

HABITO EPIFITICO DE *Piper subsessilifolium* C. DC. var. *morii* Steyermark: Anatomía y Ecología.

Héctor López-Naranjo *

RESUMEN

Piper subsessilifolium* var. *morii es una planta epífita de sombra que crece sobre el tronco de algunos árboles y arbustos de la selva nublada, a 2.325 m de altitud. El tallo es muy delgado y flexuoso, diferenciado en una parte basal decumbente, de 4-6 m, y otra distal erecta, de 2-3 m. El primer paso para el epifitismo en esta especie es la pérdida del cámbium vascular y la retención y persistencia de los tejidos primarios. El segundo paso es una adaptación especial consistente en la formación, a partir de las regiones nodales del tallo, de raíces adventicias aéreas de absorción y nutrición, en los entrenudos inferiores, y raíces de sostén, en los superiores. El tercer paso es la reducción del follaje, la simplificación del parénquima asimilador y la disminución del número de estomas por unidad de superficie foliar. La absorción de agua y nutrientes minerales lo obtiene la planta de la superficie húmeda y descompuesta del mantillo vegetal superior mediante la asociación micorrizógena con hongos Phycomycetales. Los árboles y arbustos hospederos más comunes son los siguientes: ***Decussocarpus rospigliosii*** (Pilger) de Laub..., ***Vochysia duquei*** Pilger, ***Palicourea ensiformis*** Stey. y ***Psidium*** sp.

Palabras clave: ***Piper***, epífita, dimorfismo, evolución.

ABSTRACT

***Piper subsessilifolium* C. DC. var. *morii* Stey.** is a epiphytic shade plant of the high cloudy forests of Venezuela. Stem and branches are slender and flexuous with large pith. Because of the

* Profesor Titular. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Laboratorio de Fitomorfología. Mérida, Venezuela

early loss of the vascular cambium the secondary tissues are scanty. Roots are adventitious and dimorphous: nutrition and supporting roots. Leaves are relatively large but with simple structure and few stomata. Mycorrhizas are conspicuous.

Key words: *Piper*, epiphyte, dimorphism, evolution.

INTRODUCCION

El hábito epifítico en las Piperaceae americanas es muy común en *Peperomia*, pero raro en *Piper* (STEYERMARK, 1984; BURGER, 1971). Sin embargo, una planta verdaderamente epífita leñosa, que crece sobre el tronco de algunos árboles en los bosques nublados de Venezuela, es *Piper subsessilifolium* C.DC. var. *morii* Stey. (STEYERMARK, 1984, p. 282 y 567). Esta planta también crece en Costa Rica donde ha sido identificada como *Piper subsessilifolium* C.DC. por BURGER (1971, p. 179). El mismo hábito de crecimiento epifítico también lo presentan dos especies nativas de Guatemala: *Piper xanthostachyum* C.DC. y *Piper flavidum* C.DC. (STANDLEY & STEYERMARK, 1952).

Las características organográficas de las especies epifitas de *Piper* son desconocidas en la literatura botánica. No obstante, sobre el epifitismo en *Peperomia* se pueden extraer algunas conclusiones de la obra de STEYERMARK (1984). Según este autor: (1) Las especies más primitivas tienen todo el vástago suculento; las más avanzadas exhiben la suculencia sólo en el tallo o en las hojas. (2) Las hojas, cuando suculentas, usualmente adquieren color verde brillante en el haz y verde plateado o púrpura en el envés. (3) No hay especificidad entre epífita y portador. En este aspecto, algunas especies pueden crecer sobre troncos cubiertos de musgo, sobre rocas húmedas cerca de caídas de agua, entre las bases foliares de Bromelias, o colgando de grietas en paredes rocosas. Otras prefieren vegetar sobre árboles y troncos muertos. Finalmente, son muchas las especies que pueden desarrollarse tanto en tierra como ser epifitas (epifitas facultativas). (4) Los tallos, por lo general, son decumbentes y enraizados en la base y erectos en las porciones apicales. Aunque la mayoría de las epifitas vasculares depende en alto grado de la humedad atmosférica, como fue establecido originalmente por SCHIMPER (1935), muy poco se sabe en cuanto al origen y la evolución de este particular hábito de crecimiento (TOMLINSON, 1969). Algunas formas epifíticas, tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas, parecen haber evolucionado

de especies que crecen en el suelo (WALTER, 1971); pero la secuencia evolutiva directa desde la condición terrestre a la vida epifítica no es posible, en la mayoría de los casos, pues las plántulas de las verdaderas epífitas no están adaptadas a la existencia terrestre (TOMLINSON, 1969).

LESICA & ANTIBUS (1990) examinaron la ocurrencia de micorrizas en 68 especies de epífitas (incluyendo 9 de **Peperomia**), como posible mecanismo adaptativo en el flujo de nutrientes, y llegan a la conclusión que, con excepción de Orchidaceae y Ericaceae que son micorrizógenas obligatorias en cualquier hábitat, las asociaciones micorrizógenas están ausentes en la mayoría de las epífitas y, por lo tanto, no parecen desempeñar un papel importante en la nutrición mineral de estas plantas. La baja tasa de fotosíntesis de las epífitas puede ser insuficiente para soportar la simbiosis micorrizógena (BENZING, 1986; LESICA & ANTIBUS, 1990).

El objetivo principal de la presente investigación es descubrir las adaptaciones morfológicas y anatómicas del tallo, hojas y raíces que hacen posible la vida epifítica en ***Piper subsessilifolium*** C.DC. var. **morii** Stey. bajo las condiciones de alta humedad atmosférica y baja luminosidad del bosque nublado.

