



Boletín de la Sociedad Botánica de México

ISSN: 0366-2128

victoria.sosa@inecol.edu.mx

Sociedad Botánica de México

México

Aguilar Rodríguez, Silvia; Terrazas, Teresa; Aguirre León, Ernesto; Huidobro Salas, Ma. Elena
Modificaciones en la corteza de *prosopis laevigata* por el establecimiento de *tillandsia recurvata*

Boletín de la Sociedad Botánica de México, núm. 81, 2007, pp. 27-35

Sociedad Botánica de México

Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57708101>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

MODIFICACIONES EN LA CORTEZA DE *PROSOPIS LAEVIGATA* POR EL ESTABLECIMIENTO DE *TILLANDSIA RECURVATA*

SILVIA AGUILAR-RODRÍGUEZ^{1,5}, TERESA TERRAZAS⁴, ERNESTO AGUIRRE-LEÓN² Y
MA. ELENA HUIDOBRO-SALAS³

¹Unidad de Morfología y Función, Laboratorio de Botánica, ²UBIPRO, ³Herbario IZTA.
FES-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México,
Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, A.P. 314, Edo. de México, 54090, México.

⁴Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apdo. Postal 70-233, México 04510, D.F. México.

⁵Autor para correspondencia. Correo-e: siagro@campus.iztacala.unam.mx

Resumen: El crecimiento de *Tillandsia recurvata* sobre las ramas de *Prosopis laevigata* parece causar varios grados de daño. El objetivo de este trabajo fue estudiar y comparar los posibles cambios anatómicos en la corteza del forofito provocados por la interacción con la epífita. En la corteza carente de la epífita se distinguen floema no colapsado y floema colapsado, córtex y peridermis, semejante a lo descrito para otras especies de leguminosas. La fijación de *T. recurvata* en la corteza de *P. laevigata* provoca diferentes respuestas en su estructura anatómica, afectando diferentes tejidos. Los cambios se manifiestan por la formación de súber de reacción y de células con contenido oscuro, probablemente de naturaleza fenólica y como barrera química al establecimiento de enfermedades. Cuando la fijación de la epífita es mayor, se observan diferentes grados de invaginación que pueden llegar a la madera y alterar su patrón típico, es decir, causar una reducción en el número y diámetro de los vasos. El impacto que la epífita causa sobre el forofito puede favorecer el ataque de patógenos en los tejidos de los hospederos.

Palabras clave: anatomía, corteza, epífita, forofito, *Prosopis laevigata*, *Tillandsia recurvata*.

Abstract: The growth of *Tillandsia recurvata* on *Prosopis laevigata* branches seems to cause various degrees of damage. In this study the possible anatomical modifications in the bark of the phorophyte *P. laevigata* caused by the epiphyte *T. recurvata* are studied. When the epiphyte has not yet established, the bark of *P. laevigata* displays the typical distinctive non-collapsed and collapsed phloem, cortex and periderm similar to those described for other leguminous species. However, once *T. recurvata* is established on *P. laevigata* branches there are modifications in various tissues: the occurrence of a wound periderm and the occlusion of cortex and collapsed phloem cells with dark extractives as a chemical barrier for defence against infections. When the epiphyte has been vigorously attached for a long time to the bark, the damage is deeper in the tissues, thus affecting the wood. The most notorious change in the wood is related to a different distribution of secondary xylem cells and a reduction in the number and diameter of vessels. The impact of the epiphyte in the phorophyte may favor the occurrence of pathogen attacks in the phorophyte tissues.

Key words: anatomy, bark, epiphyte, phorophyte, *Prosopis laevigata*, *Tillandsia recurvata*.

Generalmente el epifitismo se entiende como una relación inocua entre dos especies, para la que se describe una trama ecológica compleja que mantiene la diversidad biológica en un equilibrio interactivo (Benzing, 1990; Waechter, 1998). Sin embargo, se ha reportado que la sobrepoblación de *Tillandsia recurvata* L. sobre las ramas de *Parkinsonia praecox* es causa de modificaciones en la arquitectura y el crecimiento de individuos en esta especie

(Montaña *et al.*, 1997; Páez-Gerardo, 2005). *Tillandsia recurvata* o musgo bola, como se le conoce comúnmente, tiene un éxito reproductivo elevado en diversos árboles y arbustos de las zonas secas del país, pero aparentemente éste se hace más notorio en ambientes perturbados, cuando la epífita cubre grandes áreas de las ramas de árboles y arbustos (Montaña *et al.*, 1997; Páez-Gerardo, 2005). Los efectos de *T. recurvata* sobre la estructura anatómica de la

corteza de *Parkinsonia praecox* se estudiaron en un trabajo previo, observándose que en la superficie de las ramas de *P. praecox* se produce un súber de lesión, que conlleva a la pérdida de los tejidos epidérmico y fotosintético de la corteza (Páez-Gerardo *et al.*, 2005).

En las zonas secas de México *Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Willd) M.C.Johnst crece cubriendo grandes extensiones que revisten importancia económica. Tanto la corteza como la madera, además de las hojas y los frutos de algunas especies de *Prosopis*, se utilizan para el consumo humano y del ganado. Además, la resistencia a la sequía y la propagación exitosa las hacen candidatas ideales para la reforestación de estas zonas (Galera, 2000). En observaciones de campo se ha detectado que *P. laevigata* llega a hospedar numerosas plantas de *Tillandsia recurvata* en sus ramas. Tomando en cuenta los estudios existentes sobre las alteraciones en la corteza de *Parkinsonia praecox*, causados por *T. recurvata* (Páez-Gerardo *et al.*, 2005) y a que en ella se llevan a cabo los procesos vitales para la supervivencia de los organismos, se hace necesario investigar cuál es el posible efecto de esta relación. En este trabajo se evaluaron los cambios anatómicos en la corteza de *Prosopis laevigata* provocados por su interacción con *Tillandsia recurvata*.

