

**NUEVOS ASPECTOS ANATOMICOS Y
ECOLOGICOS SOBRE *Piper nobile*
Y ESPECIES AFINES**

Héctor López-Naranjo 1

Narcisana Espinoza de Pernía 1

Williams León Hernández 2

RESUMEN

El leño de *Piper nobile* independientemente de su origen morfológico y ontogénico es ampliamente multirradiado (con radios hasta de 44 células de espesor) y de baja densidad. Hay diferencias notables, sin embargo, entre las partes aéreas y las subterráneas. Por ejemplo, las raíces presentan con relación a los tallos, crecimiento secundario anómalo, vasos más cortos y estrechos, y fibras leñosas también más cortas. El parénquima axial y los radios no incrementan de volumen en las raíces. La anomalía en el crecimiento secundario de las raíces es debida a la formación de anillos o arcos de parénquima amilífero, resultantes de la actividad irregular del cámbium vascular. La anatomía del leño guarda relación con el hábito de crecimiento de la especie y con la lentitud en el desarrollo longitudinal del vástago. Existe una correlación evidente entre la condición multicaule del sistema rameal y el desarrollo de radios altos y muy anchos. En general, la actividad de los ápices vegetativos y reproductivos, la morfología de los simpodios, la estructura primaria del tallo y la anatomía del leño son tan particulares entre las especies de *Piper* que resulta bastante difícil relacionar a las Piperaceae con otras familias.

1. Profesores Titulares. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida-Venezuela.
2. Profesor Asistente de la misma Institución.

INTRODUCCION

Las Piperaceae constituyen una de las pocas familias dicotiledóneas cuyo sistema vascular primario se asemeja al de las Monocotiledóneas, pero a diferencia de éstas los tallos y raíces presentan crecimiento secundario en grosor de origen cambial (METCALFE & CHALK, 1950). El sistema vascular primario del tallo en las especies de *Piper* es doble, es decir, consiste de un sistema de haces periféricos y otro sistema de haces medulares, separados ambos por un grueso anillo esclerenquimático. Los primeros se disponen en uno, dos o tres círculos, mientras los segundos pueden estar dispersos o más comúnmente ordenados en un anillo en la médula. Aunque todos los haces son colaterales-abiertos, el cámbium vascular sólo se origina en los haces periféricos mediante la integración del cámbium fascicular y el cámbium interfascicular (LÓPEZ-NARANJO & PARRA, 1993). Según estos autores, en *P. nobile* el sistema rameal del vástago está construido de simpodios monofilos, en los cuales los haces periféricos están relacionados con la vascularización de la hoja, mientras los haces medulares vascularizan el eje inflorescencial. En consecuencia, el doble sistema vascular que distingue al tallo de *Piper* debe ser interpretado como un complejo sistema de trazas foliares (haces periféricos) y trazas inflorescenciales (haces medulares) (LÓPEZ-NARANJO & PARRA, 1993). Los caracteres generales del leño de *Piper* son resumidos por DADSWELL & RECORD (1936), METCALFE & CHALK (1950) y ESPINOZA DE PERNÍA & LEÓN (1995). Destacan estos autores la poca longitud y diámetro de los vasos, los radios altos y muy anchos, la ausencia de zona de contacto entre vasos y radios, y el carácter estratificado de los elementos axiales. La porosidad difusa y la ausencia de anillos de crecimiento también son caracteres distintivos entre las especies americanas del género (ESPINOZA DE PERNÍA & LEÓN, 1995).

MATERIALES Y MÉTODOS

Piper nobile C. DC. es árbol multicaule con el sistema rameal simpodial-pseudodicotómico, que crece en el sotobosque de las selvas nubladas de Venezuela y Colombia. El material estudiado proviene de los bosques montañosos (1550-2350 m altitud) del Estado Mérida (Venezuela) donde la especie es un elemento característico de la vegetación. Las muestras del leño de tallos y

raíces fueron seleccionadas de tres ejemplares adultos en fructificación, y analizadas en los laboratorios de Anatomía de Maderas y Fitomorfología de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Los Andes. La especie comienza a florecer durante los meses de junio-julio y continúa hasta septiembre-octubre. Se utiliza la terminología clásica para la descripción del leño y los métodos usuales de preparación y coloración de los tejidos y láminas.

