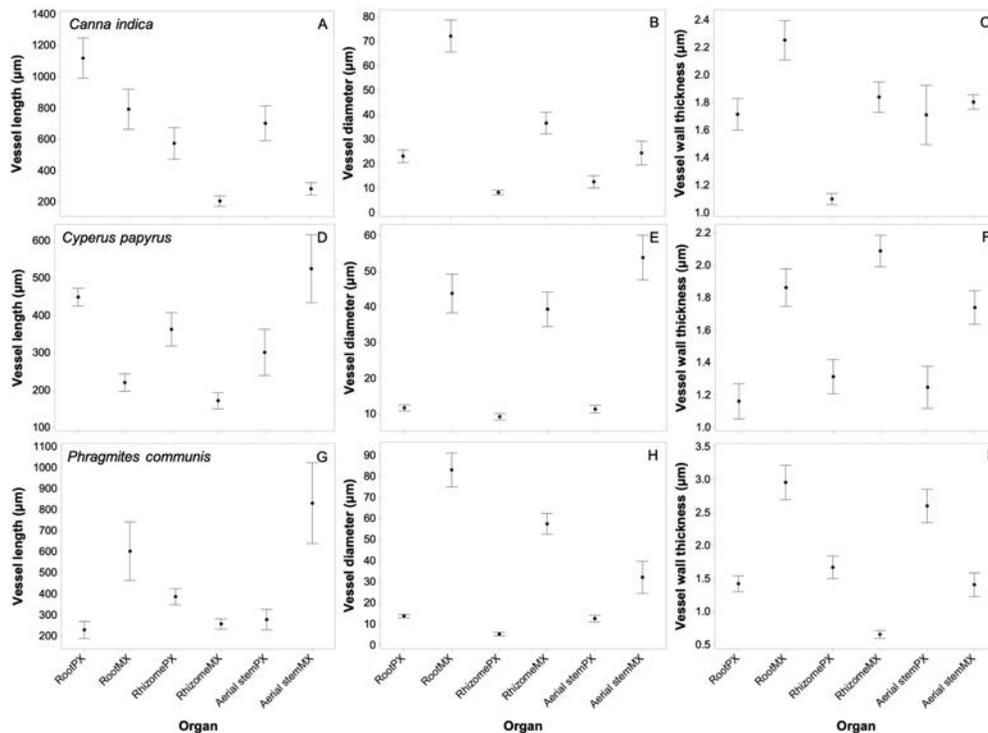


Fig. 4. Differences in vessel length (μm), vessel diameter (μm) and vessel wall thickness (μm), between organs of the same species, by type of xylem (PX, protoxylem; MX, metaxylem). (A–C) *Canna indica* (D–F) *Cyperus papyrus* and (G–I) *Phragmites communis*. (A) Vessel length PX: $F = 26.06$ $P < 0.001$ MX: $F = 56.60$ $P < 0.001$, (B) vessel diameter PX: $F = 52.26$ $P < 0.001$ MX: $F = 90.84$ $P < 0.001$, (C) vessel wall thickness PX: $F = 26.16$ $P < 0.001$ MX: $F = 22.73$ $P < 0.001$, (D) vessel length PX: $F = 11.57$ $P < 0.001$ MX: $F = 50.13$ $P < 0.001$, (E) vessel diameter PX: $F = 8.47$ $P < 0.001$ MX: $F = 7.64$ $P = 0.001$, vessel wall thickness PX: $F = 1.86$ $P = 0.164$ MX: $F = 12.04$ $P < 0.001$, (F) vessel diameter PX: $F = 15.84$ $P < 0.001$ MX: $F = 19.35$ $P < 0.001$, (G) vessel length PX: $F = 69.42$ $P < 0.001$ MX: $F = 56.22$ $P < 0.001$, (H) vessel diameter PX: $F = 45.68$ $P < 0.001$ MX: $F = 168.53$ $P < 0.001$. Significant differences were considered with a $P < 0.05$.

$F = 153.5$, $P < 0.0001$; MX: $F = 617$, $P < 0.0001$) (Table 4).

The MI of the MX was higher in all the organs of *C. indica* and *P. communis*; however, in the rhizome PX, only *C. papyrus* registered a high value (root: $F = 32$, $P < 0.0001$; rhizome: $F = 7.8$, $P = 0.010$; aerial stem $F = 48.6$, $P < 0.0001$). Among the organs of the same species, the roots of *C. indica* and *P. communis* showed the highest values, the same as the PX of the rhizome and the MX of the aerial stem of *C. papyrus*. When comparing the MI between organs of different species, the root of *C. indica* presented the highest value in both types of xylem (PX: $F = 2864$, $P < 0.0001$; MX: $F = 1821$, $P < 0.0001$). In the rhizome, the PX of *C. papyrus* and the MX of *P. communis* had the highest MI value (PX: $F = 164.2$, $P < 0.0001$; MX: $F = 2031$, $P < 0.0001$). In the aerial stem, MI was higher in the MX of *C. papyrus*

and the PX of *C. indica* (PX: $F = 1420$, $P < 0.0001$; MX: $F = 527.8$, $P < 0.0001$) (Table 4).

Among the three analyzed species, the highest collapse index (CI) was recorded in the PX of the roots, rhizomes and aerial stem of *C. papyrus* and *P. communis* (root: $F = 106.3$, $P < 0.0001$; rhizome: $F = 21.2$, $P < 0.0001$; aerial stem: $F = 0.8$, $P = 0.37$). When evaluating this index between organs of the same species, the highest value was presented in the PX of the root of *C. papyrus* and the rhizome of *C. indica* and *P. communis*. When comparing the collapse index between the organs of the three species, the highest values were recorded in the PX of the root of *C. papyrus* and the MX of *P. communis* of the same organ (PX: $F = 495.6$, $P < 0.0001$; MX: $F = 242.6$, $P < 0.0001$). *C. papyrus* had the MX with the highest CI in its rhizome ($F = 1538$, $P < 0.0001$), and *P. communis* showed the

Table 4. Xylem anatomical indexes between organs of the same species, by type of xylem. CI, collapse index; MI, mesomorphy index; MX, metaxylem; PX, protoxylem; VI, vulnerability index. Different letters indicate significant differences ($n = 25$ fields; $P < 0.05$). Tukey's multiple comparisons analysis ($P < 0.05$).

Species	Organ	Type of xylem	VI	MI	CI
			($\bar{x} \pm \text{sd}$)	($\bar{x} \pm \text{sd}$)	($\bar{x} \pm \text{sd}$)
<i>Canna indica</i>	Root	PX	0.98 ± 0.04 ^a	1116.6 ± 43.1 ^a	0.022 ± 0.001 ^a
		MX	7.4 ± 0.3 ^a	5796.8 ± 225.3 ^a	0.003 ± 0.0003 ^a
	Rhizome	PX	0.12 ± 0.003 ^b	64.6 ± 2.52 ^b	0.07 ± 0.0021 ^b
		MX	0.6 ± 0.025 ^b	129.9 ± 5 ^b	0.012 ± 0.0004 ^b
	Aerial stem	PX	0.22 ± 0.007 ^c	149.3 ± 5.9 ^c	0.03 ± 0.002 ^c
		MX	0.73 ± 0.02 ^b	197 ± 7.2 ^b	0.15 ± 0.007 ^c
<i>Cyperus papyrus</i>	Root	PX	0.15 ± 0.006 ^a	69.1 ± 2.2 ^a	0.052 ± 0.0021 ^a
		MX	1.08 ± 0.044 ^a	236.2 ± 9 ^a	0.002 ± 0.0001 ^a
	Rhizome	PX	0.2 ± 0.004 ^b	70.6 ± 2.9 ^a	0.045 ± 0.002 ^b
		MX	0.07 ± 0.002 ^b	14.3 ± 0.45 ^b	0.012 ± 0.0004 ^b
	Aerial stem	PX	0.13 ± 0.006 ^c	42.4 ± 1.8 ^b	0.042 ± 0.002 ^c
		MX	0.81 ± 0.02 ^c	422 ± 16.6 ^c	0.004 ± 0.0003 ^c
<i>Phragmites communis</i>	Root	PX	0.36 ± 0.015 ^a	84.1 ± 3.4 ^a	0.055 ± 0.002 ^a
		MX	4.8 ± 0.2 ^a	2962.3 ± 114 ^a	0.004 ± 0.0001 ^a
	Rhizome	PX	0.13 ± 0.003 ^b	44.9 ± 1.4 ^b	0.25 ± 0.011 ^b
		MX	1.22 ± 0.042 ^b	327.2 ± 12.1 ^b	0.0006 ± 0.00004 ^b
	Aerial stem	PX	0.16 ± 0.007 ^c	45.8 ± 1.9 ^b	0.14 ± 0.007 ^c
		MX	0.29 ± 0.015 ^c	238.1 ± 9.6 ^b	0.006 ± 0.0003 ^c

highest value of this index in the PX of its rhizome and aerial stem ($F = 1550.2$, $P < 0.0001$) (Table 4).

Relative and specific hydraulic conductivity and cavitation resistance

The MX presented greater RC than the PX among all the organs and analyzed species (root: $F = 46.9$, $P < 0.0001$; rhizome: $F = 23.4$, $P < 0.0001$; aerial stem: $F = 13.1$, $P = 0.001$). When comparing organs of the same species, the highest RC corresponded to the MX of the root ($F = 14.6$, $P < 0.0001$), and in *P. communis*, it was greater in the PX of the aerial stem. Among species, the highest RC values were recorded in the MX of the three organs of *C. papyrus*, the PX of the root and the rhizome of *C. indica*, and the PX of the aerial stem of *P. communis* (root: $F = 1135$, $P < 0.0001$; rhizome: $F = 1864$, $P < 0.0001$; aerial stem: $F = 2556$, $P < 0.0001$). The specific conductivity of the aerial stem of *C. indica* was higher than that in *P. communis*; however, there were no significant differences with respect to *C. papyrus* ($F = 7.6$, $P = 0.022$). *P. communis* registered significantly higher cavitation resistance (P_{50}) than the other two species ($F = 22.8$, $P = 0.002$) (Table 5, Fig. 5).

When the relationship between xylem cavitation resistance of the aerial stem and the dimensions of its tracheal elements was evaluated, significant relationship was recorded between cavitation resistance and the number of vessels per square millimeter in the MX of *C. indica* ($F = 4.56$, $P = 0.050$) (Fig. 6A) and *C. papyrus* ($F = 5.62$,

$P = 0.032$) (Fig. 6B). The least related variable with P_{50} was the vessel wall thickness in the PX of *C. indica* and the number of vessels per square millimeter in the same xylem type of *C. papyrus* and *P. communis*.

Discussion

Functional anatomy

The xylem anatomical characteristics of the three studied species are similar to those described in most monocots (Figs 1–3; Plowman 1906, Metcalfe 1960, 1971, Tomlinson 1961, 1970, Esau 1985, Carlquist and Schneider 2010). In the roots of *C. indica* and *C. papyrus* and in the rhizome of the three studied species, the PX cells exceeded in length those of the MX (Tables 1 and 2). Pace et al. (2011) noted that it was not possible to establish a pattern that relates the increase in the length of the conductive cells between the organs of three *Syagrus* (Arecaceae) species. In general, the length of the conductive cells of the xylem of the studied species in this investigation was lower than that of *Syagrus* stems.

It is assumed that tracheal elements with larger diameters are shorter; however, in *C. indica*, these cells were longer and with larger diameters in the roots than in the other organs. Besides, they were surrounded by cells with thickened walls, which could indicate that the xylem of the roots of *C. indica* is more efficient in water conduction, despite having longer vessel elements. The roots had tracheal elements with a greater diameter in all the species and organs analyzed (Tables 1–3, Fig. 4). In

Table 5. Hydraulic parameters and xylem cavitation resistance. K_s , specific conductivity; MX, metaxylem; PX, protoxylem; P_{50} , cavitation resistance; RC, relative hydraulic conductivity. Different letters indicate significant differences (RC: $n = 25$ fields, K_s : $n = 5$ aerial stem segments, P_{50} : $n = 3$ aerial stem segments; $P < 0.05$). Tukey's multiple comparisons analysis ($P < 0.05$). Due to the size of the roots, the rhizomes and the equipment used, it was not possible to obtain the K_s and P_{50} of these organs.

Species	Organ	Type of xylem	RC	K_s	P_{50}
			($\mu\text{m}^4 \times 10^6$; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	($\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$; $\bar{x} \pm \text{sd}$)	(MPa; $\bar{x} \pm \text{sd}$)
<i>Canna indica</i>	Root	PX	415 221 \pm 161 15 ^a	—	—
		MX	16 802 647 \pm 651 235 ^a	—	—
	Rhizome	PX	22 083 \pm 861 ^a	—	—
		MX	6 599 984 \pm 255 790 ^a	—	—
	Aerial stem	PX	96 117 \pm 3779 ^a	0.123 \pm 0.067 ^a	-0.13 \pm 0.015 ^a
<i>Cyperus papyrus</i>	Root	PX	784 265 \pm 30 390 ^a	—	—
		MX	92 132 \pm 3573 ^b	—	—
	Rhizome	PX	83 726 532 \pm 3 244 862 ^b	—	—
		MX	21 675 \pm 832 ^a	—	—
	Aerial stem	PX	78 779 312 \pm 3 053 154 ^b	0.025 \pm 0.005 ^{ab}	-0.18 \pm 0.03 ^a
<i>Phragmites communis</i>	Root	PX	87 091 \pm 3374 ^b	—	—
		MX	35 205 803 \pm 1 364 431 ^b	—	—
	Rhizome	PX	87 277 \pm 3384 ^b	—	—
		MX	50 554 244 \pm 1 959 260 ^c	—	—
	Aerial stem	PX	2226 \pm 86.2 ^b	0.007 \pm 0.0007 ^b	-0.38 \pm 0.076 ^b
		MX	31 083 041 \pm 1 204 652 ^c	—	—
			122 497 \pm 4748 ^c	—	—
			7 603 259 \pm 294 672 ^c	—	—

C. indica and *P. communis*, there was a decreasing trend of the diameter of the vessels of MX from roots to aerial stems, consistent with the patterns described for vascular plants by West et al. (1999). According to Hagen-Poiseuille's law, this decrease compensates for the effect of the length of these cells on the resistance to hydraulic flow. This trend has also been observed in the MX vessels of three species of *Syagrus*, where the average diameters recorded ranged from 167 to 272 μm in the roots, 60 to 130 μm in the stems and 30 to 50 μm in the leaves. Petit et al. (2014) obtained similar results when they analyzed the vessels of *Bactris gasipaes* and *Guadua angustifolia* (Arecaceae). According to these authors, the vascular design of these plants optimizes the water transport in the basal portions of the stems, similarly to what occurs in woody plants, supporting the results of West et al. (1999).