Materiales y método

Las muestras de *Prosopis laevigata* se obtuvieron de zonas ocupadas por matorral xerófilo en los estados de Hidalgo, Puebla y San Luis Potosí. En estos sitios se detectaron individuos de *P. laevigata* con ramas sobrepobladas por la epífita. Se seleccionaron ramas con 1-3 cm de diámetro, libres de la bromeliácea (figura 1a), así como otros con establecimiento de la misma (figura 1b). En este segundo caso, las ramas fueron elegidas considerando el establecimiento de la epífita en áreas de corteza sin espinas, lenticelas o alguna cicatriz como lesiones o restos de crecimientos. Todas las ramas estudiadas fueron jóvenes, con diámetros < 3 cm, debido a que las ramas gruesas presentan un ritidoma con acumulación de numerosas peridermis que hacen más difícil evaluar la interacción epífita-forofito.

Se recolectaron 20 ramas de diferentes individuos. Segmentos de estas ramas de aproximadamente 3 cm de longitud se fijaron en formol-alcohol-ácido acético glacial (0.5:9:0.5) durante 48 h; posteriormente se lavaron con agua corriente y se mantuvieron hidratadas en una solución de glicerina:alcohol:agua (1:1:1) hasta su procesamiento en laboratorio. Los cortes se realizaron utilizando un micrótopo de deslizamiento y se obtuvieron secciones de 20-25 µm de grosor de los planos transversal y radial incluyendo la corteza; en el plano tangencial se realizaron cortes seriales de la peridermis a la madera siguiendo la técnica convencional para maderas (Johansen, 1940). Para la obtención de disociados se empleó la solución de Jeffrey

(Johansen, 1940). La descripción de la corteza se realizó de acuerdo con lo propuesto por Trockenbrodt (1990) y para algunos aspectos sobre la anatomía de la madera se consideraron las recomendaciones del IAWA Committee (1989). Las descripciones y mediciones de los elementos celulares de la corteza y la madera se realizaron con un analizador de imágenes (Leica Microsystems, 2002). Se realizaron 25 mediciones de cada carácter por muestra (diámetro y número de vasos/mm²), presentándose en la descripción los valores de la media, una desviación estándar y entre paréntesis los valores mínimo y máximo.

Resultados

Descripción anatómica de la corteza de Prosopis laevigata. En la sección transversal de las ramas carentes de la epífita se distinguen cuatro zonas: floema no colapsado y floema colapsado, una zona cortical (córtex) y la peridermis (figura 1c).

- *Floema.* El floema no colapsado y el colapsado están compuestos por elementos de tubo criboso (ETC), células acompañantes (CA), parénquima axial (PA) y radial (radios, R).
- *Floema no colapsado.* Se organiza en dos estratos separados por una banda discontinua de esclerénquima, que se interrumpe por los radios (figura 1c). En el floema más cercano a la zona cambial, las células se ordenan radialmente y van perdiendo esta disposición conforme se alejan del cámbium vascular. Los ETC, en vista transversal, son de forma rectangular (angulosos), con $11 \pm 1.34 \mu\text{m}$ (9.5-14.6 µm) de diámetro y con placas cribosas compuestas; las CA se localizan en las paredes radiales de los ETC (figura 1d). El PA se organiza en bandas tangenciales cortas interrumpidas por los radios. Los R en esta zona son de curso recto, con cristales prismáticos. El esclerénquima está formado por fibras y se organiza en conjuntos tangenciales, observándose en vista transversal una banda discontinua separada por los radios de parénquima.
- *Floema colapsado.* A partir de la segunda banda discontinua de esclerénquima se distingue la zona de floema colapsado (figura 1e). Los ETC se colapsan, observándose a manera de pequeños estratos que se separan en sus márgenes tangenciales por el PA. El PA se organiza en hileras tangenciales y forma grupos de una a tres células de grosor, las que se asocian con las bandas cortas de esclerénquima. Este PA se puede presentar a ambos lados o rodear parcialmente a las bandas de esclerénquima. Las paredes de las células más cercanas a la peridermis se lignifican y son de mayor tamaño que las que se encuentran más internas; además, en los márgenes de los grupos las células se dilatan hasta confundirse con los radios. Los R siguen un curso sinuoso al atravesar la segunda o tercera banda discontinua de esclerénquima, se dilatan conforme

