

---

## CARACTERIZACIÓN ANATÓMICA CUALITATIVA DE LOS EJES CAULINARES EN LAS ESPECIES DE *PIPER* (L.), CLADO *ENCKEA* (PIPERACEAE)

QUALITATIVE CHARACTERIZATION OF THE STEM ANATOMY IN THE SPECIES  
OF *PIPER* L., *ENCKEA* CLADE (PIPERACEAE)

Mario A. Quijano-Abril<sup>1,4</sup>, Daniel Silva-Sierra<sup>2,5</sup>, Ricardo Callejas-Posada<sup>3,6</sup>

### Resumen

*Enckea* es uno de los clados con distribución neotropical del género *Piper* (L.), compuesto por aproximadamente 80 especies que generalmente exhiben hábitos de crecimiento arbóreo, arbustivo, herbáceo y lianescente. Dicho clado es el único al interior de *Piper* que se distribuye en su mayoría en zonas de bosque seco tropical (BST), con un reducido número de especies distribuidas en bosque húmedo tropical (BHT) de Centro y Sur América. A pesar de la particular distribución de *Enckea* y de ser un elemento frecuente en el BST, no existen trabajos donde se describa de manera detallada la anatomía caulinar de sus especies. Esta información puede usarse para determinar la relación entre la presencia de estos caracteres anatómicos y el hábitat de las especies. En el presente estudio analizamos la anatomía de los ejes caulinareos de 25 especies de *Enckea*, buscando variaciones morfológicas a nivel de hábitos de crecimiento y tipos de hábitat. Encontramos diferencias en los haces vasculares y tejidos de sostén entre las especies arbustivas y herbáceas, así como la presencia de una endodermis claramente diferenciada en algunas especies de BST. Se registra la presencia de aerénquima en *Piper nudilimbium*, una especie distribuida en llanuras aluviales de la Amazonía. Aunque se observó un considerable rango de variación morfológica, no hubo una clara diferenciación anatómica a nivel caulinar que permitiera diferenciar rigurosamente las especies de *Enckea* de BST de las de BHT.

*Palabras clave:* anatomía caulinar, *Enckea*, hábitat, hábito de crecimiento, *Piper*

### Abstract

*Enckea* is a clade of *Piper* (L.) with Neotropical distribution; it has approximately 80 species that generally show arboreal, arbustive, herbaceous, and lianescent growth habits. This clade is the only one in *Piper* with species living in tropical dry forests (TDF) and tropical wet forests (TWF) of Central and South America. Despite the unique distribution of *Enckea* and its commonness in the TDF, a detailed description of the stem anatomy of *Enckea* species is lacking. This information could be useful to determine the relationship between stem anatomy and habitat. Here we analyzed the stem anatomy of 25 *Enckea* species, looking for morphological variation in growth habits and habitat type. We found differences in vascular bundles and support tissues between arbustive and herbaceous species, as well as a clearly differentiated endodermis in some TDF species. A species distributed in Amazonian alluvial plains, *Piper nudilimbium*, showed *aerenchyma*. Despite the considerable morphological variation observed, there was no clear distinction in the stem anatomy between TDF and TWF species of *Enckea*.

*Key words:* *Enckea*, growth habit, habitat, *Piper*, stem anatomy

---

Recibido: diciembre 2012 ; aceptado: agosto 2013.

<sup>1</sup> Docente, Grupo de Estudios Florísticos, Herbario Universidad Católica de Oriente. Rionegro (Antioquia), Colombia.

<sup>2</sup> Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Medellín (Antioquia), Colombia.

<sup>3</sup> Docente, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Medellín (Antioquia), Colombia.

Correos electrónicos: <sup>4</sup> <maquijano@uco.edu.co>; <sup>5</sup> <dsilvasierra@me.com>; <sup>6</sup> <callejas542004@yahoo.com>.

## INTRODUCCIÓN

Los actuales análisis filogenéticos moleculares han mostrado que algunos de los tratamientos taxonómicos tradicionales han dejado de tener validez y que muchos han sido modificados (APG I 1998, APG II 2003, APG III 2009, Jaramillo y Manos 2001, Randall et al. 1998, Shaw y Small 2005, Shaw et al. 2007). El reconocimiento del contraste entre la evidencia morfológica y molecular ha llevado a una minuciosa observación de caracteres morfológicos, al estudio de su plasticidad y a interpretar como estos caracteres pueden de alguna manera haberse originado independientemente y estar constantemente influenciados por el ambiente (Schlichting y Pigliucci 1998).

Los análisis anatómicos realizados para el género *Piper* (L.) han tenido diferentes objetivos y alcances. En estos se ha estudiado aspectos generales de su estructura caular; no obstante son pocos los trabajos que han realizado una descripción anatómica de clados específicos con el objetivo de abordar variaciones anatómicas a nivel de los diferentes hábitos de crecimiento y tipos de hábitat (Callejas 1986, Tepe et al 2007a, b).

*Enckea* es un clado del género *Piper* (Piperaceae) compuesto por aproximadamente 80 especies, las cuales generalmente son arbustos; no obstante un pequeño grupo puede exhibir hábitos de crecimiento lianecente. Las especies del clado exhiben una amplia distribución en el Neotrópico, las especies distribuidas en Centroamérica se encuentran a lo largo de las provincias biogeográficas del sur de Centroamérica (occidente del Istmo de Panamá, oriente de América Central, península de Yucatán, costa mexicana del Pacífico) y mucho más al norte en las vertientes mexicanas de las sierras Madre Occidental y Madre Oriental. Gran parte de las especies centroamericanas tienen afinidad por

los bosques secos deciduos y subdeciduos tropicales, donde generalmente habitan en zonas abiertas o en límites de bosque, en alturas inferiores a los 1.000 m.s.n.m., con excepción de *Piper santaros anum* C. DC. y *P. brevipedicellatum* Bornst., los cuales se distribuyen hasta los 1.800 m.s.n.m. Las especies suramericanas se distribuyen a lo largo del piedemonte oriental y occidental de los Andes y un reducido número especies habitan los bosques húmedos de la provincia biogeográfica del Chocó y la Amazonía.