In this research, the largest PX elements were recorded in the root of *C. indica*, and the largest MX vessels were found in the same organ of *P. communis* (Table 1). These characteristics could indicate a xeromorphic xylem, however; these plants naturally grow in flooded soils, moreover its cavitation resistance proves that they are not adapted to xeric environments.

In the three analyzed species, the wall of the tracheal elements generally showed a greater thickness in the MX, although in *C. indica*, the xylem of the root had thicker walls than in the other organs (Tables 1–3). These thicknesses are similar to those noted by Karam (2005) in

the PX and the MX of *Lilium* (Liliaceae) (0.5–1.0 μm). This similarity in the tracheal elements wall thickness, could indicate that the safety in the water ascent, does not depend only on this attribute but is also related with the presence of fibers associated to the xylem, as it occurs in most monocots.

Anatomical indexes

According to a bibliographic search, no studies were found on the determination of VI, MI and CI for monocotyledons. These indexes were developed to explain the functional anatomy of woody plants; therefore, this would be one of the first studies on monocotyledons. The VI of the PX in all the species and studied organs in this research was less than 1, and the MI was smaller than 200 (Table 4). Consequently, due to the small diameter and number of tracheal elements per square millimeter, and according to these indexes, PX is resistant to embolism due to cavitation and is xeromorphic. It was also observed that root PX cells in *C. indica* were more vulnerable to embolism than in the other organs. In the aerial stems of the plants in this study, the value of VI was lower than one, and the MI was greater than 200 in *C. papyrus* and *P. communis* (Table 4). This indicates that the MX is resistant to embolism and mesomorphic, as the tracheal elements have a relatively large diameter, and are present in greater numbers per square millimeter.

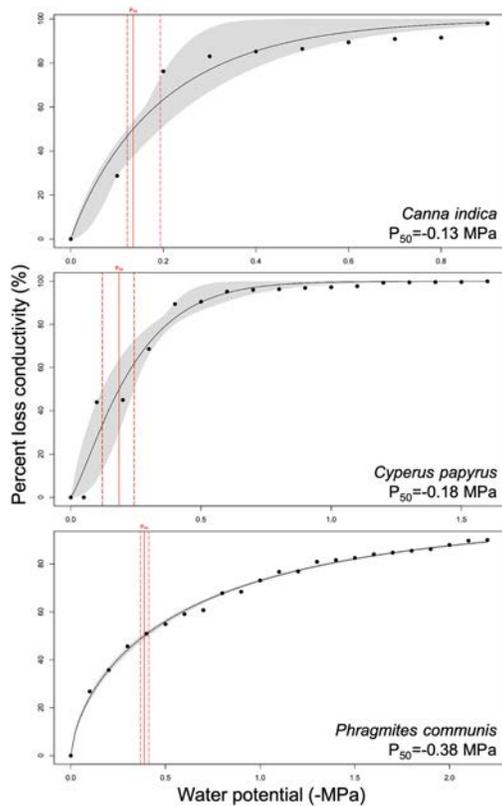


Fig. 5. Xylem vulnerability curves of aerial stems of *Canna indica*, *Cyperus papyrus* and *Phragmites communis*. The percentage loss of xylem hydraulic conductance with decreasing xylem water potential is represented by closed circles. Each data represents the mean of three samples. Full lines represent the fitted data to the Weibull distribution function. Solid red lines represent the P_{50} value for each species, and the dotted red lines represent the 95% confidence intervals. Gray shaded area is the 95% bootstrapped confidence interval for the fitted curves.

The xylem of the three species analyzed was not very resistant to collapse. The CI was variable among the different types of xylem. However, PX tended to be more resistant (Table 4) due to a greater number of cells per vascular bundle, smaller diameter and these were often organized in pairs; while the MX regularly consisted of solitary cells that may have been surrounded by parenchyma with slightly thickened walls or fibers. It is likely that the aggregated vessels observed are, in reality, an overlapping of the perforation plates of two consecutive vessel elements.

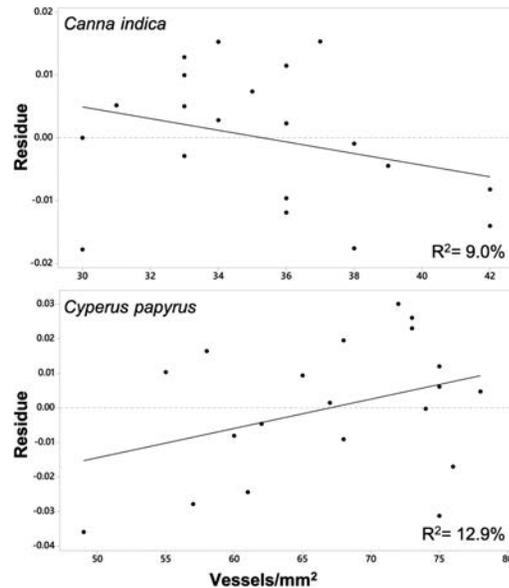


Fig. 6. Relationship between xylem cavitation resistance (P_{50}) and number of vessels per mm^2 of the MX, in (A) *Canna indica* ($F = 4.56$, $P = 0.05$) and (B) *Cyperus papyrus* ($F = 5.62$, $P = 0.03$). The line is a linear regression, statistically significant with a $P < 0.05$.

The CI was variable among the studied organs (Table 4), as there was probably no correlation between the thickness of the wall of the tracheal elements and the organ to which they belong. This implies that the conductive cells of the xylem offer more or less homogeneous implosion resistance throughout the conductive system. Most of the CI values recorded in this research are lower than those obtained by other authors for woody plants (Table 4).

Hydraulic conductivity

Because of their smaller diameter, PX cells transport a smaller water volume. In the roots of *C. indica* and *C. papyrus*, this tissue was more efficient in terms of water conduction than in the other studied organs, owing to its larger diameter. The MX of *C. papyrus* had a greater capacity to transport water among all the studied organs (Table 5). Among the types of xylem, organs and species, the water conduction efficiency depended mainly on the dimensions of the tracheal elements. However, the RC values recorded in the three analyzed species did not show a reduction pattern between the organs observed in terms of the diameter of the conductive cells (Table 5). Apparently, no other studies have been

performed on the RC in herbaceous plants, as this model was developed for woody plants. However, the values recorded in *C. indica*, *C. papyrus* and *P. communis*, are similar to those recorded in woody plants (Reyes-Santamaría et al. 2002, Gutiérrez et al. 2009, Melo-Júnior et al. 2017). These results indicate that when considering only the radius and the number of vessels per unit area, the conductive system of herbaceous and woody plants shows a similar capacity to conduct water.

When the aerial stem water flow was measured, it was not possible to differentiate the K_s between the PX, when it remained functional, and the MX. However, it was assumed that the latter conducts a greater water volume. It was observed that the K_s was higher in *C. indica* than in the other species (Table 5). In two *Zea mays* hybrids higher K_s values were recorded (0.31 and $0.44 \text{ mg s}^{-1} \text{ kPa}^{-1} \text{ mm}^{-1}$), as in *Chusquea ramosissima* and *Merostachys clausenii* (Poaceae) (43.7 and $3.1 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, respectively) (Li et al. 2009, Saha et al. 2009), than those obtained in the three species analyzed in this research. This difference is probably due to the greater number of vascular bundles per unit area, the aerial stem dimensions and the presence of simple perforation plates in the MX, resulting in a more efficient conductive system. It is likely that the results of the RC and the K_s do not correspond because the RC does not consider the chemical composition of the sap that flows through the xylem, the structure of the pits and their membranes, in addition to the roughness of the wall of the conductive cells, and the resistance to the flow of water, present in several points of the water column.

Cavitation resistance

According to Lens et al. (2016), it is common to infer that herbaceous plants are less resistant to cavitation than woody plants because the P_{50} values are considerably less negative. These authors, when studying the xylem cavitation resistance in 44 herbaceous species, among them 25 monocotyledons, demonstrated that the previous assertion is not always fulfilled because 94% of the obtained values do not correspond with this premise. Among the studied species was *Phragmites australis* (= *P. communis*), for which they recorded a $P_{50} = -0.6 \text{ MPa}$, while a $P_{50} = -0.38 \text{ MPa}$ was obtained in our study (Table 5). This difference is probably due to the intraspecific variability of the xylem anatomical characteristics and the associated physiological consequences.

To summarize, the *P. communis* aerial stem had the least vulnerable MX, the most collapse-resistant PX, and the highest RC. In addition, its K_s was smaller, and the diameter of its vessels was greater than in the *C. indica* aerial stem; it was also the most cavitation-resistant

species. These results do not support the hypothesis that tracheal elements with a larger diameter are more efficient in water conduction and more vulnerable to cavitation. Li et al. (2009) conducted a study on the cavitation resistance of two *Z. mays* hybrids and suggested that conduction-efficient xylem can also be cavitation resistant, as long as there is a greater number of vascular bundles per unit area, instead of larger diameter vessels. This agrees with *P. communis* because it was the species with the greatest number of vessels per mm^2 (*C. indica*: 35.3, *C. papyrus*: 67.05, *P. communis*: 113.05), although it had the lowest value of K_s and the most negative P_{50} , and these variables were related only in *C. indica* and *C. papyrus*.

The P_{50} values obtained indicate that *C. indica*, *C. papyrus* and *P. communis* have xylem that is not very resistant to cavitation (Table 5), although other authors have registered herbaceous species with more cavitation-resistant xylem. Li et al. (2009) studied two *Z. mays* hybrids, obtained P_{50} values of -1.56 and -1.78 MPa , and values of -3.21 , -3.65 and -4.5 MPa were measured for *Lolium perenne*, *Poa pratensis* and *Agrostis capillaris* (Poaceae), respectively (Lens et al. 2016). Other authors have registered more negative P_{50} values in other monocots (Cochard et al. 1994, Stiller and Sperry 2002, Saha et al. 2009), compared to those obtained in the present research. The P_{50} values of the studied species were also less negative than the average indicated for woody species (Maherali et al. 2004). Although the anatomical characteristics of the xylem have been related to its cavitation resistance, this parameter is only related to the number of vessels per square millimeter of the aerial stem of *C. indica* and *C. papyrus* (Fig. 6).

Conclusions

This research is a pioneer in the study of the xylem inferential functional anatomy of monocotyledons and contributes to the knowledge of the hydraulic architecture of this group of plants. According to the anatomical indexes, the studied species have xylem that is vulnerable to embolism, where the PX is xeromorphic and the MX is mesomorphic; both are not very resistant to collapse and have a high relative conductivity. The experimental results obtained in this investigation demonstrate that the herbaceous species studied (*C. indica*, *C. papyrus* and *P. communis*) are very vulnerable to cavitation, due to the anatomical characteristics of the xylem, especially the number of vessels per square millimeter and the recorded P_{50} values. Moreover, their xylem is less cavitation resistant, and has lower specific conductivity than other monocots and woody plants.

The results of the anatomical indexes correspond partially with the experimental ones; therefore, it is necessary to propose new indexes or adjust the existing ones for monocots.

Author contributions

G.A.S. and E.S. conceived, designed, carried out the research and wrote the manuscript. T.T. and J.L.P. made important methodological observations and carefully reviewed the document, and all the authors read and approved the final version.

Acknowledgements – The first author thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the scholarship granted to carry out his doctoral studies (registration number: 233564) and the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México for the training received. Ramiro Ríos helped with the field work and advised the cultivation of plants. Ma. de la Luz López provided the reagents to carry out the study.