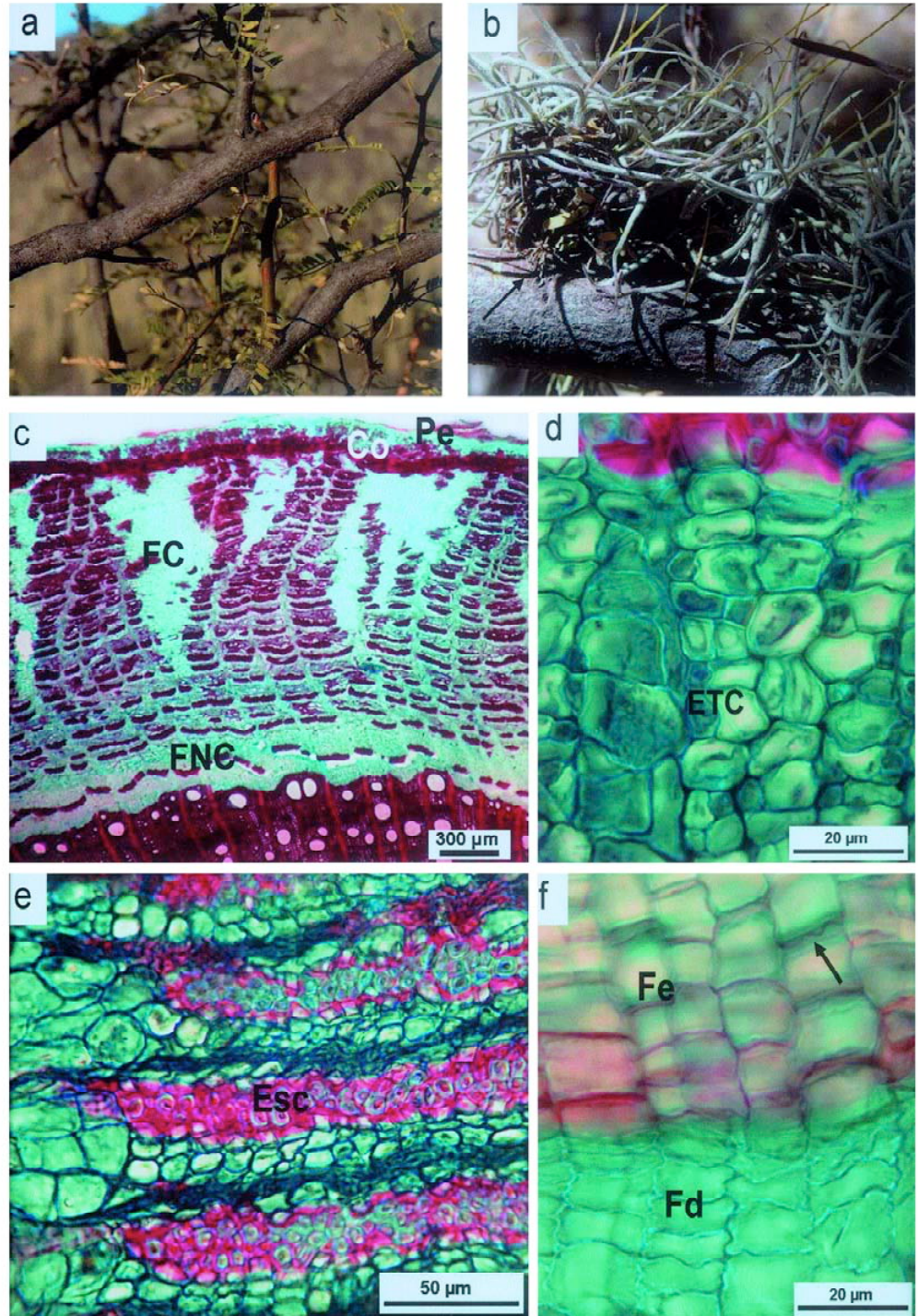


Figura 1. *Prosopis laevigata*. **a-b.** Ramas. **a.** Libres de *T. recurvata*. **b.** Con varios individuos de *T. recurvata*; notar raíces de un individuo en el extremo izquierdo adheridas a la corteza lisa de la rama (flecha). **c-f.** Cortes transversales de la corteza. **c.** Vista general de la corteza mostrando floema no colapsado (FNC), floema colapsado (FC), córtex (Co) y peridermis (Pe). **d.** Elementos de tubo criboso (ETC) en el floema no colapsado cercano al cámbium vascular. **e.** Bandas de esclerénquima (Esc) en el floema colapsado. **f.** Peridermis; notar las paredes tangenciales del felema (Fe) con mayor engrosamiento que las periclinales (flecha) y con proyecciones hacia el lumen celular y células de la felodermis (Fd) también con paredes delgadas.

