

ANATOMÍA E HISTOQUÍMICA DE LA CORTEZA DE CINCO ESPECIES DE MORACEAE

**Alejandra Quintanar
José Luis Zárate Castrejón**

*Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa,
San Rafael Atlixco núm. 186 Col. Vicentina, 09340, México*

Citlalli López

International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences, Holanda

Isaías H. Salgado-Ugarte

*Biología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM
e-mail: aqi@xanum.uam.mx.*

RESUMEN

En el presente trabajo se estudiaron las características anatómicas e histoquímicas del floema secundario y peridermis de cuatro especies de *Ficus* y de *Morus celtidifolia*.

Las características que comparten las especies de *Ficus* son: elementos cribosos arreglados en racimos radiales, de contornos poligonales, muy abundantes, los radios son heterogéneos, y se abren en abanicos irregulares, estratificados, formados por células cuadradas y tangencialmente dilatadas. La peridermis formada por un solo estrato se compone de esclereidas en la felodermis y de felema suberizado y con engrosamientos de la pared de origen polifenólico. Presentan cristales cúbicos, drusas y cristales romboidales en células de parénquima, los laticíferos son de tipo no articulados ramificados. Los radios en

M. celtidifolia no se dilatan como en *Ficus*, pero el parénquima axial se dilata y se esclerifica hacia la peridermis. Sus radios heterogéneos no muestran estratos, presentan laticíferos no articulados de menor longitud y la peridermis es muy similar pero más ancha que las de *Ficus*.

Las especies estudiadas han sido tradicionalmente empleadas para elaborar papel amate, y cuyas cualidades son mejores que papeles elaborados con corteza de otras especies, lo que de acuerdo con el estudio histoquímico resalta la estructura poco lignificada, abundancia de almidones, pectinas y carbohidratos solubles en agua hacia la periferia que pueden estar relacionados con la manufactura, propiedades de adherencia y aglutinamiento así como con fibras sin lignificar, lo que puede explicar en gran parte el uso intenso que se le ha dado desde la época prehispánica.

Palabras clave: floema secundario, peridermis, Moraceae, amate, histoquímica.

Key words: secondary phloem, periderm, Moraceae, amate, histochemistry.

ABSTRACT

We have analyzed and compared the anatomical and histochemical features of the secondary phloem and the peridermis of four species of *Ficus* and *Morus celtidifolia*. Anatomical features shared by the four *Ficus* species here studied are: sieve elements of polygonal shape arranged in radial clusters are abundant. Heterogeneous, stratified rays are formed by square and tangentially dilated cells; rays form irregular fans. A monostratified periderm is composed by a layer of sclereids in the pheloderm and a suberized phellem with wall thickenings of polyphenolic origin. Parenchyma cells contain cubical and romboidal crystals and druses. Laticifers are non articulated and branched. *M. celtidifolia* rays do not form fans as in *Ficus*; axial parenchyma dilates and packages of sclereids appear towards the periderm. Heterogeneous rays are not stratified, laticifers are non articulated and shorter than in *Ficus*. Periderm structure is similar, but thicker, than in *Ficus*.

The bark of the species analyzed in this work has been traditionally used for making an "amate" paper of higher quality than that produced with the bark of other species. The results of the histochemical analysis show a slightly lignified structure, abundance of starch, pectins and water soluble carbohydrates towards the periphery, as well as non lignified fibers in all the species studied. These features can be related to the ease of paper manufacture, to adherence and agglutination properties, to the high quality of the end product and could explain the intensive use given to these species during precolumbian times.

INTRODUCCIÓN

El floema secundario, formado por varios tipos celulares, es un tejido especializado en el transporte de moléculas orgánicas, agua, enzimas, aminoácidos y otras moléculas. Los elementos de tubo criboso son las formas celulares básicas de conducción que dependen funcionalmente de una o más células de parénquima conocidas como células acompañantes, las que proveen de energía a los elementos cribosos para que se realicen los procesos de translocación. El parénquima floemático cumple un papel importante en el almacenamiento de metabolitos primarios que se usan como fuente de carbono en las diversas épocas del año ya sea para el crecimiento y síntesis de sustancias de secreción o excreción —metabolitos secundarios como taninos o polifenoles—, lo que ayuda a reforzar la protección del tallo. Ambos tipos de metabolitos son movidos radialmente hacia el *cambium* vascular, al felógeno y al resto de las células que componen la corteza (Sauter, 2000).

Por otro lado, el floema tiene un sistema de resistencia y rigidez garantizado por el arreglo de las fibras (Furuno, 1990). Este tejido está protegido por la peridermis, formada por células de la felodermis hacia el interior y de felema hacia el exterior. Las células de ambas regiones son generalmente isodiamétricas y sus paredes celulares se lignifican o suberizan dependiendo de su función y maduración. En ocasiones las células de la felodermis pueden lignificarse y formar paquetes o bandas concéntricas de braquiesclereidas con lo que se refuerza el soporte a la corteza.

Furuno (1990) describe las posibles clasificaciones del floema de acuerdo con los arreglos de los tipos celulares que lo forman. En ocasiones el parénquima radial se dispone en forma de abanicos lo que origina una estructura muy peculiar. Las fibras y el parénquima axial llegan a disponerse en bandas concéntricas o pequeños paquetes tangenciales alternados con elementos cribosos, arreglados radial o tangencialmente o de forma difusa. Las esclereidas pueden alternarse como paquetes pequeños e irregulares dentro del floema o de la peridermis. En el caso de la familia Moraceae, Roth y Cova (1969) hacen la descripción anatómica de algunas de sus especies y reconoce algunos rasgos generales para ella. Presencia de laticíferos, radios en forma de abanicos irregulares, ausencia general de ritidoma y pocas fibras.

Se han hecho diversos estudios sobre estos tejidos y en general versan sobre la estructura y nomenclatura de la corteza y del floema secundario (Trockenbrodt, 1990 y Junikka, 1994). Los de Trockenbrodt (1994), Carlquist *et al.* (1994), Potgieter y van Wyk. (1994) destacan por su enfoque hacia la sistemática comparada. Jorge *et al.* (2000) estudian la variación de la longitud de las fibras de la corteza de *Eucalyptus globosus* y Nunes *et al.* (1996) cuantifican el porcentaje de extractivos, taninos y azúcares del floema secundario de *Pinus pinaster*. En México se han hecho estudios en especies de *Bursera* (Suárez y Englemann, 1982; Gómez y Englemann, 1984) sobre el desarrollo de sus canales resiníferos y la anatomía comparada con vistas a explicar diferentes adaptaciones ecológicas. Paredes *et al.* (2001) describen algunas características anatómicas e histoquímica del floema y peridermis de algunas especies de selva baja de Oaxaca. Yáñez y Terrazas (2001) analizan

los efectos causados en la anatomía de las cortezas de *Annona glabra* L. por ciclos de inundación. Martínez *et al.* (2003) estudian la arquitectura foliar, la anatomía de la madera y las características del floema secundario en dos especies de *Quercus* para diferenciar taxonómicamente a ambas especies.

El floema secundario de varias especies de *Ficus* y *Morus* ha sido tradicional y exhaustivamente empleado para elaborar papel indígena. La cosecha intensiva de este tejido ha provocado un alarmante descenso del número de individuos y ha hecho más difícil que esta práctica artesanal se realice con las especies tradicionales. Por estudios de campo se sabe que los buscadores de corteza o 'jonoteros' tienen que viajar muchos kilómetros para encontrar algunos ejemplares de xalamas (*Ficus* spp) y mora (*Morus celtidifolia*), lo que ha obligado a buscar especies sustitutas (López, 2003). La sustitución no ha sido fácil y actualmente se encuentran en experimentación posibles especies cuyas cortezas sirvan para elaborar este papel (López, 2003).

Se ha observado que el estudio de sus cortezas puede contribuir a generar alguna información que permita entender las propiedades de este papel como son el aglutinamiento y la adhesión de las fibras.

El estudio anatómico e histoquímico de la corteza de especies de *Ficus* y *Morus* puede contribuir a dos aspectos importantes: al conocimiento de las características generales de su anatomía con vistas a caracterizar a la familia Moraceae y al conocimiento de algunas características histoquímicas que ayuden a explicar las propiedades de aglutinamiento y adherencia de las fibras con que se elabora el papel indígena tradicional, esto es 'papel amate',

para encontrar cualidades similares en otros tipos de cortezas.

Por lo anterior, en este trabajo se estudia la anatomía e histoquímica del floema secundario y la peridermis de cinco especies de la familia Moraceae: *Ficus cotinifolia* H. B. K. (xalama hoja gruesa), *Ficus goldmanni* Standl (xalama hoja pahua), *Ficus padifolia* H. B. K. (xalama limón blanco), *Ficus pertusa* L. (xalama limón negro) y *Morus celtidifolia* H. B. K. (mora).