Data availability statement

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

References

- Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler EA (2004) Evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I (eds) *The Evolution of Plant Physiology*, 1st Edn. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, pp 273–291
- Cai J, Tyree MT (2010) The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant Cell Environ* 33: 1059–1069
- Cao KF, Yang SJ, Zhang YJ, Brodribb TJ (2012) The maximum height of grasses is determined by roots. *Ecol Lett* 15: 666–672
- Carlquist S (1977) Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am J Bot* 64: 887–896
- Carlquist S (1988) *Comparative Wood Anatomy*, 2nd Edn. Berlin, Springer-Verlag
- Carlquist S (2009) Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Bot J Linn Soc* 161: 26–65
- Carlquist S (2012) Monocot xylem revisited: new information, new paradigms. *Bot Rev* 78: 87–153
- Carlquist S, Debuhr L (1977) Wood anatomy of Penaeaceae (Myrtales): comparative, phylogenetic, and ecological implications. *Bot J Linn Soc* 75: 211–227
- Carlquist S, Schneider EL (2010) Origins and nature of vessels in monocotyledons. 11. Primary xylem microstructure, with examples from Zingiberales. *Int J Plant Sci* 171: 258–266
- Cheadle VI (1942) The occurrence and types of vessels in the various organs of the plant in the Monocotyledoneae. *Am J Bot* 29: 441–450
- Choat B (2004) Changes in pit membrane porosity due to deflection and stretching. *J Exp Bot* 55: 1569–1575
- Cobb AR, Choat B, Holbrook NM (2007) Dynamics of freeze-thaw embolism in *Smilax rotundifolia* (Smilacaceae). *Am J Bot* 94: 640–649
- Cochard H (2002) Xylem embolism and drought-induced stomatal closure in maize. *Planta* 215: 466–471
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT (1992) Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiol* 100: 205–209
- Cochard H, Ewers FW, Tyree MT (1994) Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolism. *J Exp Bot* 45: 1085–1089
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiol Plant* 124: 410–418
- Cochard H, Herbette S, Hernández E, Hölttä T, Mencuccini M (2010) The effects of sap ionic composition on xylem vulnerability to cavitation. *J Exp Bot* 61: 275–285
- Cruiziat P, Cochard H, Améglio T (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann For Sci* 59: 723–752
- Dixon HH, Joly J (1895) On the ascent of sap. *Philos Trans R Soc London* 186: 563–576
- Duursma RA, Choat B (2017) Fitplc – an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *J Plant Hydraul* 4: 1–14
- Ennajeh M, Nouri M, Khemira H, Cochard H (2011) Improvement to the air-injection technique to estimate xylem vulnerability to cavitation. *Trees* 25: 705–710
- Esau K (1985) *Anatomía vegetal*, 3rd Edn. Barcelona, Ediciones Omega
- Fahn A, Werker E, Baas P (1986) *Wood Anatomy and Identification of Trees and Shrubs from Israel and Adjacent Regions*. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem
- Grego-Valencia D, Terrazas T, Lara-Martínez R, Jiménez-García LF (2015) La membrana de la punteadura en dos especies de Cactaceae, Cactaceae. *Bot Sci* 93: 431–438
- Gutiérrez M, San Miguel-Chávez R, Terrazas T (2009) Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas. *Int J Bot* 5: 279–286
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001) Trends in wood density and structure are linked to

- prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457–461
- Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD (1994) Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytol* 126: 695–705
- Herbette S, Cochard H (2010) Calcium is a major determinant of xylem vulnerability to cavitation. *Plant Physiol* 153: 1932–1939
- Johansen DA (1940) *Plant Microtechnique*. Mc. Graw Hill, New York
- Jupa R, Plichta R, Paschová Z, Nadezhdina N, Gebauer R (2017) Mechanisms underlying the long-term survival of the monocot *Dracaena marginata* under drought conditions. *Tree Physiol* 37: 1182–1197
- Karam GN (2005) Biomechanical model of the xylem vessels in vascular plants. *Ann Bot* 95: 1179–1186
- Kaufmann I, Schulze-till T, Schneider HU, Zimmermann U, Jakob P, Wegner LH, Wegner LH (2009) Functional repair of embolized vessels in maize roots after temporal drought stress, as demonstrated by magnetic resonance imaging. *New Phytol* 184: 245–256
- Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S (2010) Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytol* 190: 709–723
- Lens F, Picon-Cochard C, Delmas CEL, Signarbieux C, Buttler A, Cochard H, Jansen S, Chauvin T, Chacon-Doria L, del Arco M, Delzon S (2016) Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. *Plant Physiol* 172: 661–667
- Li Y, Sperry JS, Shao M (2009) Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance. *Environ Exp Bot* 66: 341–346
- Li S, Lens F, Espino S, Karimi Z, Klepsch M, Schenk HJ, Schmitt M, Schuldt B, Jansen S (2016) Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA J* 37: 152–171
- Lima TRA, Carvalho ECD, Martins FR, Oliveira RS, Miranda RS, Pereira L, Bittencourt PRL, Sobczak JCMSM, Costa RC, Araújo FS (2018) Lignin composition is related to xylem embolism resistance and leaf life span in trees in a tropical semiarid climate. *New Phytol* 219: 1252–1262
- Lindorf H (1994) Eco-anatomical wood features of species from a very dry forest. *IAWA J* 15: 361–376
- Maherali HM, Pockman WT, Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199
- Melcher PJ, Holbrook NM, Burns MJ, Zwieniecki MA, Cobb AR, Brodribb TJ, Choat B, Sack L (2012) Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods Ecol Evol* 3: 685–694
- Melo-Júnior JCF, Amorim MW, Oliveira GB, Vieira CV (2017) Wood functional anatomy of *Chiococca alba* Hitch. (Rubiaceae) from cerrado. *Acta Biol Catarin* 4: 52–61
- Metcalfe CR (1960) *Anatomy of the Monocotyledons. Vol 1. Gramineae*. Oxford University Press, New York
- Metcalfe CR (1971) *Anatomy of the Monocotyledons. Vol V. Cyperaceae*. Oxford University Press, New York
- Nardini A, Dimasi F, Klepsch M, Jansen S (2012) Ion-mediated enhancement of xylem hydraulic conductivity in four *Acer* species: relationships with ecological and anatomical features. *Tree Physiol* 32: 1434–1441
- Neufeld HS, Grantz DA, Meinzer FC, Goldstein G, Crisosto GM, Crisosto C (1992) Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiol* 100: 1020–1028
- Pace MR, Pereira BM, Angyalossy V (2011) Diversity of metaxylem vessel elements in three *Syagrus* palms (Arecaceae). *Acta Bot Brasil* 25: 315–323
- Patiño JC (1986) *Microtecnica Vegetal*. Trillas, México, D.F
- Patino S, Tyree MT, Herre AE (1995) Comparison of hydraulic architecture of woody plants of differing phylogeny and growth form with special reference to free-standing and hemi-epiphytic *Ficus* species from Panama. *New Phytol* 129: 125–134
- Pereira L, Domingues-Junior AP, Jansen S, Choat B, Mazzafera P (2018) Is embolism resistance in plant xylem associated with quantity and characteristics of lignin? *Trees-Struct Funct* 32: 349–358
- Petit G, DeClerck FA, Carrer M, Anfodillo T (2014) Axial vessel widening in arborescent monocots. *Tree Physiol* 34: 137–145
- Plowman AB (1906) The comparative anatomy and phylogeny of the Cyperaceae. *Ann Bot* 20: 1–33
- Quintanar-Isaías PA, Angeles-Álvarez G, Zavala-Hurtado JA (2009) Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Madera y Bosques* 15: 71–91
- Reyes-Santamaría I, Terrazas T, Barrientos-Priego AF, Trejo C (2002) Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. *Sci Hortic (Amsterdam)* 92: 97–105
- Saha S, Holbrook NM, Montti L, Goldstein G, Cardinot GK (2009) Water relations of *Chusquea ramosissima* and *Merostachys clausenii* in Iguazu National Park, Argentina. *Plant Physiol* 149: 1992–1999
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9: 671–675
- Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S (2013) How to quantify conduits in wood? *Front Plant Sci* 4: 1–11
- Sonsin JO, Gasson PE, Barros CF, Marcati CR (2012) A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado s.s. and adjacent gallery forest). *Bot J Linn Soc* 170: 257–276
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ* 11: 35–40

- Stiller V, Sperry JS (2002) Cavitation fatigue and its reversal in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J Exp Bot* 53: 1155–1161
- Tomlinson PB (1961) The anatomy of *Canna*. *J Linn Soc London, Bot* 56: 467–473
- Tomlinson PB (1970) Monocotyledons – towards an understanding of their morphology and anatomy. *Adv Bot Res* 3: 207–292
- Tyree MT, Ewers FW (1991) Tansley review no. 34 The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119: 345–360
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Phys* 40: 19–38
- Van den Honert TH (1948) Water transport in plants as a catenary process. *Discuss Faraday Soc* 3: 146–153
- Venturas MD, Sperry JS, Hacke UG (2017) Plant xylem hydraulics: what we understand, current research, and future challenges. *J Integr Plant Biol* 59: 356–389
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 665–667
- Williams JLH (2005) Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque tropical seco de Venezuela. *Acta Bot Venez* 28: 257–274
- Zinkernagel J, Mayer N, Paschold P (2011) Methodical approach for identifying changes in xylem vulnerability of *Asparagus officinalis* L. during the vegetation period. *Eur J Hortic Sci* 76: 136–141

Edited by M. Oliver

CAPÍTULO

IV

Alteración de la conductividad específica y la resistencia a la cavitación en tres especies de monocotiledóneas irrigadas con diferentes concentraciones de metales pesados

Alteración de la conductividad específica y la resistencia a la cavitación en tres especies de monocotiledóneas irrigadas con diferentes concentraciones de metales pesados

Gilberto Alemán-Sancheschúlz^{a,b}, Eloy Solano^{a,*}, Ramiro Ríos-Gómez^a y Carlos Linares-López^c

^aUnidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Ciudad de México, México

^bPosgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

^cLaboratorio Universitario de Petrología del LANGEM, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

Autor para la correspondencia email solacael@yahoo.com.mx (E. Solano)

Resumen

Canna indica, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis* son plantas acuáticas emergentes que se utilizan para tratar agua en humedales artificiales y tienen la capacidad de acumular metales pesados. Se ha mostrado que la cantidad de iones en el agua puede alterar la K_s y en menor medida el P_{50} . Se llevó a cabo un experimento donde se irrigaron individuos de las especies mencionadas con dos diferentes concentraciones de $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Ni}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ y con agua potable, después se registró el flujo de agua en los tallos aéreos, utilizando una cabeza hidráulica de 3 kPa y una pipeta de 1 mL, a partir de estos datos se calculó la K_s . Los datos para determinar la resistencia de la cavitación se obtuvieron por medio del método de inyección de aire y los valores de P_{50} se determinaron con el modelo de distribución de Weibull con el paquete *fitplc* en R. La acumulación de metales pesados se analizó mediante el microanálisis con sonda de electrones. En las tres especies se determinó que son mayores la K_s y el P_{50} en plantas irrigadas con soluciones acuosas que contienen metales pesados, también se demostró que la concentración de dichos metales está relacionada con la alteración de los parámetros hidráulicos mencionados; es posible que este fenómeno se deba al menor grado de lignificación del sistema vascular de estas plantas y posiblemente al aumento de la rigidez de las membranas de las punteaduras, que ocasionaría un incremento en el flujo axial de agua, al mismo tiempo que aumentaría la presión necesaria para que ocurra la cavitación por siembra de burbujas o *air-seeding*.

Introducción

Canna indica, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis* son plantas acuáticas emergentes que se cultivan en humedales artificiales para tratar aguas residuales (Kyambadde *et al.*, 2004; Brix *et al.*, 2011; Cule *et al.*, 2016; Beniah y Ebere, 2019), además, son plantas ornamentales susceptibles de ser comercializadas (Belmont *et al.*, 2004). Existen diversos estudios donde se ha analizado la capacidad de estas plantas para traslocar, metabolizar y acumular compuestos orgánicos e inorgánicos, por ejemplo, Solanki *et al.* (2018) demostraron que *Canna indica* es capaz de remover y acumular cadmio, especialmente en las raíces y el tallo, además, registraron una relación negativa entre la productividad de estas plantas y la concentración de cadmio en el agua con la que fueron irrigadas.

Cyperus papyrus y *Eichornia crassipes* tienen la capacidad de limpiar agua contaminada con cadmio y plomo, la segunda especie es más eficiente en este proceso, las diferencias entre las dos especies se deben principalmente a la morfología de sus raíces (Tosepu y Tenggara, 2012). También se han realizado investigaciones sobre esta temática en *Phragmites communis* donde se ha mostrado que acumula mayor cantidad de metales pesados que otras especies, como *Cyperus esculentus* y *Typha angustifolia*, especialmente cromo, hierro, manganeso, níquel, plomo y zinc en el tallo aéreo (Chandra y Yadav, 2011).

En las plantas vasculares el agua se mueve de las raíces a hojas a través de los elementos traqueales del xilema y a favor de un gradiente de presiones negativas, además, contiene hormonas, minerales y otros nutrimentos (Aleman-Sancheschülz *et al.*, 2019); la eficiencia con la que es transportada determina las tasas fotosintética y de crecimiento (Sack *et al.*, 2016). Cuando la presión dentro de los elementos conductores se vuelve muy negativa ocurre la cavitación dentro de ellos y disminuye su conductividad hidráulica (Tyree y Zimmermann, 2002; Venturas *et al.*, 2017). Estos fenómenos dependen principalmente de las características estructurales del xilema, como el diámetro y longitud de los elementos de vaso, el tipo de placa de perforación y la estructura de las membranas de las punteaduras intervasculares (Choat *et al.*, 2004; Lens *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2016; Tixier *et al.*, 2014).

La conductividad hidráulica también se puede alterar por la composición iónica de la solución acuosa que fluye por los elementos traqueales, especialmente por la presencia de cationes (Nardini *et al.*, 2011; Nardini *et al.*, 2012). Para explicar este fenómeno conocido como efecto iónico, se ha propuesto que ocurren cambios reversibles en la matriz de pectinas, que modifica las dimensiones de los poros de las membranas de las punteaduras (Van Doorn *et al.*, 2011). Por ejemplo, Trifilò *et al.* (2014) investigaron la capacidad de *Ceratonia siliqua*, *Olea europaea* y *Laurus nobilis* para resistir el estrés hídrico,

determinaron que las tres especies responden a la sequía regulando el transporte de agua mediante la recarga de los vasos y el aumento temporal de la conductividad mediado por iones. Ryu *et al.* (2014) obtuvieron resultados similares en *L. nobilis* y *O. europaea*, donde además registraron cambios en la estructura de las membranas de las punteaduras.

En las plantas leñosas se ha sugerido que la composición iónica del agua que fluye a través de los elementos traqueales puede alterar la resistencia del xilema a la cavitación (Gascó *et al.*, 2006); sin embargo, se ha demostrado que los mecanismos de control de la conductividad hidráulica y la resistencia a la cavitación son independientes, y que la presencia de iones en el agua del xilema no necesariamente afecta de manera significativa su resistencia a la cavitación (Herbette y Cochard, 2010). En esta investigación se plantea la hipótesis que: *Canna indica* L. (Cannaceae), *Cyperus papyrus* L. (Cyperaceae) y *Phragmites communis* Trin. (Poaceae), plantas herbáceas, acumulan Cd, Hg, Ni, Pb y Sr en el tallo aéreo y que la concentración de metales pesados en el agua con la que son irrigadas, además de su acumulación, se relacionan con la alteración de la conductividad específica y la resistencia del xilema a la cavitación.

