ANATOMÍA DE LA CORTEZA DE TRES ESPECIES DE LEGUMINOSAS

I. ORIGEN Y DESARROLLO

ANDRÉS ORDUÑO-CRUZ Y TERESA TERRAZAS

Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados.
Montecillo, Estado de México, C. P. 56230, México. e-mail: winchi@colpos.colpos.mx

Resumen. Se estudian anatómicamente el origen y desarrollo de la corteza de *Pithecellobium dulce*, *Acacia cochliacantha* y *A. farnesiana*. La peridermis, en las tres especies, se origina del estrato subepidérmico, cerca del ápice en ramas de la presente temporada de crecimiento. La rápida formación de la peridermis está posiblemente relacionada con adaptaciones ecológicas, como proporcionar protección a la alta insolación y desecación, además de funcionar como tejido fotosintético alternativo durante la temporada sin hojas. Las especies presentan una corteza delgada, fibrosa, generalmente lisa, con abundantes lenticelas y olor característico. Tienen elementos de tubo criboso con placa cribosa compuesta, arreglados en grupos o solitarios, parénquima axial difuso o en bandas, bandas tangenciales de fibras, algunos radios ensanchados. Forman una sola peridermis, sin ritidoma. Estas características las comparten con otras leguminosas. Sin embargo, se distinguen entre sí por el tamaño de los radios.

Palabras clave: Anatomía de la corteza, origen de la peridermis, leguminosas, *Pithecellobium dulce*, *Acacia cochliacantha*, *Acacia farnesiana*, selva baja caducifolia, Morelos.

Abstract. Origin and development of bark of *Pithecellobium dulce*, *Acacia cochliacantha* and *A. farnesiana* were studied anatomically. The periderm in the three species has a subepidermic origin, near the apex of the branches formed during the present growth season. Fast periderm development probably has ecological adaptations, since periderm protects from high temperatures and desiccation and also may act as an alternative photosynthetic tissue during the deciduous season. Species described show a thin, fibrous bark, generally smooth with abundant lenticels and distinctive odor. They possess sieve tube members arranged in groups or members solitary with compound sieve plate, axial parenchyma diffuse or in bands, fibers arranged in bands, and some dilated rays. They form a single periderm, without rhytidome. These characteristics are shared with other legumes, but they are distinctive by their ray size.

Keywords: Bark anatomy, periderm origin, legumes, *Pithecellobium dulce*, *Acacia cochliacantha*, *Acacia farnesiana*, tropical deciduous forest, Morelos.

La remoción de la corteza en poblaciones vegetales naturales representa un recurso importante en muchas regiones de México, ya que de las cortezas se pueden extraer principios activos, pigmentos, resinas, gomas, taninos, látex y fibras. Esta actividad representa por una parte, un recurso importante de subsistencia para los pobladores de las áreas rurales de México, y por otra un agotamiento del recurso. A pesar de que el uso de las cortezas es una práctica común en México, el conocimiento sobre su origen y desarrollo es escaso. Los estudios sobre corteza en el país abordan aspectos de su morfología, anatomía

y manejo. Pennington y Sarukhán (1968) mencionaron la morfología de la corteza de árboles tropicales y Barajas y Pérez (1990) caracterizaron la corteza externa de 68 especies de una selva baja caducifolia, mostrando la importancia que ésta tiene como un carácter que ayuda a identificar a las especies. La anatomía de la corteza se ha descrito para varias especies de *Bursera* (Garibaldi, 1985; Gómez-Vázquez y Engleman, 1984; Suárez y Engleman 1982), *Tapirira* (Terrazas, 1995) y *Vitis* y *Cissus* (Angeles y León-Gómez, 1997). Solares (1995) observó la regeneración de la corteza de *Amphiphtherygium adstringens* tras la

remoción parcial de ésta. Así la importancia de los estudios morfológicos y anatómicos de la corteza son de alcances variables. Estos pueden explicar aspectos de taxonomía, relaciones o adaptaciones ecológicas, aspectos de fisiología y otros sobre manejo y uso de las cortezas. En el presente estudio, se plantea describir anatómicamente el origen y desarrollo de la corteza de tres especies de leguminosas de la selva baja caducifolia que son utilizadas en forma tradicional (cuadro 1) y así contribuir al conocimiento básico de la corteza de especies mexicanas.

Material y métodos

Las especies estudiadas *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd., *A. farnesiana* (L.) Willd. y *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. se recolectaron en la selva baja caducifolia de la sierra de Yauatepec, en el estado de Morelos, donde predomina el clima cálido subhúmedo, roca caliza y suelos de tipo rendzinas (Boyás, 1991). Para cada especie se seleccionaron de 3 a 5 individuos adultos, sanos y sin daño aparente (cuadro 1). En cada uno de los individuos seleccionados se recolectaron porciones circulares de corteza con un sacabocado de 2.5 cm de diámetro del tallo principal a una altura del nivel del suelo entre 20 y 97 cm dependiendo del tamaño del fuste (cuadro 1). Para entender el origen y desarrollo de la perider-

mis se recolectaron porciones rectangulares de corteza de tamaño variable (4 a 10 cm²) en ramas de los mismos individuos seleccionados. Las muestras se tomaron de la rama originada del tallo principal hasta la rama donde se encontró el ápice, numerándolas en una escala ordinal creciente (figura 1); además, la rama con el ápice se dividió en tres porciones (basal, media y apical). De cada rama se cortaron segmentos menores de 1 cm de espesor. Todas las muestras se colocaron individualmente en bolsas de malla, junto con una etiqueta de identificación para posteriormente fijarse en Craf III o FAA (Berlyn y Miksche, 1976) durante 2 ó 3 días y almacenarse en GAA (glicerina, alcohol etílico al 96%, agua, 1:1:1) hasta su corte. Se hicieron cortes transversales, radiales y tangenciales seriados de cámbium vascular a peridermis, de 20 a 35 µm en grosor con un micrótopo de deslizamiento. Para entender la ontogenia de la peridermis se hicieron cortes transversales del mismo grosor de ramas de órdenes inferiores, mientras que para las ramas de órdenes superiores se realizaron cortes de 10 a 15 µm con un micrótopo rotatorio. Antes de proceder a su corte estas últimas fueron sometidas al proceso de microtecnia convencional (Johansen, 1940). Se tiñó con safranina (safranina al 0.05% en alcohol etílico al 96%) durante 24 horas y verde rápido (1.5 g de verde rápido, 100 ml de alcohol etílico absoluto, 100 ml de aceite de clavo y 100

Cuadro 1. Características de los árboles recolectados de *Pithecellobium dulce*, *Acacia cochliacantha* y *A. farnesiana* y algunos de los usos más comunes

Individuo	Altura (m)	Diámetro (cm)	Espesor de la corteza (cm)	Usos
<i>P. dulce</i>				Curtir pieles
1	4.5	11.4	0.69	
2	4.0	9.2	0.55	
3	4.2	9.2	0.45	
4	4.0	9.5	0.53	
5	4.5	10.0	0.27	
<i>A. cochliacantha</i>				Forraje
1	4.0	9.2	0.63	
2	4.5	9.2	0.45	
3	3.5	7.6	0.30	
4	4.0	8.2	0.33	
5	4.0	8.9	0.43	
<i>A. farnesiana</i>				Medicina tradicional, forraje
1	4.5	11.6	0.58	
2	5.0	11.4	0.52	
3	4.0	8.6	0.55

Figura 1. Diagrama que señala el sitio donde se tomó la muestra del tronco y ramas en las tres especies estudiadas.