La primera descripción anatómica conocida para especies de *Enckea* fue realizada por C. de Candolle (1866) en su tratado sobre la familia Piperaceae, y esta a su vez fue la primera descripción anatómica conocida para el género *Piper*. En este análisis, el autor describe algunos caracteres estructurales a nivel de tallos, hojas y flores, no obstante, gran parte de la descripción fue basada en ejes caulinares. Una de las especies examinadas por Candolle fue *P. unguiculatum* Ruiz y Pav., con la cual propone algunos aspectos generales sobre la anatomía del género *Piper*. Algunos de los caracteres descritos hacían referencia a una zona medular rodeada de dos hileras de haces vasculares en diferentes estados de desarrollo, con una abundante cantidad de fibras, denominados por el autor como haces fibrovasculares. En algunos apartes de la diagnosis de Candolle describe la formación de un anillo de xilema hacia la periferia del tallo y la presencia de abundantes radios. Sin embargo, no explica el origen de este crecimiento secundario ni la formación de madera en las especies de *Piper*. Asimismo, el autor no discute acerca del hábitat de *P. unguiculatum*, ni como los caracteres anatómicos descritos podrían estar relacionados con el medio donde esta especie crece.

Esta especie, *P. unguiculatum* fue descrita originalmente en el tratado de la flora del Perú (Ruiz y Pavon 1794-1802) con material

recolectado en el departamento de Huánuco, en el piedemonte oriental de los Andes peruanos, en la provincia biogeográfica de la Puna de Morrone (2002). Las características ecológicas de esta zona son muy variables y en ellas existen pequeños enclaves de bosque seco tropical (BST), donde crecen estos especímenes. De esta manera, se realizó la primera descripción anatómica de una especie del género *Piper* con base en material recolectado de una especie de BST. No obstante, ninguno de los análisis morfológicos posteriores para especies del género discutió las posibles variaciones a nivel anatómico que podrían existir entre especies de *Piper* distribuidas en BST y bosque húmedo tropical (BHT).

Los análisis anatómicos posteriores se limitaron a describir algunos caracteres relevantes de morfología descriptiva y orientación de los haces vasculares. Gran parte de estos trabajos se dirigieron a explicar el origen y presencia de la doble capa de haces vasculares presente en algunos géneros de Piperaceae, tales como *Piper* y *Peperomia*, así como en Saururaceae, más específicamente en *Saururus* (Burguer 1977, Carlquist 1961, Datta y Dasgupta 1977a, b, 1979, Hoffstadt 1916, Johnson 1902, Metcalfe y Chalk 1950, Patel y Bowles 1980, Schmitz 1871, Van Tieghem 1891, Wveiss 1876).

El primer estudio anatómico realizado para un clado neotropical de *Piper* fue propuesto por Callejas (1986), en este trabajo se realizó una descripción morfológica para las especies del clado *Ottonia*, sin embargo, el autor no se refiere al papel de estos caracteres en la ecología de las especies del grupo. Además del trabajo de Callejas (1986), existen otros trabajos anatómicos realizados para clados específicos, como los de Tepe et al. (2007a, b), efectuados para especies de *Piper* pertenecientes al clado *Macrostachys*. Las especies de *Macrostachys* se caracterizan por exhibir hábitos de crecimiento arbustivo y en algunas ocasiones arbóreos,

así como por tener relaciones mutualistas con hormigas del género *Pheidole* (Fischer et al. 2003). Las contribuciones sobre la anatomía del clado *Macrostachys* se enfocaron en la descripción de domacios y algunas otras adaptaciones morfológicas en tallos y pecíolos, que permiten el alojamiento de los insectos. No obstante, en estos trabajos no se explora el desarrollo del crecimiento secundario, ni se realiza una descripción anatómica general para las especies del clado.

En el presente estudio, se propone una descripción anatómica caulinar para las especies del clado *Enckea*. Además, se realizaron comparaciones en cuanto a la presencia y variación de ciertos caracteres anatómicos, entre especies con distribución en bosque seco versus en bosque húmedo, y entre especies con hábitos de crecimiento arbustivo, herbáceo y lianescente.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** Las áreas donde se recolectó el material de las especies para el presente análisis son de formaciones de bosque seco tropical (BST) y bosque húmedo tropical (BHT), de países como: México, El Salvador, Costa Rica, Panamá, Colombia y Perú (tabla 1). Estas formaciones fueron delimitadas con base en diferentes sistemas de clasificación de zonas de vida (Bullock et al. 1995, Holdridge 1967, Pennington et al. 2000, 2004).

**Taxones.** Las especies estudiadas para el presente estudio fueron seleccionadas con base en su distribución en diferentes zonas de vida, con el objetivo de obtener un muestreo representativo del clado *Enckea*. Asimismo, se incluyeron especies con diferentes hábitos de crecimiento, y de esta manera, obtener información de posibles variaciones anatómicas. El muestreo de los especímenes fue selectivo, con el fin de incluir en el análisis el mayor número de especies representantes de cada uno

**Tabla 1.** Especímenes examinados para el análisis anatómico de los ejes caulinares en las especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae)

<i>Especie</i>	<i>Localidad</i>	<i>Tipo de bosque/ Hábito</i>
<i>Arctotonia pittieri</i>	Panamá, Panamá	bosque húmedo tropical/ arbusto
<i>Piper abalienatum</i>	México, Colima	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper brevipedicellatum</i>	México, Jalisco	bosque seco tropical / arbusto
<i>Piper ceanothifolium</i>	Colombia, Antioquia	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper colotlipanense</i>	México, Guerrero	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper coruscans</i>	Colombia, Magdalena	bosque húmedo tropical/ hierba
<i>Piper enckea</i>	Colombia, Amazonas	bosque húmedo tropical/ arbusto
<i>Piper guazacapenense</i>	México, Oxaca	bosque seco tropical/ liana
<i>Piper jumayense</i>	México, Oxaca	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper martensianum</i>	México, Chiapas	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper michelianum</i>	México, Guerrero	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper neesianum</i>	México, Quintana Roo	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper nicoyanum</i>	Costa Rica, Guanacaste	bosque seco tropical/ liana
<i>Piper nudilimbus</i>	Perú, Loreto	bosque húmedo tropical/ hierba
<i>Piper retalhuleuense</i>	El Salvador, La Libertad	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper reticulatum</i>	Colombia, Antioquia	bosque húmedo tropical/ arbusto
<i>Piper santarosatum</i>	El Salvador, Santa Ana	bosque húmedo tropical/ arbusto
<i>Piper</i> sp. nov 1	Colombia, Valle del Cauca	bosque seco tropical/ hierba
<i>Piper</i> sp. nov 2	Colombia, Antioquia	bosque húmedo tropical/ arbusto
<i>Piper</i> sp. nov 3	Perú, Coronel Partillo	bosque húmedo tropical/ arbusto
<i>Piper</i> sp. nov 4	Colombia, Valle del Cauca	bosque seco tropical/ hierba
<i>Piper</i> sp. nov 5	Colombia, Huila, Garzón	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper</i> sp. nov 6	Costa Rica, Guanacaste	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper tenue</i>	Colombia, Santander	bosque seco tropical/ hierba
<i>Piper tuxpenyana</i>	México, Quintana Roo	bosque seco tropical/ arbusto
<i>Piper yucatanense</i>	México, Chiapas	bosque seco tropical/ arbusto