En general estas especies se distribuyen en selvas medianas y altas perennifolias, caducifolias y subcaducifolias, aunque *Ficus goldmanni* es frecuente en áreas de pastoreo y cercas vivas. *Morus celtidifolia* también puede localizarse en bosques mesófilos de montaña. Las especies de *Ficus* se localizan desde Sonora, Sinaloa, Jalisco hasta Puebla y Oaxaca y *M. celtidifolia* principalmente en la vertiente del Golfo. Los árboles de *F. cotinifolia* y *F. padifolia* pueden medir de 30 a 45 m de altura y el primero en ocasiones puede ser estrangulador; los de *F. goldmanni*, *M. celtidifolia*, y *F. pertusa* pueden llegar a medir hasta 15 m de altura, y este último en ocasiones puede ser estrangulador (Martínez, 1977, Conzatti, 1988, Pennington y Sarukhán, 1998). Actualmente es difícil encontrar especímenes de estas especies y la búsqueda para realizar los estudios anatómicos se ha restringido significativamente (López, 2003).

MATERIAL Y MÉTODOS

El material de estudio se obtuvo de dos árboles de cada especie reportada en este trabajo, provenientes de localidades cercanas a San Pablito en el municipio de

Pahuatlán en la sierra norte de Puebla. Se colectaron varias muestras de corteza marcando y hundiendo con un cincel una superficie de 2 cm² y haciéndolo penetrar hasta el xilema secundario para extraer completo el floema. Este procedimiento se realizó a 1.30 m (DAP) y las muestras de corteza se fijaron inmediatamente en FAA (formol-alcohol-ácido acético-agua). Con parte de este material se obtuvieron cortes transversales, radiales y tangenciales de 10 a 15 µm con un criostato marca *Leica*, sin usar técnicas de ablandamiento para hacer el estudio histoquímico. En esta fase se emplearon los siguientes métodos de tinción: azul de toluidina para identificar hemicelulosa (lila), celulosa (azul), pectinas (lila rosa) y lignina (turquesa). Con vainillina se identificaron compuestos fenólicos (rojos). Con sudán III se observaron lípidos (anaranjados). Para identificar pectinas esterificadas se usó hidroxilamina clorhídrica (depósitos rojos). Con la técnica ácido tánico-cloruro férrico, se observó almidón y pectatos de calcio (azul a violeta o gris). Con el lugol se identificó: almidones (azul), lignina, taninos, polifenoles (amarillos) y zinc-cloro-iodo para observar celulosa (gris) y lignina (amarillo). Para taninos se siguió la técnica de sulfato férrico (depósitos azul oscuro). Para las proteínas se usó azul de coomasie y para los controles se usó pepsina al 0.5% en 0.1N de HCl con 0.05% tritón X-100. Los cortes se secaron y montaron en resina. Para la intensidad de las reacciones se usó el símbolo (+) y se designó como: + baja, ++ mediana, +++ intensa (Paredes *et al.*, 2001).

Con otras muestras de corteza se elaboraron bloques de parafina para obtener cortes típicos con los que se hicieron preparaciones permanentes utilizando la técnica

de safranina-verde rápido (Johansen, 1940). Los cortes tangenciales se cortaron en secuencia partiendo del *cambium* vascular hacia la peridermis. Por otro lado se preparó material disociado con solución de Jeffrey (Johansen, 1940) montando en gelatina glicerina para medir la longitud, el diámetro y la pared de las fibras así como la longitud y el diámetro de los elementos cribosos. En las caras tangenciales del floema no colapsado se midieron las dimensiones de los radios: altura, anchura y número. Estos datos fueron analizados por medio de procedimientos estadísticos exploratorios y confirmatorios: diagramas de caja para observar la distribución de los datos, pruebas de Barlett y Levene para asegurar o descartar igualdad de varianzas por especie; se graficaron valores medios con intervalos de ± 1 error estándar. Se hizo un análisis de varianza de una vía con pruebas *a posteriori* de Bonferroni a un nivel de significancia del 5%. Si las varianzas por especie eran desiguales, entonces se usó Kruskal-Wallis seguido de comparaciones múltiples mediante el criterio de Bonferroni. Se utilizaron los programas Stata 7 (StataCorp. 2001) y el NCSS (Hintze, 2000).

Para la terminología de todos los tipos celulares estudiados y algunos aspectos de la organización celular, se usó a Furuno (1990) y Trockenbrodt (1990). Las muestras de herbario se encuentran depositadas en el Herbario del Instituto de Ecología, AC.

RESULTADOS

Anatomía del floema secundario y peridermis

1. Descripción general de las especies estudiadas de *Ficus*.

Floema no colapsado

El floema no colapsado puede medir desde 280 hasta 560 μm aproximadamente.

Las células del parénquima axial son de forma rectangular, difuso entre los elementos cribosos, fibras y radios. Las células de los radios se organizan en estratos tangenciales, son uniseriados y multiseriados (de tres a cuatro series). Los uniseriados son homogéneos, formados por células cuadradas a veces erectas. Los multiseriados son heterogéneos con extremos formados por una y hasta tres células cuadradas, en ocasiones erectas. Pueden presentar almidones concéntricos o cristales de distintos tipos.

Los elementos cribosos se organizan en hileras radiales y, dependiendo de la especie, en racimos radiales de más de cuatro células, interrumpidos por fibras o parénquima axial; su abundancia depende de la especie. De contornos poligonales, placas cribosas terminales ligeramente oblicuas y hasta horizontales, las áreas cribosas aparecen en todo el elemento criboso y en arreglo helicoidal. Las paredes de los elementos cribosos y sus áreas cribosas tienen depósitos importantes de pectina y pectinas esterificadas. Las células acompañantes presentan caras poligonales; en secciones longitudinales se llegan a apreciar hasta cuatro, lo que de acuerdo con las observaciones realizadas por los autores, depende de la longitud del elemento criboso. Se observó que elementos muy pequeños sólo presentan una célula acompañante.

Las fibras se organizan solitarias o en paquetes de tres o cuatro, tienen una distribución difusa y paredes lisas y sin lignificar. La pared interna o secundaria

frecuentemente se separa. Se observan algunos laticíferos aislados en los cuerpos de los radios y entre las fibras, el parénquima axial y entre los elementos cribosos.

Floema colapsado

El floema colapsado puede medir desde 632 hasta 920 μm aproximadamente.

En esta región las células del parénquima axial tiene forma rectangular y se distribuyen de manera similar a la región anterior, sus cavidades presenta mayor cantidad de almidones y algunos lípidos. Se observa invasión de laticíferos.

Los radios son heterogéneos y dilatados, su cuerpo está formado por células tangencialmente dilatadas, cuadradas y en algunos extremos erectas. La dilatación de estos radios es tan amplia que en caras transversales se observa que sus células forman, hacia la periferia, una banda concéntrica ancha. En caras tangenciales se observan fibras, elementos cribosos colapsados, parénquima axial y laticíferos delimitando radios de al menos 10 series de células (tabla 1). En las cavidades de las células de los radios hay abundantes almidones, cristales romboidales y en ocasiones drusas (figuras 10F y 11H). En caras transversales y tangenciales, los estratos alternan hileras de células radialmente comprimidas (tangencialmente dilatadas) e hileras de células cuadradas, cuyas puntuaciones simples son muy grandes.

En cavidades de laticíferos se encontraron algunos precipitados azules, amarillos y turquesa cuando se usó: sulfato férrico, lugol y azul de toluidina, respectivamente, lo que sugiere compuestos de origen fenólico. Con lugol, ácido tánico-cloruro férrico y zinc-cloro-iodo se observan

depósitos importantes de carbohidratos solubles (tabla 3 y figuras 8A-J).

En secciones transversales y tangenciales se observa la proliferación de laticíferos aislados y no articulados. Las fibras son similares a las presentes en la región no colapsada. En la zona cercana a la peridermis se incrementan los espacios rexígenos.

Peridermis

Está formada por un solo estrato. La felodermis está constituida por esclereidas que forma una banda concéntrica y en sus cavidades pueden presentar drusas, abundantes cristales romboidales y almidones. El felógeno está formado por dos a tres capas de células muy delgadas y las cuales en ocasiones pueden presentar algunos cristales. El felema está formado por células isodiamétricas de forma cuadrada o radialmente comprimidas, de paredes delgadas, en ocasiones éstas presentan franca suberización o reacción a compuestos de origen polifenólico. Pueden contener cristales romboidales o depósitos turquesa de origen polifenólico.

2. Anatomía del floema secundario y peridermis de *Morus celtidifolia*

Floema no colapsado

El floema no colapsado mide aproximadamente 440 μm .