ml de metilcelosolve). Mientras que las tiras de tejido en parafina una vez montadas en portaobjetos con adhesivo de Haupt (Johansen, 1940) se hidrataron y tiñeron con safranina saturada (safranina 0.05% en 2% de NaCl y agua) durante 90 minutos a una temperatura de 60°C y verde rápido. Todo el material se montó con resina sintética. Con la solución de Jeffrey (Berlyn y Miksche, 1976) se obtuvo el disociado de las fibras del floema no colapsado cerca del cámbium vascular y del floema colapsado cerca de la región de dilatación. Para el disociado de los elementos de tubo criboso del floema no colapsado se empleó la solución de Franklin modificada (Peterson y Blais, 1991). La descripción macroscópica de la peridermis se realizó con base en observaciones de campo siguiendo las recomendaciones de Junikka (1994) y se determinó color externo, color al corte, exudados, textura externa y lenticelas. En el laboratorio se observó grosor, textura, consistencia al tacto y comportamiento al corte. Para la descripción anatómica de la corteza

madura, dada su complejidad, se dividió en cuatro regiones: floema no colapsado, floema colapsado, zona de dilatación y peridermis. Para entender el origen de la peridermis se emplearon los cortes transversales. La terminología usada fue la de Esau (1969) y Roth (1981) con las modificaciones propuestas por Trockenbrodt (1990). Se realizaron 25 mediciones o conteos al azar para cada carácter cuantitativo con el analizador de imágenes, Image-Pro Plus versión 3.1 (Media Cybernetics, 1997) adaptado a una cámara de video Hitachi KP-D51 y a un microscopio Olympus BX-50, donde el diámetro máximo y el diámetro mínimo son la longitud máxima o mínima que une a dos puntos del perímetro de objeto trazado que pasa por la posición centroide y la redondez es igual al $\text{perímetro}^2/4\pi\text{área}$, donde p = factor de corrección (Media Cybernetics, 1997).

Se aplicó un análisis de varianza a los 15 caracteres anatómicos cuantitativos para conocer si existen diferencias estadísticamente significativas entre los individuos de cada una de las especies, seguido de una prueba de comparación de medias de Tukey (al 95% de probabilidad) (SAS Institute, 1989). En las descripciones se incluye la media, una desviación estándar y el valor mínimo y máximo entre paréntesis para los caracteres cuantitativos. Con los resultados de la prueba de comparación de medias entre los individuos de cada especie se construyeron cuadros con las diez posibles combinaciones entre individuos para sintetizar el porcentaje de variación de cada variable cuantitativa y conocer la variación intraespecífica.

Resultados

Origen de la peridermis. En secuencia basípeta se presentan los cambios que ocurren en las ramas con el establecimiento y desarrollo de los meristemas secundarios para las tres especies estudiadas. El cuadro 2 sintetiza las diferencias observadas en la rama formada durante 1996 para las tres especies.

Pithecellobium dulce (figuras 2, 5, 8-10). En corte transversal del ápice la epidermis presenta células cuadradas, alargadas radialmente, con pared delgada, contenidos poco evidentes y escasa formación de cutícula, con escasos tricomas unicelulares. El córtex se compone de dos capas, una capa subepidérmica constituida de 2 a 3 estratos de células grandes con pared más o menos gruesa y la segunda capa más interna con tres estratos de células redondas, con núcleo y vacuola grande, pared más delgada y más pequeñas que las de la primera capa. La estela presenta diez haces vasculares colaterales que se separan por tejido interfascicular, tiene una zona externa formada

de 3 a 5 estratos de fibras extrafloemáticas de forma angulosa y alargadas radialmente, que a medida que se lignifican forman un anillo completo alrededor de la estela. La médula se compone de células grandes, de forma isodiamétrica con taninos en las células de su periferia o muy cerca de los haces vasculares y cristales escasos en células colapsadas del centro de ésta. Con la actividad del cámbium vascular, en sentido basípeto se observan cambios en la rama donde se localiza el ápice; la epidermis presenta cutícula más gruesa, tricomas persistentes y cutinizados. El córtex permanece sin cambios excepto por la capa más interna de células angulosas alargadas radialmente, las cuales comienzan a lignificarse en sentido centrípeto, haciéndose más evidente la banda de esclerénquima. La médula permanece sin cambios en tamaño o lignificación sin embargo, parece aumentar el número de células con contenidos en la periferia de ésta. Una

vez establecido el cámbium vascular, en el estrato subepidérmico se observa una sucesión de divisiones periclinales en lugares muy localizados para formar cuatro células rectangulares, alargadas tangencialmente en corte transversal, que constituyen el felógeno. De éstas, la célula más externa contigua a la epidermis acumula contenidos, mientras otras células permanecen con características meristemáticas. Por otra parte, las células del córtex se dividen en diferentes planos debido al ensanchamiento de la rama. La banda de fibras, en ocasiones parece interrumpirse, las nuevas células de parénquima se lignifican, formando esclereidas con pared gruesa y punteaduras inconspicuas y restablecen la continuidad de la banda. Así mismo, inicia la proliferación de cristales en células del floema contiguas a la banda de esclerénquima. En la base de la séptima rama se observa la epidermis con cutícula mucho más gruesa, la felodermis es

Cuadro 2. Características anatómicas observadas en la rama con el ápice de la presente temporada de crecimiento en *Pithecellobium dulce*, *Acacia cochliacantha* y *A. farnesiana*.

	Apical	Media	Basal
<i>Pithecellobium dulce</i>			
Cutícula	delgada	>grosor	>>grosor
Epidermis	sin contenidos tricomas multicelulares	sin contenidos	sin contenidos
Felógeno	ausente	ausente	inician parches
Córtex: primer estrato	sin cambios	sin cambios	divisiones
Segundo estrato	sin cambios	taninos en parches	divisiones
Bandas de fibras	sin lignificar	sin lignificar	lignificadas
Tejido vascular	en haces	anillo completo	anillo completo
Médula	sin lignificar	sin lignificar	sin lignificar
<i>Acacia cochliacantha</i>			
Cutícula	muy delgada	>>grosor	ausente
Epidermis	contenidos/tricomas y glándulas	contenidos/tricomas y glándulas	ausente
Felógeno	ausente	se inicia	presente
Córtex: primer estrato	contenidos	contenidos/divisiones	contenidos/divisiones
Segundo estrato	< contenidos	< cristales/divisiones	> contenidos/divisiones
Bandas de fibras	sin lignificar	lignificadas/completas	lignificadas/discontinuas
Tejido vascular	en haces	anillo completo	anillo completo
Médula	lignificada	lignificada/contenidos	lignificada/contenidos
<i>A. farnesiana</i>			
Cutícula	delgada	>grosor	>>grosor/discontinua
Epidermis	contenidos/tricomas y glándulas	contenidos/tricomas y glándulas	discontinua
Felógeno	ausente	se inicia	presente
Córtex: primer estrato	taninos	>taninos	taninos/divisiones
segundo estrato	sin contenidos	sin cambios	cristales/divisiones
Bandas de fibras	sin lignificar	lignificadas/completas	lignificadas/discontinuas
Tejido vascular	en haces	anillo completo	anillo completo
Médula	sin lignificar	lignificada	lignificada

Figuras 2-10. Origen de la peridermis en las tres leguminosas, CT. 2-4. Epidermis y estratos subepidérmicos. 2. *P. dulce*. 3. *A. farnesiana*. 4. *A. cochliacantha*. 5-7. Secuencia del origen del primer felógeno. 5. Divisiones en el estrato subepidérmico en *P. dulce*. 6. Formación de dos células en el estrato subepidérmico y cutícula gruesa en *A. farnesiana*. 7. Felógeno con crecimiento bidireccional en *A. farnesiana*, observar súber con paredes periclinales (flechas) y contenidos celulares. 8. Banda de fibras extrafloemáticas que rodean los haces vasculares en *P. dulce*. 9. Divisiones anticlinales y periclinales de las células del cortex en *P. dulce*. 10. Ensanchamiento y separación de la banda de fibras y esclereidas originadas de células de parénquima del cortex en *P. dulce*. Escala: 2-10=50 μ m, CT=corte transversal, F=fibras, E=esclereidas, flechas delgadas=divisiones.

más evidente y hay mayor acumulación de células de súber. En la sexta rama la epidermis todavía es persistente en pequeños parches y una capa delgada de súber colapsado protege al tallo, la peridermis completa su desarrollo formando un cilindro y las células del córtex se dividen anticlinal y periclinamente. En la 2ª y 1ª rama se observa floema no colapsado, colapsado y una banda de esclerénquima con características de corteza madura, mientras que en el córtex la mayoría de las células se colapsan y otras se esclerifican, contribuyendo a engrosar la banda de esclerénquima.