de los clados propuestos en análisis filogenéticos previos para *Enckea* (Jaramillo y Manos 2001, Jaramillo et al. 2008, Quijano-Abril 2009). De cada especie se seleccionaron dos muestras de los especímenes para realizar los cortes anatómicos.

En resumen, en el presente trabajo se utilizaron muestras de 21 especies de *Piper* pertenecientes al clado *Enckea*, procedentes de diferentes colecciones botánicas: Herbario Universidad de Antioquia (**HUA**), Missouri Botanical Garden

(MO) y Herbario Nacional (UNAM). Asimismo se recolectó material de campo para cuatro especies (*Piper ceanothifolium*; *P. reticulatum*; *P. tenue*; *Piper* sp. nov 2), para un total de 25 especies (tabla 1).

**Análisis.** A cada uno de los especímenes se le tomaron datos de las siguientes variables: hábito de crecimiento, altura total, altitud sobre el nivel del mar, zona de vida y una descripción del sitio de recolección. El material recolectado en el presente análisis fue depositado en el Herbario de la Universidad Católica de Oriente (HUCO) y el Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA).

Para las muestras de herbario se realizó un proceso de rehidratación, calentando el material en agua o utilizando una serie de alcoholes en concentraciones descendentes, desde alcohol al 100%, hasta agua. Tanto las muestras procedentes de herbario, como las recolectadas en campo fueron preservadas en una solución de formaldehído-alcohol-acido acético (FAA). Los cortes histológicos de cada uno de los tallos fueron realizados manualmente a nivel del quinto entrenudo tomando como referencia el ápice de cada individuo.

Todas las muestras fueron teñidas utilizando una solución de azul de toluidina acida al 1% en solución acuosa y para la visualización de los cortes se empleó un microscopio óptico compuesto de serie CX21 Olympus. Cada uno de los montajes fue fotografiado con una cámara digital Panasonic Lumix DMC-FS12, solamente con el lente óptico de dicha cámara. Para la selección de caracteres a nivel de xilema y floema se utilizó como guía el manual de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee 1989). Finalmente, se elaboraron las descripciones anatómicas para las especies del clado *Enckea*, basadas en la organización y distribución de los tejidos corticales, epidérmicos, medulares y vasculares.

## RESULTADOS

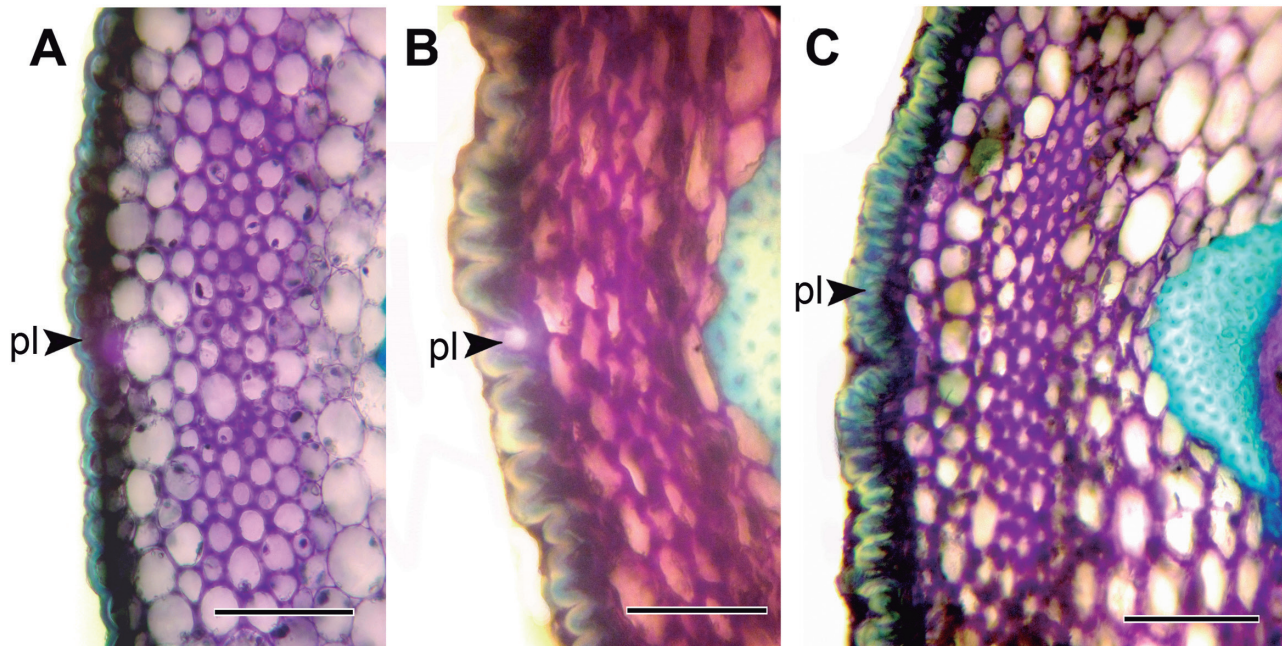
Con base en el análisis anatómico se propone una descripción anatómica caulinar para las especies del clado *Enckea*:

**Hábito hierbas, arbustos y lianas.** *Epidermis* 1-2 series de células, sin espacios intercelulares. Tricomas pluricelulares filiformes de ramificación simple. Presencia de idioblastos. Células epidérmicas en algunas ocasiones con pared celular secundaria y abundantes cantidades de lignina (figura 1A, B, C).