Materiales y métodos

Experimento de acumulación de metales pesados

Se cultivaron individuos de *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis*, simulando las condiciones de los humedales artificiales de flujo subsuperficial, donde el sustrato estuvo conformado por tezontle y suelo proveniente del horizonte A de un andosol húmico, que se mantuvo a capacidad de campo. El experimento consistió de tres tratamientos incluido el testigo, cada uno con tres repeticiones y éstas con cinco individuos por especie. Las plantas de los tratamientos fueron irrigadas con diferentes concentraciones de metales pesados en solución acuosa. En el tratamiento C1 se utilizaron 10 μM $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 35 μM $\text{Ni}(\text{NO}_3)_2$ y 1.5 mM $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ (pH=8.2). Para el C2 se usó una solución 100 μM $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 200 μM $\text{Ni}(\text{NO}_3)_2$ y 3 mM $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ (pH=7.7) (Seregin y Kozhevnikova, 2011). Las plantas del testigo fueron irrigadas con agua potable (pH=8).

Conductividad específica

De cada tratamiento se colectaron cinco tallos aéreos por especie y se cortaron segmentos de 15 cm de longitud, durante este proceso las muestras se mantuvieron sumergidas en agua para evitar la entrada de aire en el xilema. Los segmentos se conectaron a un sistema de tubos para registrar el flujo de agua a través del tallo, se utilizó una cabeza hidráulica de 3 kPa (aproximadamente 31 cm de altura) y una pipeta de 1 mL (Melcher *et al.*, 2012). Para asegurar que el flujo de agua registrado correspondía al xilema, en *Phragmites communis* se inyectó sellador de silicón para bloquear la región fistular del tallo; para *Canna indica* y *Cyperus papyrus*, se añadió una solución de fucsina básica (0.1%) al reservorio de la cabeza hidráulica, después un extremo de los segmentos de tallo se conectó al sistema de tubos y el otro se observó con un microscopio óptico Leica M50 (Leica, Wetzlar, Alemania), así se confirmó que el flujo de agua pigmentada ocurría a través de los elementos traqueales (Alemán-Sancheschúlz *et al.*, 2020). Se calcularon las conductividades teórica (K_h) y específica (K_s), expresadas en $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, con las ecuaciones: $K_h = F(dx/dp)$, donde F es el flujo de agua, dx la longitud del segmento de tallo y dp el gradiente de presión (Tyree y Ewers, 1991; Patino *et al.*, 1995; Cruiziat *et al.*, 2002) y $K_s = K_h/S$, donde S es el área del xilema (Sperry *et al.*, 1988; Cruiziat *et al.*, 2002;).

Resistencia a la cavitación

Los datos para construir las curvas de vulnerabilidad se obtuvieron mediante el método de inyección de aire, en tres segmentos de tallo aéreo de 30 cm de longitud, de cada especie y tratamiento (Cochard *et al.*, 1992; Ennajeh *et al.*, 2011). Los segmentos fueron perfundidos por 30 minutos con una solución filtrada (0.2 μm , 20 mM KCl y 1 mM CaCl_2), posteriormente se colocaron en una cámara de cavitación de dos extremos, uno de ellos se conectó a una cabeza hidráulica de 3 kPa por medio de un tubo de silicón y el otro a una pipeta de 1 mL para inducir y registrar el flujo del agua. Enseguida se inyectó nitrógeno comprimido con una presión de 0.1 MPa por 5 minutos, después se liberó la presión, las muestras se dejaron reposar por 10 minutos adicionales y se volvió a registrar el flujo de agua. Este proceso se repitió con incrementos de 0.1 MPa, hasta que la conductividad específica se redujo al menos en un 95%. Las curvas de vulnerabilidad se ajustaron al modelo de distribución de Weibull (Neufeld *et al.*, 1992), por medio del paquete *fitplc*, en el programa estadístico R (Duursma y Choat, 2017; R Development Core Team, 2017). Para obtener el valor de la presión a la que se pierde el 50% de la conductividad (P_{50}) se promediaron tres curvas de vulnerabilidad.

Microanálisis químico elemental con microsonda electrónica de barrido (EPMA)

Durante el experimento de acumulación de metales pesados se colectaron muestras de 0.25 cm^3 de tallos aéreos ($n=5$) y se fijaron en glutaraldehído al 6% en solución de fosfatos (Grego-Valencia *et al.*, 2015). Después se deshidrataron con etanol (10, 30, 50, 70, 90 y 100%) y desecadas al punto crítico con una secadora Samdri-780A (TOUSIMIS Research Corporation, Rockville, E.U.A.). Enseguida se montaron en portaobjetos con cinta de carbón de 8 mm (Nisshin EM Co. Ltd., Tokio, Japón) y se recubrieron con grafito en aerosol Bonderite L-GP (Henkel Corporation, Michigan, E.U.A.). Para detectar en las muestras los metales pesados Cd, Hg, Ni, Pb y Sr, se realizaron los mapeos de distribución elemental (MDE) con un Electron Probe Microanalyzer JEOL JXA 8900R WD/ED combined (JEOL Ltd., Tokyo, Japón), en el Laboratorio Universitario de Petrología del LANGEM, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México.

Análisis de datos

Para establecer si había diferencias en la K_s y el P_{50} del tallo aéreo, entre tratamientos y entre especies, se realizó un análisis de varianza de un factor, cuando se registraron diferencias significativas ($P < 0.05$), se llevaron a cabo análisis de comparaciones múltiples de Tukey. Se hizo un análisis de regresión lineal para establecer las relaciones entre la conductividad específica, resistencia a la cavitación y la concentración de metales pesados en la solución acuosa con la que fueron irrigadas las plantas de los diferentes tratamientos, donde se consideró como predictor categórico a las concentraciones de metales pesados. Todos los análisis estadísticos se hicieron con Minitab 18 para Windows (Minitab Inc., State College, Pennsylvania, E.U.A).

Resultados

Conductividad específica y resistencia a la cavitación

En las tres especies estudiadas se registraron diferencias significativas en la K_s entre los tratamientos (*Canna indica* F=4.07, P=0.04; *Cyperus papyrus* F=5.96, P=0.01; *Phragmites communis* F=7.70, P=0.005). El valor de la K_s fue significativamente mayor en el tratamiento C2 en *C. indica* y *P. communis*, mientras que en *C. papyrus* la mayor K_s se registró en el tratamiento C1 (Cuadro 1). La resistencia del xilema a la cavitación fue mayor en las plantas del tratamiento C1 (*C. indica* F=182.89, P<0.01; *C. papyrus* F=15.17, P<0.01; *P. communis* F=505.32, P<0.01), en *C. indica* no se registraron diferencias significativas entre C2 y el testigo. *P. communis* registró el valor menos negativo de P_{50} en el testigo, mientras que en *C. papyrus* se obtuvo en C2 (Cuadro 1). En las tres especies estudiadas la concentración de metales pesados con la que fueron irrigados las plantas de los tres tratamientos, se relaciona significativamente con la conductividad específica y la resistencia a la cavitación (Cuadro 2).

Cuadro 1. Conductividad específica y resistencia a la cavitación de las tres especies estudiadas. C1=10 μM $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 35 μM $\text{Ni}(\text{NO}_3)_2$ y 1.5 mM $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$; C2=100 μM $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 200 μM $\text{Ni}(\text{NO}_3)_2$ y 3 mM $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$; K_s =conductividad específica; P_{50} =resistencia del xilema a la cavitación. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P<0.05). Análisis de comparaciones múltiples de Tukey (P<0.05).

Especie	Tratamiento	K_s	P_{50}
		($\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$; $\bar{x} \pm \text{D. E.}$)	(-MPa; $\bar{x} \pm \text{D. E.}$)
<i>Canna indica</i>	T	0.1015 \pm 0.0472 ^b	-0.13 \pm 0.015 ^b
	C1	0.1445 \pm 0.0646 ^{ab}	-0.18 \pm 0.011 ^a
	C2	0.2304 \pm 0.1080 ^a	-0.071 \pm 0.007 ^c
<i>Cyperus papyrus</i>	T	0.0327 \pm 0.0091 ^{ab}	-0.18 \pm 0.030 ^b
	C1	0.0778 \pm 0.0588 ^a	-0.23 \pm 0.020 ^a
	C2	0.0100 \pm 0.0069 ^b	-0.21 \pm 0.015 ^a
<i>Phragmites communis</i>	T	0.0077 \pm 0.0015 ^{ab}	-0.38 \pm 0.076 ^c
	C1	0.0027 \pm 0.0014 ^b	-0.95 \pm 0.039 ^a
	C2	0.0144 \pm 0.0087 ^a	-0.56 \pm 0.017 ^b

Cuadro 2. Regresión lineal de la conductividad específica, resistencia del xilema a la cavitación y concentración de metales pesados. K_s =conductividad específica; P_{50} =resistencia del xilema a la cavitación. Los asteriscos indican relaciones significativas ($P<0.05$).

Especies	K_s				P_{50}			
	F	P	R ² (%)	SC	F	P	R ² (%)	SC
<i>Canna indica</i>	4.07	0.039*	26.52	0.0490	182.89	<0.01*	95.54	0.036
<i>Cyperus papyrus</i>	5.96	0.012*	36.85	0.0142	15.17	<0.01*	62.51	0.007
<i>Phragmites communis</i>	7.70	0.005*	44.07	0.0004	505.32	<0.01*	98.38	1.00

Microanálisis con microsonda electrónica (EPMA)

En el testigo de *Canna indica* se observó un contenido bajo o nulo de los metales pesados analizados (Fig. 1A-F), en este tratamiento, se registró una concentración mayor de Sr (Fig. 1F). Se obtuvieron resultados similares en el tratamiento C1 (Fig. 2A-F), donde el Ni y Sr exhibieron las concentraciones más elevadas (Fig. 2E, F). Se presentaron mayores cantidades de metales pesados en C2 (Fig. 3A-F), donde el Sr registró una mayor concentración comparada con los otros metales y tratamientos (Fig. 3F). El mapeo elemental en el testigo de *Cyperus papyrus* registró resultados similares a los de *Canna indica* (Fig. 4A-F), sin embargo, se observó mayor concentración de Hg y Ni (Fig. 4C, D).

En el tratamiento C1, *C. papyrus* presentó mayor concentración de metales que el testigo (Fig. 5A-F), especialmente de Hg, Ni y Sr (Fig. 5C, D, F); el C2 de esta especie exhibió una concentración menor de metales (Fig. 6A-E), excepto el Sr (Fig. 6F). Se observaron concentraciones bajas de metales pesados en el testigo de *Phragmites communis* (Fig. 7A-E), el Sr registró la mayor concentración (Fig. 7F). Se registraron resultados similares en C1 para esta especie (Fig. 8A-F), esta misma tendencia se presentó en el C2, sin embargo, fue este tratamiento el que exhibió la menor concentración de metales (Fig. 8A-F).

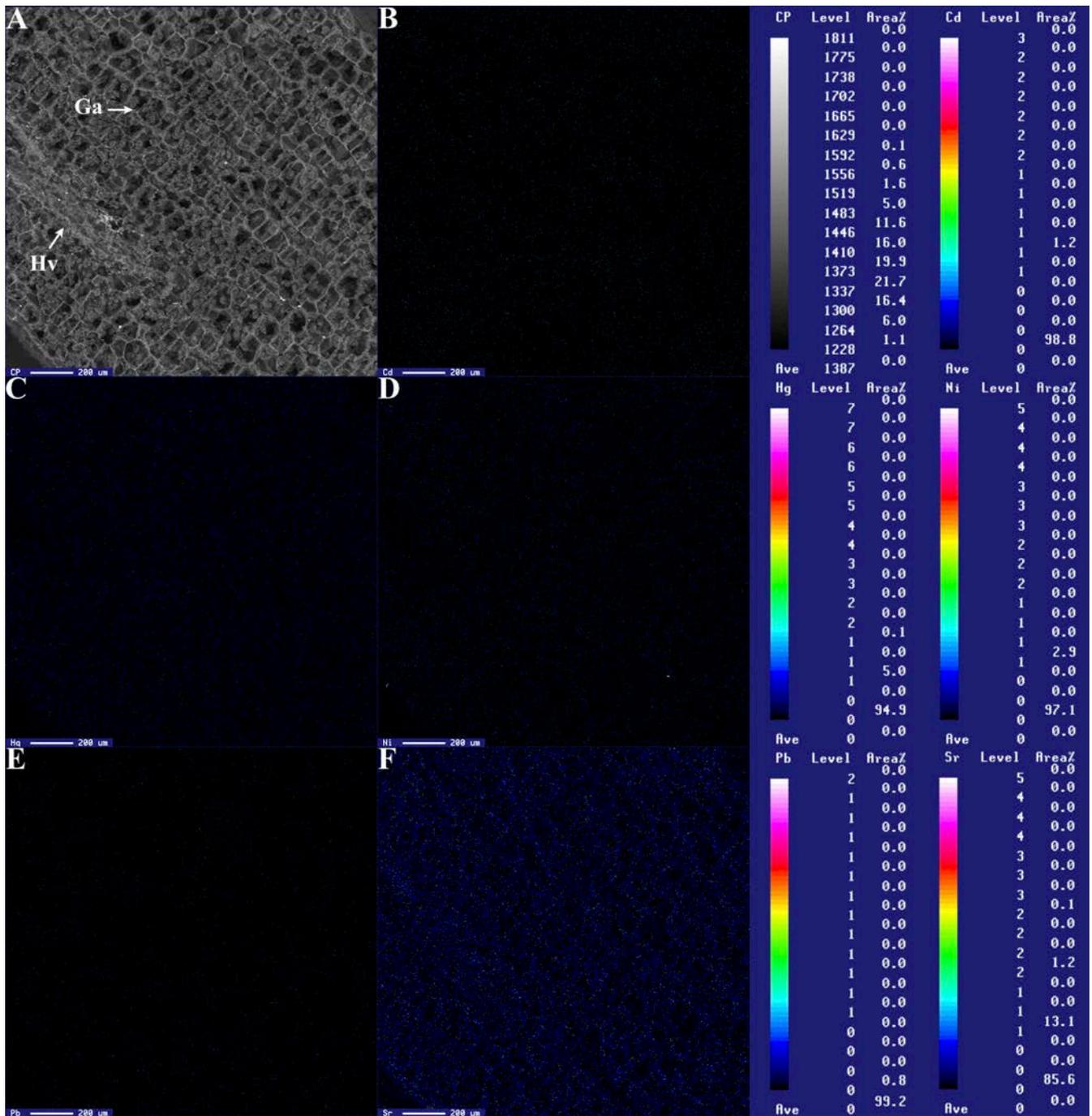


Figura 1. *Canna indica*, testigo. Mapeo de distribución elemental en un corte longitudinal del tallo aéreo. (A) Imagen composicional, (B) cadmio, (C) mercurio, (D) níquel, (E) plomo y (F) estroncio. Las barras de colores indican la concentración de metales pesados. Ga=granos de almidón, Hv=haz vascular.