Cuatro aspectos constituyen el propósito del presente trabajo: El crecimiento secundario anómalo en las raíces; la comparación entre los leños caulinar y radical; las correlaciones de hábito; y la distinción con respecto al hábito trepador de *Aristolochia*. Para este aspecto último nos basamos en gran parte en las descripciones de ESPINOZA DE PERNÍA & LEÓN (1995) sobre el leño de otras cinco especies del género y un trabajo previo realizado por LÓPEZ-NARANJO & PARRA (1993) sobre estructura primaria de *Piper nobile*. Adicionalmente se apoya este artículo en algunas observaciones preliminares, sobre una publicación futura, referida a *Piper eriopodon* (Miq.) C.DC., *Piper dilatatum* L.C. Rich., *Piper diffamatum* Treal. & Yuncker, *Piper aduncum* L. y *Piper prunifolium* Jacq., especies todas de los bosques nublados de Los Andes de Venezuela.

RESULTADOS

La estructura primaria del tallo y las raíces en *Piper nobile* es descrita por LÓPEZ-NARANJO & PARRA (1993). Destacan estos autores que los tallos jóvenes son blandos y suculentos por almacenar mucha agua en la epidermis, el córtex y la médula, sobre todo en esta última que es el tejido de mayor volumen y actividad celular. Las raíces, por el contrario, constituidas de protostelas meduladas poliarcas, almacenan almidón de reserva particularmente en el parénquima cortical y la médula. La acumulación de agua y de almidón incrementa de manera notable durante el crecimiento secundario en grosor lo cual es posible debido al enorme desarrollo de los radios xilemáticos. Los radios constituyen el tejido más voluminoso en la estructura del leño caulinar y radical, seguido de las fibras, los vasos y el parénquima axial.

I. Crecimiento secundario anómalo en las raíces

El origen del cámbium vascular es normal en los tallos y las raíces de *P. nobile*. Sin embargo, al comparar la actividad celular

del cámbium vascular y la estructura de los cuerpos leñosos se evidencian diferencias anatómicas significativas entre los dos órganos. Es decir, mientras el crecimiento secundario en grosor es normal en los tallos, en las raíces es anómalo.

La anomalía en el crecimiento secundario de las raíces es debida a la formación de anillos concéntricos, continuos o discontinuos, de parénquima en bandas resultantes de la actividad irregular del cámbium vascular. Este parénquima es un tejido amilífero secundario, no un "floema incluso" propiamente dicho pues en su estructura faltan los tubos cribosos. El origen primario de esta anomalía está en el periciclo del cilindro central. Es decir, el cámbium vascular que se origina del periciclo, a diferencia del derivado del parénquima entre floema y xilema que sólo produce elementos axiales, forma radios tan progresivamente amplios que cuando éstos se aproximan al límite de la anchura máxima (44 células de espesor) las iniciales cambiales pierden sus propiedades para dividirse y diferenciarse por la vía usual, y en su lugar es generado hacia dentro bandas concéntricas anastomosadas de parénquima amilífero. Este proceso, que se observa por primera vez cuando las raíces alcanzan diámetros de 5 a 10 mm luego de un breve período de crecimiento normal, interrumpe la continuidad transversal del leño de modo parcial. Luego de un corto período de divisiones irregulares, la estructura y propiedades originales del cámbium vascular queda restablecida y las derivativas internas se diferencian en elementos axiales y radiales, hasta que la anomalía es marcada nuevamente por la anchura de los radios.

Cuando las raíces son radialmente simétricas, la distancia entre un anillo de parénquima y el siguiente varía entre 7 y 10 mm, y generalmente hay tres o cuatro de estos anillos en raíces de 5,0 a 6,5 cm de diámetro. Al contrario, cuando el leño radical resulta demasiado excéntrico, como a veces ocurre, el parénquima amilífero no se desarrolla en forma de anillos sino en arcos o semicírculos gruesos sobre el sector leñoso de mayor actividad cambial. Usualmente, el fenómeno descrito no afecta el desarrollo de la corteza, la cual, lo mismo que el xilema secundario, acumula altas concentraciones de almidón de reserva en los radios floemáticos, un hecho que puede relacionarse con la poca especialización de los tejidos.