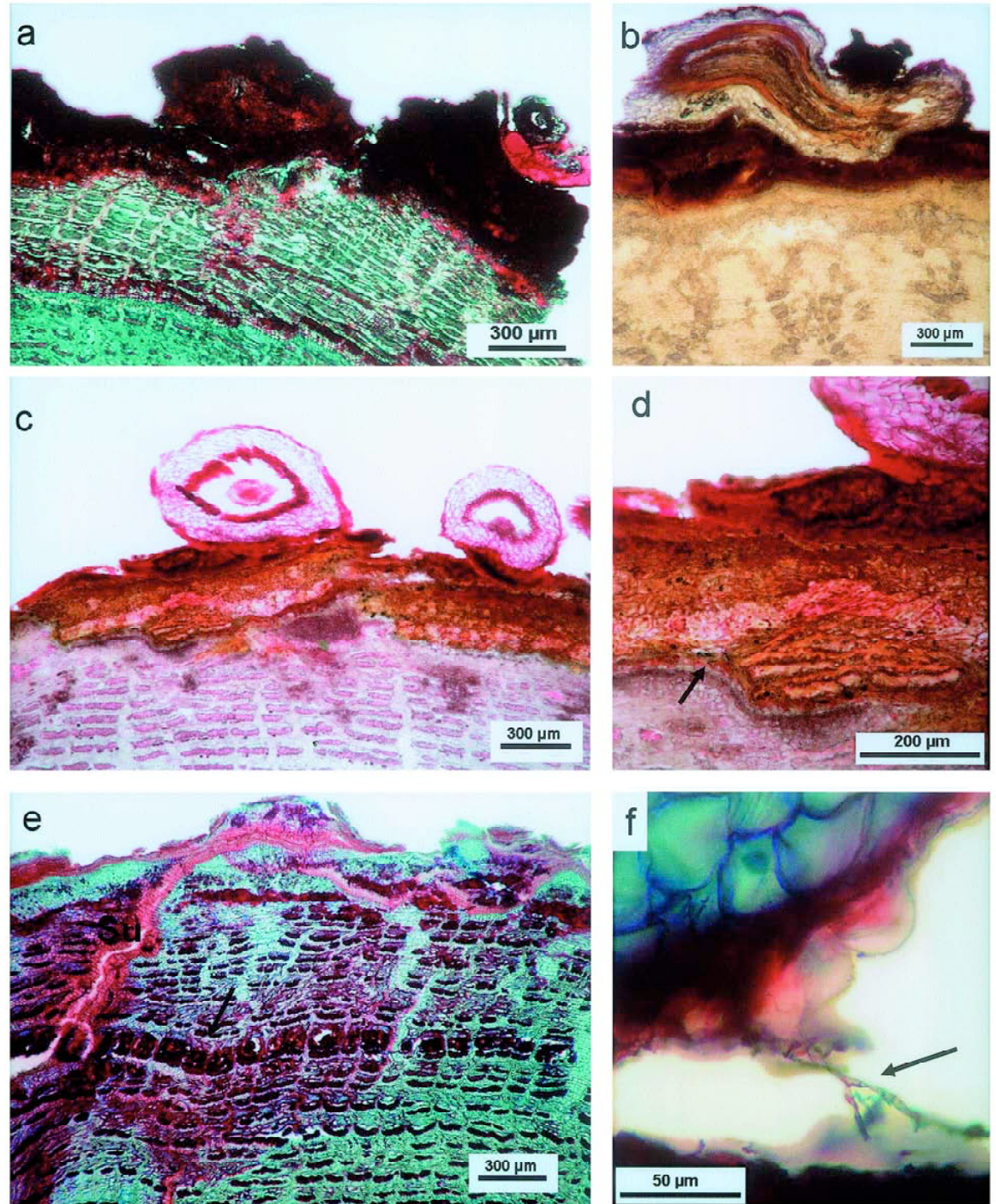


Figura 2. Cortes transversales de la zona de interacción de la raíz de *Tillandsia recurvata* con la corteza de rama de *Prosopis laevigata*. **a.** Raíz de *T. recurvata* sobre corteza que muestra contenido obscuro. **b.** Vista longitudinal de la raíz sobre córtex. **c.** Vista transversal de la raíz de *T. recurvata*. **d.** Córtex con la formación de capas múltiples de células colapsadas con abundante depósitos de color amarillento y el desarrollo de peridermis de daño (flecha). **e.** células con contenido obscuro (flecha) en las ramas de *P. laevigata* mostrando los tejidos inmediatos al sitio donde existe una fuerte fijación de *T. recurvata* y desarrollo de súber (Su). **f.** Hifa presente en la interfase raíz-corteza (flecha).

se acercan a la peridermis y su presencia se limita al borde con una banda ininterrumpida de esclerénquima, formada de esclereidas. Las bandas de esclerénquima en esta zona son más cortas que las de estratos inferiores debido al ensanchamiento de los radios.

- **Córtex.** En las ramas jóvenes, esta región se delimita en su parte inferior por la banda continua de esclerénquima (figura 1c). Hacia la peridermis se localizan células de parénquima, de forma rectangular alargada, con las paredes anticlinales cortas. También se localizan conjuntos de células con las paredes que inician la acumulación de pared secundaria donde se deposita lignina; en algunos casos además existen esclereidas y fibras. En las células de parénquima y en las esclerosadas se distinguen cristales prismáticos en su interior.
- **Peridermis.** Está formada por felodermis, felógeno y felema (súber), organizados en hileras radiales (figura 1f). El felógeno se arregla en una sola hilera de células comprimidas radialmente, con paredes delgadas. La felodermis está compuesta por cinco o más estratos de células, con paredes delgadas. En el felema se observan numerosos estratos, en ocasiones más de 15; sus paredes tangenciales están más engrosadas que las radiales y en ocasiones presentan proyecciones hacia el lumen celular. En algunas zonas se observa ritidoma, donde se acumulan más de una peridermis y parches de floema secundario colapsado que separan el parénquima cortical.

Cambios anatómicos en la corteza de P. laevigata por la fijación de T. recurvata. Las zonas de las ramas de *P. laevigata* donde se establece *T. recurvata* se caracterizan macroscópicamente por una gradación de cambios, que van desde los no apreciables a simple vista, pasando por modificaciones leves, hasta cambios notables en la corteza. Los cambios microscópicos de la corteza que afectan exclusivamente a la peridermis se caracterizan por la modificación en su estructura típica, perdiéndose la organización en hileras radiales de las células que constituyen a la peridermis (figura 2a-c). Es frecuente observar entre las raíces de *T. recurvata* y la corteza una banda de contenidos oscuros (figura 2a,d); además, en el córtex se presenta una zona de células colapsadas con gran cantidad de sustancias de color amarillento (figura 2d). Por debajo de ella existen células dispuestas radialmente, de forma rectangular en sección transversal, con contenido oscuro (figura 2e). Continuando hacia el cámbium vascular hay células de forma redondeada con contenido también oscuro y por debajo de ellas se observan grupos de esclereidas que llegan a abarcar porciones externas del floema colapsado. Límitrofe a esta zona se desarrolla una banda de células suberizadas por debajo de la cual se continúa el floema secundario.

Las raíces de la epífita se distingue anatómicamente por presentar una epidermis, velamen, exodermis multiestrati-

ficada formada por células con paredes engrosadas, varios estratos de parénquima y el tejido vascular (figura 2c). En algunos casos se aprecian hifas en la interfase raíz-corteza (figura 2f).