En esta región las células del parénquima axial son de forma rectangular con puntuaciones simples muy grandes, contienen abundantes almidones concéntricos; con las fibras, este parénquima forma bandas tangenciales de una hilera de células, o paquetes de tres células. Hay presencia de células cristalíferas con cristales cúbicos. Los ra-

dios son de 1-3 series, heterogéneos, su cuerpo está formado por células procumbentes, y los extremos por una o dos células cuadradas o cuadradas y erectas. Se presentan abundantes almidones.

Los elementos cribosos y las células acompañantes presentan una tendencia a la organización radial, en racimos y a veces tangencial, y entonces alternados con bandas tangenciales que forman las fibras y el parénquima axial. Sus contornos son poligonales, a veces ovales (figuras. 11A y 11F). Sus placas cribosas terminales son ligeramente diagonales y horizontales. Las áreas cribosas se presentan en todo el elemento criboso y en arreglo helicoidal. Las paredes de los elementos cribosos y sus áreas cribosas tienen depósitos importantes de pectina. Las células acompañantes presentan caras poligonales, en secciones longitudinales se llegan a apreciar de una a dos dependiendo de la longitud del elemento criboso.

Las fibras se organizan solitarias o en paquetes de tres o cuatro, a veces dispuestos tangencialmente, son de lisas y sin lignificar. La pared interna o secundaria frecuentemente se separa.

Floema colapsado

Esta región mide aproximadamente 1500 μm y el parénquima axial va formando bandas tangenciales de una sola hilera, y hacia la peridermis se incrementa tanto la dilatación como el número de hileras de células y los espacios rexígenos. En las primeras hileras se conserva la forma rectangular, pero la tendencia es hacia la forma cuadrada. Aumenta la cantidad de células cristalíferas que pueden contener cristales cúbicos o drusas. Algunas células del parénquima axial se diferencian en esclereidas, formando

paquetes con distribución tangencial entre radio y radio. Las esclereidas pueden estar radialmente comprimidas y otras cuadradas, la mayoría contienen cristales romboidales.

Los radios son heterogéneos, esencialmente no se dilatan y conservan un número máximo de cinco series. Los poco radios que se observan ligeramente dilatados están formados por células básicamente cuadradas y tangencialmente dilatadas pero de mayor altura que las procumbentes, a veces sus extremos tienen células verticales. El cuerpo de los radios, que no se dilatan, está formado por células procumbentes y los extremos de una a dos células cuadradas, en raras ocasiones erectas. A veces las cuadradas delimitan el cuerpo unilateralmente. Presentan abundantes almidones concéntrico. Aumenta la presencia de laticíferos aislados y se observa su desarrollo hacia laticíferos no articulados pero por sus dimensiones no llegan a ser tan largos como los de *Ficus*. Las fibras son similares en esta región.

Peridermis

Formada por un solo estrato, mide aproximadamente 200 μm . La felodermis está constituida por dos bandas concéntricas, la más interna es ancha y formada aproximadamente hasta por 20 hileras tangenciales de esclereidas radialmente comprimidas o cuadrada y en su interior con cristales romboidales, la adyacente al felógeno está formada por células de paredes delgadas con cloroplastos, algunas presentan cristales romboidales y están radialmente comprimidas. El felema está formado por dos capas hacia el interior por células radialmente comprimidas, algunas cuadradas y en sus cavidades depósitos turquesa de origen fenólico, la externa formada por células irregularmente

cuadradas a infladas y en algunas células se aprecian paredes con procesos de lignificación.

3. Diferencias anatómicas entre las especies estudiadas de *Ficus* y *M. celtidifolia*

Como se muestra en las tablas 1 y 2 y en las figuras 1 a 7 las diferencias entre las especies de *Ficus* radican en los tamaños de las regiones colapsadas y no colapsadas, en las dimensiones de los elementos mensurables así como en ciertas particularidades. *F. cotinifolia* muestra gran abundancia de elementos cribosos, de tal manera que no se aprecia la separación de hileras radiales. En el resto de las especies de *Ficus*, los elementos cribosos tienen una clara organización de racimos en dirección radial. *F. goldmanii* resalta por la presencia de laticíferos aparentemente articulados.

En *F. pertusa*, la felodermis presenta una región de esclereidas muy delgada que no llega a formar una banda concéntrica como en las otras especies. Para *F. padifolia* y *F. pertusa* el felema presenta una capa de células de paredes turquesa en forma de U, que no es conspicua en las otras dos especies, aunque en *F. goldmanii* las paredes turquesa igualmente sugieren compuestos de origen polifenólico. Para esta misma especie hay presencia de dos tipos de esclereidas en la felodermis: unas radialmente comprimidas formando una capa hacia el felógeno y otras cuadradas organizándose hacia el floema.

En contraste con las especies de *Ficus*, *Morus celtidifolia* se diferencia en algunos aspectos: presenta radios precariamente dilatados, las células que los componen no se

organizan en estratos, los laticíferos son menos abundantes, y las células del parénquima axial son las que básicamente se dilatan. Los paquetes de parénquima axial se diferencian en esclereidas en zonas cercanas a la felodermis y las fibras son un poco más abundantes. La felodermis es más gruesa en comparación con las especies de *Ficus* y se presenta una capa de células con abundantes proteínas de reserva, así mismo el felema presenta dos capas de células de paredes diferencialmente lignificadas a diferencia de las especies estudiadas de *Ficus* en las que sólo se observó una.

4. Dimensiones celulares

En las tablas 2 y 3 y en las figuras 1-7, se muestran los caracteres que se observaron pertenecer al mismo grupo. Los resultados muestran que solamente el diámetro de las fibras es una característica constante en las cinco especies y que el resto de los caracteres es muy variable. En la longitud de elementos cribosos se observó que *M. celtidifolia* es similar a *F. cotinifolia*, *F. padifolia* y con respecto al diámetro de este carácter es similar a *F. goldmanii* y *F. padifolia*. En cuanto a los radios son parecidos *M. celtidifolia* y *F. pertusa*.

Se observa de estos resultados que no existe una constancia en los elementos mensurables para ayudar a caracterizar a la familia Moraceae, debido al tamaño de muestra.

Tabla 1. Diferencias anatómicas entre las especies de *Ficus*.

Característica	Floema (µm)	Elementos cribosos	Peridermis (µm)	Laticíferos	Felodermis	Serie de radios	Espacios rexígenos
<i>F. cotinifolia</i>	NC=280-310 C= 900-920	hileras radiales muy abundantes	mide=170-175 Fd=drusas y cristales Fe= cristales Fel = l, cr	++ no articulados, aislados	una capa: erc	NC=1-3 C= 20	presentes +++
<i>F. goldmanii</i>	NC=480-560 C=760-780	racimos radiales	mide= 400-410 Fd=esclereidas con cristales Fe= sin cr Fel= sin paredes con U	++ no articulados y articulados, aislados	dos capas de. esclereidas: con erc y otra con ecu	NC=1-3 C=15	presentes +
<i>F. padifolia</i>	NC=400-420 C=632-640	racimos radiales	mide=115=120 Fd= sin cr Fe=c y cr Fel= con paredes U	++ no articulados, aislados	una capa: erc	NC=1-4 C=13	presentes +++
<i>F. pertusa</i>	NC=270-286 C=875-880	racimos radiales	mide=320-325 Fd= Fe= Fel= paredes parcialmente U	+++ no articulados, aislados	una capa con erc y ecu.	NC=1-4 C=10	presentes +
<i>M. celtidifolia</i>	NC=440 C=1500	racimos radiales	mide= 220 Fd= dp Fe= c Fel= cr	+ no articulados, aislados	una capa: erc +++	NC=1-3 C=4	presentes +++

NC = no colapsado, C = colapsado, Fd = felodermis, Fe = felógeno, Fel = felema, l = lignificado, s = suberizado, cr = cristales romboidales, U = paredes con engrosamientos en forma de U, dp = depósitos de polifenoles, c = cloroplastos, erc = esclereidas radialmente comprimidas, ecu = esclereidas cuadradas.

Tabla 2. Valores de las medias para algunos caracteres anatómicos.

Especie	Lf μm	Df μm	Gpf μm	L e c μm	De c μm	Ar μm	Al r μm	núm. /mm
<i>F. cotinifolia</i>	2962 ²	18.0 ¹	5 ¹	189 ¹	27	45 ¹	427	8 ¹
<i>F. goldmanni</i>	4447 ¹	17.6 ¹	6 ¹	302	33 ¹	42 ¹	350 ¹	8 ¹
<i>F. padifolia</i>	4143 ¹	16.0 ¹	5 ¹	212 ¹	30 ¹	62	371 ¹	7 ¹
<i>F. pertusa</i>	2995 ²	16.0 ¹	4 ²	152	20	38	252	8 ¹
<i>M. celtidifolia</i>	1306	17.0 ¹	4 ²	206 ¹	32 ¹	53	300	4

Lf = longitud de la fibra, Df = diámetro de la fibra, Gpf = grosor de la pared de la fibra, Lec = longitud del elemento criboso, Dec = diámetro del elemento criboso, Ar = anchura de radios, Alr = altura de los radios, núm./mm = número de radios por mm¹ y ² son del mismo grupo.