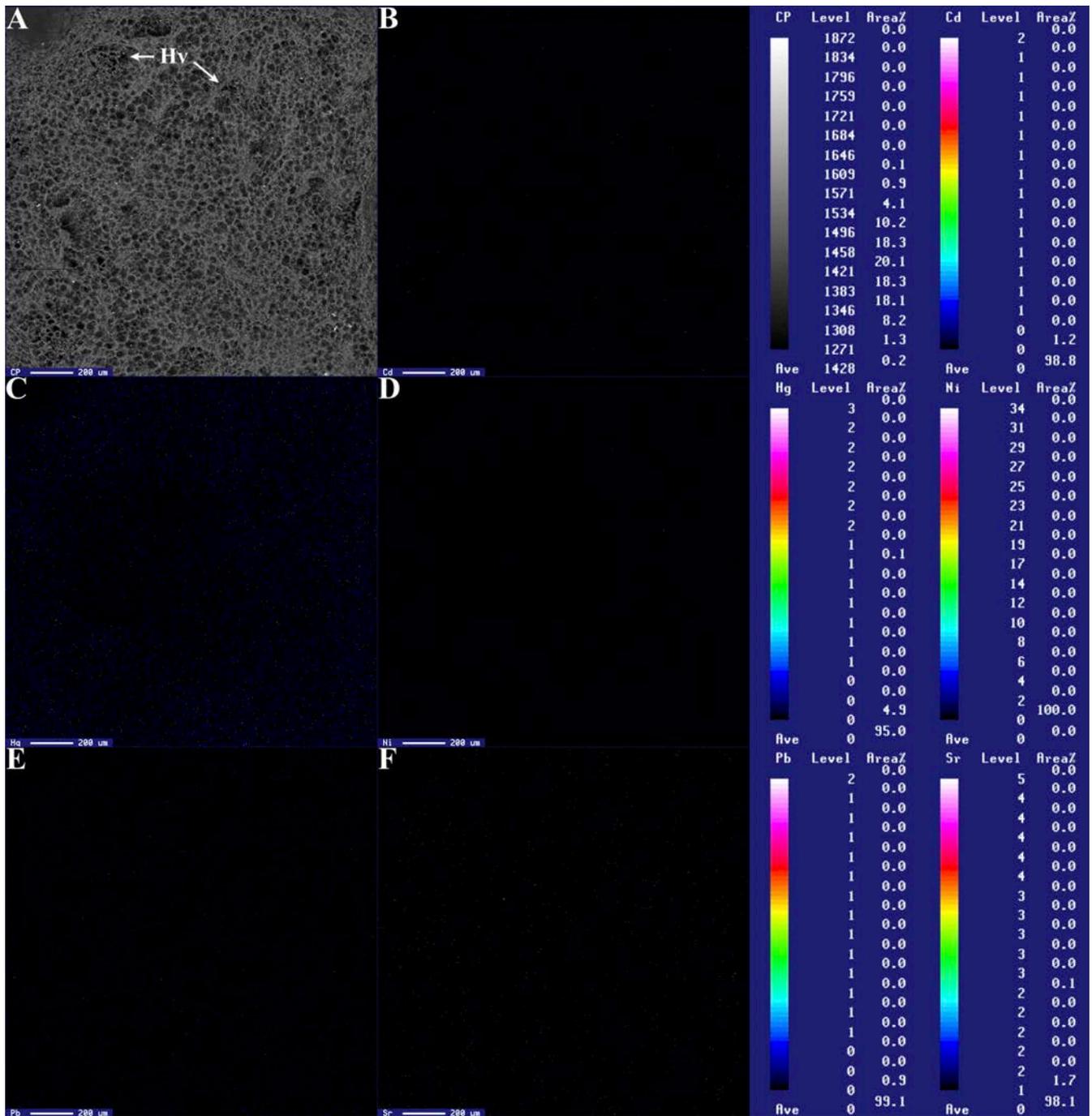


Figura 2. *Canna indica*, tratamiento C1. Mapeo de distribución elemental en un corte transversal del tallo aéreo. Las barras de colores indican la concentración de metales pesados. (A) Imagen composicional, (B) cadmio, (C) mercurio, (D) níquel, (E) plomo y (F) estroncio. Hv=haz vascular.

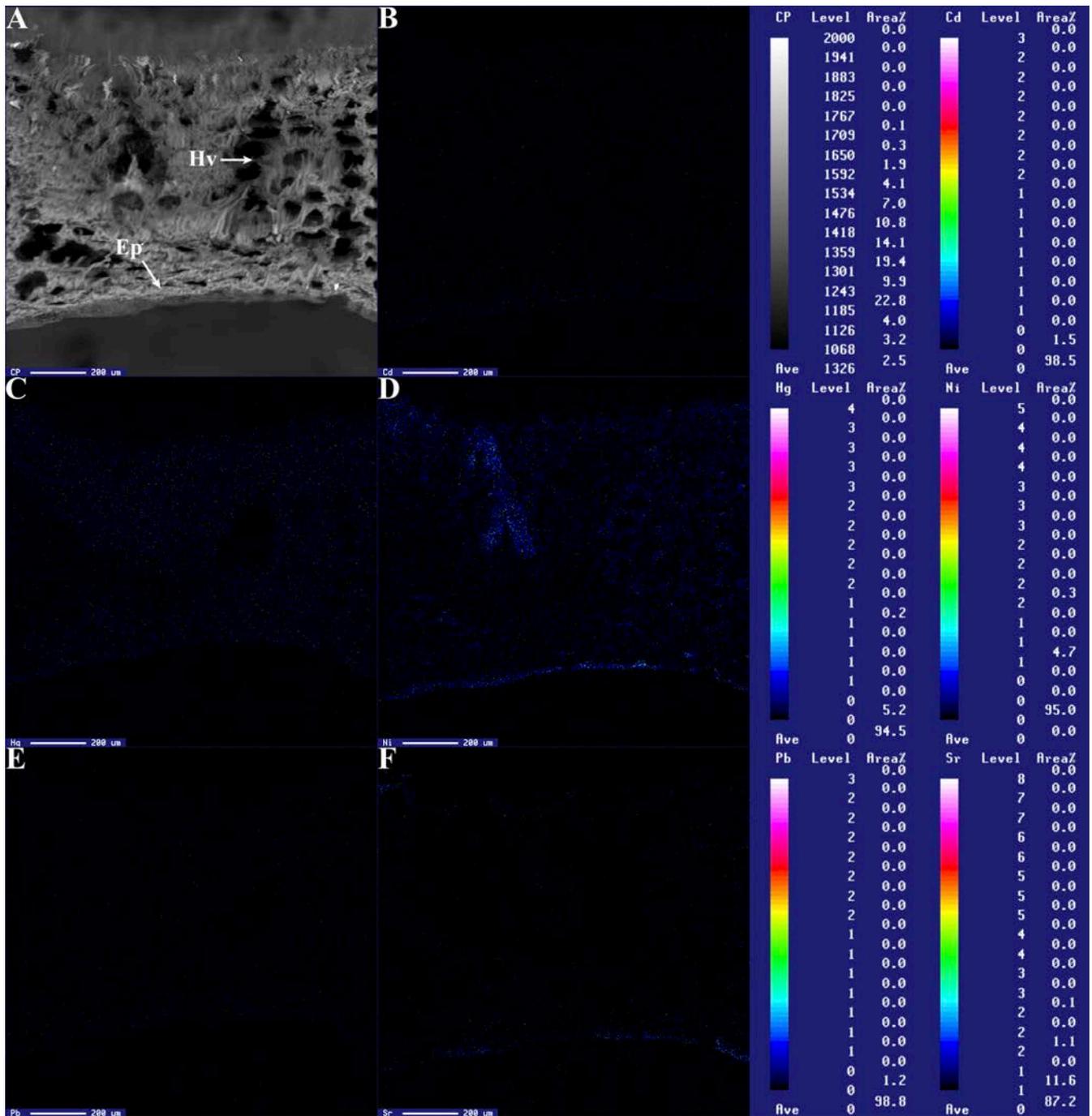


Figura 4. *Cyperus papyrus*, testigo. Mapeo de distribución elemental en un corte transversal del tallo aéreo. (A) Imagen composicional, (B) cadmio, (C) mercurio, (D) níquel, (E) plomo y (F) estroncio. Las barras de colores indican la concentración de metales pesados. Hv=haz vascular, Ep=epidermis.

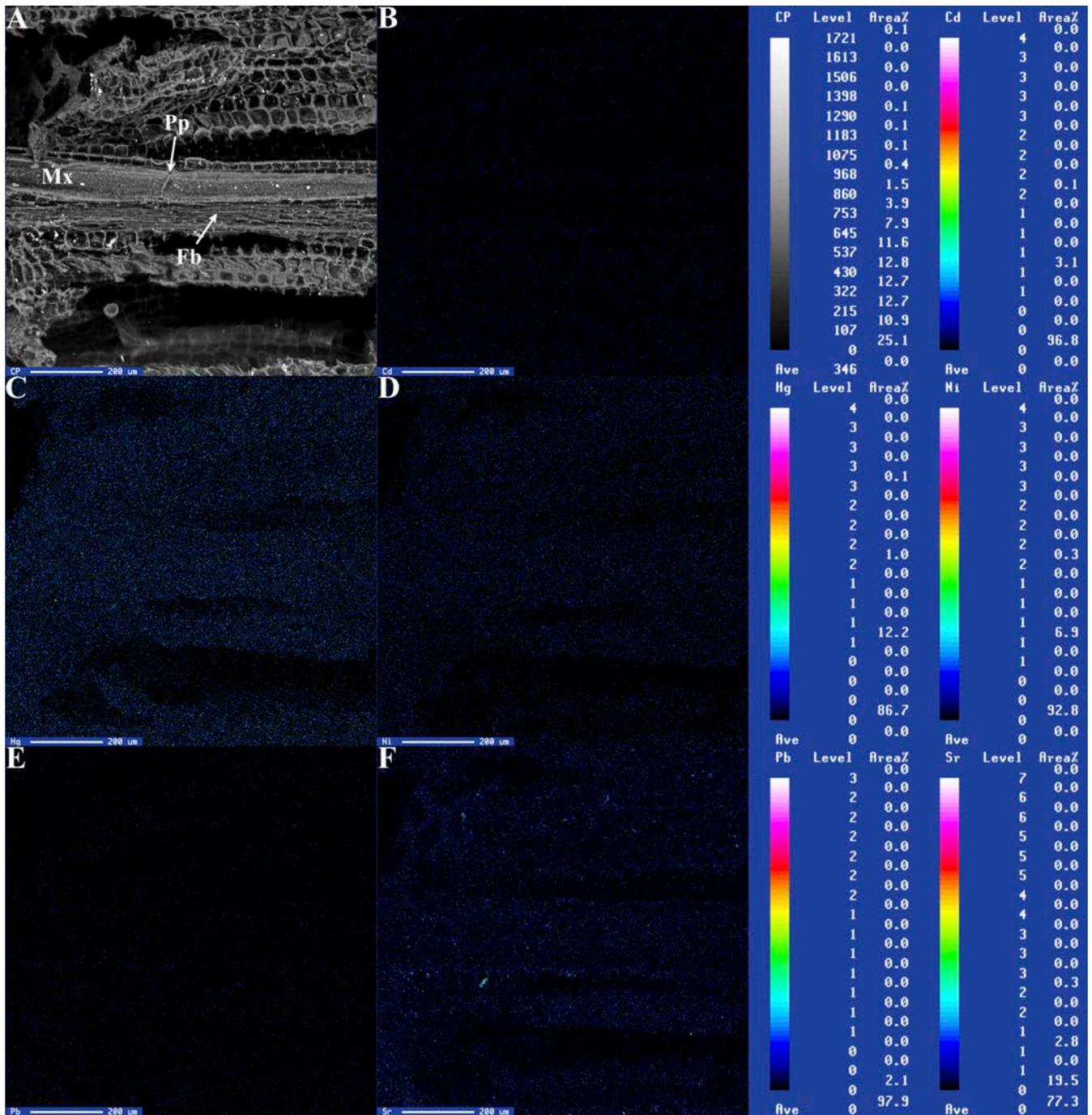


Figura 5. *Cyperus papyrus*, tratamiento C1. Mapeo de distribución elemental en un corte longitudinal del tallo aéreo. (A) Imagen composicional, (B) cadmio, (C) mercurio, (D) níquel, (E) plomo y (F) estroncio. Las barras de colores indican la concentración de metales pesados. Fb=fibras, Mx=metaxilema, Pp=placa de perforación.