Acacia cochliacantha y *A. farnesiana* (figuras 3,4,6,7). En corte transversal del ápice se observa la epidermis de células rectangulares alargadas radialmente o

casi cuadradas, de pared delgada y abundantes contenidos en *A. farnesiana*; con una cutícula muy delgada en *A. cochliacantha* y de mayor grosor en *A. farnesiana*. Hay abundantes tricomas unicelulares y glándulas en *A. cochliacantha*, pero escasos en *A. farnesiana*; las glándulas tienen dos células en el pie y más de seis en el cuerpo. El córtex está formado de 6 a 9 estratos de células que se diferencian en dos capas. La capa más externa presenta de 2 a 4 estratos de células redondas de tamaño grande, nucleadas y con abundantes taninos. En esta capa, la célula más externa se distingue por presentar una mayor concentración de taninos en *A. farnesiana*. La segunda capa se compone de 3 a 4 estratos de células redondas un poco más pequeñas que las de la primera capa, de pared delgada, con una vacuola grande, escasos

taninos y ocasionalmente cristales prismáticos en *A. farnesiana*. La estela presenta siete haces vasculares colaterales en *A. cochliacantha* y de 11 a 13 en *A. farnesiana*, separados por tejido interfascicular con células parecidas a las de la segunda capa del córtex. Los haces vasculares presentan sobre el floema tres estratos de células en *A. cochliacantha* y de 3 a 5 en *A. farnesiana*; estas células son fibras extrafloemáticas angulosas, cortas y alargadas en sentido radial. En el floema primario hacia el interior del haz vascular se observan células de pared engrosada que se orientan en sentido radial con taninos. La médula tiene células grandes de forma isodiamétrica en el centro y pequeñas en la periferia que ocasionalmente acumulan abundantes taninos en *A. cochliacantha* y escasos en *A. farnesiana*. A medida que la actividad del cámbium vascular se inicia, en las células epidérmicas se observan pocos contenidos, la cantidad de tricomas y glándulas disminuye en *A. cochliacantha* y la cutícula comienza a engrosarse en ambas especies. Además en *A. farnesiana* la acumulación de contenidos en vacuolas de la primera capa subepidérmica es más evidente, mientras que en *A. cochliacantha* algunas células de la segunda capa del córtex se colapsan y se observan cristales romboidales especialmente junto las fibras del haz vascular. Las fibras se hacen más evidentes debido a la rápida lignificación y forman un cilindro continuo alrededor de los haces vasculares. En la médula de *A. cochliacantha* se inicia el proceso de lignificación y en el floema colapsado algunas células ubicadas en su periferia y orientadas radialmente acumulan contenidos y engrosan sus paredes. Después de completarse el cilindro vascular, se diferencia el felógeno en las células del estrato subepidérmico, mediante divisiones periclinales que producen cuatro células rectangulares delgadas y alargadas en sentido tangencial. También se observó que las células de la primera y segunda capa del córtex tienen divisiones periclinales y anticlinales y la banda de fibras se lignifica totalmente. Cuando el felógeno produce una mayor cantidad de células de súber, éstas se aprecian completamente ocluidas por taninos, las células de la epidermis adquieren una cutícula más gruesa, mientras que algunas partes de ésta se desprenden del tallo dejando al descubierto las primeras células del súber; las células de la médula se lignifican totalmente y se encuentran cristales en *A. farnesiana*. En la séptima rama, la cutícula ya no es persistente y en algunas zonas se observa el súber con cuatro células de grosor y abundantes taninos. De la 6ª a la 2ª rama todavía se observa el córtex completo, pero sus células pueden presentar divisiones anticlinales y periclinales, colapsarse o esclerificarse; las últimas llegan a unirse a la banda de esclerénquima. En la primera

rama, la peridermis y el floema secundario tienen características semejantes a la corteza madura del tallo y se inicia la formación del segundo felógeno. Este felógeno se diferencia en células del córtex a diferentes profundidades y en algunos casos en células adyacentes a la banda de esclerénquima, conectándose con el primero y desplazando a las células del córtex y a otras de la primera peridermis.

Descripción de la corteza madura

Pithecellobium dulce. La corteza es lisa, gris-plateada con fisuras pequeñas longitudinales formadas por las lenticelas y abultamientos de la corteza. Los abultamientos alargados tangencialmente son el resultado de la cicatriz de la hoja de más de 3 cm, que tienen una espina en cada uno de sus extremos y en ocasiones son discontinuos en el centro. Hay lenticelas de dos tipos, redondas o alargadas longitudinalmente que forman fisuras longitudinales de tamaño variable, café amarillentas, abultadas, con tejido laxo de 2.0 a 9.1 mm de largo y de 0.35 a 0.39 mm de ancho y otras alargadas tangencialmente abundantes, café claro, poco abultadas con tejido firme, de 0.67 a 1.87 mm de largo y de 0.88 a 3.31 mm de ancho. La felodermis tiene color verde y la corteza más interna café a amarillo cremosa, textura fibrosa, olor característico y sabor astringente.

Microscópicamente la corteza se describe para el floema secundario y la peridermis, presentando las modificaciones de los distintos tipos celulares para cada región.

Floema secundario

Elementos del tubo criboso (ETC) y células acompañantes (CA). Los ETC se encuentran en grupos pequeños de 2 a 6 células o solitarios difusos entre parénquima axial; de forma angulosa o ligeramente redondeada, pared delgada y placa cribosa compuesta con un máximo de 12 áreas cribosas en posición oblicua. El diámetro máximo de los ETC tiene $26 \pm 3 \mu\text{m}$ (21-36 μm) y el diámetro mínimo $19 \pm 3 \mu\text{m}$ (13-26 μm). La longitud de los ETC es de $243 \pm 40 \mu\text{m}$ (152-343 μm). Las CA son más cortas que los ETC y de pared delgada, situadas en las esquinas o a un lado de los ETC. La zona del floema no colapsado tiene 1.15 mm (29%) en espesor de la corteza total. En el floema colapsado, los ETC y CA se obliteran irregularmente entre los radios. La extensión del floema colapsado es de 2.26 mm (62%) de la corteza total.

Parénquima axial. Se encuentra alrededor de los grupos de ETC y CA o en bandas tangenciales. Las células

las tienen forma redonda o rectangular en corte transversal con un diámetro de $15 \pm 3 \mu\text{m}$ ($7\text{-}24 \mu\text{m}$), contienen taninos, cristales o granos de almidón desde cerca del cámbium vascular. En el floema colapsado las células del parénquima axial aumentan su tamaño y tienen un diámetro de $23 \pm 5 \mu\text{m}$ ($14\text{-}37 \mu\text{m}$); éstas se colapsan en su gran mayoría, sin embargo, la banda de células situadas a ambos lados de la banda tangencial de fibras se reduce a un solo estrato de células. Sus contenidos son escasos granos de almidón y cristales, así como abundantes taninos.