MATERIALES Y METODOS

Piper subsessilifolium C. DC. var. **morii** Stey. es descrita e ilustrada en cuanto a los caracteres morfológicos y anatómicos del tallo, hoja y raíces, y su modo particular de crecimiento. Todo el material fue colectado en el bosque nublado de San Eusebio (Distrito Andrés Bello, Mérida, Venezuela) a 2.325 m de altitud. Las muestras fueron procesadas y analizadas, mediante las técnicas usuales de microtomía vegetal, en el Laboratorio de Fitomorfología del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes. La interpretación y descripción de los caracteres morfológicos y anatómicos está basado en el análisis comparativo con otras varias especies del género de hábito terrestre, propias también del bosque nublado. Entre éstas son citadas: ***Piper dilatatum*** L.C. Rich, ***Piper aequale*** Vahl, ***Piper glabrescens*** (Miq.) C. DC. y ***Piper riitosense*** Trel. & Yunck. descritas en cuanto a anatomía foliar por CARRILLO & VIERA (1982). Asimismo, son referidos los resultados anatómicos publicados por ESPINOZA DE PERNIA & LEON (1995) y LOPEZ-NARANJO & Col. (1993, 1995, 1996).

RESULTADOS

El cuerpo vegetativo de *Piper subsessilifolium* var. **morii** está formado de tallos muy delgados y flexuosos, decumbentes y enraizados en la base, y erectos y foliosos en las porciones apicales. El vástago superior, de 2-3 m de altura, crece y se ramifica apoyándose en el tronco joven de varios árboles y arbustos mediante raíces de sostén originadas en los nudos debajo del follaje. Las especies hospederas más comunes son *Decussocarpus rospigliosii* (Pilger) de Laub., *Vochysia duquei* Pilger, *Palicourea ensiformis* Stey. y *Psidium* sp.

1. TALLO (Fig. 1)

Los caracteres organográficos del tallo son comparativamente avanzados, debido a la pérdida del cámbium vascular, a la retención y persistencia de los tejidos primarios, a la simplificación de la anatomía nodal y a la habilidad para formar raíces adventicias aéreas permanentes. El tallo está diferenciado en una porción basal-decumbente, de 4-6 m de longitud, provista de raíces aéreas de absorción y nutrición, y otra distal-erecta, de 2-3 m, que lleva el follaje y las raíces de fijación. Mientras los entrenudos inferiores son rígidos y reservantes (amilíferos), los superiores son blandos y suculentos (acuíferos).

Las ramificaciones del tallo son del tipo usual al de las especies afines de vida terrestre, pero a diferencia de éstas los simpodios del eje principal (es decir, aquellos que no llevan prófilo en la base del entrenudo) permanecen dominantes durante todo el desarrollo sobre los simpodios laterales y profilares. Esta característica está relacionada con la formación de raíces de sostén en los nudos más simples. La primera ramificación del tallo consiste de un pseudoverticilo de 4-5 ramas no homólogas, las cuales, al ramificarse nuevamente, forman estructuras simpodiales tricótomas y finalmente dicótomas.

Los entrenudos inferiores son completamente afilos, de 7-15 cm de largo por 4-8 mm de diámetro. Los entrenudos superiores, foliosos sólo en el ápice, consisten de segmentos siempreverdes, de 7-12 cm de largo por 3-7 mm de diámetro. La pérdida del follaje a lo largo del tallo principal es debido a que no es posible la coexistencia de raíces y hoja en un mismo nudo, razón por la cual los