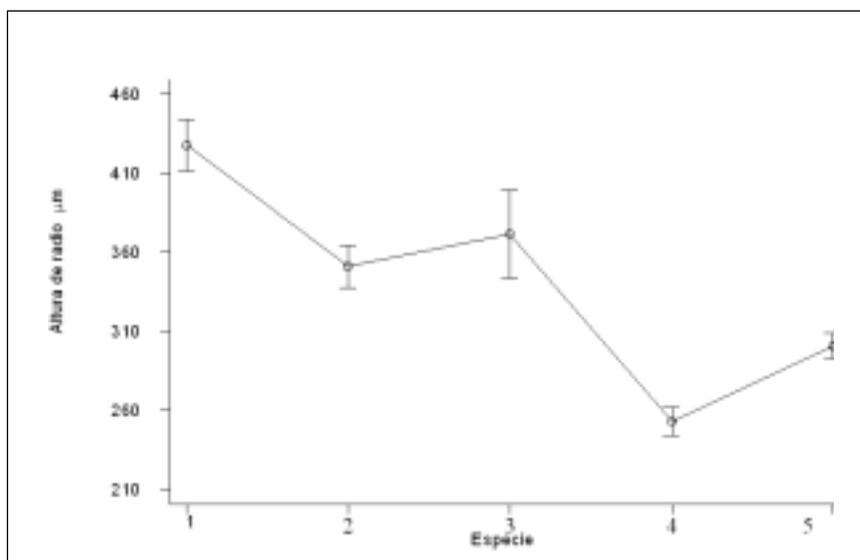


Figura 1. Medias (± 1 error estándar) de las alturas de los radios. 1. *Ficus cotinifolia*. 2. *Ficus goldmanni*. 3. *Ficus padifolia*. 4. *Ficus pertusa*. 5. *Morus celtidifolia*.

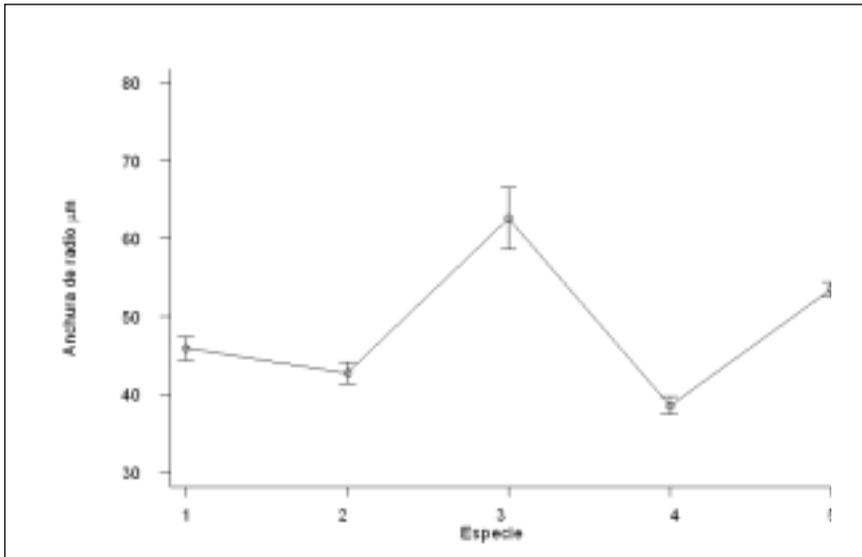


Figura 2. Medias (± 1 error estándar) de las anchuras de los radios. 1. *Ficus cotinifolia*. 2. *Ficus goldmanii*. 3. *Ficus padifolia*. 4. *Ficus pertusa*. 5. *Morus celtidifolia*.

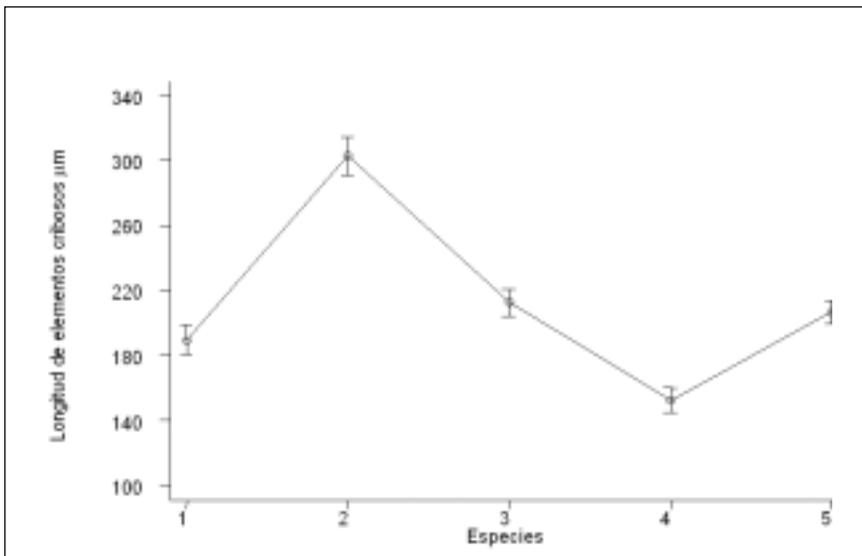


Figura 3. Medias (± 1 error estándar) de las longitudes de los elementos cribosos. 1. *Ficus cotinifolia*. 2. *Ficus goldmanii*. 3. *Ficus padifolia*. 4. *Ficus pertusa*. 5. *Morus celtidifolia*.

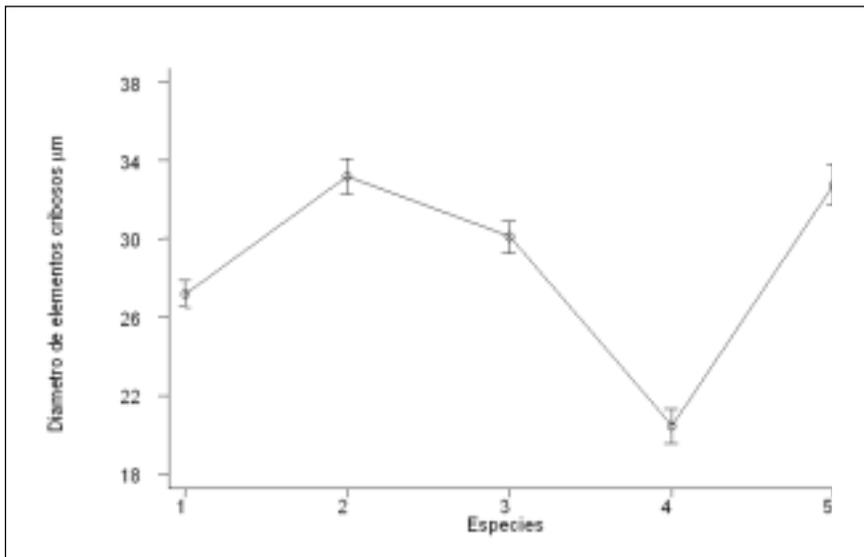


Figura 4. Medias (± 1 error estándar) del diámetro de los elementos cribosos. 1. *Ficus cotinifolia*. 2. *Ficus goldmanii*. 3. *Ficus padifolia*. 4. *Ficus pertusa*. 5. *Morus celtidifolia*.

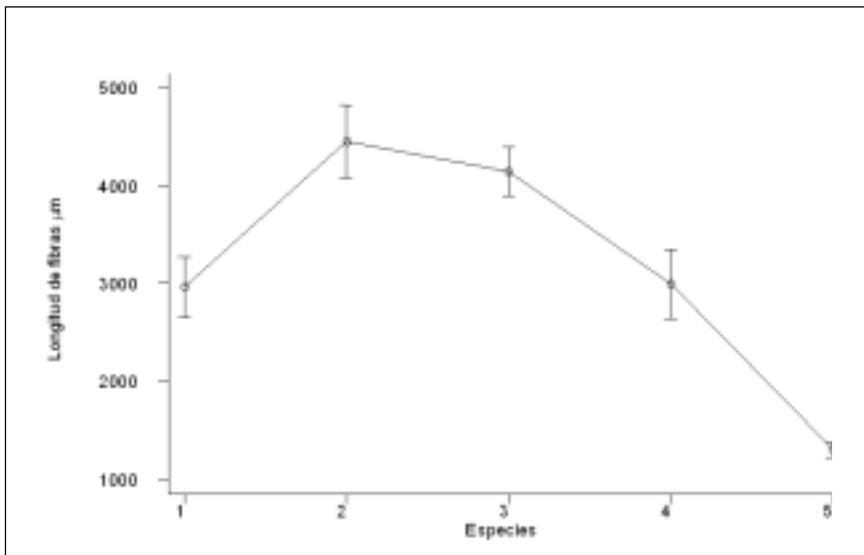


Figura 5. Medias (± 1 error estándar) de la longitud de fibras. 1. *Ficus cotinifolia*. 2. *Ficus goldmanii*. 3. *Ficus padifolia*. 4. *Ficus pertusa*. 5. *Morus celtidifolia*.