Parénquima radial. En el floema funcional los radios son predominantemente uniseriados, pero también se observan biseriados escasos. Los radios son homogéneos con células procumbentes y escasas cuadradas. Los radios tienen una altura $115 \pm 31 \mu\text{m}$ ($59\text{-}213 \mu\text{m}$) y de ancho $13 \pm 3 \mu\text{m}$ ($3\text{-}21 \mu\text{m}$). En el floema no colapsado el curso de los radios es recto y algunos se dilatan moderadamente. Pocos radios se fusionan longitudinalmente y adquieren formas irregulares. En el floema colapsado el curso de los radios es ondulado; además la mayoría se dilata y las células tienen forma isodiamétrica, mientras los que no se dilatan conservan las células procumbentes. En ambos tipos de células se depositan taninos y cristales. En los radios ensanchados se observan esclereidas en pequeños grupos o solitarias.

Fibras. Se presentan desde cerca del cámbium vascular, en grupos o bandas tangenciales de $26 \pm 5 \mu\text{m}$ ($16\text{-}49 \mu\text{m}$) en grosor. En el floema no colapsado, las fibras tienen una longitud de $711 \pm 140 \mu\text{m}$ ($474\text{-}1284 \mu\text{m}$) y un diámetro tangencial de $11 \pm 3 \mu\text{m}$ ($4\text{-}17 \mu\text{m}$). Generalmente en ambos lados de las bandas de fibras se presentan bandas de parénquima axial con taninos o con cristales. En el floema colapsado las bandas de fibras parecen unirse de radio a radio y tienen $29 \pm 5 \mu\text{m}$ en grosor ($18\text{-}48 \mu\text{m}$). Las fibras presentan una longitud de $709 \pm 148 \mu\text{m}$ ($406\text{-}1235 \mu\text{m}$) con un diámetro tangencial de $11 \pm 3 \mu\text{m}$ ($6\text{-}19 \mu\text{m}$). En el tejido de dilatación las fibras generalmente no se presentan, sin embargo algunas pueden quedar incluidas en éste.

Esclereidas. Forman una banda tangencial continua u ocasionalmente discontinua en la felodermis, con un máximo de diez estratos de células, predominando los de cinco. También se presentan en el tejido de dilatación, en grupos pequeños y difusos. Su forma es isodiamétrica de pared gruesa, con puntaduras simples.

Tejido de dilatación. Se origina del ensanchamiento de uno o varios radios multiseriados desde el inicio del

floema colapsado hasta la banda continua de esclereidas en la peridermis. La mayoría de las células son isodiamétricas, con taninos o granos de almidón y en ocasiones esclereidas junto a células con cristales.

Inclusiones minerales. Son cristales romboidales de oxalato de calcio; abundantes en las células cristalíferas septadas del parénquima axial. Se encuentran en casi todo el tejido excepto en los radios del floema no colapsado, la peridermis y el tejido de dilatación.

Peridermis

Generalmente se forma una peridermis que ocupa 0.32 mm (11%) en espesor del total de la corteza. El felógeno está formado por dos estratos de células rectangulares o cuadradas, de pared delgada y sin contenidos distinguibles. En la felodermis los primeros 2 a 4 estratos tienen células de forma rectangular con pared delgada. Las células de la felodermis lejos del felógeno no siguen un arreglo definido y su forma es isodiamétrica. Contienen cloroplastos y cristales cerca del felógeno y abundantes taninos lejos de éste. El súber se caracteriza por tener células con paredes periclinales engrosadas de forma rectangular, las cuales se colapsan cerca del felógeno, para formar bandas continuas de súber que en ocasiones se adelgazan por las lenticelas.

Acacia cochliacantha y *A. farnesiana* (figuras 12,13,15-17,19,21). La corteza de *A. cochliacantha* es lisa, gris oscura, con fisuras longitudinales pequeñas, de hasta 0.7 cm de ancho, color gris verdoso y generalmente con lenticelas en su interior. En *A. farnesiana*, la corteza es lisa, verde oscura a grisácea, con súber exfoliante longitudinalmente que forma rollos pequeños persistentes café oscuros, dispersos por toda la corteza, con cicatrices de las hojas poco abultadas, en cuyos extremos se observan restos de espinas. Las lenticelas son alargadas tangencialmente, café a amarillentas en *A. cochliacantha* y de gris a rojizas en *A. farnesiana*; abultadas, formadas de células que se desprenden fácilmente y laminillas de tejido más compacto en *A. farnesiana*, su tamaño varía de 1.1 a 4.5 mm de largo y de 0.7 a 1.7 mm de ancho en *A. cochliacantha* y de 2.4 a 9.3 mm de largo y de 0.79 a 1.12 mm de ancho en *A. farnesiana*. Las capas superficiales de la peridermis se observan de color verde. Internamente la corteza varía de café claro a crema amarillento, tiene textura fibrosa, olor fuerte y picante en *A. farnesiana*, exudado transparente y resinoso en *A. farnesiana* y sabor ligeramente astringente.

Microscópicamente, la corteza presenta distintos tipos celulares o modificaciones de éstos dependiendo

Figuras. 11-22. Corteza madura de las tres leguminosas. 11-13. Arreglo de los elementos de tubo criboso y células acompañantes (flechas), CT. 11. *P. dulce*. 12. *A. farnesiana*. 13. *A. cochliacantha*. 14-16. Parénquima radial, CTn. 14. Radios uniseriados en *P. dulce*. 15. Radios triseriados rodeados por células cristalíferas septadas en *A. farnesiana*. 16. Radios multiseriados y largos en *A. cochliacantha*. 17. Placas cribosas compuesta de los ETC en *A. cochliacantha*, CR. 18. Banda de fibras en *P. dulce*, CT. 19. Células cristalíferas septadas y células con taninos en *A. cochliacantha*, CR. 20. Patrón estratificado de las bandas de fibras en *P. dulce*, CT. 21. Peridermis en *A. farnesiana*, se observan cristales (círculos) en la felodermis, CT. 22. Células de súber en lenticelas en *P. dulce*, CT. Escalas: 11=20 μm , 12-13, 17-18=30 μm , 14-16, 20-22=100 μm , 19=50 μm . CT=corte transversal, CTn=corte tangencial, CR=corte radial, ETC=elemento de tubo criboso, R=radio, F=fibras, Pc=placa cribosa.

de su ubicación. Los tipos celulares del floema secundario y la peridermis se describen a continuación.

Floema secundario

Elementos de tubo criboso (ETC) y células acompañantes (CA). Los ETC se encuentran solitarios o en grupos pequeños de 4 a 6 células, difusos entre células de parénquima axial, su pared es delgada, tienen forma angulosa o de redonda a ovoide en *A. cochliacantha* y placa cribosa compuesta de ocho áreas cribosas en *A. cochliacantha* y 12 en *A. farnesiana*, en posición oblicua en las dos especies. El diámetro máximo de 12 a 53 μm con una media de $20 \pm 3 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana* y de $28 \pm 5 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha*, el diámetro mínimo de 10 a 30 μm con una media de $16 \pm 3 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana* y de $20 \pm 3 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha*. La longitud de los ETC varía de 134 a 394 μm con una media de $250 \pm 45 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana* y de $273 \pm 40 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha*. Las CA están situadas en las esquinas o raramente en los lados de los ETC en *A. cochliacantha*, comúnmente son más cortas que los ETC y con pared delgada. Los ETC y CA permanecen sin colapsarse en *A. cochliacantha* en una zona de 0.48 mm (13%) de la corteza total, mientras que el floema colapsado ocupa 2.5 mm (71%) de la corteza total. En *A. farnesiana* el floema no colapsado alcanza 0.72 mm (14%) en grosor de la corteza total y el floema colapsado ocupa 3.8 mm (74%) del grosor total de la corteza.