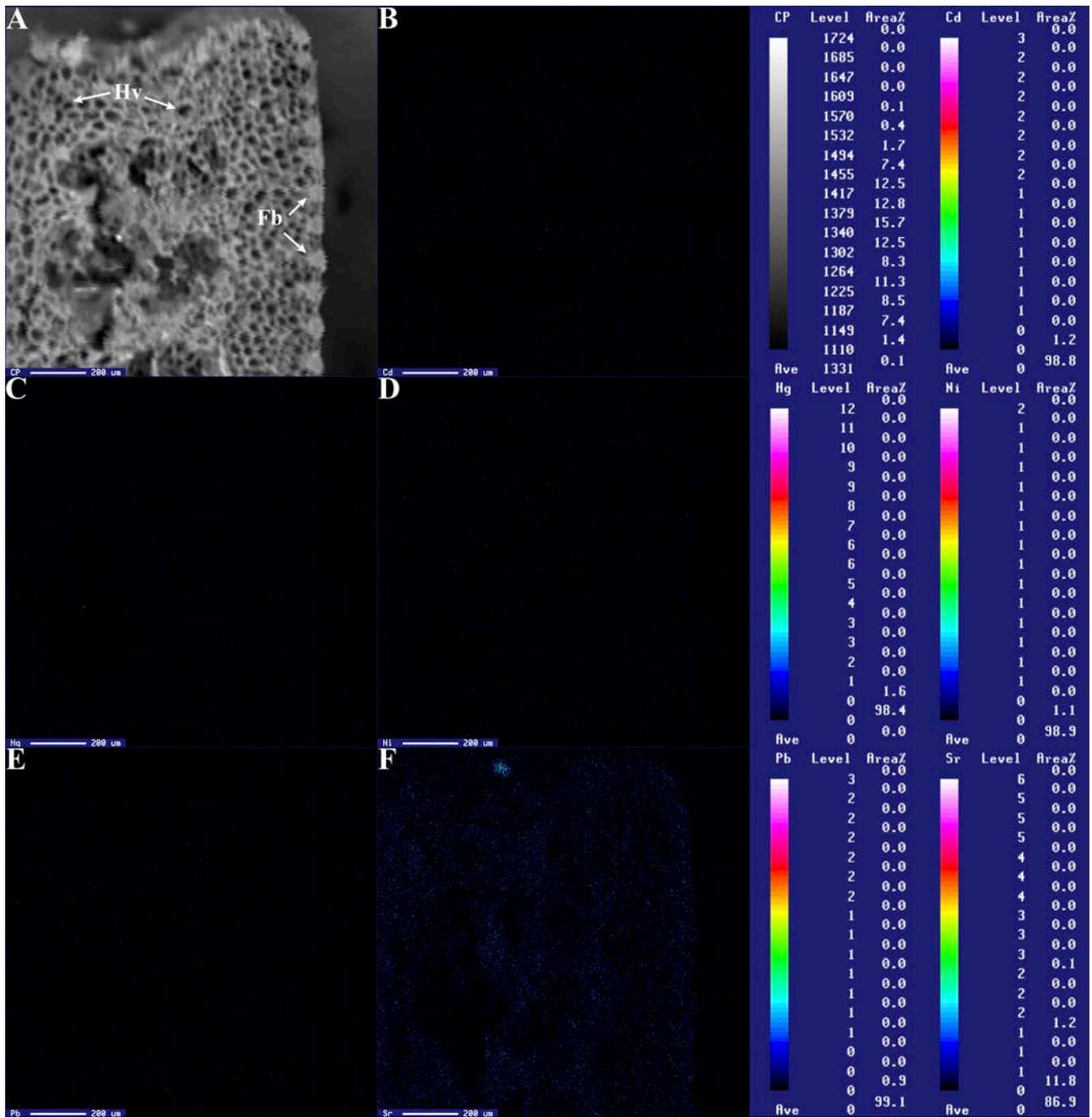


Figura 6. *Cyperus papyrus*, tratamiento C2. Mapeo de distribución elemental en un corte transversal del tallo aéreo. (A) Imagen composicional, (B) cadmio, (C) mercurio, (D) níquel, (E) plomo y (F) estroncio. Las barras de colores indican la concentración de metales pesados. Fb=fibras, Hv=haces vasculares.

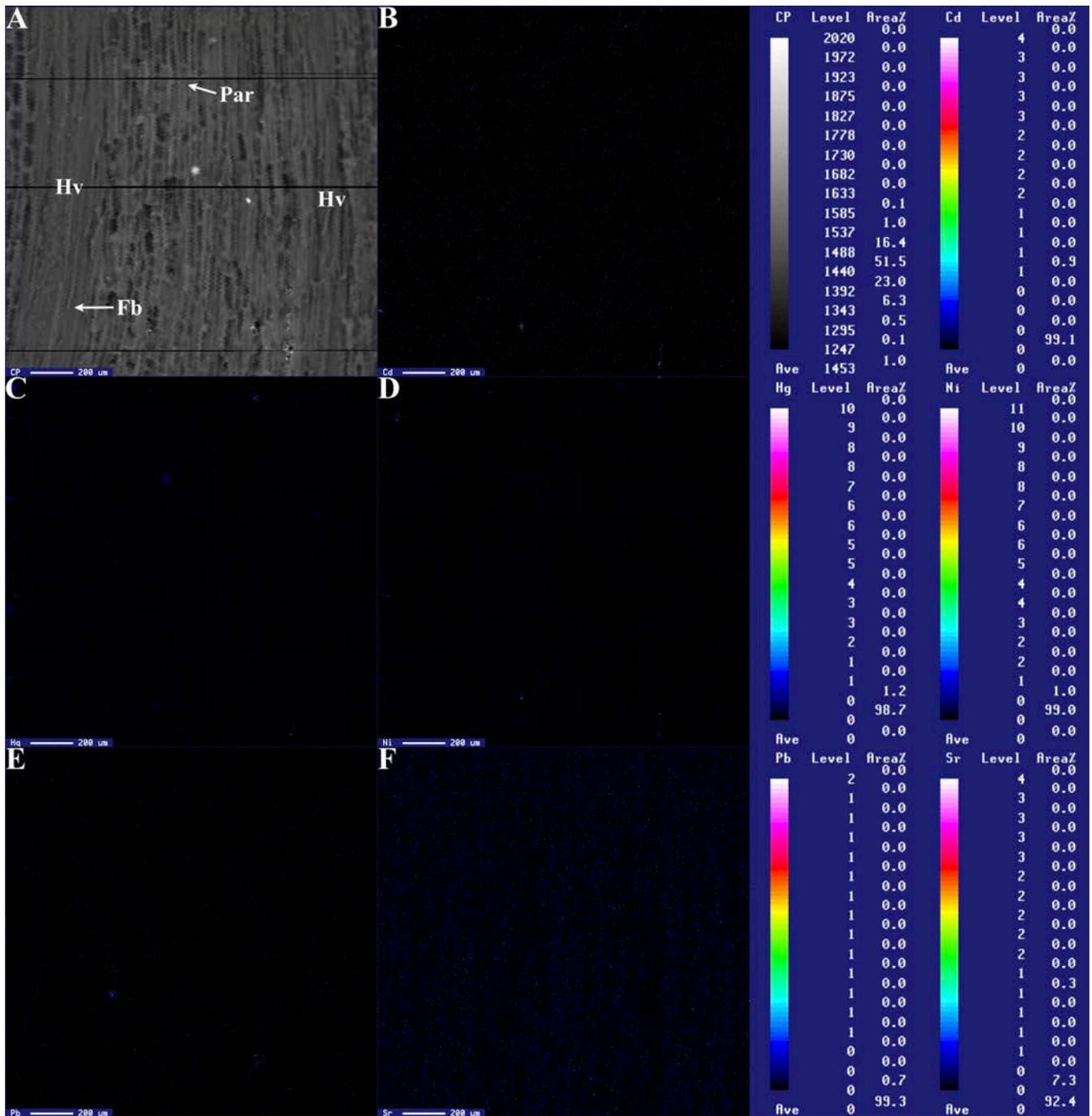


Figura 7. *Phragmites communis*, testigo. Mapeo de distribución elemental en un corte transversal del tallo aéreo. (A) Imagen composicional, (B) cadmio, (C) mercurio, (D) níquel, (E) plomo y (F) estroncio. Las barras de colores indican la concentración de metales pesados. Hv=haces vasculares, Mx=metaxilema, Px=protoxilema.

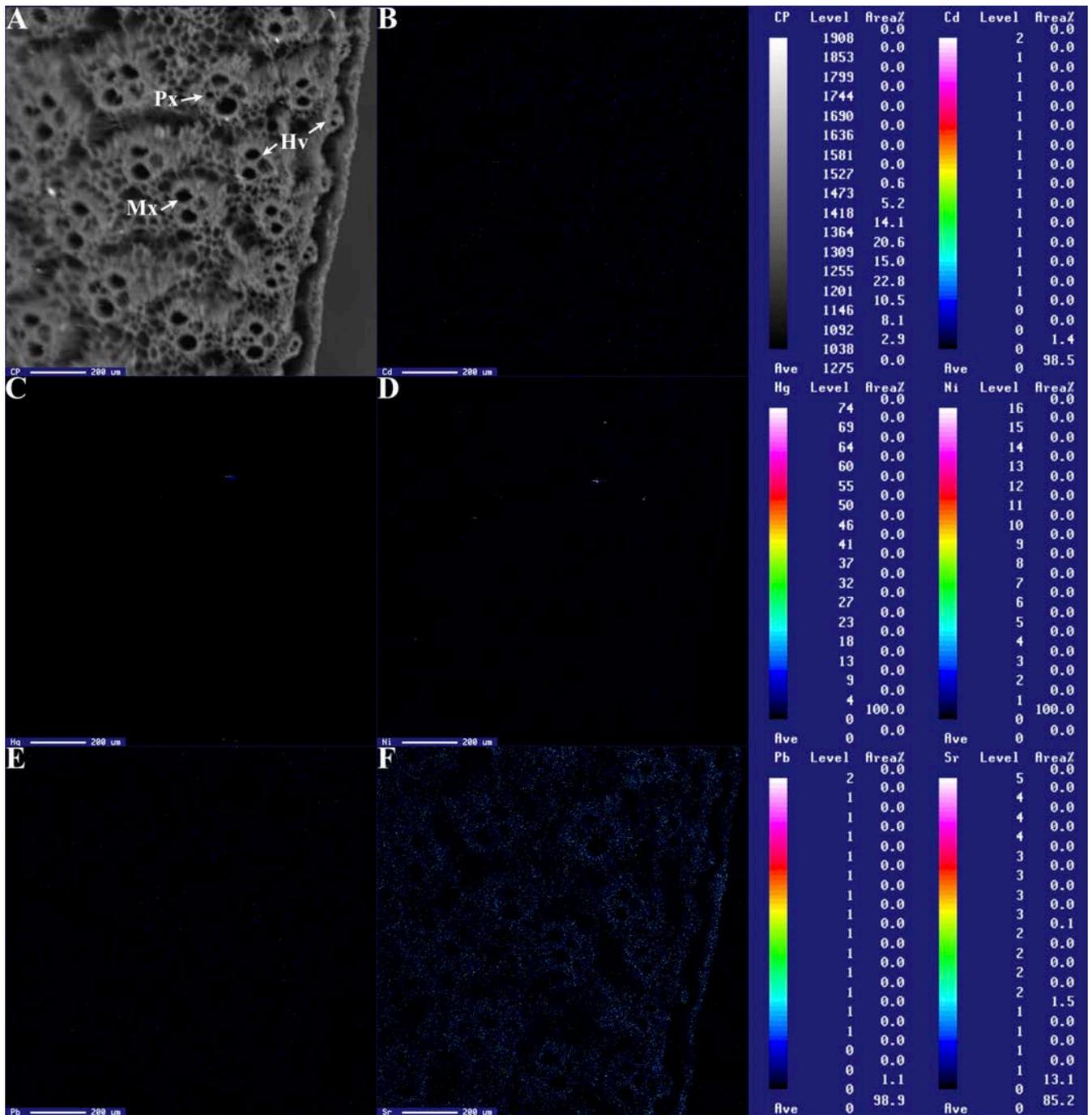


Figura 8. *Phragmites communis*, tratamiento C1. Mapeo de distribución elemental en un corte longitudinal del tallo aéreo. (A) Imagen composicional, (B) cadmio, (C) mercurio, (D) níquel, (E) plomo y (F) estroncio. Las barras de colores indican la concentración de metales pesados. Fb=fibras, Hv=haces vasculares, Par=parénquima.

Discusión

Se ha demostrado que ocurren cambios transitorios en la conductividad hidráulica de las plantas en función de la composición iónica del agua del xilema (Cochard *et al.*, 2010; Nardini *et al.*, 2012; Trifilò *et al.*, 2014), también se ha sugerido que este cambio en la conductividad es variable entre especies y la magnitud de este fenómeno depende de diversos factores, entre ellos el grado de lignificación del tejido vascular (Boyce *et al.*, 2004; Gascó *et al.*, 2006; Volaire *et al.*, 2018). Las tres especies estudiadas en esta investigación son monocotiledóneas, plantas con menor grado de lignificación que las eudicotiledóneas. Los tratamientos C1 y C2 fueron irrigados con diferentes concentraciones de metales pesados que aumentaron el contenido de cationes en el agua, esto se relaciona con un aumento en la K_s en las plantas de dichos tratamientos; en *Canna indica* y *Phragmites communis* el tratamiento C2 presentó el valor mayor de K_s , mientras que en *Cyperus papyrus* fue el C1 el que exhibió un aumento en la conductividad específica.

Otras investigaciones señalaron que el control de la K_s y el P_{50} son independientes y que el efecto iónico no necesariamente se relaciona con la alteración de la resistencia a la cavitación (Cochard *et al.*, 2010; Herbette y Cochard, 2010), también se ha indicado que una mayor conductividad hidráulica se corresponde con una menor resistencia a la cavitación (Tyree y Zimmermann, 2002; Lens *et al.*, 2010). Sin embargo, del mismo modo que con la K_s , el P_{50} registró una relación significativa con la concentración de metales pesados del agua en los tratamientos C1 y C2, además, se observó un aumento significativo de este parámetro hidráulico en las tres especies estudiadas, donde C1 registró el valor más negativo, seguido de C2 en *Canna indica* y *Cyperus papyrus*.