*Peridermis* cuando presente claramente estratificada y en algunas especies formando lenticelas en ejes maduros (figura 2C). Felema dispuesto en series compactas con un grosor variable. Felógeno de 2-4 series de células. Felodermis de 1-2 series de células, sin espacios intercelulares, similares en forma y contenido celular a las células del parénquima cortical (figura 2A, B).

*Córtex* de 5-9 series de células de espesor, caracterizado por la abundante acumulación de sustancias ergásticas y cristales de oxalato de calcio a manera de drusas y rafidios. Células de parénquima cortical dispuestas de manera compacta sin espacios intercelulares, en algunas especies formación de canales de mucílago e idioblastos (figura 3A y B). Presencia de parénquima fotosintético no estratificado en especies herbáceas. Fibras esclerenquimáticas claramente estratificadas con respecto al colénquima, ubicadas al interior o en la periferia de dicho tejido (figura 4A). Colénquima tipo de angular (figura 5B), formando paquetes a lo largo de la periferia cortical y ausente en tallos con crecimiento secundario.

*Sistema vascular* compuesto por haces vasculares de tipo colateral abierto, periféricos de 22-32 y medulares de 6-10 unidades, sin formación de anillos de crecimiento (figura 6A).

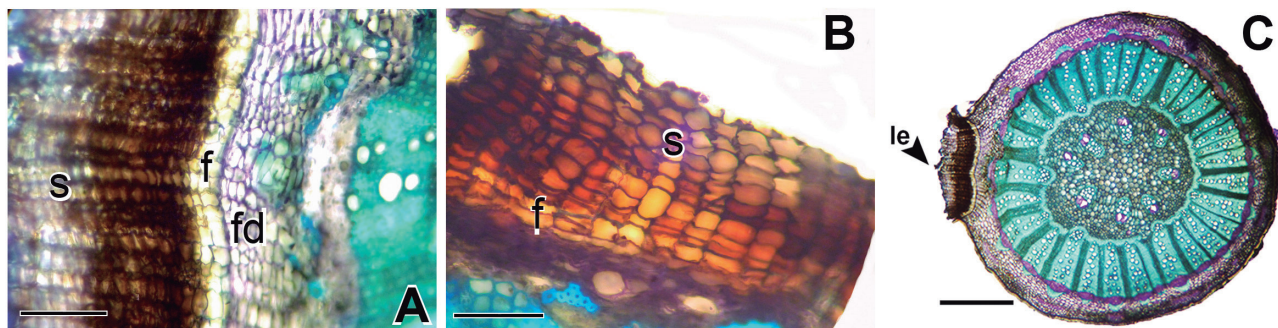


**Figura 1.** Acumulaciones de lignina sobre la pared celular de células epidérmicas en ejes caulinare de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P. tenue*; **B.** *P. guazacapense*; **C.** *P. neesianum* (pl = pared celular lignificada). La barra para las figuras equivale a 150 µm

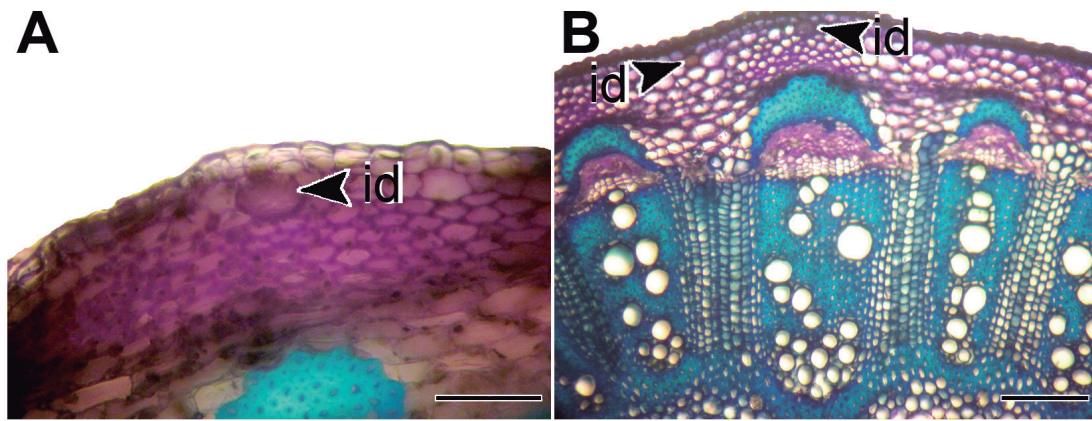
Los haces vasculares periféricos, alargados, alternando en tamaño (figuras 7A, 8B); mientras los haces vasculares medulares de menor tamaño y constantes en su longitud (figura 6A, B). Tráqueas y traqueidas organizadas de forma irregular, con disposición diagonal o radial, solitarias y redondeadas. Parénquima radiomedular procumbente con un número variable de series de células entre haces vasculares contiguos y con acumulaciones de plastos a nivel citoplasmático (figura 9A, B, C). Parénquima

axial apotraqueal difuso. Fibras xilemáticas con acumulaciones diferenciales de lignina formando estratos (figura 7B, C).

*Médula* presente en todas las especies evaluadas. Parénquima fundamental con acumulaciones de sustancias ergásticas o inclusiones de oxalato de calcio (figura 10C). Presencia de campos de puntuaciones secundarias y en algunas especies formación de parénquima esclerótico o de braquiesclereidas (figura 10B, D).



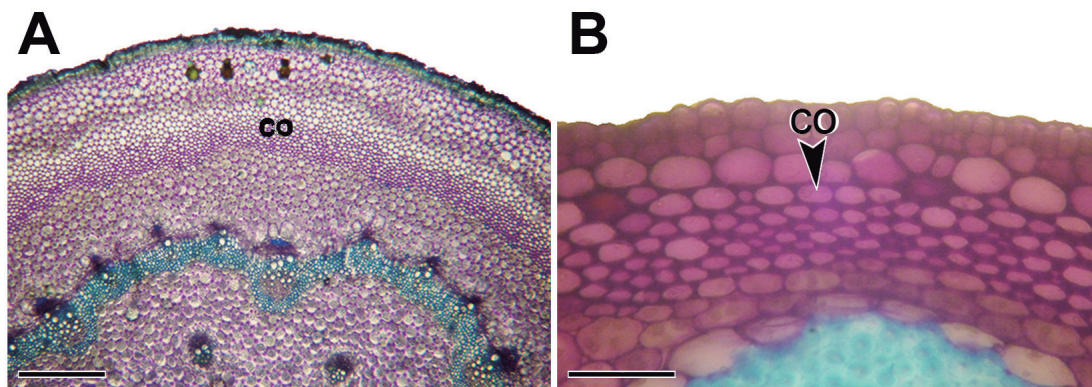
**Figura 2.** Formación temprana de peridermis en especies arbustivas de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P. neesianum*; **B.** *Piper* sp. nov. 6; **C.** Presencia de lenticelas en ejes maduros de *P. neesianum* (f = felógeno; s = suber; fd = felodermis; le = lenticela). La barra para las figuras A y B equivale a una de 100 µm y para la figura C a 1.200 µm