Parénquima axial. Se encuentra en ambos lados de los radios, o bien forma bandas tangenciales de 1 a 6 estratos de células a ambas caras de la banda de fibras; son células con pared delgada, forma redonda a cuadrada; el diámetro varía de 8 a 24 μm con una media de $15 \pm 3 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y de $16 \pm 4 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana*, con abundantes granos de almidón cerca del cámbium, cristales de diferente tamaño y escasos taninos en *A. farnesiana*. Junto a esta banda se encuentra otra de un solo estrato de células cristalíferas septadas fuertemente lignificadas, las cuales también pueden encontrarse difusas entre los ETC y CA en el floema no colapsado. A medida que los componentes del floema colapsado se alejan del cámbium, algunas células de parénquima axial también se colapsan y las que permanecen turgentes aumentan su tamaño promedio a $17 \pm 3 \mu\text{m}$ (10-30 μm) en *A. cochliacantha* o conservan su tamaño de $16 \pm 3 \mu\text{m}$ (10-24 μm) en *A. farnesiana*; sin embargo, al alejarse del floema no colapsado también se obliteran. Por lo tanto, las bandas de parénquima contiguas a las fibras se reducen a un solo estrato, tomando un arreglo característico, en donde se alterna, de adentro hacia afuera,

tejido colapsado ligeramente lignificado, banda de parénquima axial con taninos, banda de parénquima axial con células septadas cristalíferas y banda de fibras. Estas bandas se suceden en un patrón estratificado, solamente interrumpidas por el tejido de dilatación.

Parénquima radial. En el floema no colapsado los radios uniseriados son escasos y los multiseriados de 2 a 6 series son más abundantes; predominan en *A. cochliacantha* los de 6 series y los triseriados en *A. farnesiana*. Los radios son homogéneos con células procumbentes, varían en altura de 132 a 695 μm con una media de $310 \pm 106 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana* y de $382 \pm 130 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y en ancho de 29 a 102 μm con una media de $49 \pm 11 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y de $59 \pm 16 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana*. Las células contienen granos de almidón y taninos. En el floema no colapsado el curso de los radios es recto, mientras que en el colapsado moderadamente ondulado, desviándose a puntos de confluencia hacia el exterior de la corteza. En esta región los radios alcanzan su máximo ensanchamiento, presentando células isodiamétricas en la mayor parte de su cuerpo. Por otra parte, en los radios no dilatados hay células procumbentes lignificadas con escasos granos de almidón, cristales y abundantes taninos.

Fibras. Se encuentran en el floema no colapsado formando bandas tangenciales o en agregados que varían en espesor de 10 a 50 μm con una media de $25 \pm 8 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y $32 \pm 6 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana*. Las fibras tienen una longitud 518 a 2555 μm con una media de $1028 \pm 223 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y $1430 \pm 543 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana*; un diámetro tangencial de 5 a 19 μm con una media de $9 \pm 3 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y de $10 \pm 3 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana*. En el floema colapsado las bandas tangenciales de fibras tienen de 16 a 84 μm en espesor con una media de $34 \pm 9 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y $50 \pm 12 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana*. Las fibras en esta región varían en longitud de 537 a 1687 μm con una media de $940 \pm 213 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana* y $1045 \pm 217 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y un diámetro tangencial 5 a 16 μm con una media de $8 \pm 2 \mu\text{m}$ en *A. cochliacantha* y de $9 \pm 3 \mu\text{m}$ en *A. farnesiana*.

Esclereidas. Son células isodiamétricas de pared gruesa con puntaduras simples. Se encuentran formando una banda continua o en grupos pequeños con distribución difusa en la felodermis y ocasionalmente en el súber en *A. farnesiana* o en el tejido de dilatación.

Tejido de dilatación. Se inicia cerca de la zona de colapso de los ETC y CA con el ensanchamiento mode-

rado de la mayoría de los radios, ocasionando un curso ondulado de éstos en corte transversal. Sin embargo, solamente 2 ó 3 radios se ensanchan fuertemente en *A. cochliacantha* y de 1 a 4 en *A. farnesiana* cerca de la peridermis. Por otra parte, los radios poco ensanchados son desviados hacia puntos de confluencia donde se pierden por la dilatación. En el tejido de dilatación se pueden encontrar contenidos como cristales, taninos o granos de almidón y ocasionalmente esclereidas.

Inclusiones minerales. Son cristales prismáticos de oxalato de calcio; abundantes en las células cristalíferas septadas lignificadas, pero poco frecuentes en las células de los radios. Una mayor abundancia se observó en el floema colapsado.

Peridermis. Se presenta una sola peridermis que ocupa 0.53 mm (15%) en espesor de la corteza total en *A. cochliacantha* y 0.59 mm (11%) en *A. farnesiana*. El felógeno tiene un estrato en *A. farnesiana* y hasta tres en *A. cochliacantha*, con células de pared delgada y forma rectangular; se distingue por presentar células con divisiones periclinales y coloración diferente del resto de la peridermis. La felodermis se forma de más de diez estratos de células. Los 4 a 6 estratos cercanos al felógeno de células rectangulares con cloroplastos y taninos, más internamente adquieren forma isodiamétrica perdiendo su disposición. Las células contienen granos de almidón, taninos y cristales. Hacia la parte más interna de la felodermis, cerca del tejido colapsado se encuentran esclereidas en grupos aislados o en una banda tangencial de varios estratos. El súber se compone de células de forma rectangular y con paredes periclinales de mayor grosor en *A. farnesiana* (Figs. 7, 21). A medida que se alejan del felógeno, las paredes anticlinales se colapsan, dando la apariencia de escamas. Esta capa celular es de tamaño variable formando una banda continua, en ocasiones adelgazada por las lenticelas.

Análisis de varianza

El análisis de varianza mostró que no existe diferencia estadísticamente significativa entre los individuos de *A. cochliacantha*, de *A. farnesiana* y de *P. dulce* para el carácter longitud de los ETC (X5) (cuadro 3); entre los individuos de *A. farnesiana* y de *P. dulce* para el carácter altura de los radios (X6), redondez de los ETC (X4) y diámetro de la fibra del floema no colapsado (X10) y entre los individuos de *A. cochliacantha* y de *A. farnesiana* para el diámetro de las células del parénquima axial del floema colapsado (X9) (cuadro 3). La variable ancho de la banda de fibra en el

floema colapsado (X15) presentó el mayor porcentaje de diferencias estadísticamente significativas para *P. dulce* y para *A. cochliacantha*, mientras que ancho de radios (X7) y longitud de la fibra en el floema no colapsado (X12) para *A. farnesiana*. Las variables área de los ETC (X1), diámetro de la fibra del floema colapsado (X11), longitud de la fibra en el floema colapsado (X13) y ancho de la banda de las fibras en el floema no colapsado (X14), mostraron porcentajes de diferencias significativas menores al 40% para las tres leguminosas. Los individuos 1-4 y 1-5 de *A. cochliacantha* y los individuos 2-3 de *A. farnesiana* mostraron porcentajes de diferencias significativas totales mayores al 50%.

Discusión

Origen de la peridermis. La peridermis se inicia en el estrato subepidérmico en las tres especies estudiadas. Este sitio se encuentra entre los mencionados como potenciales para dar origen a la peridermis (Esau, 1988; Fahn, 1978; Mauseth, 1988; Roth, 1981). La formación de la primera peridermis de las tres especies coincide con lo reportado para *Acacia raddiana* (Arzee *et al.*, 1970). Sin embargo, el proceso de desarrollo de la peridermis presenta algunas diferencias: el felógeno se inició en áreas muy localizadas a manera de parche, de donde se extendió por todo el cilindro del tallo una vez que el cámbium vascular completó su continuidad; hay desprendimiento de la epidermis y aumento en el número de estratos de la capa de súber; surgimiento de un tejido de dilatación más conspicuo en el córtex e inicio del floema colapsado.