En otras áreas de la corteza, donde la fijación de la epífita es mayor, se llegan a observar diferentes grados de invaginación que pueden llegar a la madera (figura 3a, c, d). Cuando sólo se afecta la corteza, las invaginaciones se caracterizan por la formación de hendiduras en donde el floema colapsado (en diferentes grados) se separa, perdiendo su continuidad: en ellas se forma una zona de súber (figura 3a). En la región en donde se forman invaginaciones profundas todo el tejido floemático se divide y las zonas distintivas de la corteza (floema no colapsado, colapsado y córtex) no se distinguen (Figura 3c, d, e). En este caso, los cambios producidos en los tejidos próximos al sitio de fijación de la raíz de la epífita son: una peridermis de daño, una proliferación de parénquima cercana al cámbium vascular y células parenquimatosas asociadas a bandas de esclerénquima que se dividen y expanden en el floema colapsado. El lumen celular de estas células está ocluido por un contenido oscuro (Figura 2e).

La estructura anatómica de la madera de *P. laevigata* se caracteriza por su porosidad anular con abundantes fibras gelatinosas en bandas (Figura 3b). Esta estructura también se observa modificada en su patrón típico; el número de vasos en la madera no afectada es de 65/mm², con un diámetro tangencial promedio en los vasos grandes de $70.0 \pm 15.8 \mu\text{m}$ (47.3 - 98.5 μm) y en los vasos angostos de $21.3 \pm 5.1 \mu\text{m}$ (15.8 - 29.5 μm); sin embargo, en las zonas afectadas tanto el número como el diámetro de los vasos disminuyen considerablemente, siendo frecuente observar de 3 a 8 vasos/mm², con un diámetro tangencial de 8 μm . Además, las fibras pierden su orientación y orden, apreciándose una hipertrofia tisular generalizada en esta área (figura 3d, e). Este comportamiento es poco frecuente y se presentó en un caso en que la epífita había permanecido adherida durante varios años.

Discusión

Características macroscópicas de la corteza. *Prosopis laevigata* es uno de los forofitos sobre los que crece exitosamente *T. recurvata*. Las ramas del interior de la copa de los arbustos parecen tener mayor probabilidad de ser habitadas por esta epífita que cualquier otra parte del individuo (García-Franco *et al.*, 2007), probablemente como una protección contra la desecación por el microclima que se establece (García-Franco *et al.*, 2007). No obstante que Samaniego (2002) menciona que *T. recurvata* se puede instalar en ramas lisas o rugosas, el trabajo de campo nos permitió apreciar la afinidad que tienen las “bolas” por crecer en los sitios donde se presentan espinas y rugosidades, espacios que facilitan la fijación de las semillas de la epifi-

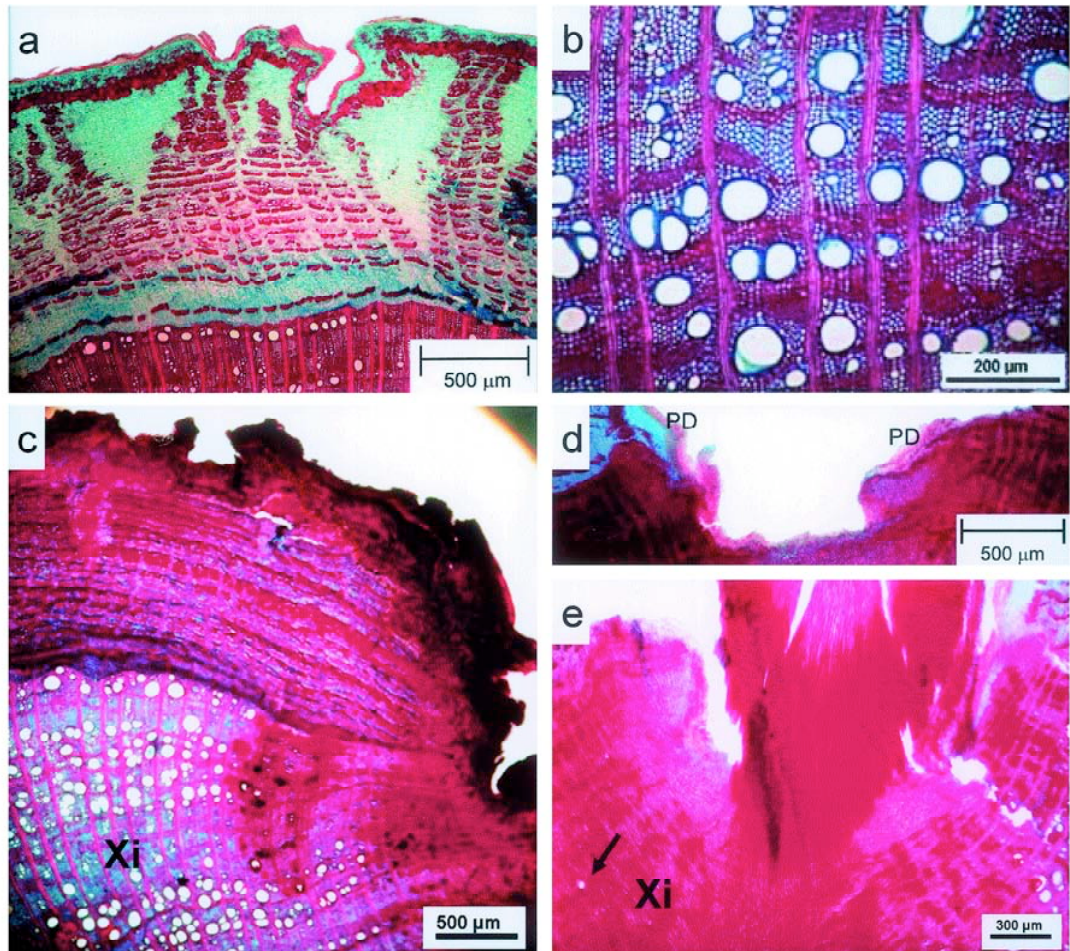


Figura 3. Cortes transversales de ramas de *Prosopis laevigata* con daños profundos por la fijación de *Tillandsia recurvata*. **a.** Invaginaciones sólo en la corteza. **b.** Xilema secundario sin alteraciones. **c.** Invaginación profunda en donde el floema pierde su continuidad y el xilema secundario (Xi) se modifica. **d.** Peridermis (PD) limitando la invaginación. **e.** Xilema secundario (Xi) con hipertrofia generalizada y escasos vasos (flecha).