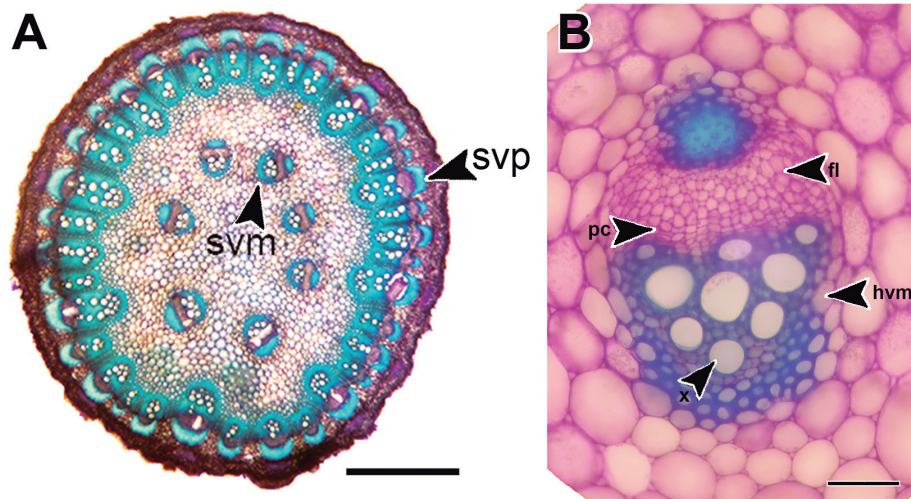
**Figura 3.** Distribución de idioblastos a lo largo del córtex de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P.* sp. nov. 1; **B.** *P. jumayense* (**id** = idioblasto). La barra para la figura **A** equivale a 100  $\mu$ m y para la figura **B** a 500  $\mu$ m



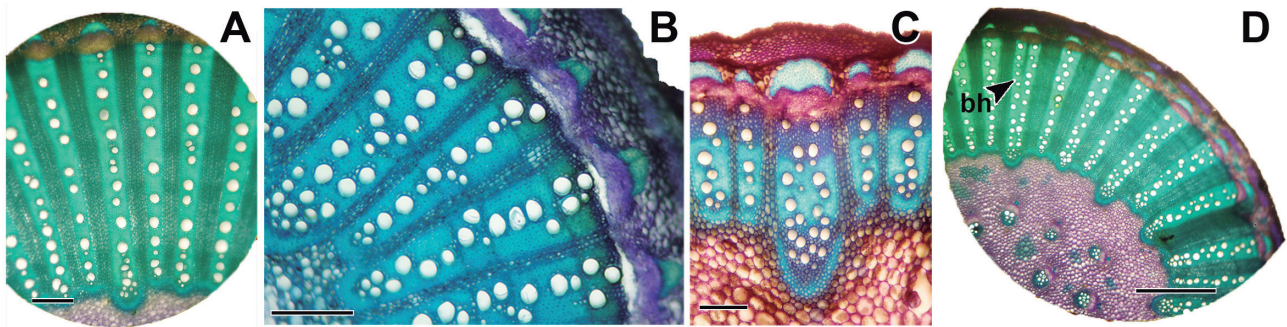
**Figura 4.** Esclerenquima cortical de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P.* sp. nov. 2; **B.** *P.* sp. nov. 3; **C.** *P. martesianum* (**fe** = fibras esclerenquimáticas; **be** = braquiesclereidas). La barra en las figuras equivale a 100  $\mu$ m



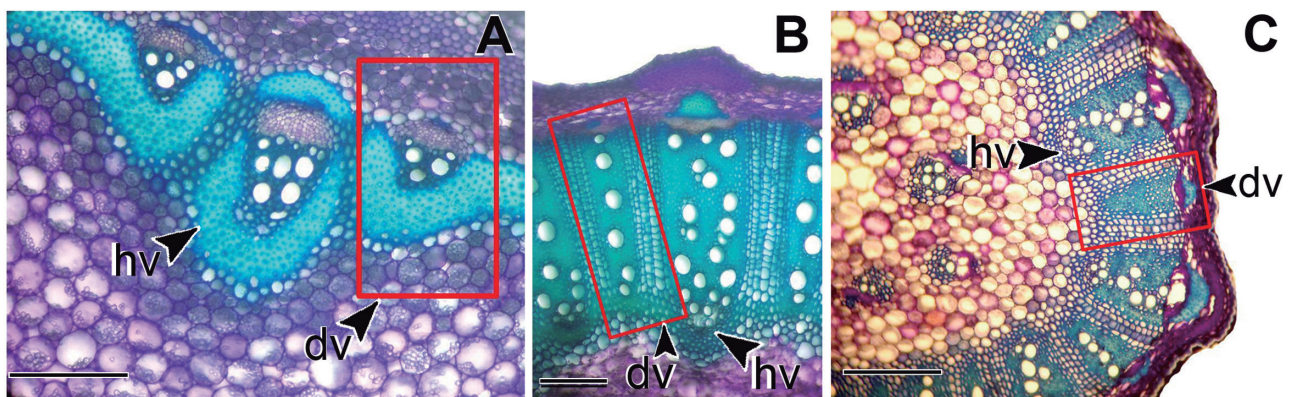
**Figura 5.** Acumulaciones de colénquima de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** Formación de colénquima en la región superficial del córtex en *P. montanum* especie perteneciente al clado *Peltobryon*; **B.** Colénquima de tipo angular en *P. ceanothifolium* (**co** = colénquima). La barra para la figura **A** equivale a 500  $\mu$ m y para la figura **B** a 100  $\mu$ m