Su-Hwa (1978) sugiere que el origen del felógeno en la zona subepidérmica es común en los árboles, mientras que en plantas arbustivas, herbáceas o lianas se origina en diferentes profundidades y en distintos tejidos. Sin embargo, en *Pinus* y *Cupressus* el primer felógeno se inicia a distintas profundidades del córtex y a distancias variables del ápice, diferencias que se relacionan con la contribución que hacen las hojas y las ramas a la fotosíntesis (Lev-Yadun y Liphshitz, 1989). En *Pinus*, el felógeno se establece cerca del ápice debido a la necesidad de protección mediante suberificación y en *Cupressus*, se inicia lejos del ápice con el fin de aumentar el área fotosintética. Esta interpretación también se puede sugerir para el origen del primer felógeno en las tres especies estudiadas, ya que en la selva baja caducifolia se presenta una temporada prolongada de sequía. Las ramas formadas durante la presente estación de crecimiento están expuestas a una temporada corta de humedad, donde el felógeno al completar la suberificación en poco tiempo permite soportar altas tem-

Cuadro 3. Porcentajes promedio de diferencias significativas (+, $P < 0.05$) para las comparaciones múltiples de Tukey de 15 caracteres anatómicos entre los individuos de cada especie estudiada. Variables: X1= área ETC, X2= diámetro máximo ETC, X3 = diámetro mínimo ETC, X4 = redondez ETC, X5 = longitud ETC, X6 = altura radio, X7 = ancho radio, X8 = diámetro celular del parénquima en floema no colapsado, X9 = diámetro celular del parénquima en floema colapsado, X10 = diámetro de la fibra en floema no colapsado, X11 = diámetro de la fibra en floema colapsado, X12 = longitud de la fibra en floema no colapsado, X13 = longitud de la fibra en floema colapsado, X14 = ancho de la banda de fibras en floema no colapsado, X15 = ancho de la banda de fibras en floema colapsado.

Pithecellobium dulce

	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11	X12	X13	X14	X15	%
1-2								+					+		+	20
1-3			+												+	13
1-4							+				+			+	+	26
1-5									+		+				+	20
2-3	+							+	+				+		+	33
2-4							+				+		+	+		26
2-5											+		+			13
3-4							+	+						+		20
3-5			+					+	+							20
4-5							+		+						+	20
%	10	0	20	0	0	0	40	40	40	0	40	0	40	30	60	

Acacia cochliacantha

	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11	X12	X13	X14	X15	%
1-2				+				+		+	+			+		33
1-3														+		7
1-4	+	+				+	+			+			+	+	+	53
1-5	+	+	+				+			+			+	+	+	53
2-3				+				+			+				+	26
2-4				+		+		+			+	+				33
2-5								+			+				+	20
3-4		+								+		+			+	26
3-5	+	+				+	+			+					+	40
4-5						+									+	13
%	30	40	10	30	0	40	30	40	0	50	40	20	20	40	70	

A. farnesiana

	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11	X12	X13	X14	X15	%
1-2		+	+				+	+				+				38
1-3			+				+					+				23
2-3		+					+	+			+	+		+	+	53
%	-	63	63	-	0	0	100	63	0	0	33	100	0	33	33	

peraturas e intensidades luminosas; además tener una región alternativa para producir derivados de la fotosíntesis que probablemente le ayuden a sobrevivir sin hojas. Posiblemente esto podría ser una explicación del porque en las tres especies la peridermis se presenta en brotes de la presente temporada de crecimiento. La formación del primer felógeno tiene una alta influencia de las condiciones ambientales como

la insolación (Lev-Yadun y Aloni, 1990). Como una consecuencia de la alta irradiación, se presenta alta temperatura en el tejido y alta concentración de etileno que se traduce en la formación de súber. En 1928, Haberlandt sugirió que la producción de etileno es estimulada por la necrosis de las células de la epidermis y de los tricomas promoviendo la división de las células subyacentes (Iqbal 1990); lo que no fue cla-

ramente observado en *P. dulce* y en *A. farnesiana*, ya que los tricomas son persistentes y cutinizados hasta después de que el felógeno completó su establecimiento. Sin embargo, en *A. cochliacantha* los tricomas disminuyeron cuando el felógeno se estableció. Otra evidencia sobre el origen de la primera peridermis contraria a lo mencionado anteriormente fue propuesta por Lier (1955), quien reportó que las primeras divisiones se presentan subyacentes a las células con tricomas, lo cual no fue observado en ninguna de las especies estudiadas. En 1962 Whitmore estudió la relación xilema/corteza y la iniciación del felógeno y encontró que la presión mecánica ejercida por el crecimiento activo del xilema hacia el córtex es la principal causa que induce la iniciación del felógeno. Con relación a esto se observó que las tres leguminosas iniciaron la formación del felógeno sólo después de que el cámbium vascular se completó, e inició la producción bidireccional de sus derivados, los cuales posiblemente ejercieron presión sobre la epidermis. La formación temprana del felógeno en las especies estudiadas posiblemente se inicia por el estímulo que ejercen las condiciones extremas presentes en la selva baja caducifolia, la presión ocasionada por los derivados del cámbium vascular y la dilatación del córtex; todos ellos juegan una papel importante en la formación del primer felógeno, sin embargo estos procesos y otros factores como los estímulos hormonales no son del todo entendidos.

Anatomía de la corteza madura

Las tres especies presentaron características anatómicas de la corteza semejantes a las de otros miembros de la subfamilia Mimosoideae (Roth, 1981). Entre las principales están el arreglo de las fibras en bandas tangenciales y el parénquima axial con taninos. Además la presencia de esclereidas en la felodermis, las células cristalíferas septadas y el tejido de dilatación moderado coinciden con las características descritas para otras especies de *Acacia* (Iqbal y Ghouse, 1982; Iqbal y Ali-Khan, 1988). La longitud de los ETC de *Acacia farnesiana* reportada por Iqbal y Ghouse (1982) fue de 154 a 490 μm , mientras que la obtenida en este estudio es más corta (125-327 μm). Estos autores consideran a los elementos del tubo criboso de tamaño largo, sin embargo otros autores los clasifican como pequeños porque tienen un valor promedio menor a 350 μm (Carlquist, 1988; Zahur, 1959). Los tubos cribosos permanecieron sin colapsarse a diferentes distancias del cámbium vascular en cada una de las especies estudiadas. En *P. dulce* la zona de floema no colapsado es amplia, ocupa cerca del 29% de la corteza total, mientras en *A. farnesiana* y *A. cochliacantha*

constituye entre el 13 y 14% del total de la corteza, respectivamente. Diferencias en el tamaño de la zona del floema colapsado fueron reportadas también por otros autores (Iqbal y Ghouse, 1982; Iqbal Ali-Khan, 1988). Iqbal y Zahur (1995) mencionaron que el área conductiva de fotosintatos representada por los tubos cribosos no colapsados, tiende a ser específica para cada especie o para distintas partes de la planta y podría ser una explicación de las diferencias encontradas entre las especies estudiadas. Además en *P. dulce* la zona de colapso se inicia de forma irregular a diferentes distancias entre radios; en cambio en *A. farnesiana* y *A. cochliacantha* la zona de colapso forma una banda tangencial paralela al cámbium vascular. Los radios difieren en tamaño y en número de series para las tres especies. *Pithecellobium dulce* se distingue por tener radios generalmente uniseriados y cortos; mientras que *A. farnesiana* los presenta triseriados y *A. cochliacantha* de 6 series. Las características de los radios en las especies estudiadas coinciden con las descripciones de Roth (1981) para el género *Pithecellobium*, excepto por *P. claviforme* que presenta radios de 3 y 4 series y las de Iqbal y Ghouse (1982) para varias especies de *Acacia*. Sin embargo, su posible valor diagnóstico no se podrá evaluar hasta estudiar un mayor número de especies de *Acacia* y de *Pithecellobium*. Las células del parénquima axial sin contenidos generalmente se encuentran rodeando a los ETC y en bandas tangenciales en las tres especies, pero también se observaron en hileras radiales en *A. cochliacantha* y *A. farnesiana*. A las células del parénquima con contenidos Roth (1981) las llamó células secretoras, mientras que Iqbal y Ghouse (1982) las llamaron células taníferas. Este segundo nombre podría ser el más apropiado, ya que no se observaron secreciones abundantes al hacer los cortes en el campo, además la secreción es totalmente ausente en *P. dulce*. Las células cristalíferas septadas arregladas en bandas tangenciales o solitarias son similares a lo descrito para otras leguminosas tanto en madera como en corteza (Carlquist, 1988; Costa *et al.*, 1997; Roth, 1981). En el floema colapsado la mayoría de las células del parénquima axial se colapsan, pero aquellas con contenidos permanecen turgentes e incrementan su tamaño. Este comportamiento fue marcado en *P. dulce*, pero moderado en *A. cochliacantha* y *A. farnesiana*. Dicho incremento posiblemente se deba a la disminución de lugares de almacenamiento al colapsarse gran cantidad de células o bien, al crecimiento en diámetro del tallo. La variación en la forma y anchura de la banda de las fibras para las especies estudiadas es similar a lo encontrado para otras leguminosas (Iqbal y Ali-Khan, 1988). Los resultados mostraron que el ancho de las bandas de fibras es menor en el floe-