ta, lo que en muchos casos hizo difícil la obtención de ramas jóvenes con epifitas que tuvieran la corteza libre de espinas, lenticelas o de alguna cicatriz, como lesiones o restos de crecimiento. La morfología externa de la corteza de *P. laevigata* varía de acuerdo con su madurez. En las ramas con diámetros de 1 a 3 cm es lisa y de color pardo; sin embargo, se observan espinas axilares prominentes (Ffolliott y Thames, 1983), en donde es frecuente observar a la planta creciendo. La corteza de ramas mayores de 5 cm y del tronco es escamosa a profundamente fisurada, con desprendimiento de escamas, como lo describen Abundiz-Bonilla *et al.* (2004) para la especie.

Características microscópicas de la corteza. En el estudio anatómico de ramas de *P. laevigata* libres de la epifita se aprecia una peridermis donde la felodermis está constituida

generalmente de cinco hileras de células, mientras que el felema se compone de numerosos estratos que fácilmente se desprenden, aunque en algunas zonas se acumulan más de una peridermis y parches de floema secundario colapsado. Giménez *et al.* (2000) reportan para *P. nigra* 20 ó más hileras de células en la felodermis, con la formación de algunas esclereidas y un tejido suberoso escaso y poco desarrollado, con células de paredes poco engrosadas; en contraste, *P. laevigata* no presenta células pétreas en la felodermis y las paredes tangenciales del súber están más engrosadas que las radiales; los sacos secretores de sustancias gomosas pardas de origen traumático descritas por Giménez *et al.* (2000) en la peridermis tampoco fueron observados en las ramas de *P. laevigata*. Posiblemente caracteres anatómicos de la peridermis en tallos maduros puedan ser empleados como rasgos adicionales para distin-

guir entre especies del género. A diferencia de lo que se ha observado en otras leguminosas (Roth, 1981; Orduño-Cruz y Terrazas, 1998), en las ramas estudiadas de *P. laevigata* no se observan lenticelas evidentes. Subyacente a la peridermis se presenta el córtex; éste forma parte del crecimiento primario de la rama, pero a diferencia de lo observado en las de *Parkinsonia praecox* con diámetros similares (Páez-Gerardo *et al.*, 2005), en *Prosopis laevigata* no se aprecia la presencia de parénquima asimilador, ni aun en las ramas con diámetros de 1 cm, como comúnmente se ha visto en la corteza de ramas jóvenes de otras especies (T. Terrazas, observaciones personales). Es muy probable que en *P. laevigata* este tejido sólo se conserve en ramillas menores de 1 cm de diámetro, perdiéndose tempranamente durante el desarrollo de la corteza. Por otro lado, comúnmente se observa en el córtex de *P. laevigata* células de parénquima que tienen forma rectangular alargada; esto se da como consecuencia del crecimiento secundario de la rama, que se manifiesta con una dilatación tangencial de las células (Strasburger, 1985). Además, en esta zona también se localizan conjuntos de células con las paredes que inician la acumulación de lignina en su pared secundaria. En esta tendencia del parénquima a esclerificarse algunas de ellas se desarrollan tempranamente en fibras y esclereidas, mientras que en otras este proceso es más tardío, como ocurre en las células que contienen cristales romboédricos, produciéndose en la parte más interna del córtex una banda continua de esclerénquima, formada por esclereidas, fibras y células esclerosadas, algunas con cristales romboédricos. Al respecto, Strasburger (1985) describe la formación de nuevo parénquima cortical secundario que se transforma en parte o totalmente en esclerénquima, originándose cilindros de sostén mixtos. En la región floemática, las bandas tangenciales de fibras, los radios ensanchados hacia el córtex y la presencia de cristales de oxalato de calcio, son caracteres que comparte *P. laevigata* con *P. nigra* (Giménez *et al.*, 2000).

Cambios anatómicos de la corteza producidos por el establecimiento de Tillandsia recurvata. Con respecto a las zonas de las ramas donde crece *T. recurvata*, se determinó que ésta provoca diferentes respuestas en la estructura anatómica de la corteza del mezquite. Éstas pueden ser imperceptibles y poco visibles, o por el contrario, ser conspicuas, como si se tratara de cicatrices dejadas por las raíces de la bromeliácea.

En los sitios donde interactúa *T. recurvata* con la rama de *P. laevigata*, en sección transversal, se distinguen claramente las raíces de la epífita, cuyas características anatómicas concuerdan con las descripciones realizadas por Segecín y Scatena (2004) para la especie. Este análisis nos permitió apreciar que las alteraciones causadas en los tejidos de las ramas se deben a las raíces de la epífita y no a otro agente.