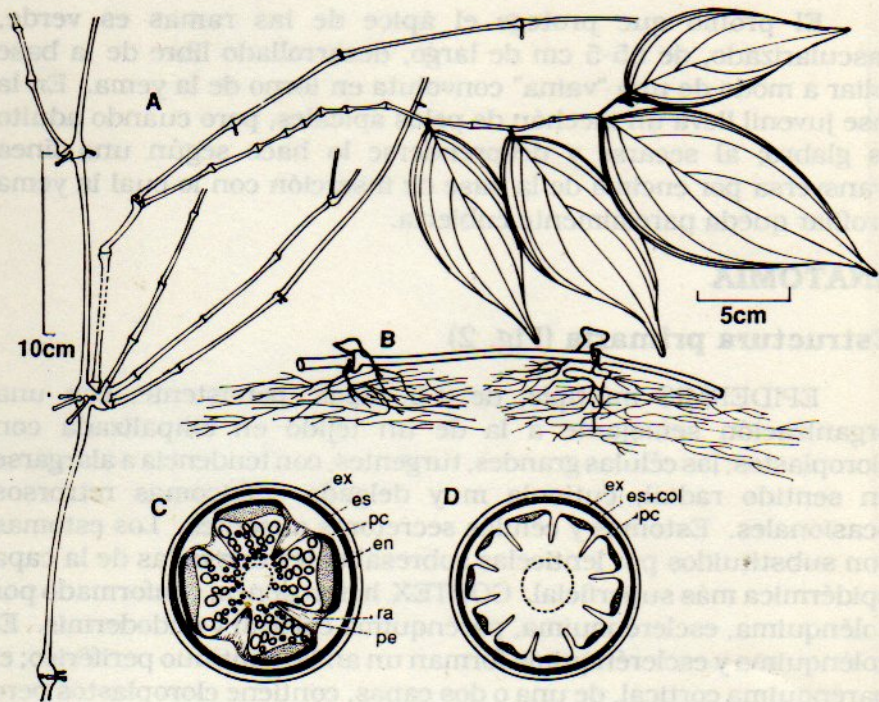


FIGURA 1. *Piper subsessilifolium* C. DC. Hábito epifítico destacando la ramificación simpodial del tallo, el sistema rameal y el dimorfismo de raíces. **A)** Porción apical del tallo mostrando el sistema de nudos y entrenudos, hojas rameales y raíces de fijación. **B)** Porción basal del tallo con las raíces nutritivas aéreas. **C)** Diagrama del corte transversal de una raíz nutritiva tetraploide al final del crecimiento secundario. Un anillo esclerenquimático está presente en el córtex. **D)** Diagrama del corte transversal de una raíz de fijación mostrando la estructura simplificada del cilindro central sin tubos cribosos ni vasos conductores. Ex= exodermis, es= esclerenquima, pc= parénquima cortical, en= endodermis, ra= radios, pe= periciclo, col= colénquima. Original de H. López-Naranjo, 1997.

ejes verdaderamente foliosos son los rameales e inflorescenciales, los cuales, a diferencia del eje principal, no desarrollan órganos epigeos de sostén y son muy cortos (1-4 cm de largo por 1,5-3 mm de diámetro).

El prófido que protege el ápice de las ramas es verde, vascularizado, de 1,5-5 cm de largo, desarrollado libre de la base foliar a modo de una "vainita" convoluta en torno de la yema. En la fase juvenil lleva un mechón de pelos apicales, pero cuando adulto es glabro; al secarse y desprenderse lo hace según una línea transversa por encima de la base de inserción con lo cual la yema profilar queda parcialmente cubierta.

ANATOMIA

Estructura primaria (Fig. 2)

EPIDERMIS múltiple, de 3-5 capas, persistente, con una organización semejante a la de un tejido en empalizada con cloroplastos; las células grandes, turgentes, con tendencia a alargarse en sentido radial; cutícula muy delgada. Tricomas retrorsos ocasionales. Estomas y células secretoras ausentes. Los estomas son substituidos por lenticelas sobresalientes derivadas de la capa epidérmica más superficial. CORTEX heterogéneo, conformado por colénquima, esclerénquima, parénquima cortical y endodermis. El colénquima y esclerénquima forman un anillo continuo periférico; el parénquima cortical, de una o dos capas, contiene cloroplastos pero no almidón; la endodermis es uniseriada y continua, con bandas de Caspary bien definidas. SISTEMA VASCULAR PERIFERICO constituido por 20-24 haces colaterales abiertos. MEDULA parenquimática bastante voluminosa, con células de 60-100 micrómetros de diámetro, especializada como tejido acuífero. La médula se halla rodeada completamente por una vaina esclerenquimática gruesa, que protege y mantiene unidos a los haces periféricos. SISTEMA VASCULAR MEDULAR representado por 10-12 haces colaterales abiertos, dispuestos asimétricamente en un anillo en la médula central. La relación entre haces periféricos y haces medulares en los entrenudos superiores es de 2:1, pero en los entrenudos inferiores más viejos esta relación es mayor a causa de la reducción de los haces medulares.

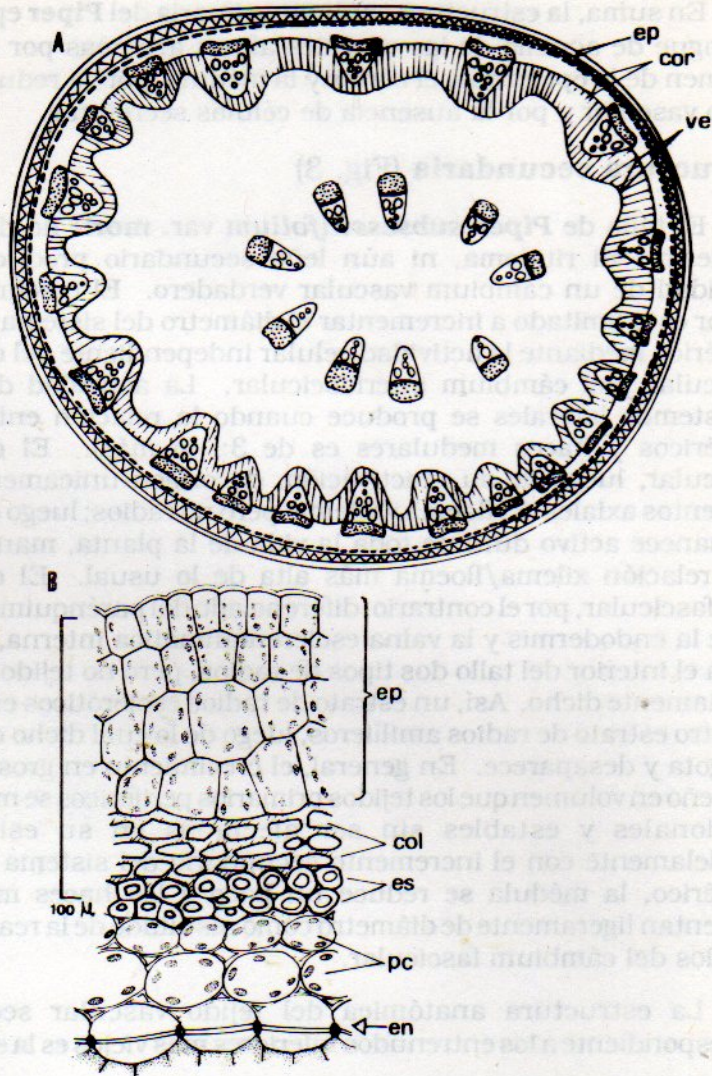


FIGURA 2. *Piper subsessilifolium* C. DC. Diagrama de la estructura primaria del tallo en sección transversal (A) y detalle de la epidermis múltiple y el córtex (B). La epidermis caulinar, el parénquima cortical y la médula son tejidos acuíferos. Ep= epidermis caulinar múltiple con cloroplastos, cor= córtex, col= colénquima, es= esclerénquima, pc= parénquima cortical con cloroplastos, en= endodermis, ve= vaina esclerenquimática interna. Nótese en (B) que la epidermis múltiple se desarrolla tanto como el córtex. Original de H. López-Naranjo, 1997.