ma no colapsado y mayor en el colapsado. Este cambio fue moderado en *P. dulce* y conspicuo en *A. cochliacantha* y *A. farnesiana*. Sin embargo la diferencia en el espesor de la banda de fibras en *P. dulce* se debe a que las fibras incrementaron el diámetro total y el grosor de pared al pasar de floema no colapsado a colapsado, mientras que en *A. cochliacantha* y *A. farnesiana* se puede explicar por el incremento en número de fibras. Las nuevas fibras se originan a partir de células de parénquima que se dividen y crecen intrusivamente para contribuir al ensanchamiento de la banda de esclerénquima. El decremento en la longitud de la fibra con un incremento de su distancia con respecto al cámbium vascular también ha sido reportado para otras especies (Trockenbrodt, 1994). Sin embargo para las especies de *Acacia*, además de estar relacionados con la edad cambial puede tener influencia de la incorporación de nuevas esclereidas en el floema colapsado. El arreglo y la distribución de las fibras en el floema secundario contribuyen a distinguir anatómicamente especies (Iqbal y Ghouse, 1982; Iqbal y Ali-Khan, 1988; Iqbal, 1995; Malan y Van-Wyk, 1993; Roth, 1981). Por otra parte un análisis sobre las características de la corteza y algunas propiedades físicas como flexibilidad y dureza de éstas pueden explicar aspectos relacionados con la preferencia por ciertos animales (Malan y Van-Wyk, 1993). Especialmente para leguminosas señalan que la distribución del esclerénquima y la proporción de fibras gelatinosas son buenos indicadores sobre la preferencia por los herbívoros y la forma en que éstos removerán la corteza. Fibras gelatinosas y abundantes fibras también se encontraron en las cortezas de las acacias estudiadas.

Las tres especies estudiadas presentan una sola peridermis con crecimiento bidireccional. Al igual que para *Acacia* y *Prosopis* (Iqbal y Ghouse, 1982) en los individuos estudiados, el súber se colapsa a medida que se acumula hacia el exterior y en ocasiones se adelgaza por las lenticelas. Por otra parte Roth (1981) encontró que en *Pithecellobium* las lenticelas se forman de células de polvo alternadas con estratos de células de forma laminar, en agregados más o menos compactos. Este arreglo también fue observado en lenticelas de los individuos de *Pithecellobium* estudiados. La ausencia de ritidoma en *P. dulce* es similar a lo reportado por Barajas y Pérez (1990) y Guízar y Sánchez (1991). Sin embargo, Roth (1981) reporta la presencia de ritidoma en *P. dulce*. La presencia de ritidoma parece tener implicaciones ecológicas, ya que ritidoma bien desarrollado se ha observado en árboles muy viejos de *P. dulce* localizados en ambientes más o menos húmedos (cañadas o lechos de ríos) en el estado de Morelos (Solares, com. per.) o en zonas húmedas de Venezuela (Roth, 1981). Es recomenda-

ble hacer estudios comparativos de la corteza de esta especie creciendo en diferentes ambientes con objeto de entender cuál o cuáles son los factores que inducen la formación del ritidoma. La felodermis en las tres especies estudiadas forma una banda de esclereidas, coincidiendo con lo reportado por otros autores para leguminosas (Arzee *et al.*, 1970; Roth, 1981). Esta banda se origina de la esclerificación de las células más internas de la felodermis y la anchura y disposición es variable en cada una de las especies. La presencia de cloroplastos en la felodermis de las tres leguminosas parece ser común en otras especies (Esau, 1969, 1972; Fahn, 1978; Gartner, 1996; Gómez-Vázquez y Engleman, 1984; Mauseth, 1988; Roth, 1981; Waisel, 1995). Los cloroplastos en esta región se interpretan como una estrategia para obtener derivados de la fotosíntesis a partir de órganos diferentes a las hojas (Bossard y Rejmone, 1992). En las especies de la selva baja caducifolia la presencia de clorénquima en la felodermis podría también considerarse un factor importante para sobrevivir durante la temporada seca sin hojas. Sin embargo, es poco conocido el efecto de la felodermis fotosintética sobre el crecimiento de las plantas u otros aspectos fisiológicos (Gartner, 1996; Gómez-Vázquez y Engleman, 1984).

Si los estudios sobre anatomía de corteza son escasos para gimnospermas y angiospermas a nivel mundial (Costa *et al.*, 1997; Terrazas, 1995; Yáñez y Terrazas 1998), el conocimiento que se tiene sobre la variación intra e interpoblacional para los caracteres cuantitativos del floema secundario ha sido menos documentado en la literatura. Una excepción es el estudio sobre la longitud de las fibras del floema secundario (Trockenbrodt, 1994). Los resultados del presente estudio permiten reconocer tendencias de variación intrapoblacional para los elementos derivados de fusiformes iniciales e iniciales radiales del floema secundario. Por ejemplo, el tamaño de las células del parénquima axial del floema colapsado (X9) mostró ser muy variable entre los individuos de *P. dulce*, pero no entre los individuos de las especies de *Acacia*, evidenciando la importancia de muestras múltiples en este tipo de estudios. La mayoría de las características cuantitativas relacionadas con los elementos de tubo criboso en todos los individuos de cada especie fueron las menos variables; comportamiento posiblemente relacionado con las características de las células fusiformes iniciales de cada una de las especies (Roth, 1981), excepto para *A. farnesiana*. Más aún para la longitud de ETC no se encontraron diferencias estadísticamente significativas intrapoblacionales para las tres leguminosas, resultados similares a lo encontrado para *Amphipterygium adstringens* Schlede ex Schlecht (Orduño-Cruz, 1998). Estos

resultados sugieren que la longitud de los ETC puede ser un carácter fijado genéticamente para las especies. Además de que la longitud de los ETC se puede considerar similar a la longitud de las iniciales fusiformes como fue encontrado por Ghouse e Iqbal (1979) para cuatro especies de *Acacia* y dos de *Prosopis*. La altura y anchura de los radios pueden considerarse como características distintivas para las especies estudiadas, porque a pesar de ser variables para los individuos de las tres leguminosas, mostraron diferencias estadísticamente significativas menores al 40%, excepto para anchura de los radios en *A. farnesiana*. La variación encontrada para esta especie puede estar relacionada con el hecho de presentar radios de 2 a 5 series y el método de medición. Las características relacionadas con la longitud de las fibras y su abundancia resultaron ser las más variables entre los individuos para cada una de las especies, mostrando porcentajes de variación entre individuos mayores al 50%, en especial para el ancho de la banda de la fibra en el floema colapsado (X15). Esta variación posiblemente se deba al crecimiento intrusivo de las fibras y la esclerificación de las células del parénquima en el floema colapsado como una consecuencia del envejecimiento celular. Un mayor número de investigaciones sobre la variación intrapoblacional permitirá hacer generalizaciones sobre los patrones aquí encontrados.