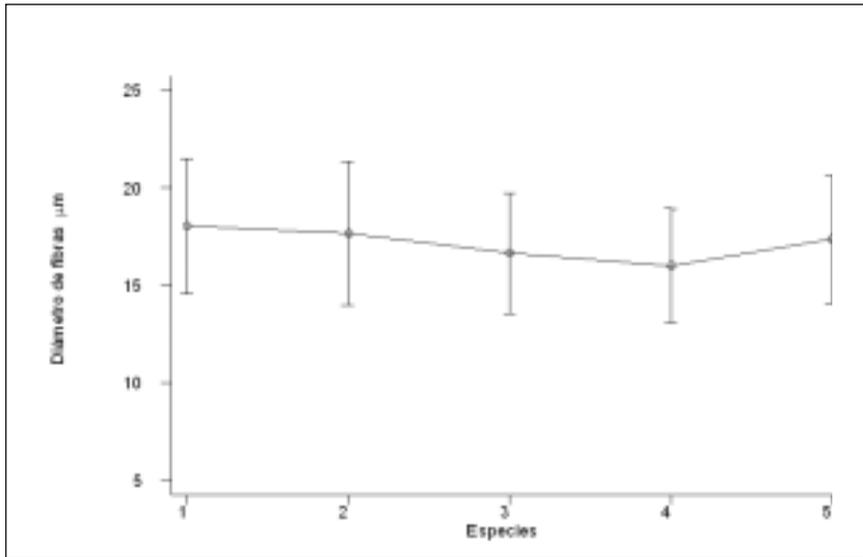


Figura 6. Medias (± 1 error estándar) del diámetro de fibras. 1. *Ficus cotinifolia*. 2. *Ficus goldmanii*. 3. *Ficus padifolia*. 4. *Ficus pertusa*. 5. *Morus celtidifolia*.

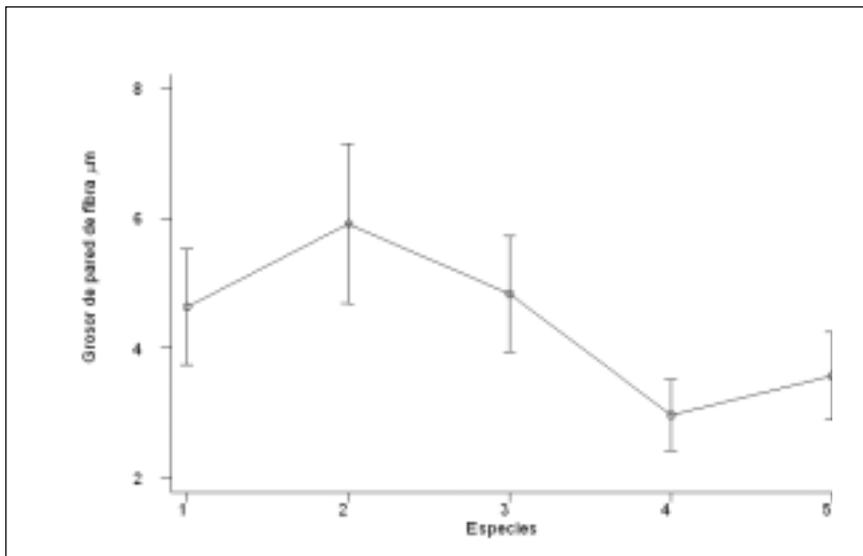


Figura 7. Medias (± 1 error estándar) del grosor de la pared de las fibras. 1. *Ficus cotinifolia*. 2. *Ficus goldmanii*. 3. *Ficus padifolia*. 4. *Ficus pertusa*. 5. *Morus celtidifolia*.

Tabla 3. Resultados histoquímicos en las células del floema secundario en las especies estudiadas.

	<i>Ficus cotinifolia</i>	<i>F. goldmanni</i>	<i>F. padifolia</i>	<i>F. pertusa</i>	<i>M. celtidifolia</i>
Parénquima axial	NC= sl, C= +1,	NC= sl C= +1	NC= sl C= +1	NC= sl C= +1	NC= sl C= +1
Parénquima radial	NC= sl C= +1 laticíferos + horizontales +	NC= sl C= +1 laticíferos horizontales +	NC= sl C= +1 laticíferos horizontales +	NC= sl C= +1 laticíferos horizontales +	NC= sl C= sl
Contenidos en Pa y Pr.	NC=+almidones C=+++ Almidones +polifenoles pre= +	NC=+almidones C=+++ almidones +polifenoles pre= +	NC=+almidones C=+++ Almidones +polifenoles pre= +	NC=+almidones C=+++ almidones +polifenoles pre= +	NC=+almidones C=+++ almidones +polifenoles pre=+++
Elementos cribosos	NC= sl C= +1 pf= ++				
Placa cribosa	NC=+ cal C= +++cal y p				
Área cribosa	NC=+ cal C= +++cal y l				

Tabla 3. Continuación.

	<i>Ficus cotinifolia</i>	<i>F. goldmanni</i>	<i>F. padifolia</i>	<i>F. pertusa</i>	<i>M. celtidifolia</i>
Células acompañantes	NC=sl C=+l	NC=sl C=+l	NC=sl C=+l	NC=sl C=+l	NC=sl C=+l
Fibras Esclereidas	NC y C =sl ++ (l) cristales	NC y C =sl +++ (l) cristales			
Laticíferos	NC=+ C=+++	NC=+ C=+++	NC=+ C=+++	NC=+ C=+++	NC=+ C=+++

Pa = parénquima axial, Pr = parénquima radial, NC = floema no colapsado, C = floema colapsado, Sl = sin lignificación, l = lignificación, cal = callosa, p = polifenoles, pf = proteína de floema y pre = proteína de reserva.

5. Histoquímica

Recurriendo a la terminología empleada por Roth y Cova (1969) para referirse a las células de parénquima axial, radial, elementos cribosos y células acompañantes como 'tejido blando', y a las fibras como 'tejido duro', aparece que en ambos 'tejidos' el floema no colapsado sin lignificar y en la región colapsada hay un proceso de lignificación menor. Esto básicamente se localiza en las paredes de algunas células de parénquima y los depósitos que aparecen en las cavidades de este tipo celular. Hay un incremento de almidones de tipo concéntrico, carbohidratos solubles y látex en laticíferos y probablemente en espacios rexígenos que no se pudieron localizar por el tipo de fijación (tabla 3 y figuras. 8A a 8J). La lámina media sólo se esterifica pero no se observa proceso de lignificación.

DISCUSIÓN

Roth y Cova (1969) en su trabajo sobre la anatomía de algunas especies de la familia Moraceae, reconocen algunas características distintivas para la familia:

1. Radios medulares¹ multiseriados, de 3 a 4 series, dilatándose hasta 6 series. Éstos se ensanchan formando un embudo irregular, excepto *Ficus* sp (higuerón); poca formación de fibras, una sola peridermis, el súber es delgado, la presencia de laticíferos distribuidos irregu-

larmente. Destaca una membrana doble² que menciona ser característica de las Moráceas.

2. Para el género *Ficus* reconoce algunas particularidades. Una felodermis muy ancha, el liber formado por fibras que están dispuestas en forma aislada y radios no esclerificados.

De acuerdo con nuestros resultados, el género *Ficus* y *Morus* comparten ciertas características con las descritas por Roth y Cova (1969), como son los radios irregulares, poca formación de fibras, una peridermis y presencia de laticíferos. Sin embargo para el género *Ficus* añadimos lo siguiente:

1. En las especies de *Ficus* estudiadas en este trabajo, se observa que forman radios ensanchados de al menos 10 series de células, presentan laticíferos no articulados ramificados que también invaden radios (figuras. 9A, 9L, 10G, 11I-L).
2. Hay presencia de radios uniseriados homogéneos y multiseriados heterogéneos, cuyas alturas y anchuras son variables (figuras. 9D, 9E, 9K, 10B, 10K-M, 11E).
3. Durante la dilatación, los radios presentan estratificación con bandas de células radialmente comprimidas (tangencialmente dilatadas) y con otras cuadradas (figuras. 9F, 9L, 10J, 11J).
4. Los elementos cribosos tienen una tendencia a la organización radial racimosa (fig. 11D). Se presentan de una a cuatro células acompañantes (figuras. 9H y

¹ El término "medulares" al que se refieren Roth y Cova (1969) puede estar relacionado con el comienzo del crecimiento secundario. Sin embargo, los radios multiseriados a los que suponemos se está refiriendo, provienen de las iniciales radiales del *cambium* vascular, por lo que no aceptamos ese término y dejamos en las descripciones radios multiseriados.