En suma, la estructura caulinar primaria del **Piper** epifítico se distingue de aquella de las especies afines arbóreas por el mayor volumen de la epidermis, el córtex y la médula, por la reducción del tejido vascular y por la ausencia de células secretoras.

Estructura secundaria (Fig. 3)

El tallo de **Piper subsessilifolium** var. **morii** no desarrolla peridermis ni ritidoma, ni aún leño secundario producto de la actividad de un cámbium vascular verdadero. El crecimiento en grosor está limitado a incrementar el diámetro del sistema vascular periférico mediante la actividad celular independiente del cámbium fascicular y el cámbium interfascicular. La actividad de ambos meristemas laterales se produce cuando la relación entre haces periféricos y haces medulares es de 3:1 (o más). El cámbium fascicular, luego de su reactivación, da origen únicamente a los elementos axiales del floema y xilema, pero no radios; luego de lo cual permanece activo durante toda la vida de la planta, manteniendo una relación xilema/floema más alta de lo usual. El cámbium interfascicular, por el contrario, diferenciado del parénquima situado entre la endodermis y la vaina esclerenquimática interna, produce hacia el interior del tallo dos tipos de radios, pero no tejido vascular propiamente dicho. Así, un estrato de radios escleróticos es seguido por otro estrato de radios amilíferos, luego de lo cual dicho cámbium se agota y desaparece. En general, el crecimiento en grosor es tan pequeño en volumen que los tejidos primarios periféricos se mantienen funcionales y estables sin ser afectados en su estructura. Paralelamente con el incremento secundario del sistema vascular periférico, la médula se reduce un poco y los haces medulares aumentan ligeramente de diámetro como resultado de la reactivación en ellos del cámbium fascicular.

La estructura anatómica del tejido vascular secundario correspondiente a los entrenudos inferiores más viejos es la siguiente.

FLOEMA SECUNDARIO.

Consiste exclusivamente de tubos cribosos moderadamente amplios y sus respectivas células acompañantes, ordenados sin un patrón definido. Fibras floemáticas y radios ausentes. Todo el tejido ocupa escaso volumen y se halla protegido por un casquete de fibras perivasculares de varias células de espesor, limitadas externamente por la endodermis.

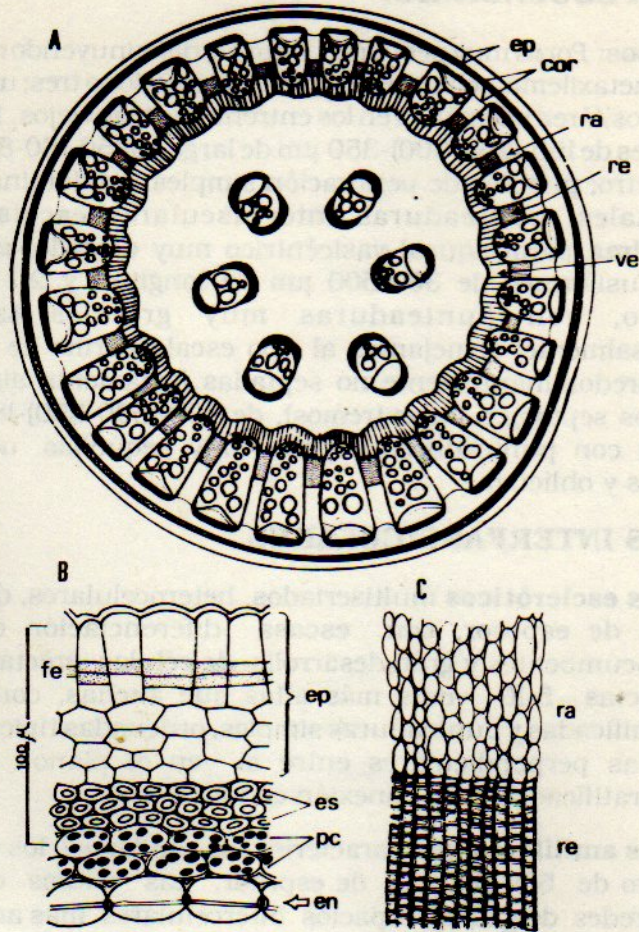


FIGURA 3. *Piper subsessilifolium* C. DC. Diagrama de la estructura secundaria del tallo en sección transversal (A) y detalle de la epidermis múltiple, el córtex y los radios (B,C). A) El tallo adulto es meduloso, dorsiventral, con una relación entre haces periféricos y haces medulares de 4:1. El parénquima cortical, los radios y la médula son reservantes amilíferos. B) Detalle de la epidermis múltiple y los tejidos del córtex en sección transversal. C) Dimorfismo de radios interfasciculares, parcialmente en sección transversal. Ep= epidermis múltiple, cor= córtex, es= esclerenquima, pc= parénquima cortical, ra= radios amilíferos, ve= vaina esclerenquimática interna, en=endodermis, re=radios escleróticos, fe=felógeno. Original de H. López-Naranjo, 1997.