La conductividad específica y la resistencia a la cavitación dependen en gran medida de la estructura de las membranas de las punteaduras intervasculares (Ryu *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2019), los resultados obtenidos en esta investigación sugieren que la cantidad de iones en el agua con la que se irrigaron las plantas de C1 y C2, afectaron la estructura de dichas membranas y en consecuencia se alteró la K_s y el P_{50} . Los datos para las curvas de vulnerabilidad fueron obtenidos mediante la técnica de inyección de aire, donde se asume que la cavitación ocurre por siembra de burbujas (Cochard *et al.*, 1992). Una posible explicación para un valor mayor de la K_s y el P_{50} , es que la alteración de la rigidez de las membranas puede provocar un aumento del flujo axial del agua, al mismo tiempo que se requeriría mayor presión para forzar la entrada de aire en los elementos conductores del xilema. En condiciones ideales esto se podría determinar mediante los microanálisis químicos con microsonda electrónica; sin embargo, debido al límite de detección del equipo utilizado (400 ppm) y a la baja concentración de metales pesados

en el agua con la que se regaron las plantas, no fue posible detectar una acumulación importante de metales pesados en las paredes de los elementos traqueales o en sus alrededores. Se observa la tendencia a una mayor acumulación de estroncio y cadmio, esto es importante porque ambos elementos químicos siguen la misma ruta que el calcio en el agua que fluye a través el xilema (Jovanovic *et al.*, 2021), por tanto pueden afectar la estructura de las membranas. Futuros estudios deberán enfocarse en el reconocimiento de las modificaciones estructurales de las membranas de las punteaduras intervasculares, como consecuencia de la presencia de metales pesados en el agua.

Conclusiones

En las tres especies estudiadas se registró un aumento en la conductividad específica y en la resistencia a la cavitación, asociado con una concentración mayor de metales pesados en el agua con la que fueron irrigadas las plantas de los tratamientos C1 y C2, es posible que este aumento en ambos parámetros hidráulicos se deba a que se altera la rigidez de las membranas de las punteaduras intervasculares, por la presencia de cationes de metales pesados en el agua y su probable acumulación en las mismas, por tanto, es necesario realizar estudios detallados sobre la alteración ultraestructural de estas membranas. Si aumentara la rigidez de las membranas, sería mayor el flujo axial del agua y la presión necesaria para forzar burbujas hacia el interior de los elementos traqueales, a través de los poros de las membranas. Se han realizado diversos estudios para determinar los factores que afectan la conductividad hidráulica y la resistencia a la cavitación de las plantas, sin embargo, los resultados obtenidos son insuficientes para explicar estos fenómenos, se requieren más estudios de este tipo para esclarecer la importancia del efecto iónico en el cambio de la conductividad hidráulica y la resistencia a la cavitación en plantas leñosas y particularmente en plantas herbáceas, en estas últimas se han llevado a cabo pocas investigaciones de este tipo.

Literatura citada

- Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., y López-Portillo, J. (2019). La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión. *Madera y Bosques*, 25(3), 1–17. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531828>
- Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., y López-Portillo, J. (2020). Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates. *Physiologia Plantarum*, 169(4), 571–585. <https://doi.org/10.1111/ppl.13078>
- Belmont, M. A., Cantellano, E., Thompson, S., Williamson, M., Abel, S., y Metcalfe, C. D. (2004). Treatment of domestic wastewater in a pilot-scale natural treatment system in central Mexico. *Ecological Engineering*, 23, 299–311. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2004.11.003>
- Beniah, O. I., y Ebere, E. C. (2019). A review: Water pollution by heavy metal and organic pollutants: Brief review of sources, effects and progress on remediation with aquatic plants. *Analytical Methods in Environmental Chemistry Journal*, 2(3), 5–38. <https://doi.org/10.24200/amecj.v2.i03.66>
- Boyce, C. K., Zwieniecki, M. A., Cody, G. D., Jacobsen, C., Wirick, S., Knoll, A. H., y Holbrook, N. M. (2004). Evolution of xylem lignification and hydrogel transport regulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(50), 17555–17558. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408024101>
- Brix, H., Koottatep, T., Fryd, O., y Laugesen, C. H. (2011). The flower and the butterfly constructed wetland system at Koh Phi Phi — System design and lessons learned during implementation and operation. *Ecological Engineering*, 37(5), 729–735. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.06.035>
- Chandra, R., y Yadav, S. (2011). Phytoremediation of Cd, Cr, Cu, Mn, Fe, Ni, Pb and Zn from aqueous solution using *Phragmites cummunis*, *Typha angustifolia* and *Cyperus esculentus*. *International Journal of Phytoremediation*, 13(6), 580–591. <https://doi.org/10.1080/15226514.2010.495258>
- Choat, B., Jansen, S., Zwieniecki, M. A., Smets, E., y Holbrook, N. M. (2004). Changes in pit membrane porosity due to deflection and stretching: the role of vested pits. *Journal of Experimental Botany*, 55(402), 1569–1575. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh173>
- Cochard, H., Cruiziat, P., y Tyree, M. T. (1992). Use of positive pressures to establish vulnerability curves: Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology*, 100(1), 205–209. <https://doi.org/10.1104/pp.100.1.205>
- Cochard, H., Herbette, S., Hernández, E., Höltta, T., y Mencuccini, M. (2010). The effects of sap ionic composition on xylem vulnerability to cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 61(1), 275–285. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp298>
- Cruiziat, P., Cochard, H., y Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59, 723–752. <https://doi.org/10.1051/forest>
- Cule, N., Vilotic, D., Nesic, M., Veselinovic, M., Drazic, D., y Mitrovic, S. (2016). Phytoremediation potential of *Canna indica* L. in water contaminated with lead. *Fresenius Environmental Bulletin*,

25(9), 3728–3733.

- Duursma, R. A., y Choat, B. (2017). fitplc - an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics*, 4, 1–14. <https://doi.org/10.20870/jph.2017.e002>
- Ennajeh, M., Nouiri, M., Khemira, H., y Cochard, H. (2011). Improvement to the air-injection technique to estimate xylem vulnerability to cavitation. *Trees*, 25(4), 705–710. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0548-8>
- Gascó, A., Nardini, A., Gortan, E., y Salleo, S. (2006). Ion-mediated increase in the hydraulic conductivity of Laurel stems: Role of pits and consequences for the impact of cavitation on water transport. *Plant, Cell and Environment*, 29(10), 1946–1955. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01570.x>
- Grego-Valencia, D., Terrazas, T., Lara-Martínez, R., y Jiménez-García, L. F. (2015). La membrana de la punteadura en dos especies de Cactaceae. *Botanical Sciences*, 93(2), 431–438. <https://doi.org/10.17129/botsci.145>
- Herbette, S., y Cochard, H. (2010). Calcium is a major determinant of xylem vulnerability to cavitation. *Plant Physiology*, 153(August), 1932–1939. <https://doi.org/10.1104/pp.110.155200>
- Jovanovic, P., Rachmilevitch, S., y Erel, R. (2021). Strontium as a tracer for Calcium: Uptake , transport and partitioning within tomato plants. *Plant and Soil*, 1–21. <https://doi.org/https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-307555/v1>
- Kyambadde, J., Kansime, F., Gumaelius, L., y Dalhammar, G. (2004). A comparative study of *Cyperus papyrus* and *Miscanthidium violaceum* - based constructed wetlands for wastewater treatment in a tropical climate. *Water Research*, 38(2), 475–485. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2003.10.008>
- Lens, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D., y Jansen, S. (2010). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190(3), 709–723. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03518.x>
- Li, S., Lens, F., Espino, S., Karimi, Z., Klepsch, M., Schenk, H. J., ... Jansen, S. (2016). Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal*, 37(2), 152–171. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160128>
- Li, S., Wanke, S., Zhang, Y. J., Harley, P. C., Niinemets, Ü., Hao, G. Y., ... Cao, K. F. (2019). The effects of intervessel pit characteristics on xylem hydraulic efficiency and photosynthesis in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species. *Physiologia Plantarum*, (January). <https://doi.org/10.1111/ppl.12923>
- Melcher, P. J., Holbrook, N. M., Burns, M. J., Zwieniecki, M. A., Cobb, A. R., Brodribb, T. J., ... Sack, L. (2012). Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 685–694. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00204.x>
- Nardini, A., Dimasi, F., Klepsch, M., y Jansen, S. (2012). Ion-mediated enhancement of xylem hydraulic conductivity in four *Acer* species: relationships with ecological and anatomical features. *Tree Physiology*, 32(12), 1434–1441. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps107>

- Nardini, A., Salleo, S., y Jansen, S. (2011). More than just a vulnerable pipeline: Xylem physiology in the light of ion-mediated regulation of plant water transport. *Journal of Experimental Botany*, 62(14),
- Neufeld, H. S., Grantz, D. A., Meinzer, F. C., Goldstein, G., Crisosto, G. M., y Crisosto, C. (1992). Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology*, 100, 1020–1028.
- Patino, S., Tyree, M. T., y Herre, A. E. (1995). Comparison of hydraulic architecture of woody plants of differing phylogeny and growth form with special reference to free-standing and hemi-epiphytic *Ficus* species from Panama. *New Phytologist*, 129(1), 125–134.
- R Development Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing. Retrieved from <https://www.r-project.org>
- Ryu, J., Ahn, S., Kim, S. G., Kim, T. J., y Lee, S. J. (2014). Interactive ion-mediated sap flow regulation in olive and laurel stems: Physicochemical characteristics of water transport via the pit structure. *PLoS ONE*, 9(5), 18–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098484>
- Sack, L., Ball, M. C., Brodersen, C., Davis, S. D., Des Marais, D. L., Donovan, L. A., ... Holbrook, N. M. (2016). Plant hydraulics as a central hub integrating plant and ecosystem function: meeting report for ‘Emerging Frontiers in Plant Hydraulics’ (Washington, DC, May 2015). *Plant Cell and Environment*, 39(9), 2085–2094. <https://doi.org/10.1111/pce.12732>
- Seregin, I. V., y Kozhevnikova, A. D. (2011). Histochemical methods for detection of heavy metals and strontium in the tissues of higher plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 58(4), 721–727. <https://doi.org/10.1134/S1021443711040133>
- Solanki, P., Narayan, M., Rabha, A. K., y Srivastava, R. K. (2018). Assessment of cadmium scavenging potential of *Canna indica* L. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 101(4), 446–450. <https://doi.org/10.1007/s00128-018-2416-3>
- Sperry, J. S., Donnelly, J. R., y Tyree, M. T. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, (11), 35–40.
- Tixier, A., Herbette, S., Jansen, S., Capron, M., Tordjeman, P., Cochard, H., y Badel, E. (2014). Modelling the mechanical behaviour of pit membranes in bordered pits with respect to cavitation resistance in angiosperms. *Annals of Botany*, 114(2), 325–334. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu109>
- Tosepu, R., y Tenggara, S. (2012). The diminution rate of heavy metals, plumbum and cadmium by *Eichornia crassipes* and *Cyperus papyrus*. *Journal of People and Environment*, 19(1), 37–45. <https://doi.org/10.22146/jml.18450>
- Trifilò, P., Barbera, P. M., Raimondo, F., Nardini, A., y Lo Gullo, M. A. (2014). Coping with drought-induced xylem cavitation: Coordination of embolism repair and ionic effects in three Mediterranean evergreens. *Tree Physiology*, 34(2), 109–122. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt119>
- Tyree, M. T., y Ewers, F. W. (1991). Tansley Review No . 34 . The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(34), 345–360.

- Tyree, M. T., y Zimmermann, M. H. (2002). *Xylem structure and the ascent of sap. Forest Ecology and Management* (Second Edit., Vol. 12). Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(85\)90081-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(85)90081-7)
- Van Doorn, W. G., Hiemstra, T., y Fanurakis, D. (2011). Hydrogel regulation of xylem water flow: an alternative hypothesis. *Plant Physiology*, 157, 1642–1649.
- Venturas, M. D., Sperry, J. S., y Hacke, U. G. (2017). Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 59(6), 356–389. <https://doi.org/10.1111/jipb.12534>
- Volaire, F., Lens, F., Cochard, H., Xu, H., Chacon-Doria, L., Bristiel, P., ... Picon-Cochard, C. (2018). Embolism and mechanical resistances play a key role in dehydration tolerance of a perennial grass *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany*, 122(2), 325–336. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy073>

DISCUSIÓN GENERAL

Los humedales artificiales (HA) se utilizan para tratar agua contaminada en lugares donde no existen sistemas especializados para estos procesos, su eficiencia depende de diversos factores, como el tipo de humedal y de las plantas que en ellos se cultivan (Haberl, 1999; Haberl *et al.*, 2003; Dhir, 2013; Langergraber, 2013). El tratamiento del agua en los HA ocurre principalmente en la biopelícula que se establece en el sustrato de estos sistemas, también ocurre por la sedimentación y finalmente la traslocación y acumulación de contaminantes en los diferentes órganos de las plantas vasculares (Stottmeister *et al.*, 2003; Melo *et al.*, 2011).

En los HA se pueden utilizar plantas acuáticas emergentes, de libre flotación y sumergidas (Brix, 1994), la elección de estas plantas dependerá del tipo de aguas residuales a tratar (Dhir, 2013; Ghaitidak y Yadav, 2013; Masi *et al.*, 2017; Wulandari *et al.*, 2019). Por ejemplo, se ha demostrado que *Axonopus compressus* es útil en el tratamiento de aguas grises, pues en los HA donde se cultiva esta planta se reduce hasta 93% la turbidez del agua, 93% la demanda química de oxígeno y en un 98% los nitratos, además, esta planta se desarrolló adecuadamente en los HA, aumentando su biomasa y número de individuos (Arunbabu *et al.*, 2015). Vergeles *et al.* (2015) obtuvieron resultados similares en el tratamiento de aguas negras en HA donde se cultivaron individuos de *Phragmites australis* (= *P. communis*), *Scirpus sylvaticus* y *Typha latifolia*.

Entre las especies que más se cultivan en los HA se encuentran *Canna indica*, *Cyperus esculentus*, *C. papyrus*, *Eichornia crassipes*, *Phragmites communis*, *Typha angustifolia* y *T. latifolia* (Dhir, 2013; Vymazal, 2015). La mayoría de los estudios sobre HA se centran en su eficiencia para tratar aguas residuales (Hidayah *et al.*, 2020; Pajean y Lissolo, 2002). Es menor la cantidad de investigaciones que se enfocan en la anatomía o fisiología de las plantas que se desarrollan en suelos contaminados o que se cultivan en los HA, sin embargo, estos estudios generalmente tratan con temas de desarrollo, productividad y alteraciones anatómicas en estas plantas, por ejemplo, se ha determinado que *P. communis* presenta alteraciones ultraestructurales en las células de sus raíces y tallos cuando se establece en suelos altamente contaminados con Cd, Cr, Cu, Mn, Ni, Pb y Zn, se ha indicado que este fenómeno ocasiona un desarrollo ontogenético anormalmente lento y parámetros morfométricos reducidos (Minkina *et al.*, 2018).