El desarrollo a intervalos regulares de tiempo de parénquima en el leño radical de *P. nobile* puede interpretarse como un recurso adicional importante, distinto al de los radios xilemáticos y floemáticos, para el almacenamiento de almidón de reserva.

II. Comparación anatómica entre los leños caulinar y radical

El leño de *Piper nobile*, independientemente de su origen morfológico y ontogénico, es ampliamente multirradiado y de baja densidad ($d=0,45-0,47 \text{ g/cm}^3$). El sistema axial consiste de vasos cortos y estrechos (con baja densidad de poros), parénquima paratraqueal vasicéntrico delgado (1-2 células de espesor) y fibras predominantemente no septadas. Otro elemento común en el leño caulinar y radical es la ausencia de punteaduras radiovasculares, pues no hay zona de contacto entre vasos y radios. Los radios, siempre altos y muy anchos, varían desde 8 hasta 44 células de espesor. Finalmente, no hay cristales, sílice, células oleíferas ni conductos gomíferos en el sistema axial o radial.

Las diferencias anatómicas entre el leño caulinar y el radical en *P. nobile*, las cuales no son del tipo usual a las referidas en la literatura botánica, resultan comprensibles si se tiene en cuenta los factores que influyen en el crecimiento de los órganos. Como es bien conocido, las condiciones higrofiticas y umbrosas del sotobosque de la selva nublada influyen negativamente en el crecimiento de las raíces pero favorecen el desarrollo del vástago. En efecto, las raíces laterales (6-7 cm diámetro) presentan, con relación a los tallos aéreos, vasos más cortos y de menor diámetro tangencial, y fibras leñosas también más cortas. El parénquima axial que rodea a los vasos, el cual se presenta en series cortas de 2-4 células y a veces fusiforme, no incrementa de volumen en las raíces (como suele ocurrir en muchos árboles leñosos) sino que permanece como un carácter constante muy conservativo en los dos leños. De la misma manera, la altura, anchura e histología de los radios también permanece casi invariable. Aunque la concentración de almidón es significativamente mayor en las raíces, este carácter también es evidente en los radios del leño caulinar, especialmente en las porciones basales de los ejes donde la densidad de las yemas de reposo es mayor a causa del acortamiento de los entrenudos. Finalmente, una distinción anatómica de importancia evolutiva es la estratificación de los elementos axiales: mientras todos los elementos axiales son estratificados en el leño caulinar, en las raíces sólo las fibras y el parénquima axial exhiben tal característica.

En el siguiente cuadro comparativo se recopilan las semejanzas y diferencias más importantes entre los leños del tallo

y la raíz basadas en muestras seleccionadas de plantas adultas en fructificación.

Característica	Tallo	Raíz
1. VASOS/POROS		
Densidad	5-11 poros/mm ²	5-8 poros/mm ²
Diámetro	80-100 µm	60-80 µm
Longitud	250-350 µm	180-280 µm
Platinas de perforación	Simplex y horizontales	Simplex y horizontales
Punteaduras intervasculares	Escalariformes	Escalariformes
2. FIBRAS		
Morfología	Predominantemente no septadas	Predominantemente no septadas
Punteaduras	Diminutas e indistintamente areoladas	Diminutas e indistintamente areoladas
Paredes	Moderadamente gruesas	Moderadamente gruesas
Longitud	510-1080 µm	380-1040 µm
3. PARENQUIMA AXIAL		
Morfología	Paratraqueal vasocéntrico delgado	Paratraqueal vasocéntrico delgado
Punteaduras	Grandes y alargadas	Grandes y alargadas
4. RADIOS		
Ordenamiento	No estratificados	No estratificados
Composición	Heterocelulares	Heterocelulares
Anchura	8-44 células	12-44 células
Altura	Mayores de 1 mm	Mayores de 1 mm
Densidad	1-2/mm	1-2/mm
Contenido	Agua. Almidón variable	Almidón abundante
Punteaduras radiovasculares	Ausentes	Ausentes
5. ESTRATIFICACION		
	Todos los elementos axiales estratificados	Sólo las fibras y el parénquima estratificados.