XILEMA SECUNDARIO.

Vasos: Poros muy pequeños, difusos, disminuyendo el diámetro hacia el metaxilema; solitarios o en múltiplos de dos o tres; usualmente 15-30 poros/área xilemática en los entrenudos más viejos. Elementos vasculares de 150-(250-300)-350 μm de largo por 50-(60-80)-100 μm de diámetro; platinas de perforación simples, predominantemente horizontales; punteaduras intervasculares escalariformes. **Parénquima** paratraqueal vasicéntrico muy delgado, uniseriado, células fusiformes de 300-500 μm de longitud y 20-30 μm de diámetro, con punteaduras muy grandes (alargadas transversalmente) semejantes al tipo escalariforme de los vasos. **Fibras** predominantemente no septadas (raramente algunas con uno o dos septos en los extremos), de 400-(500-550)-1800 μm de longitud, con punteaduras simples muy pequeñas, usualmente alargadas y oblicuas.

RADIOS INTERFASCICULARES.

- a) **Radios escleróticos** multiseriados, heterocelulares, de 200-250 μm de espesor, con escasa diferenciación de células procumbentes y gran desarrollo de células erectas. Células erectas 5-10 veces más altas que anchas, con paredes lignificadas y punteaduras simples, ordenadas típicamente en rutas perpendiculares entre sí en el plano radial; no estratificados y sin conexión con los vasos.
- b) **Radios amilíferos** con características similares a los anteriores, pero de 500-600 μm de espesor. Las células erectas de paredes delgadas, espacios intercelulares más amplios, 2-3 veces más altas que anchas, sin el ordenamiento característico en rutas perpendiculares.

La verdadera especialización del tallo de *P. subsessilifolium* no es sólo la pérdida del cámbium vascular o la retención y persistencia del tejido epidérmico y fundamental, como ya fue adelantado, sino la eliminación de los radios en el xilema secundario y la pérdida progresiva del cámbium interfascicular. El dimorfismo de radios interfasciculares que se ha mencionado también es un carácter anatómico exclusivo de la especie. Con relación a esta característica, algunos taxa arbóreos o subarbóreos del género (por ej. *P. nobile*, *P. aduncum* y *P. bogotense*), cuyos tallos desarrollan

un cámbium vascular persistente, sólo tienen radios escleróticos como única especialización de las derivativas internas del cámbium interfascicular, sobre todo en los entrenudos superiores de la copa que han completado su diferenciación.

Por todo lo expuesto, el tallo delgado y flexuoso de *P. subsessilifolium* en realidad es semiherbáceo, no leñoso como hacen ver las descripciones taxonómicas de STEYERMARK (1984) y BURGER (1971). Pudiera tratarse, en consecuencia, de una de las especies más evolucionadas del género.

Finalmente, una característica adicional tiene que ver con la simetría. Los tallos jóvenes y adultos son morfológica y anatómicamente dorsiventrales, una condición extendida en el género y que ha sido considerada en la literatura botánica como "estructura anómala". Sin embargo, los resultados de LOPEZ-NARANJO & PARRA (1996) sobre semillas y plántulas de *Piper* llevan a la conclusión que la dorsiventralidad del tallo es un carácter de origen embrional que es retenido durante todo el desarrollo. El embrión verdadero de *Piper*, según estos autores, es monosimétrico antes y después de la germinación, con un cotiledón más desarrollado que el otro, y macropódico de raíz.

2. HOJA

Las hojas son dimórficas, dísticas, membranosas, glabras por la haz y el envés, con 4-5 venas laterales sobresalientes a cada lado de la vena media; peciolos de 1,5-3 mm de largo, amplexicaules sólo en la base, usualmente con tricomas uniseriados retrorsos en los márgenes superiores. El dimorfismo foliar se manifiesta por la diferencia en la forma de la lámina en las hojas del eje principal y aquellas de los ejes laterales, un carácter morfológico similar y comparable al descrito por LOPEZ-NARANJO & PARRA (1993) en *Piper nobile*. Es decir, las hojas de los entrenudos superiores del tallo tienen la lámina simétrica y llevan en su región nodal dos yemas: una axilar o rameal (asociada a un prófilo y la yema de éste) y otra caulina principal (sin prófilo). Al contrario, las hojas de los entrenudos rameales tienen la lámina asimétrica y sólo llevan una yema en su axila, la cual siempre va asociada a un prófilo y la yema de éste. La filotaxis dística usualmente se desarrolla en una serie en los ejes laterales y en dos en el eje principal.