**Figura 6.** Sistema vascular de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P.* sp. nov. 2; **B.** Acercamiento de un haz vascular medular del tipo colateral abierto en *P. ceanothifolium* (**hvm** = haz vascular medular; **pc** = procambium; **x** = xilema; **fl** = floema; **svp** = sistema vascular periférico; **svm** = sistema vascular medular). La barra para la figura **A** equivale a 1.200  $\mu\text{m}$  y para la figura **B** a 100  $\mu\text{m}$

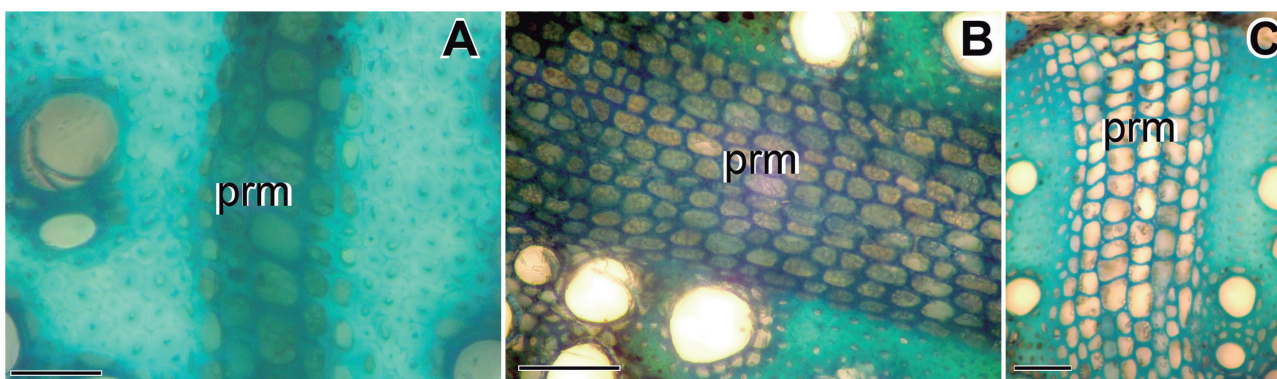


**Figura 7.** Alargamiento de los haces vasculares en el sistema vascular periférico de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P. reticulatum*: acumulación diferencial de lignina en las fibras acompañantes del xilema; **B.** *P. abalienatum*; **C.** *P. ceanothifolium*. **D.** Bifurcación de algunos haces vasculares periféricos en *P. reticulatum* (**bh** = bifurcación de un haz vascular). La barra para las figuras **A** y **D** equivale a 500  $\mu\text{m}$  y para las figuras **B** y **C** equivale a 100  $\mu\text{m}$



**Figura 8.** Alternancia de tamaño de los haces vasculares periféricos de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P. nudilimbium*; **B.** *P. nicoyanum*; **C.** *P. pittieri* (**hv** = haz vascular periférico; **dv** = disminución de vasos). La barra para la figura **A** equivale a 100  $\mu\text{m}$  y para las figuras **B** y **C** equivale a 500  $\mu\text{m}$



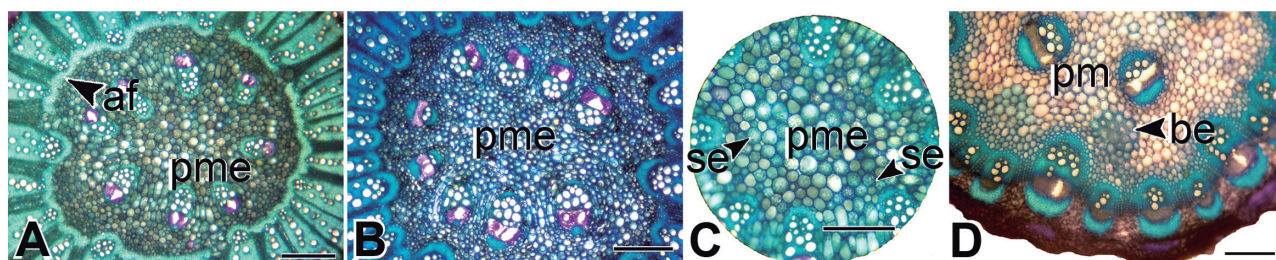


**Figura 9.** Parénquima radiomedular formado por varios estratos de células con presencia de plastos o sustancias ergásticas en su citoplasma de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P. neesianum*; **B.** *P. sp. nov. 3*; **C.** *P. sp. nov. 6*. (**prm** = parénquima radiomedular). La barra para las figuras equivale a 100  $\mu$ m

Características como el alargamiento de los haces vasculares, presencia de colénquima angular y acumulación de sustancias ergásticas en el parénquima radiomedular fueron constantes en todas las muestras de las especies y consideradas en trabajos previos para el género *Piper* (Carlquist 1961, Johnson 1902, López-Naranjo 1998, Metcalfe y Chalk 1950). Además, fueron señalados algunos caracteres que solo están presentes en ciertas especies, dichos caracteres podrían estar relacionados con su hábitat. Este fue el caso de *P. nudilimbum* C. DC., donde se observa abundante aerénquima a nivel cortical. Igualmente la presencia de células epidérmicas con paredes lignificadas, agrupaciones de esclereidas a nivel cortical y la endodermis

claramente diferenciada fueron algunos de los caracteres poco comunes en el clado.

**Tejido epidérmico.** En la mayoría de especies de *Enckea*, las ramas adultas poseen una epidermis finamente estriada e irregularmente fistulosa, pero sólida a nivel de los nudos caulinares, la cual se encuentra conformada generalmente por 1-2 series de células formando capas relativamente pequeñas, de forma irregular sin espacios intercelulares (figura 1A, B, C). Cuando presentes los tricomas suelen ser pluricelulares, filiformes de 4-5 series de células sin acumulaciones de sustancias o fluidos. La cutícula generalmente es de menor grosor que las células epidérmicas, pero en especies