III. Correlaciones de Hábito

La anatomía del leño en *Piper nobile* guarda relación con los caracteres propios del hábito de crecimiento, cuya expresión más evidente es la acumulación de agua por los tejidos y el lento desarrollo de los ejes del vástago. Los elementos vasculares cortos

y estrechos y la baja densidad de vasos, en la estructura del leño, sin duda imponen algunas restricciones para una eficiente conducción y transporte de agua y minerales. Este hecho, que contrasta con las trepadoras leñosas y las plantas arbóreas de rápido crecimiento, constituye la causa principal que impide o limita el desarrollo de un cuerpo aéreo grande. La lentitud en el crecimiento del vástago, sin embargo, tiene como causa primaria el complejo método de desenvolvimiento de los ejes vegetativos y reproductivos. La diferenciación de los ápices vegetativos y la substitución axilar de los mismos por otros nuevos, procesos que se verifican casi simultáneamente dentro de una vaina peciolar común, deben combinar la pseudodicotomía caulino-rameal con la incapacidad de los ápices para mantener una actividad meristemática prolongada y persistente (LÓPEZ-NARANJO & PARRA, 1993). Este mecanismo de crecimiento, que conduce a la formación de simpodios morfológicamente simplificados (monofilos), aunque favorece la supervivencia bajo la sombra del sotobosque debido al incremento en el área foliar, es completamente inapropiado para ganar altura.

Por otro lado, la condición multicaule del sistema rameal parece estar correlacionada con los radios altos y anchos. En efecto, la formación de brotes basales de renuevo es un proceso regenerativo que requiere de tejidos suficientemente hidratados, de una fuente de energía, y de un gran volumen de células parenquimáticas susceptibles de multiplicación celular. Esto sólo es posible debido a las características anatómicas e histológicas de los radios, los cuales, como ya se indicó, acumulan el agua y el almidón necesarios para facilitar la reactivación y el crecimiento de las yemas basales. A este proceso también contribuye de alguna manera la corteza donde la acumulación de almidón de reserva es evidente en los radios floemáticos.

Puesto que la morfología de los radios no difiere de manera significativa en los tallos y raíces, excepto en el contenido, la supuesta correlación entre altura de los radios y longitud del entrenudo propuesta por algunos autores no tiene soporte anatómico. En realidad, los entrenudos varían mucho durante el desarrollo del vástago, pero en todos los casos la longitud de los mismos depende primariamente del tamaño de la yema. La yema terminal de cada simpodio siempre es mayor que la axilar y ésta,

a su vez, mayor que la catafilar. Esta es la razón por la cual los entrenudos del eje principal resultan mayores que los rameales e inflorescenciales, y éstos mayores que el entrenudo derivado de la axila del catafilo.