² Los autores suponemos que este término se refiere a la pared secundaria. El término membrana suponemos se refiere a la pared primaria.

11G). Además presentan paredes con áreas cribosas en todo el elemento criboso y en organización helicoidal.

5. En *F. goldmanii* destaca la presencia de laticíferos articulados (figura 11J) y una felodermis formada por esclereidas de dos tipos: cuadradas y radialmente comprimidas haciendo dos bandas concéntricas. Las otras especies de *Ficus* alternan a ambos tipos de esclereidas variando el número.
6. El felema puede presentar paredes con lignificación y depósitos de polifenoles en sus cavidades (figuras 9G, 10H). Particularmente en *F. pertusa* y *F. padifolia* se observan engrosamientos en forma de U.

Dentro de las particularidades encontradas para *M. celtidifolia* destacan:

1. Muy poca dilatación de los radios. Éstos no están estratificados como en *Ficus* (figuras 11B-D).
2. Hay presencia de radios uniseriados y multiseriados. Los uniseriados parecidos a los de *Ficus* y los multiseriados, aunque heterogéneos, a veces presentan una vaina unilateral de células cuadradas (figura 11I).
3. Hay presencia de laticíferos no articulados de menor longitud (figura 11I).
4. El parénquima axial se dilata tangencialmente aumentando los espacios rexígenos y con células diferenciadas a esclereidas.
5. Los elementos cribosos presentan de una a dos células acompañantes (figuras 11G).

Las características que comparten las especies estudiadas de *Ficus* y *M. celtidifolia* se encuentran:

1. Elementos cribosos se organizan en hileras radiales racimosas.
2. Presencia de laticíferos no articulados y aislados, en ambos se pueden encontrar escasos depósitos de origen polifenólico, algunos aceites y gran cantidad de carbohidratos solubles en agua que precipitan. En laticíferos no articulados y articulados se observó reacción positiva a proteínas, cuya presencia varía entre las especies.

En todas las especies estudiadas de *Ficus* resalta la presencia de granos de almidón, de tipo concéntrico, en aquellas células descritas como laticíferas aisladas que de acuerdo con Datta e Iqbal (1994), son comunes en laticíferos de especies de *Euphorbia*. Este tipo de granos se presentan en algunas células que componen aquellos laticíferos que se han considerado aquí como articulados. Por otro lado, Mauseth (1988) reporta laticíferos no articulados ramificados en *Cannabis* (Moraceae), que son muy parecidos a los reportados en este estudio para *Ficus*.

Con base en las características estudiadas en este trabajo, se considera que además de la presencia de laticíferos aislados, es probable que las especies de la familia Moraceae desarrollen laticíferos no articulados, elementos cribosos en hileras radiales formando racimos, con placas terminales diagonales u horizontales y áreas cribosas a lo largo de sus paredes en organización helicoidal; felema con engrosamientos de origen fenólico y presencia importante de cristales de varios tipos: romboidales, cúbicos y drusas. Será importante hacer un estudio más agudo sobre la estratificación y dilatación de los radios, sobre los componentes químicos de los laticíferos, así como

la histoquímica de las paredes celulares y sustancias ergásticas.

Las dimensiones celulares presentan diferencias significativas que revelan que las especies se pueden caracterizar más por patrones cualitativos que cuantitativos; sin embargo, este punto merece más atención.

Roth y Cova (1969) señalan que la peridermis de las especies que estudiaron es delgada y con pocas células del felema, lo que haría pensar en estructuras endebles y de baja resistencia; sin embargo, la presencia de abundantes cristales y depósitos en cavidades y engrosamientos de la pared con componentes de origen fenólico, bandas de esclereidas formando la felodermis resultan en una estructura muy resistente.

En cuanto a la importancia que reviste la composición química de las paredes y componentes ergásticos, hay que señalar que en algunas especies que se emplean para sustituir a las moráceas, hemos visto una lignificación importante en el floema colapsado. También, cuando los componentes del látex polimerizan con mayor rapidez son difíciles de eliminar con lavados tradicionales y de difícil manipulación. Las especies de *Ficus* y *Morus*, que se entienden fueron empleadas para elaborar papel indígena (Vander Meeren, 1990, 1999), eran lavadas en los ríos, con lo que suponemos se eliminaban componentes importantes de látex. En muestras colectadas y secadas al aire sin haber sido lavadas, se ha visto que se suavizan cuando son remojadas. Se han hecho estas pruebas con otras cortezas secas cuyos látex polimerizan y no quedan suaves. Los artesanos que preparan las cortezas acostumbran hervir con cal o sosa las piezas de corteza que se emplean para ablandarlas, sin embargo, el papel prepara-

do con cortezas hervidas suele hacerse quebradizo y conservarse menos.

Nosotros consideramos que la utilización de especies de moráceas como primera alternativa para la elaboración de un papel indígena de calidad está directamente relacionado con la ausencia importante de lignificación. Tomando en cuenta los conceptos de Roth y Cova (1969) sobre “tejido blando”, que es el parénquima radial y axial, los elementos cribosos y células acompañantes y por otro lado el tejido “duro” formado por fibras que en este caso están sin lignificar, aunado a la cantidad y calidad del látex, almidones y sustancias pécticas, es posible afirmar que la manufactura, esto es, la fácil trabajabilidad, y el aglutinamiento de las fibras están relacionados con las características antes mencionadas. Será importante en el futuro hacer estudios comparativos sobre las propiedades de los látex como polímeros.

CONCLUSIONES

El estudio de la estructura de las cortezas puede conducirnos a explicaciones sobre las estrategias mecánicas, anatómicas y metabólicas con las que las plantas soportan cambios extremos de humedad y temperatura. La corteza de estas especies resulta interesante como estructura de conducción, la que está compuesta por abundantes elementos cribosos, poca lignificación y cuyo parénquima axial y radial responden rápidamente a la necesidad del crecimiento tangencial. En general, se puede señalar que las especies estudiadas de *Ficus* y *M. celtidifolia* presentan algunas características distintivas ya descritas por Roth y Cova (1969) para la familia Moraceae. Sin embargo, algunas diferencias entre los dos géneros resaltan, básicamente, en los radios, en

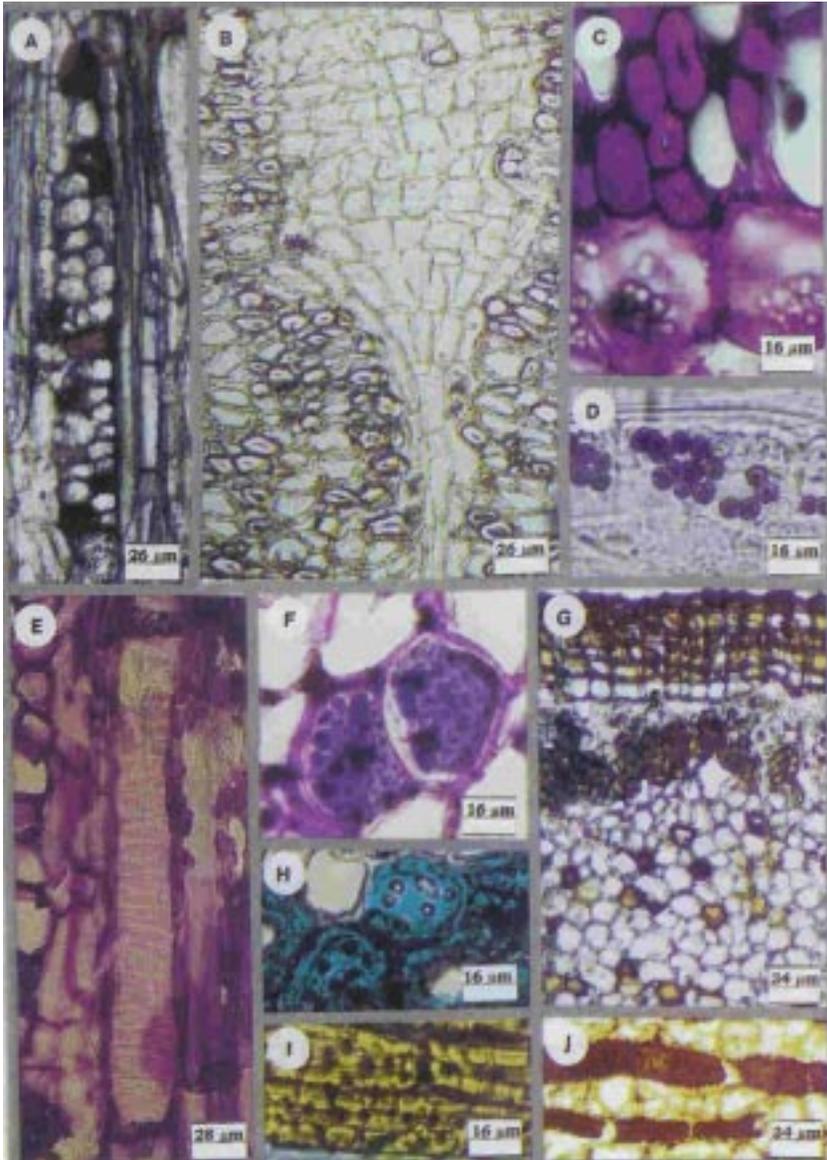


Fig. 8. A) *Ficus pertusa*, carbohidratos solubles en algunas células del radio (ácido tánico-cloruro férrico); B) *F. cotinifolia*, radio con almidón (lugol); C) *F. padifolia*, paredes de las fibras sin lignificar (azul de toluidina); D) *F. pertusa*, almidones en radio (lugol); E) *F. cotinifolia*, elementos cribosos sin lignificar (azul de toluidina); F) *F. pertusa*, placas cribosas con depósitos de callosa (azul de toluidina); G) Corte transversal de *F. pertusa* (lugol); H) e I) Esclereidas cuadradas y tangencialmente alargadas (azul de toluidina y lugol); J) *F. goldmanii*, laticíferos (lugol). r = radio, l = laticíferos.