Aunque se aprecia que las raíces son superficiales y no

penetran los tejidos de la rama del forofito, es evidente que hay cambios anatómicos en los tejidos de éste. Uno de los más comunes se da en la peridermis, ya que ésta desaparece, observándose en su lugar la acumulación de sustancias oscuras. Asimismo, hacia la zona del córtex, las células se colapsan mientras que otras se llenan de gran cantidad de contenido oscuro, además de la formación de esclerénquima. Esta región se separa de los tejidos más internos por la formación de súber interno. En numerosos trabajos se han reportado cambios anatómicos en la corteza como una respuesta a daños causados por diversos agentes patógenos que incluyen insectos (Franceschi *et al.*, 1998, 2000), hongos (Robinson y Morrison, 2001; Nagy *et al.*, 2004, 2005; Hudgins *et al.*, 2005) y microorganismos (Best y McManus, 2004). Estos cambios se refieren en la mayoría de los casos a un aumento de volumen celular, a la presencia de sustancias fenólicas y a la formación de peridermis de daño, entre otros. Estas alteraciones se presentan en los tejidos afectados de *P. laevigata*.

Otro de los cambios estructurales observados es la formación de peridermis de daño profundo en las ramas de *P. laevigata*. De acuerdo con Waisel (1995), los patógenos inducen la formación de peridermis profundas en las plantas que en condiciones normales (sanas) desarrollan peridermis superficial. Por otro lado, Bloch (1952) indica que en ambientes donde la humedad relativa es baja no se favorece la producción de peridermis de daño. Sin embargo, en *P. laevigata* ésta se origina en capas intermedias del córtex, y en ocasiones puede llegar al floema secundario colapsado.

Con respecto a las sustancias oscuras observadas en diferentes niveles de la corteza de *P. laevigata*, posiblemente se trate de compuestos fenólicos que también se forman en esta zona como una barrera química de resistencia a varias enfermedades, como se ha encontrado en otras especies (Waisel, 1995; Franceschi *et al.*, 1998, 2000; Eyles *et al.*, 2003; Nagy *et al.*, 2004, 2005; Hudgins *et al.*, 2005). Actualmente se está desarrollando un trabajo para identificar la naturaleza química de estas sustancias en *P. laevigata*.

En un solo caso la invaginación de la corteza modifica el patrón típico de la madera. Zimmermann (1983) registra que generalmente la madera responde ante la presencia de patógenos taponando los vasos con tilos y gomas, pero en el forofito estudiado esto no fue observado. En *P. laevigata* fue evidente la hipertrofia del tejido, producida por la disminución drástica en el diámetro y el número de vasos y la pérdida del orden de las fibras. Los vasos angostos son mucho menos eficientes en la conducción hidráulica que los vasos amplios (Zimmermann, 1983). Esto, aunado a la escasez de estos elementos, seguramente conlleva a que en las áreas en donde se presentan las modificaciones se reduzca drásticamente el porcentaje del flujo del agua. Aunque este nivel de daño es raro, debe ocurrir cuando hay una interacción epífita-rama de mucho tiempo.

La interacción. A pesar de que la mayoría de los autores ha subestimado el impacto que las epífitas pueden causar sobre sus forofitos, Benzing (1990) plantea la existencia de un parasitismo facultativo o epiparasitismo como una posibilidad en la relación epífita-forofito. El mismo autor menciona que algunas epífitas pueden dañar a los forofitos a través de varios mecanismos, como puede ser la producción de fitotoxinas, que conllevan a la defoliación de los hospederos, así como a la creación de condiciones que favorecen el ataque de patógenos a los tejidos de los hospederos. En este sentido, se llegaron a observar ocasionalmente restos de hifas creciendo en la interfase raíz-corteza del material estudiado, sin que se pudiera precisar su identidad ni su función. A este respecto, Benzing (1990) atribuye a algunos hongos asociados a las raíces de las plantas de *Tillandsia* una probable acción virulenta, transformando a la epífita en un reservorio de enfermedades infecciosas. Como respuesta las plantas pueden producir varios cambios estructurales y toxinas o metabolitos repelentes contra dicho fenómeno (Franceschi *et al.*, 1998, 2000; Eyles *et al.*, 2003; Nagy *et al.*, 2004, 2005; Hudgins *et al.*, 2005).

Por otra parte, Benzing (1990) menciona que muchos autores y él mismo suponen que nutrimentos disponibles en la superficie de la corteza son incorporados por las epífitas, pero en el caso de *Tillandsia* no se había encontrado alguna evidencia que apoyara esta idea. Sin embargo, el velamen bien desarrollado que se observó en las raíces de *T. recurvata* sugiere que estas plantas son capaces de absorber sustancias disponibles en los forofitos.

El desarrollo limitado de las raíces de epífitas como *Tillandsia recurvata* sobre sus hospederos fue descrito por Benzing (1990) como epifitismo extremo y en pocas ocasiones parece causar algún daño a los forofitos. Sin embargo, las raíces podrían acentuar el daño en la corteza de las ramas dependiendo de la abundancia de la epífita en ellas. Todos los cambios observados en la corteza por influencia de la epífita, dependiendo de su frecuencia y extensión, pueden repercutir en el intercambio gaseoso de la corteza, disminuyendo la movilización de CO₂ en áreas disfuncionales y, a nivel de la madera, pueden afectar la movilización de agua y minerales.

Agradecimientos

Los autores agradecen a José García Franco el habernos invitado a participar en el proyecto "Incidencia y efecto de *Tillandsia recurvata* en *Prosopis laevigata* en la zona centro norte de México", a Alejandro Flores Palacios y Ascensión Capistrán-Barradas, su ayuda en la elección de localidades en San Luis Potosí; a Nayeli Libertad Echeveste Ramírez el apoyo brindado en el laboratorio y a Gustavo I. Labrada, el apoyo técnico en la preparación de las imágenes. También se agradece la revisión y los comentarios favorables de dos árbitros anónimos y a Jorge A.

Meave su valioso apoyo y sugerencias para la preparación final del manuscrito. El presente estudio fue financiado a través del Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera para la formación de Grupos de Investigación (PAPCA) 2006 de la FES Iztacala, UNAM, y CONAFOR-SEMARNAT (2006-2007).