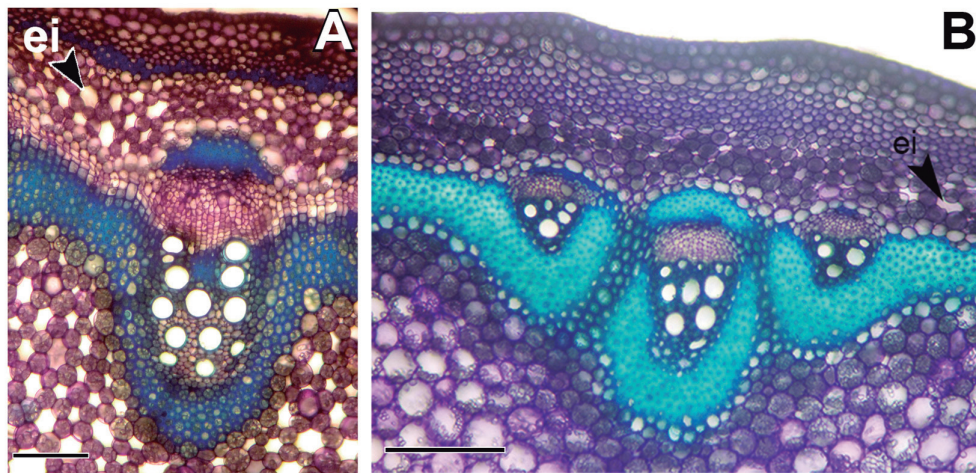
**Figura 10.** Caracteres anatómicos a nivel de la medula de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** Formación de un anillo continuo de fibras esclerenquimáticas en la periferia de la medula en *P. neesianum*. **B.** Esclerotización o lignificación de las paredes celulares del parénquima medular en *P. abalienatum*. **C.** Acumulación de sustancias ergásticas en el parénquima fundamental de la medula en *P. neesianum*. **D.** Presencia de esclereidas del tipo braquisclereidas en la medula de *P. sp. nov. 2*. (**pme** = parénquima medular esclerotizado; **af** = anillo de fibras; **se** = sustancias ergásticas; **be** = braquisclereidas; **pm** = parénquima medular). La barra para las figuras **A**, **B** y **D** equivale a 500  $\mu$ m y para la figura **C** equivale a 100  $\mu$ m

que habitan bosques secos suele ser mucho más gruesa, en comparación con las especies de bosques húmedos. En algunas ocasiones, las paredes celulares de las células epidérmicas se encuentran lignificadas. Esta lignificación fue encontrada tanto en especies de bosque seco, como de bosques mesófilos con una alta humedad relativa. No existen trabajos sobre anatomía de *Piper* que registren esta lignificación en la epidermis, razón por la cual se desconoce el origen de su desarrollo y su contribución al sostén de la planta (figura 1C). Los estomas caulinares de algunas especies son reemplazados por lenticelas, las cuales pueden ser abundantes en tallos leñosos (figura 2C). La peridermis en las especies del clado *Enckea* se forma tempranamente a nivel de ejes caulinares, reemplazando la epidermis. Dicho conjunto de tejidos está conformado por una capa de felógeno de 2-4 series de células de espesor. En algunas especies es común la formación de estratos consecutivos de felógeno, por esta razón se puede observar la formación de varias series células claramente diferenciados a nivel del súber (figura 2B).

**Córtex.** En las especies leñosas con alta densidad de haces vasculares periféricos o de vasos por haz vascular, el córtex tiende a ser más o menos homogéneo y sencillo en su estructura. Al contrario, en las especies herbáceas con baja densidad de haces vasculares periféricos o de vasos por haz vascular, el córtex tiende a ser bastante heterogéneo, encontrándose varios tipos de parénquima, mayor cantidad de fibras y paquetes de colénquima (López-Naranjo 1997, 1998). En las especies de *Enckea* la región cortical está claramente demarcada y puede ser variable en grosor con relación al habito de crecimiento y desarrollo del tallo. Las células parenquimatosas corticales generalmente acumulan sustancias ergásticas de diferente tipo. En gran parte de las muestras de las especies evaluadas fue común la presencia de idioblastos, los cuales se distribuyen de manera aleatoria a lo largo de la región cortical (figura 3B).

En los tallos evaluados el parénquima cortical está conformado por 5-9 series de células, sin espacios intercelulares. Es común, la presencia de parénquima fotosintético no estratificado en las especies herbáceas, este tejido desaparece en las especies con crecimiento secundario. En algunos casos, las acumulaciones de parénquima cortical están conformadas por células distribuidas espaciadamente dejando grandes espacios intercelulares, esta configuración es similar a la presente en el aerénquima. La presencia de aerénquima en especies de *Piper* no es informada en previos trabajos anatómicos; no obstante existen algunas especies amazónicas distribuidas en zonas inundables que presentan esta característica a nivel cortical, como es el caso de *P. coruscans* Kunth, perteneciente al clado *Rádula* (figura 11A), esta especie crece en llanuras aluviales y en las márgenes de ríos. En las especies de *Enckea* el tejido aerenquimático no es muy común, salvo en *P. nudilimum*, una especie que habita bosques amazónicos inundables (figura 11B).

En la parte más superficial del córtex es usual encontrar tejido colenquimático angular con acumulaciones de sustancias ergásticas o plastos, el cual se organiza en paquetes discontinuos de tamaño similar (figura 5B). No obstante, en algunas especies de *Piper* pertenecientes a otros clados, este tejido conforma un anillo continuo en la periferia del tallo como es el caso de *P. montanum* C. DC. especie perteneciente al clado *Peltobryon*, dicho tejido colenquimático desaparece a medida que avanza el crecimiento secundario en especies arbustivas o lianecentes (Silva y Quijano 2010). El esclerénquima cortical cuando presente se dispone aleatoriamente al interior de los paquetes de colénquima o rodea este tejido conformando bandas de 2-3 series de células, las cuales pueden limitar con el parénquima cortical, sistema vascular periférico o con la endodermis. En algunas especies es común la presencia de braquiesclereidas, las cuales se distribuyen en el límite entre el córtex

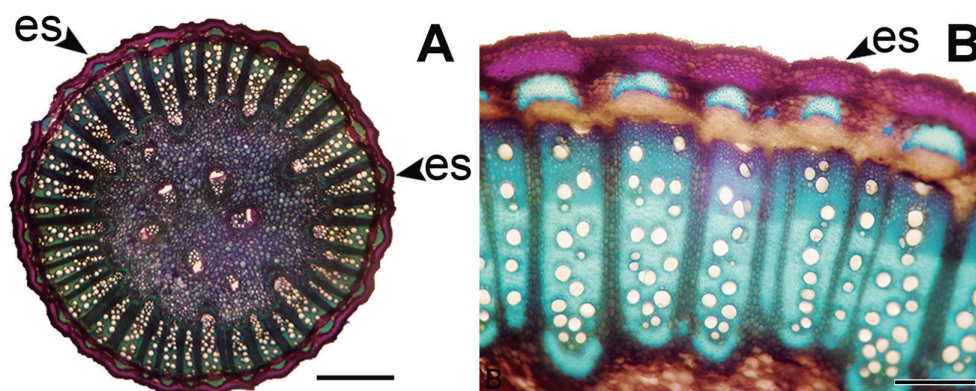


**Figura 11.** Presencia de abundantes espacios intercelulares a nivel del parénquima cortical de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P. coruscans*; **B.** *P. nudilimum* (**pa** = parénquima aerífero; **ei** = espacios intercelulares). La barra para las figuras equivale a 100  $\mu\text{m}$

y el sistema vascular periférico (figura 4B, C). En algunas ocasiones estas células están ubicadas de manera aleatoria en el córtex y en otras limitan con el cambium interfascicular y el parénquima radiomedular.