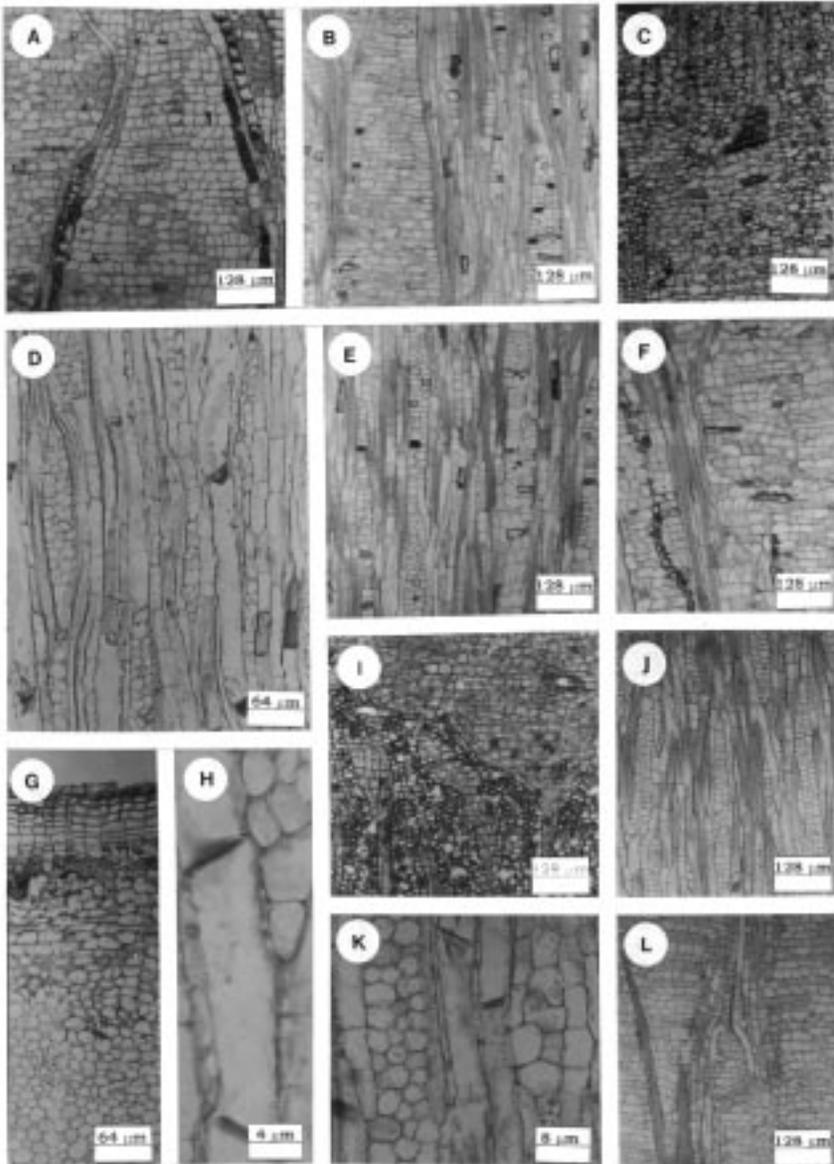


Fig. 9. *Ficus goldmanii*: A) laticíferos articulados (flecha) y no articulados; B) radios en floema colapsado; C) radios dilatados en corte transversal; D) elementos cribosos y células de radio; E) y F) laticíferos (flecha). *Ficus continifolia*: G) peridermis; H) elemento criboso con dos células acompañantes (flecha); I) corte transversal mostrando dilatación de radios; J) floema no colapsado; K) Elementos cribosos vistos en corte tangencial; L) laticíferos en floema colapsado.

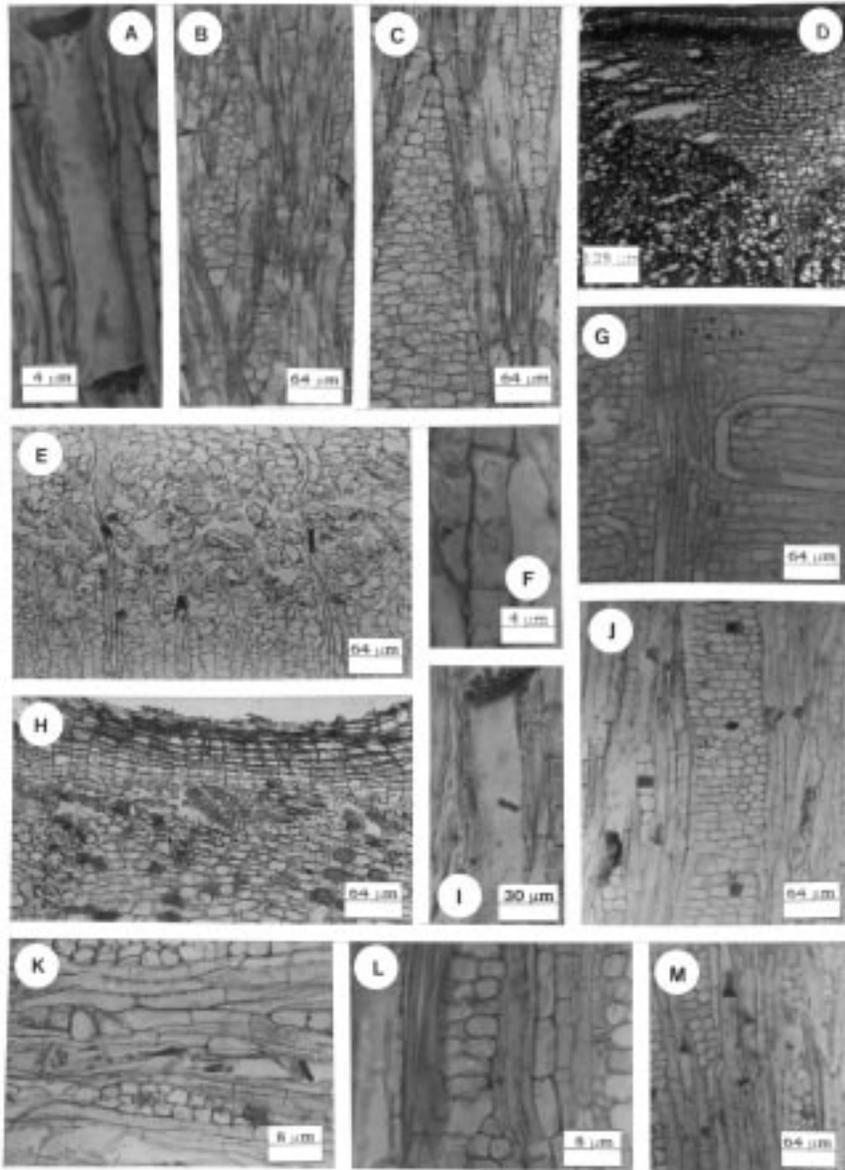


Fig. 10. *Ficus padifolia*: A) elemento criboso; B) floema no colapsado; C) floema colapsado; D) radio dilatado en corte transversal; F) cristales cúbicos en parénquima radial; G) laticíferos en parénquima radial. *Ficus pertusa*: E) *Cambium* vascular, floema colapsado y no colapsado; H) peridermis, engrosamientos en U; I) elemento criboso; J) radios en floema colapsado; K) radios en floema no colapsado; L) radios y parénquima axial; M) radios, elementos cribosos y proteínas de floema.