ANATOMÍA (Fig. 4)

LAMINA dorsiventral, hipostomática, muy delgada, con la vena principal y laterales con reforzamientos colenquimáticos. EPIDERMIS VENTRAL múltiple, de 2-3 capas de células acuíferas grandes e incoloras, ocupando 2/5 partes hasta 1/2 del espesor total de la lámina; cutícula inconspicua. PARENQUIMA EN EMPALIZADA uniseriado, formado por una combinación de células con cloroplastos y células vacías, a veces adoptando formas triangulares o de embudo. SISTEMA VASCULAR de las venas principal y laterales representado por haces colaterales con reforzamientos de esclerénquima frente al xilema y floema; los haces de orden superior protegidos por un anillo de fibras de una célula de espesor. PARENQUIMA ESPONJOSO con un sistema de intercelulares bien desarrollado, a veces uniendo la epidermis ventral y la dorsal, con dos tipos de células: unas ovoides o esféricas (asociadas al tejido en empalizada), otras de formas diversas, relacionadas con la epidermis dorsal; el contenido en cloroplastos escaso. EPIDERMIS DORSAL uniseriada, de 18-20 μm de espesor; las células incoloras, variables en forma y tamaño. Estomas superficiales, de baja densidad (64 e/ mm^2) y dimórficos: hay estomas grandes (30 μm largo x 20 μm ancho) y estomas pequeños (20 μm largo x 17 μm ancho), con las células oclusivas rodeadas usualmente de cuatro células anexas.

La anatomía foliar de *Piper subsessilifolium* var. *morii* es similar y comparable a la de otras especies afines de hábito terrestre, principalmente algunas formas arbustivas de hojas membranosas y filotaxis dística, propias del bosque nublado, entre las que destacan *P. aequale* Vahl., *P. glabrescens* (Miq.) C. DC., *P. riitosense* Trel. & Yuncker y *P. dilatatum* f. *longipilum* Stey. Todas estas plantas tienen, según descripciones de CARRILLO & VIERA (1982), el parénquima en empalizada reducido a una capa de células y la densidad estomática muy baja (48-60 e/ mm^2). Estos ejemplos aunque no tienen la organografía avanzada de la especie epifítica, presentan adaptaciones foliares similares al ambiente. La baja densidad estomática combinada con la reducción histológica del parénquima asimilador se puede interpretar como una tendencia destinada a evitar la pérdida de agua y a reducir la asimilación.

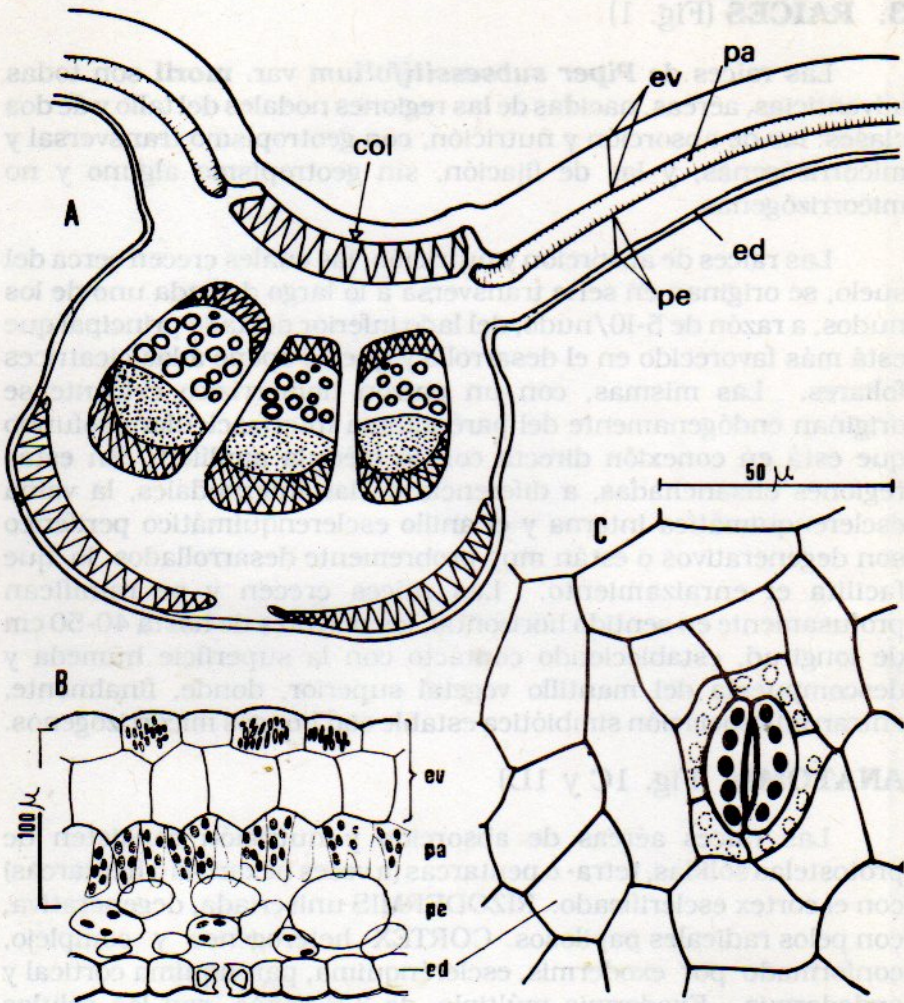


FIGURA 4. *Piper subsessilifolium* C. DC. Anatomía foliar. **A)** Diagrama de la sección transversal de la hoja a nivel de una vena lateral, mostrando tres cordones vasculares, la distribución del colénquima y los tejidos de la lámina. El floema y xilema de cada haz vascular está rodeado por tejido fibroso. **B)** Detalle de la sección transversal de la lámina: la epidermis ventral es múltiple. **C)** Vista superficial de la epidermis dorsal destacando un estoma rodeado de cuatro células anexas. Ev= epidermis ventral, ed= epidermis dorsal, col= colénquima, pa= parénquima asimilador uniseriado, pe= parénquima esponjoso. Original de H. López-Naranjo, 1997.