Literatura citada

- Ángeles G. y León-Gómez C. 1997. Bark anatomy of four tropical Vitaceae from Veracruz, Mexico. *IAWA Journal* 18:215-228.
- Arzee T., Waisel Y. y Liphshits N. 1970. Periderm development and phellogen activity in the shoots of *Acacia raddiana* Sevi. *New Phytologist* 69:395-398.
- Barajas M.J. y Pérez J.L.A. 1990. Manual de identificación de árboles de selva baja mediante corteza. Cuadernos del Instituto de Biología 6. Instituto de Biología, UNAM.
- Berlyn G.P. y Miksche J.P. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State University Press. Ames, 326 p.
- Boyás D.J.C. 1991. Regionalización ecológica del estado de Morelos. En: Medardo T.U. Ed. Primeras jornadas de la investigación en el estado de Morelos. UAEM. Cuernavaca, Morelos, 24-31.
- Bossard C.C. y Rejmone K.M. 1992. Why have green stems? *Functional Ecology* 6:197-205.
- Carlquist S. 1988. Comparative Wood anatomy. Springer-Verlag. Berlin, 436 p.
- Costa G.C. Coradin T.R.V. Czarneski C.M. y Pereira da S.B.A. 1997. Bark anatomy of arborescent Leguminosae of cerrado and gallery forest of Central Brazil. *IAWA Journal* 18:385-399.
- Esau K. 1969. The phloem. Encyclopedia of plant anatomy. Gebruder Borntraeger. Berlin, 505 p.
- Esau K. 1972. Anatomía Vegetal. 2ª ed. Omega. Barcelona, 779 p.
- Esau K. 1988. The phloem. En: Metcalfe C.R. y Chalk L. Eds. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. Systematic anatomy of leaf and stem. 2ª ed. Clarendon Press, Oxford, 181-189.
- Fanh A. 1978. Anatomía vegetal. Blume. Madrid, 643 p.
- Garibaldi E.C. 1985. Anatomía de la madera y corteza de dos especies del genero *Bursera*. Tesis de Maestro en Ciencias Especialidad en Botánica. Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México. 105 pp.
- Gartner B.L. 1996. Does photosynthetic bark have a role in the production of core vs. outer wood? *Wood and Fiber Science* 28:53-61.
- Ghouse A.K.M. y Iqbal M. 1979. Intrusive growth in the secondary phloem of *Acacia* and *Prosopis*. *New Botanist* 6: 91-96.
- Gómez-Vázquez B.G. y Engleman E.M. 1984. Bark anatomy of *Bursera longipens* and *Bursera coppallifera*. *IAWA Bulletin n.s.* 5:335-340.
- Guízar N.E. y Sánchez A. 1991. Guía para el reconocimiento de los principales árboles del Alto Balsas. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México, 54 p.
- Iqbal M. 1990. *The vascular cambium*. Research Studies Press LTD. Great Britain.
- Iqbal M. 1995. *The cambial derivatives*. Encyclopedia of plant anatomy. Ed. Gebruder Borntraeger. Berlin, 363 p.
- Iqbal M. y Ali-Khan M. 1988. Comparative structure of secondary phloem in some leguminous trees. *Research JPI Environment* 4:57-63
- Iqbal M. y Ghouse A.K.M. 1982. Comparative bark features of some arid zone species of *Acacia* and *Prosopis*. *Phytomorphology* 32:373-380.
- Iqbal M. y Ghouse A.K.M. 1990. Cambial concept and organization. En: Iqbal M. Ed. *The vascular cambium*. Research Studies Press LTD. Great Britain, 1-29
- Iqbal M. y Zahur M. 1995. The outer derivatives. Secondary phloem, origin, structure and specialization. En: Iqbal M. Ed. *The cambial derivatives*. Encyclopedia of Plant Anatomy. Ed. Gebruder Borntraeger. Berlin, 187-240.
- Johansen J. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. New York, 523 p.
- Junikka L. 1994. Survey of English macroscopic bark terminology. *IAWA Journal* 15:3-45
- Lev-Yadun S. y Aloni R. 1990. Polar patterns of periderm ontogeny, their relationship to leaves and buds, and the control of cork formation. *IAWA Bulletin n.s.* 11:289-300.
- Lev-Yadun S. y Liphshits N. 1989. Sites of phellogen initiation in conifers. *IAWA Bulletin n.s.* 10:43-52.
- Lier F.G. 1955. The origin and development of cork cambium cell in the stem of *Polygonum hortorum*. *American Journal of Botany* 42:929-936.

- Malan J.W. y Van Wyk A.E. 1993. Bark structure and preferential bark utilisation by the African elephants. *IAWA Journal* **14**:173-185.
- Mauseth J. 1988. *Plant anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California, 560 p.
- Media Cybernetics. 1997. Image-pro plus reference guide for Windows. Silver Spring, Maryland, 480 p.
- Orduño-Cruz, A. 1998. Anatomía de la corteza de cuatro especies de la selva baja caducifolia del estado de Morelos: origen, desarrollo y regeneración. Tesis de Maestro en Ciencias. Programa Botánica, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, 88 pp.
- Pennington T.D. y Sarukhán J. 1968. *Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México, 413 p.
- Peterson C.A. y Blais M.A. 1991. A rapid method for macerating phloem. *Biotechnic and Histochemistry* **66**:242-245.
- Roth, I. 1981. *Structural patterns of tropical barks*. Encyclopedia of plant anatomy. Gebruder Borntraeger, Berlin, 609 p.
- SAS Institute. 1989. SAS Procedures Guide Version 6.04. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, 956 p.
- Solares A.F. 1995. Capacidad de regeneración de la corteza y evaluación fitoquímica antes y después del descortezamiento en cuachalalate. Tesis de Maestro en Ciencias. Programa Forestal, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, 97 pp.
- Suárez R.G. y Engleman E.M. 1982. Estudio de los canales resiníferos de la corteza de *Bursera copallifera* y *Bursera grandifolia*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **42**:41-54.
- Su-Hwa T.G. 1978. The origin of the first periderm in some dicotyledoneous stems. *Taiwana* **23**:60-65.
- Terrazas T. 1995. Anatomía sistemática de la familia Anacardiaceae en México. I. La corteza de *Tapirira* Aublet. *Boletín de la Sociedad Botánica México* **57**:103-112.
- Trockenbrodt M. 1990. Survey and discussion on the terminology used in bark anatomy. *IAWA Bulletin n.s.* **11**:141-166.
- Trockenbrodt M. 1994. Quantitative changes of some anatomical characters during bark development in *Quercus robur*, *Ulmus glabra*, *Populus tremula* and *Betula pendula*. *IAWA Journal* **15**: 387-398.
- Waisel Y. 1995. Developmental and functional aspects of the periderm. En: Iqbal M. Ed. *The cambial derivatives*. Encyclopedia of Plant Anatomy. Ed. Gebruder Borntraeger. Berlin, 293-315.
- Whitmore T.C. 1962. Studies in systematic bark morphology. I. Bark morphology in Dipterocarpaceae. *New Phytologist* **61**:191-220.
- Yañez-Espinosa L. y Terrazas T. 1998. Anatomía de la corteza de algunas gimnospermas. *Boletín de la Sociedad Botánica México* **62**:15-28.
- Zahur M.S. 1959. Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families. Cornell Experiment Station Memoir **358**:5-359