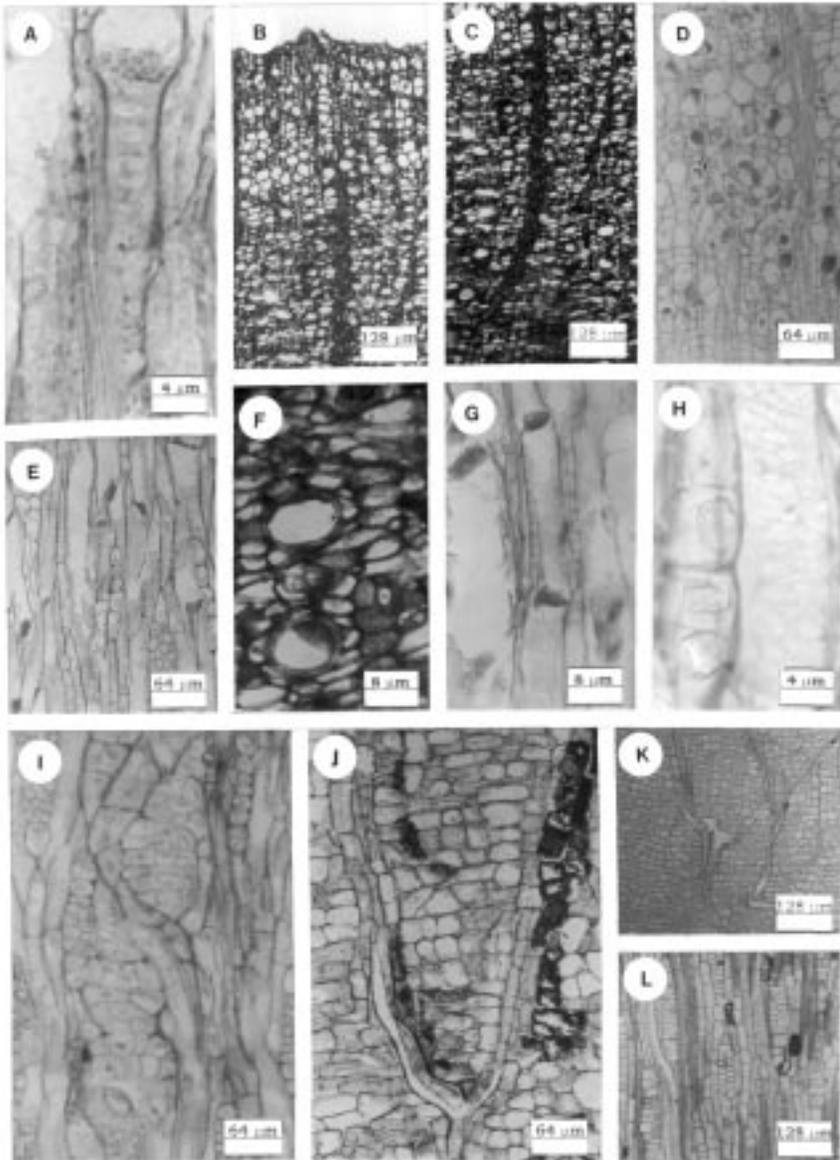


Fig. 11. *Morus celtidifolia*: A) elemento criboso y placa; B), C) y D) floema colapsado y no colapsado y radios no dilatados; E) floema no colapsado; F) elementos cribosos, células acompañantes, parénquima axial; G) elementos cribosos y célula acompañante (flecha); H) células cristalíferas; I) laticíferos en floema colapsado en *M. celtidifolia*. *Ficus goldmanii*: J) laticíferos articulados (flecha) y no articulados en floema colapsado; L) laticíferos en floema no colapsado. *Ficus padifolia*: K) laticíferos articulados en los que se aprecian ramificaciones.

el parénquima axial y en el tipo de felodermis.

El uso que se le ha dado a estas cortezas desde tiempos prehispánicos como fuente de fibra para elaborar papel amate, está intrínsecamente relacionado con una estructura básicamente celulósica, con contenidos pécticos y almidones, cuya presencia facilitan la adherencia, aglutinamiento y fácil elaboración de las hojas. Sin embargo la creciente explotación de estas especies las ha llevado a una alarmante disminución en las poblaciones donde son ubicadas, por lo que es urgente la participación de todos los sectores para hacer programas de recuperación de este valioso recurso (López, 2003).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al biólogo José Luis Contreras por parte del trabajo de campo e identificación de ejemplares. Por otro lado, a la bióloga experimental Mariana Velázquez Núñez, al señor Ramón Rosas y a la señorita Noemí Garfías por el apoyo parcial en el laboratorio. Agradecemos a la maestra en ciencias Ma. Eugenia Fraile Ortega, a la doctora Carmen de la Paz Pérez Olvera, y especialmente al árbitro anónimo de la revisión crítica al manuscrito. Este trabajo fue financiado por la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

LITERATURA CITADA

Carlquist, S. E., L. Schneider & R. B. Miller, 1994. "Wood and bark anatomy of *Argemone* (Papaveraceae)". *IAWA Journal*, **15**(3): 247-255.

Conzatti, C., 1988. "Flora Taxonómica de México". *Conacyt*, **1**:726, 731-737 pp.

Datta, S.K & M. Iqbal, 1994. "The laticiferous system in vascular plants". Chapter 6, 137-161 pp. *In: Growth patterns in vascular plants*. Dioscorides Press. Oregon, USA.

Furuno, T., 1990. "Bark structure of deciduous broad-leaved trees grown in the San'in Region, Japan". *IAWA Bulletin*, n.s. **11**(3): 239-254.

Gómez Vázquez, G. & M. Englemann, 1984. "Bark anatomy of *Bursera longipes* (Rose) Standley and *Bursera copallifera* (Sessé & Moc.) Bullock". *IAWA Bulletin*, n.s. **5**(4): 335-340.

Johansen, D. A., 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. Nueva York. 208 pp.

Jorge, F., T. Quilhó & H. Pereira, 2000. "Variability of fibre length in wood and bark in *Eucalyptus globosus*". *IAWA Journal*, **21**(1): 41-48.

Junikka, L., 1994. "Survey of English macroscopic bark terminology". *IAWA Journal*, **15**(1): 3-45.

López C., 2003. *The endurance of Mexican Amate paper: exploring additional dimensions to the sustainable development concept*. PhD Thesis. CSTM-Twente University Press. Netherlands.

Martínez, M., 1977. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica. 264, 948-951 pp.

- Martínez C. D., T. Terrazas & F. Zavala-Chávez, 2003. "Arquitectura foliar y anatomía de la corteza y la madera de *Quercus sartorii* y *Q. xalapensis* (Fagaceae)". *Bol. Soc. Bot. Méx.*, **73**: 60-72.
- Mauseth, J. D., 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Co. USA. 560 pp.
- Nunes, E., T. Quilhó & H. Pereira, 1996. "Anatomy and chemical composition of *Pinus pinaster*". *IAWA Journal*, **17**(2): 141-149
- Hintze, J., 2000. *Number Cruncher Statistical System*. USA.
- Paredes, C., A. Quintanar, S. Acosta, G. Orozco & A. Torre Blanco, 2001. "Histoquímica de la corteza de cinco angiospermas de una selva baja de Oaxaca". *Madera y Bosques*, **7**(2): 49-61.
- Pennington, T. D. & J. Sarukhán, 1998. "Árboles tropicales de México". UNAM. FCE. México. 521 pp.
- Potgieter, M. J. & A. E. van Wyk, 1994. "Bark structure of the southern African Icacinaceae". *IAWA Journal*, **5**(2):161-170.
- Roth I. & M. Cova, 1969. "Estructura anatómica de la corteza de algunas especies de Moráceas venezolanas". *Acta Biol., Ven.* **6**(3-4): 60-77.
- Sauter, J. J., 2000. "Accumulation pattern of storage materials and flow rates of sugar and N-compounds". 74-79 pp. In: Savidge, R.A., J.R. Barnett & R. Napier. *Cell and Molecular Biology of wood formation*. BIOS Scientific Publisher Inc. Oxford. U.K.
- Suárez G. & M. Englemann, 1982. "Estudio de los canales resiníferos de la corteza de *Bursera copallifera* y *Bursera grandifolia*". *Bol. Soc. Bot. Méx.*, **42**: 41-54.
- Stata Corp, 2001. *Stata Statistical Software: Release 7.0*. College Station, TX: Stata Corporation.
- Trockenbrodt, M., 1990. "Survey and discussion of 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**(4): 387-398.
- Vander Meeren, M., 1990. *Technologie et Conservation du papier amate mexicain*. Thèse de Licence. Université Catholique de Louvain. Belgique.
- , 1999. "Estudio y conservación del Códice Techialoyan de San Pedro Tototepec". 65-81 pp. En: *Códice Techialoyan de San Pedro Tototepec* (Estado de México). El Colegio Mexiquense. Toluca. México.
- Yáñez, L. & T. Terrazas, 2001. "Wood and bark anatomy variation of *Annona glabra* L. under flooding". *Agrociencia*, **35**: 51-63.