3. RAICES (Fig. 1)

Las raíces de *Piper subsessilifolium* var. **morii** son todas adventicias, aéreas, nacidas de las regiones nodales del tallo y de dos clases: las de absorción y nutrición, con geotropismo transversal y micorrizógenas, y las de fijación, sin geotropismo alguno y no micorrizógenas.

Las raíces de absorción y nutrición, las cuales crecen cerca del suelo, se originan en serie transversa a lo largo de cada uno de los nudos, a razón de 5-10/nudo, del lado inferior del tallo principal que está más favorecido en el desarrollo y que se opone a las cicatrices foliares. Las mismas, con un patrón homorrízico evidente se originan endógenamente del parénquima interfascicular profundo que está en conexión directa con la médula amilífera. En estas regiones ensanchadas, a diferencia de las internodales, la vaina esclerenquimática interna y el anillo esclerenquimático periférico son degenerativos o están muy pobremente desarrollados, lo que facilita el enraizamiento. Las raíces crecen y se ramifican profusamente en sentido horizontal, las mayores de hasta 40-50 cm de longitud, estableciendo contacto con la superficie húmeda y descompuesta del mantillo vegetal superior, donde, finalmente, entran en asociación simbiótica estable con hongos micorrizógenos.

ANATOMIA (Fig. 1C y 1D)

Las raíces aéreas de absorción y nutrición consisten de protostelas sólidas, tetra- o pentarcas (a veces hexarcas o heptarcas) con el córtex esclerificado. RIZODERMIS uniseriada, degenerativa, con pelos radicales papilosos. CORTEX heterogéneo y complejo, conformado por exodermis, esclerénquima, parénquima cortical y endodermis. Exodermis múltiple, de 3-6 capas, con las células vivas, grandes, más o menos hexagonales, alargadas tangencialmente y dispuestas aproximadamente en filas radiales. Esclerénquima de 2-3 capas de células pétreas, orientadas en todas las direcciones, variables en forma y tamaño, constituyendo un anillo discontinuo rígido. Parénquima cortical de un espesor igual o mayor al de la exodermis, incoloro y moderadamente amilífero; granos de almidón predominantemente simples, a veces dobles, variables en forma y tamaño. Endodermis uniseriada, parenquimática, con células relativamente grandes, sin contenido amilífero. CILINDRO CEN-

TRAL sólido, 4-7-lobado, con los lóbulos xilemáticos alternando con pequeñas porciones de parénquima radiado amilífero. Periciclo uniseriado.

El crecimiento secundario en grosor de las raíces nutríferas es mínimo, con escasa producción de xilema y floema secundarios. El parénquima intermedio entre el tejido vascular primario se reactiva y da origen a elementos axiales nuevos del floema y xilema secundarios, pero no a radios; mientras las derivativas internas del periciclo se diferencian en parénquima radiado amilífero. Un cámbium vascular verdadero no se forma.

Las raíces de fijación mediante las cuales el vástago ascendente se apoya al tronco de los árboles o arbustos hospederos se originan en los nudos superiores del tallo que ya han perdido las hojas, en las regiones opuestas a las cicatrices foliares. Se trata de apéndices protostélicos, suberoso-lignificados, más o menos cilíndricos, de 0.5-2 cm de largo por 4-8 mm de diámetro, dispuestos en serie transversa en los nudos. Estas estructuras persistentes y rígidas resultan de la simplificación y reducción progresiva de las raíces nutríferas, las cuales, durante la diferenciación longitudinal del tallo, pierden el meristema apical, la epidermis, los vasos y la habilidad para ramificarse. Las mismas, en efecto, recuerdan una protostela sólida poliarca, con el córtex suberoso-lignificado y el cilindro central completamente fibroso. La homología con las raíces nutríferas, es pues, completa.

4. MICORRIZAS

Todas las raíces nutríferas de *Piper subsessilifolium* están infectadas por hongos Phycomycetales de micelio cenocítico. Las evidencias histológicas revelan que las hifas de estos hongos penetran la exodermis, el anillo esclerenquimático periférico y las células del parénquima cortical. Aparentemente el crecimiento del hongo es intracelular. De esta forma se establece una simbiosis micorrizógena que asegura la incorporación de agua y nutrientes por la epífita. El grado de infección micelial, no siempre uniforme, es mayor en las raíces más gruesas y viejas con alto contenido en almidón cortical, disminuyendo progresivamente hacia las raíces de orden superior, hasta desaparecer casi por completo en las proximidades de los ápices vegetativos. Muchas veces, las raíces

más jóvenes en activo crecimiento son infectadas únicamente en la superficie inferior que está en contacto con el sustrato, permaneciendo libres la parte superior (de aquí pueden derivarse nuevas raíces laterales), el ápice radicular y la caliptra. Las raíces, en general, ennegrecidas por la asociación micorrizógena, son persistentes y conservan vivos los tejidos periféricos con excepción de la rizodermis.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Como es característico entre las especies de **Piper**, en **P. subsessilifolium** var. **morii**, el sistema vascular primario del tallo es doble, es decir, consiste de un sistema de haces periféricos y otro sistema de haces medulares, separados ambos por una vaina esclerenquimática sinuosa; los ejes del vástago están contruidos por simpodios monofilos (unidades contruidas esencialmente por un entrenudo y una hoja) acompañados en la base de los entrenudos rameales e inflorescenciales por un prófilo lateral.