Literatura citada

- Abundiz-Bonilla L.A.M., Barajas-Morales J. y Tenorio-Lezama P. 2004. *Anatomía de Maderas de México: Árboles y Arbustos del Matorral Xerófilo de Tehuacán, Puebla*. Instituto de Biología. Publicaciones Especiales 19. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Benzing D.H. 1990. *Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Best M.V. y McManus S.P. 2004. Anatomy of cranberry stem gall and localization of bacteria in galls. *Phytopathology* **94**:1172-1177.
- Bloch, R. 1952. Wound healing in higher plants. *Botanical Review* **18**:655-679.
- Eyles A., Davies N.W., Yuan Z.Q. y Mohammed C. 2003. Host responses to natural infection by *Cytospora* sp. in aerial bark of *Eucalyptus globules*. *Forest Pathology* **33**:317-331.
- Ffolliott P.F. y Thames J.L. 1983. Manual sobre taxonomía de *Prosopis* en México, Perú y Chile. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. FAO, Roma, Departamento de Agricultura. <www.fao.org/docrep/006/Q2580S/Q2580S00.HTM>
- Franceschi R.V., Krekling T., Berryman A.A. y Christiansen E. 1998. Specialized phloem parenchyma cells in Norway spruce (Pinaceae) bark are an important site of defense reactions. *American Journal of Botany* **85**:601-615.
- Franceschi R.V., Krokene P., Krekling T. y Christiansen E. 2000. Phloem parenchyma cells are involved in local and distant defense responses to fungal inoculation or bark-beetle attack in Norway spruce (Pinaceae). *American Journal of Botany* **87**:314-326.
- Galera M.F. 2000. *Las Especies del Género Prosopis (Algarrobos) de América Latina con Especial Énfasis en Aquellas de Interés Económico*. Talleres Gráficos de Graziani Gráfica. Buenos Aires.
- García-Franco, J.G., Flores-Palacios A., Capistrán A.B., Aguirre-León E., Aguilar-Rodríguez S. y Huidobro-Salas M.E. 2007. Incidencia y efecto de *Tillandsia recurvata* sobre *Prosopis laevigata* en la zona semiárida del Centro-Norte de México. Informe Final (mayo 2006- febrero 2007). Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología A.C., 64 p.
- Giménez A.M., Moglia G., Hernández P. y Bravo S. 2000. Leño y la corteza de *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron, Mimosaceae, en relación a algunas magnitudes dendrométricas. *Revista Forestal Venezolana* **44**:29-37.
- Hudgins J.W., McDonald G.I., Zambino P.J., Klopfenstein N.B. y Franceschi V.R. 2005. Anatomical and cellular responses of *Pinus monticola* stems tissues to invasion by *Cronartium ribicola*. *Forest Pathology* **35**:423-443.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *International Association of Wood Anatomists Bulletin New Series* **10**:219-332.

- Johansen D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill. Nueva York.
- Leica Microsystems. 2002. Leica Qwin. Digital imaging systems for professional microscopy Leica. Imagic Bildverarbeitung AG, Wetzlar, Alemania.
- Montaña C., Dirzo R. y Flores A. 1997. Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* **29**:517-521.
- Nagy N.E., Gunnar F.C, Krokene P., Krekling T., Lönneborg A. y Solheim H. 2004. Induced responses to pathogen infection in Norway spruce phloem: changes in polyphenolic parenchyma cells, chalcone synthase transcript levels and peroxidase activity. *Tree Physiology* **24**:505-515.
- Nagy N.E., Franceschi V.R., Kvaalen H. y Solheim H. 2005. Callus cultures and bark from Norway spruce clones show similar cellular features and relative resistance to fungal pathogens. *Trees* **19**:695-703.
- Orduño-Cruz A. y Terrazas T. 1998. Anatomía de la corteza de tres especies de leguminosas I. Origen y desarrollo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **63**:51-65.
- Páez-Gerardo L.E. 2005. Biología de *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) y su importancia en aplicaciones prácticas y ecológicas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Edo. de México. 82 pp.
- Páez-Gerardo L.E., Aguilar-Rodríguez S., Terrazas T., Huidobro-Salas M.E. y Aguirre-León E. 2005. Cambios anatómicos en la corteza de *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Hawkins causados por la epífita *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **77**:59-64.
- Robinson M.R. y Morrison D.J. 2001. Lesion formation and host response to infection by *Armillaria ostoyae* in the roots of western larch and Douglas-fir. *Forest Pathology* **31**:371-385.
- Roth I. 1981. *Structural Patterns of Tropical Barks*. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Gebrüder Borntraeger, Berlín.
- Samaniego A. 2002 *Tillandsia recurvata*: relación con la textura de las ramas de *Prosopis laevigata*. *Biotropica* **24**:402-407.
- Segecin S. y Scatena V.L. 2004. Morfoanatomía de rizomas e raíces de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **18**:253-260.
- Strasburger, E. 1985. *Tratado de Botánica*. 7ª. Ed. Marín. Barcelona.
- Trockenbrodt M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. *International Association of Wood Anatomists Bulletin New Series* **11**:141-166.
- Waechter J.L. 1998. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil subtropical. *Ciência e Natura* **20**:43-66.
- Waisel Y. 1995. Developmental and functional aspects of the periderm. En: Iqbal M. Ed. *The Cambial Derivatives*. pp. 293-315. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Gebrüder Borntraeger, Berlín.
- Zimmermann, H.M. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Series in Wood Science. Springer-Verlag. Berlín.

Recibido: 14 de agosto de 2007

Aceptado: 12 de noviembre de 2007