Las plantas acuáticas emergentes que se cultivan en los HA, entre ellas las especies analizadas en esta investigación, comparten la anatomía básica de las monocotiledóneas (Plowman, 1906; Metcalfe, 1960, 1969, 1971; Tomlinson, 1961, 1969, 1970), pero presentan características particulares que les

permiten desarrollarse en sustratos inundados como ocurre en los HA, por ejemplo, tienen abundante aerénquima lisígeno en las raíces, radial en *Canna indica* y *Phragmites communis* y tangencial en *Cyperus papyrus*. Las tres especies exhiben xilema poliarco, donde los elementos del metaxilema tienen placas de perforación simple. Los tallos aéreos y las vainas foliares también presentan aerénquima, además, en *P. communis* el rizoma y el tallo aéreo son fistulosos, se ha indicado que estas características permiten la oxigenación de los órganos aéreos en las plantas que se desarrollan en ambientes anóxicos (Brix *et al.*, 1992; Jackson y Armstrong, 1999).

La principal función de las plantas emergentes en los HA es proporcionar una superficie para el establecimiento de la biopelícula de microorganismos que se desarrollan sobre sus raíces (Titus y Urban, 2009). La translocación de contaminantes por parte de las plantas depende del flujo de agua que ocurre principalmente sin gasto de energía, a través de los elementos conductores del xilema, en estado metaestable, a favor de un gradiente de presiones negativas y de acuerdo con la teoría de cohesión-tensión (Alemán-Sancheschúlz *et al.*, 2019). La eficiencia en el transporte de agua y la resistencia del xilema a la cavitación (P_{50}) dependen principalmente de las características anatómicas de los elementos conductores, como su diámetro, longitud, tipo de placa de perforación y estructura de las punteaduras intervasculares y sus membranas (Ryu *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2019).

Se asume que las plantas leñosas presentan mayor conductividad específica (K_s) y P_{50} , sin embargo, se ha mostrado que esta premisa no siempre se cumple, además, en las plantas herbáceas estos parámetros hidráulicos también dependen del porcentaje de tejido lignificado y del número de haces vasculares por unidad de área (Lens *et al.*, 2016). Las tres especies estudiadas presentan valores bajos de K_s y P_{50} , como cabría esperar en las monocotiledóneas herbáceas. *Phragmites communis* exhibe el xilema más resistente a la cavitación (-0.38 MPa), es posible que esto se deba a que es la especie con mayor grado de lignificación en el tallo aéreo, además, registra el número mayor de haces vasculares por mm^2 , pero no la mayor K_s ($0.007 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$). La eficiencia en la conducción de agua y la seguridad con la que ocurre este proceso, también se pueden evaluar mediante la conductividad hidráulica relativa y los índices de vulnerabilidad, mesomorfía y colapso (Carlquist, 1977, 1988; Fahn *et al.*, 1986; Hacke *et al.*, 2001); estos índices fueron desarrollados para las plantas leñosas y en la presente investigación se demostró que no se corresponden completamente con los resultados experimentales.

La K_s y el P_{50} también dependen en parte de la composición iónica de la solución acuosa que fluye a través del xilema, ya que ésta puede alterar la estructura de las membranas de las punteaduras

intervasculares (Ryu *et al.*, 2014). Cochard *et al.* (2010) determinaron que la concentración de iones de potasio se relaciona negativamente con la K_s en *Salix alba*, *Cedrus atlantica* y *Pinus sylvestris*, y positivamente en *Fagus sylvatica*, *Prunus avium* y *Tilia platyphyllos*, sin embargo, observaron que no hay una relación significativa con el P_{50} . Estos resultados no concuerdan con lo observado en las tres especies estudiadas en la presente investigación, donde se registró una relación positiva entre la K_s , el P_{50} y la concentración de iones de metales pesados en el agua con la que fueron irrigadas. Las plantas irrigadas con soluciones que contenían metales pesados en forma de nitratos, exhibieron valores significativamente mayores de K_s y P_{50} que aquellas irrigadas con agua potable. Es posible que el contenido de iones en el agua haya aumentado la rigidez de las membranas de las punteaduras, como consecuencia se obtendría mayor flujo axial de agua y sería necesaria más presión para forzar burbujas de aire a través de estas membranas.

CONCLUSIONES GENERALES

La mayoría de las investigaciones sobre los humedales artificiales se enfocan generalmente en la eficiencia de éstos en el tratamiento de aguas residuales, del mismo modo, el estudio de la arquitectura hidráulica de las plantas vasculares se ha realizado principalmente en plantas leñosas. El análisis de la anatomía de los órganos vegetativos y la anatomía funcional, inferencial y experimental de *Canna indica*, *Cyperus papyrus* y *Phragmites communis*, reveló que las tres especies presentan características anatómicas similares a las descritas por otros autores, aunque de manera incompleta o con poco detalle. Los índices anatómicos indican que su protoxilema conduce poca agua, es muy resistente a la cavitación y es xeromórfico, mientras que el metaxilema es capaz de transportar un volumen mayor de agua, es menos resistente a la cavitación y es mesomórfico; los dos tipos de xilema en las tres especies son poco resistentes al colapso. Estos índices no concuerdan del todo con los resultados experimentales, donde se demostró que el xilema de las tres especies es poco resistente a la cavitación y tiene baja conductividad específica.

La concentración de iones en el agua que fluyen a través de los elementos traqueales del xilema altera la estructura de las membranas de las punteaduras, y en consecuencia la conductividad específica y en menor medida la resistencia a la cavitación, además, generalmente un valor alto de K_s se corresponde con uno menos negativo de P_{50} y viceversa. Las tres especies estudiadas registraron valores mayores de conductividad específica y resistencia a la cavitación, cuando fueron irrigadas con soluciones acuosas que contenían metales pesados, adicionalmente, la concentración de estos metales se relaciona significativamente con los parámetros hidráulicos mencionados. La anatomía funcional de este grupo de plantas ha sido poco analizada, además, muchos de los modelos, las teorías y técnicas disponibles para su estudio han sido desarrolladas para las plantas leñosas, por ello, es necesario hacer modificaciones o desarrollar nuevas herramientas teniendo en cuenta las características anatómicas y fisiológicas específicas de las plantas herbáceas, especialmente en el contexto del tratamiento de aguas contaminadas en humedales artificiales.

LITERATURA CITADA

- Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., y López-Portillo, J. (2019). La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión. *Madera y Bosques*, 25(3), 1–17. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531828>
- Arunbabu, V., Sruthy, S., Antony, I., y Ramasamy, E. V. (2015). Sustainable greywater management with *Axonopus compressus* (broadleaf carpet grass) planted in sub surface flow constructed wetlands. *Journal of Water Process Engineering*, 7, 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.jwpe.2015.06.004>
- Brix, H. (1994). Use of constructed wetlands in water-pollution control - historical development, present status, and future perspectives. *Water Sci. Technol.*, 30(8), 209–223.
- Brix, H., Sorrel, B. K., y Orr, P. T. (1992). Internal pressurization and convective gas flow in some emergent freshwater macrophytes. *Limnology and Oceanography*, 37, 1420–1433.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887–896.
- Carlquist, S. (1988). *Comparative wood anatomy*. (Second Edit.). Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Cochard, H., Herbette, S., Hernández, E., Höltta, T., y Mencuccini, M. (2010). The effects of sap ionic composition on xylem vulnerability to cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 61(1), 275–285. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp298>
- Dhir, B. (2013). *Phytoremediation: role of aquatic plants in environmental clean-up* (First Edit.). New Delhi: Springer India.
- Fahn, A., Werker, E., y Baas, P. (1986). *Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions*. Israel Academy of Sciences and Humanities.
- Ghaitidak, D. M., y Yadav, K. D. (2013). Characteristics and treatment of greywater-a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 20(5), 2795–2809. <https://doi.org/10.1007/s11356-013-1533-0>
- Haberl, R. (1999). Constructed wetlands: A chance to solve wastewater problems in developing countries. *Water Science and Technology*, 40(3), 1999–1999.
- Haberl, R., Langergraber, G., Kadlec, R. H., Cicalini, A. R., Martins Dias, S., Novais, J. M., ... Hebner, A. (2003). Constructed wetlands for the treatment of organic pollutants. *Journal of Soils & Sediments*, 3(2), 109–124.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., y McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. <https://doi.org/10.1007/S004420100628>
- Hidayah, E. N., Cahyonugroho, O. H., Pachwarya, R. B., y Ramanathan, A. L. (2020). Efficiency of a pilot hybrid wastewater treatment system comprising activated sludge and constructed wetlands planted with *Canna lily* and *Cyperus papyrus*. *Water and Environment Journal*, (December), 1–10.

<https://doi.org/10.1111/wej.12658>

- Jackson, M. B., y Armstrong, W. (1999). Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1(3), 274–287. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1999.tb00253.x>
- Langergraber, G. (2013). Are constructed treatment wetlands sustainable sanitation solutions? *Water Sci. Technol.*, 67(10), 2133–2140. <https://doi.org/10.2166/wst.2013.122.Are>
- Lens, F., Picon-Cochard, C., Delmas, C. E. L., Signarbieux, C., Buttler, A., Cochard, H., ... Delzon, S. (2016). Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. *Plant Physiology*, 172(October), pp.00829.2016. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00829>
- Li, S., Lens, F., Espino, S., Karimi, Z., Klepsch, M., Schenk, H. J., ... Jansen, S. (2016). Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal*, 37(2), 152–171. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160128>
- Li, S., Wanke, S., Zhang, Y. J., Harley, P. C., Niinemets, Ü., Hao, G. Y., ... Cao, K. F. (2019). The effects of intervessel pit characteristics on xylem hydraulic efficiency and photosynthesis in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species. *Physiologia Plantarum*, (January). <https://doi.org/10.1111/ppl.12923>
- Masi, F., Rizzo, A., Bresciani, R., y Conte, G. (2017). Constructed wetlands for combined sewer overflow treatment: Ecosystem services at Gorla Maggiore, Italy. *Ecological Engineering*, 98, 427–438. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.03.043>
- Melo, M. R., Flores, N. R., Murrieta, S. V., Tovar, A. R., Zúñiga, A. G., Hernández, O. F., ... Dorantes, A. R. (2011). Comparative plant growth promoting traits and distribution of rhizobacteria associated with heavy metals in contaminated soils. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 8(4), 807–816. <https://doi.org/10.1007/BF03326264>
- Metcalf, C. R. (1960). *Anatomy of the monocotyledons. I. Graminae*. (First Edit). New York: Oxford University Press.
- Metcalf, C. R. (1969). Anatomy as an aid to classifying the Cyperaceae. *American Journal of Botany*, 56(7), 782–790.
- Metcalf, C. R. (1971). *Anatomy of the monocotyledons. V. Cyperaceae*. (First Edit, Vol. 5). New York: Oxford University Press.
- Minkina, T., Fedorenko, G., Nevidomskaya, D., Fedorenko, A., Chaplygin, V., y Mandzhieva, S. (2018). Morphological and anatomical changes of *Phragmites australis* Cav. due to the uptake and accumulation of heavy metals from polluted soils. *Science of the Total Environment*, 636, 392–401. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.306>
- Pajeau, J., y Lissolo, T. (2002). Performances of constructed wetlands for municipal wastewater treatment in rural mountainous area. *Hydrobiologia*, (i), 87–98.

- Plowman, A. B. (1906). The comparative anatomy and phylogeny of the Cyperaceae. *Annals of Botany*, 20(77), 1–33.
- Ryu, J., Ahn, S., Kim, S. G., Kim, T. J., y Lee, S. J. (2014). Interactive ion-mediated sap flow regulation in olive and laurel stems: Physicochemical characteristics of water transport via the pit structure. *PLoS ONE*, 9(5), 18–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098484>
- Stottmeister, U., Wießner, A., Kuschik, P., Kappelmeyer, U., Kästner, M., Bederski, O., ... Moormann, H. (2003). Effects of plants and microorganisms in constructed wetlands for wastewater treatment. *Biotechnology Advances*, 22(1–2), 93–117. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2003.08.010>
- Titus, J. E., y Urban, R. A. (2009). Aquatic plants: A general introduction. In G. E. Likens (Ed.), *Encyclopedia of inland waters Vol. 1* (First edit, pp. 43–51). London: Academic Press Inc.
- Tomlinson, P. B. (1961). The anatomy of *Canna*. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, 56(368), 467–473. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1961.tb02541.x>
- Tomlinson, P. B. (1969). *Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales*. (First Edit, Vol. 3). New York: Oxford University Press. Retrieved from <http://books.google.com.br/books?id=kYfwAAAAMAAJ>
- Tomlinson, P. B. (1970). Monocotyledons. Towards an understanding of their morphology and anatomy. *Advances in Botanical Research*, 3, 207–292. Retrieved from https://ac.els-cdn.com/S0065229608603213/1-s2.0-S0065229608603213-main.pdf?_tid=c2b78668-0def-11e8-8eac-00000aacb360&acdnat=1518218585_c14719c5cef05af8c7149ac8571f3987
- Vergeles, Y., Vystavna, Y., Ishchenko, A., Rybalka, I., Marchand, L., y Stolberg, F. (2015). Assessment of treatment efficiency of constructed wetlands in East Ukraine. *Ecological Engineering*, 83, 159–168. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.06.020>
- Vymazal, J. (2015). The role of natural and constructed wetlands in nutrient cycling and retention on the landscape. *The Role of Natural and Constructed Wetlands in Nutrient Cycling and Retention on the Landscape*, (June 2021), 1–326. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-08177-9>
- Wulandari, L. K., Bisri, M., Harisuseno, D., y Yuliani, E. (2019). Reduction of BOD and COD of by using stratified filter and constructed wetland for blackwater treatment. *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering*, 469(1–9). <https://doi.org/10.1088/1757-899X/469/1/012024>