Desde el punto de vista ecológico, considerando el esquema combinado de SCHIMPER (1935) y WALTER (1971), la especie en cuestión puede clasificarse como "holoepífita de sombra", es decir, planta epífita que se desarrolla bajo las condiciones de alta humedad atmosférica y baja luminosidad del estrato selvático inferior, sobre el tronco de algunos árboles y arbustos, pero que no llega a enraizar en el suelo. El agua y los nutrientes minerales lo obtiene la epífita del mantillo vegetal superior, donde la materia orgánica y la humedad son abundantes, mediante la asociación micorrizógena con hongos Phycomycetales. La presencia de micorrizas también es un carácter común generalizado entre las especies afines de hábito terrestre (por ej. **Piper nobile**, descrito por LOPEZ-NARANJO & PARRA, 1993, p. 89) pero ausente entre las **Peperomia** epifíticas (LESICA & ANTIBUS, 1990, p. 254).

Los caracteres que hacen posible la vida epifítica de este **Piper**, enumerados a continuación, son una consecuencia directa de la simplificación anatómica del tallo a causa de la pérdida del cámbium vascular y el felógeno:

1. La diferenciación del tallo en una parte basal decumbente y otra distal erecta acompañada de una transferencia de funciones: la primera es amilífera; la segunda, acuífera.

2. El dimorfismo de raíces: hay raíces de absorción y nutrición, en la porción basal del tallo, y raíces de fijación, en la porción distal.
3. La reducción del follaje y la simplificación de la estructura foliar. El parénquima asimilador se reduce a una capa de células y el número de estomas por unidad de superficie foliar es relativamente bajo (64 e/mm²). Aunque el número de estomas por unidad de superficie foliar en **Piper** disminuye con la altitud, la citada característica en la especie epifítica es, en promedio, tres y hasta cuatro veces menor que aquella de las especies arbóreas, que crecen en áreas abiertas del bosque nublado, por ejemplo: **P. bogotense**, **P. eriopodon** y **P. aduncum** (LOPEZ-NARANJO, obs. pers.).

La especialización anatómica del tallo adulto que distingue al **Piper** epifítico de las especies afines enraizadas en el suelo, se refleja en los siguientes caracteres:

- a) El cámbium fascicular sólo produce los elementos del sistema axial del floema y xilema secundarios, no radios.
- b) El cámbium interfascicular, de actividad unidireccional y efímera, da origen a los radios, pero no elementos vasculares.
- c) Los radios, que alternan con el cuerpo leñoso, son de dos tipos de acuerdo a la especialización y tamaño de las células parenquimáticas: radios escleróticos, con células erectas muy altas y paredes lignificadas, y radios amilíferos, con células erectas acortadas y paredes no lignificadas.
- d) Las fibras leñosas y no los radios constituyen el tejido de mayor volumen de toda la estructura secundaria.
- e) Células secretoras conteniendo aceite o mucilago ausentes.

En conclusión, por la morfología avanzada de los órganos vegetativos, la pérdida del cámbium vascular, la ausencia de radios en el cuerpo leñoso, y por los caracteres avanzados de los elementos vasculares, parénquima y fibras leñosas, se puede considerar a este **Piper** como una de las especies más evolucionadas del género. Curiosamente, un carácter primitivo es retenido en los vasos: la predominancia de punteaduras intervasculares escalariformes, lo que hace suponer que el **Piper** del cual evolucionó el hábito epifítico tenía este carácter y no otro.

BIBLIOGRAFIA

- BENZING, D.H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9: 23-43.
- BURGER, W. 1971. *Piperaceae*. Flora Costaricensis. Fieldiana: Botany, Vol. 35:79-196.
- CARRILLO P., T.E. & I.C. VIERA B. 1982. Anatomía foliar del género **Piper** (*Piperaceae*). Trabajo de Grado, UCAB Facultad de Humanidades y Educación. Venezuela. 113 p.
- ESPIÑOZA DE PERNIA, N. & W. J. LEON H. 1995. Estudio anatómico del leño de seis especies del género **Piper**. *Pittieria* 23:5-24.
- LESICA, P. & R. K. ANTIBUS. 1990. The Occurrence of Mycorrhizae in Vascular Epiphytes of two Costa Rican Rain Forest. *Biotropica* 22(3): 250-258.
- LOPEZ NARANJO, H. & J. PARRA. 1993. Organografía y hábito de crecimiento de **Piper nobile** C. DC. (*Piperaceae*). *Pittieria* 20:79-109.
- LOPEZ-NARANJO, H., N. ESPINOZA DE PERNIA & W. J. LEON H. 1995. Nuevos aspectos anatómicos y ecológicos sobre **Piper nobile** C. DC. y especies afines. *Pittieria* 23: 25-34.
- LOPEZ-NARANJO, H. & J. PARRA. 1996. Anatomía comparativa de la semilla de cuatro especies neotropicales de **Piper** (*Piperaceae*). *Pittieria* 25:7-26.
- SCHIMPER, A.F.W. & F.C. von FABER. 1935. *Pflanzengeographie auf Physiologischer Grundlage*, 3rd. ed. Jena.
- STANDLEY, P.C. & J.A. STEYERMARK. 1952. *Piperaceae*. Flora de Guatemala. Fieldiana: Botany, Vol. 24 (III): 228-337.
- STEYERMARK, J.A. 1984. Flora de Venezuela: *Piperaceae*. Vol. II. 2da. Parte. Instituto Nacional de Parques. Caracas. 619 p.
- TOMLINSON, P.B. 1969. Anatomy of the Monocotyledons III. Commelinales-Zingiberales. Oxford At the Clarendon Press. xii + 446 p.
- WALTER, H. 1971. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. Oliver & Boyd. Edinburg. xviii+539 p.