IV. LEÑO DE PIPER VS LEÑO DE ARISTOLOCHIA

Todas las hipótesis que tratan de explicar las relaciones de las Piperaceae con grupos actuales de plantas angiospermas son cuestionadas por YUNCKER (1958). Para este autor las Piperaceae son tan particulares en sus caracteres morfológicos y anatómicos que difícilmente pueden descubrirse vínculos evidentes o relaciones de parentesco verdaderos con otros grupos vivientes de dicotiledóneas, excepto una relación cuestionable con las Polygonales o con las Urticales. Una nueva hipótesis, sin embargo, basada en caracteres del leño, es presentada por CARLQUIST (1993). Este autor, siguiendo el esquema de METCALFE & CHALK (1950), TAKHTAJAN (1987) y CRONQUIST (1981), considera que la anatomía del leño de las Aristolochiaceae es prácticamente idéntica a la de las Piperaceae, razón por la cual el orden Piperales debería ser ampliado con la inclusión de las Aristolochiaceae. Con relación a esta conclusión creemos que las afinidades entre las dos familias no son verdaderas a pesar de la aparente similitud entre los leños de *Piper* y *Aristolochia*. En realidad, los dos taxa difieren y son opuestos en la mayoría de los caracteres. Así, mientras las Piperaceae consisten de arbustos y árboles pequeños, o plantas herbáceas suculentas terrestres o epífitas, rara vez trepadoras o epífitas leñosas (STEYERMARK, 1984; BURGER, 1971), las Aristolochiaceae comprenden trepadoras herbáceas o leñosas, rara vez arbustos o árboles pequeños (BARRINGER, 1983, 1986). El leño de *Piper*, en consecuencia, difiere del de *Aristolochia* y trepadoras leñosas en general, por los vasos cortos y estrechos, por las fibras leñosas típicas y por la ausencia de estructuras ambiguas (traqueidas/fibrotraqueidas) y de anillos de crecimiento. Tampoco hay en las Piperaceae una combinación de vasos amplios y largos con vasos cortos y estrechos, como es usual, según CARLQUIST (1993), en el xilema secundario de las Aristolochiaceae, lo mismo que en otras trepadoras leñosas (GASSON & DOBBINS, 1991; NAIR, 1993). Los radios también son diferentes en estructura y contenido (véase ESPINOZA DE PERNIA

& LEON, 1995; METCALFE & CHALK, 1950). Las características señaladas y muchos otros detalles morfológicos y anatómicos propios de las Piperaceae, como por ejemplo, la presencia de estípulas verdaderas, haces vasculares formando un doble sistema (periférico y medular) en el tallo y el hecho significativo que la epidermis caulinar se desarrolla constituyendo un tejido acuífero múltiple (LOPEZ-NARANJO & PARRA, 1993) dificultan cualquier afinidad con las Aristolochiaceae. La estratificación del leño también es otra característica sobresaliente en el género *Piper* (METCALFE & CHALK, 1950) que colocan a la familia en una escala evolutiva superior a las Aristolochiaceae. En realidad, las especies lianoides de las Aristolochiaceae parecen tener mayores similitudes con las Dioscoreaceae (BARRINGER, 1983). Conclusión: la anatomía del leño en las especies de *Piper* no guarda correlación con el hábito trepador.

BIBLIOGRAFIA

- BARRINGER, K. 1983. Flora Costaricensis. Family N° 59: Aristolochiaceae. Fieldiana Botany 13: 79-87.
- _____. 1986. News species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae) from Peru. *Brittonia*, 38(2): 128-132.
- BURGER, W. 1971. Piperaceae. Flora Costaricensis. Fieldiana. Vol. 35: 79-196.
- CARLQUIST, S. 1993. Wood and bark anatomy of Aristolochiaceae Systematic and habitat correlations. *IAWA Journal*, Vol. 14(4): 341-357.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York.
- DADSWELL, H.E. & S.J. RECORD, 1936. Identification of woods with conspicuous rays. *Tropical Woods* 48: 1-30.
- ESPINOZA DE PERNIA, N. & W. LEON, 1995. Estudio anatómico del leño de seis especies del género *Piper*. *Pittieria* 23.
- GASSON, P. & D.R. DOBBINS, 1991. Wood anatomy of the Bignoniaceae, with a comparison of trees and lianas. *IAWA Bulletin*, Vol. 2 (4): 389-417.

- LOPEZ-NARANJO, H. & J. PARRA, 1993. Organografía y hábito de crecimiento de *Pipernobile* C.DC. (Piperaceae). *Pittieria* 20: 79-109
- METCALFE, C.R. & L. CHALK, 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. II. Oxford At The Clarendon Press.
- NAIR, M.N.B., 1993. Structure of Stem and Cambial Variant in *Spatholobus roxburghii* (Leguminosae). *IAWA Journal*, Vol. 14(2): 191-204.
- STEYERMARK, J. 1984. Flora de Venezuela: Piperaceae. Vol. II. 2da. Parte. Instituto Nacional de Parques. Caracas. 619 p.
- TAKHTAJAN, A. 1987. *Systema magnoliophytorum*. Oficina Editora NAUKA, St. Petersburg.
- YUNCKER, T.G. 1958. The Piperaceae: A family profile. *Brittonia* 10(1): 1-7