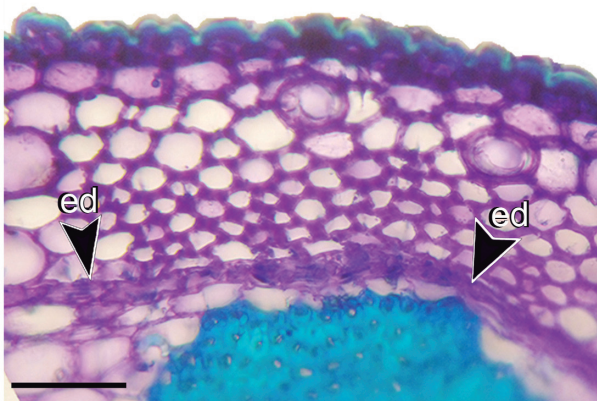
En las especies de *Enckea*, como en algunas otras especies de *Piper* los tejidos corticales de soporte y protección usualmente están situados frente a los haces vasculares periféricos de mayor diámetro, los cuales forman las costillas o estrías del tallo, pero quedan interrumpidos

frente a las regiones interfasciculares. Según López-Naranjo y Parra (1993), esta organización común entre las especies leñosas y semileñosas, le proporciona cierta estabilidad a la epidermis y al córtex, evitando su ruptura durante el crecimiento secundario (figura 12A, B). En algunas especies las regiones interfasciculares se esclerotizan secundariamente, por el contrario en especies herbáceas el esclerénquima forma un anillo continuo y cerrado entorno del sistema vascular periférico.



**Figura 12.** Formación de estrías a nivel superficial en la región cortical de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): **A.** *P.* sp. nov. 3; **B.** *P. ceanothifolium* (**es** = estrías). La barra para la figura A equivale a 1.200  $\mu\text{m}$  y para la figura B equivale a 500  $\mu\text{m}$

La presencia de endodermis en los tallos de *Piper* ha sido referenciada con anterioridad por Bond (1931), no obstante en el clado *Enckea* este tejido se observó generalmente en las especies de bosque seco. La endodermis está conformada por un anillo continuo con una sola serie de células, de forma rectangular que se encuentra en el límite interno del córtex (figura 13). Algunos trabajos anatómicos han documentado la transformación de las células de la endodermis y la posterior acumulación de granos de almidón a nivel citoplasmático, que dan origen a una vaina amilífera claramente diferenciada en especies de este género (López-Naranjo y Parra 1993), en el presente trabajo la aparición de dicha vaina no ha sido evidente.



**Figura 13.** Presencia de endodermis en el límite interno del córtex de especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae): A. *P. jumayense* (ed = endodermis). La barra para la figura equivale a 100  $\mu$ m

## DISCUSIÓN

De acuerdo con las observaciones realizadas, la organización de los tejidos a nivel del córtex en las especies de *Enckea* es congruente con lo observado en otras especies de *Piper* pertenecientes a diferentes clados (Quijano-Abril y Silva-Sierra 2010):

1) Epidermis con solo un estrato de células, colénquima formando un cordón discontinuo, fibras

esclerenquimáticas y parénquima fotosintético (común en hierbas, arbustos o lianas).

2) Epidermis con 1-2 estratos de células lignificadas o con acumulaciones gruesas de cutícula, colénquima formando un cordón discontinuo, fibras esclerenquimáticas y parénquima fotosintético (común en hierbas, arbustos y lianas).

3) Peridermis de 3-5 series de células, colénquima formando un cordón discontinuo, fibras esclerenquimáticas y endodermis (común en arbustos y lianas de bosque seco).

4) Peridermis de 3-5 series de células, parénquima de reserva y endodermis (común en arbustos y lianas de bosque seco).

5) Peridermis con más 5 series de células, presencia de lenticelas y parénquima de reserva (común en arbustos y lianas de bosque húmedo).

En las especies de *Enckea* así como en el resto de especies de *Piper* es clara la estratificación existente a nivel vascular, conformándose dos grupos de haces vasculares con características similares, los cuales han sido denominados en trabajos previos, como sistema vascular periférico (SVP) y sistema vascular medular (SVM) (de Candolle 1866, Hoffstadt 1916, Ravindran y Remasshree 1998) (figura 6A). Generalmente el SVP ocupa mayor área a nivel de tallos y sufre alargamiento en especies que exhiben crecimiento secundario, mientras el SVM está compuesto por pequeños haces vasculares los cuales pueden variar en número, tamaño y ubicación con respecto a la médula. Asimismo, pueden variar su organización con respecto al segmento del eje caulinar donde se encuentren, observando de esta manera grandes diferencias en la disposición de los haces vasculares medulares a nivel de nudos y entrenudos. Algunos trabajos han descrito que estas diferencias se deben a que

los haces vasculares medulares generalmente vascularizan las inflorescencias, mientras los haces vasculares periféricos son los encargados de la vascularización caulínfoliar periférica y la vascularización procambial de los segmentos intrapeciolares (López-Naranjo y Parra 1993).

Eames y MacDaniels (1953), han descrito la anatomía de las especies de *Piper* como típica de un crecimiento anómalo, debido al alargamiento producido a nivel de los haces vasculares periféricos, los cuales no son continuos, ni forman anillos de crecimiento. Aunque la formación de anillos en el xilema no es claramente diferenciada en todas las especies de *Piper*, en las especies de *Enckea* fue común identificar acumulaciones diferenciales de lignina a nivel de las células del parénquima apotraqueal y fibras acompañantes del xilema, dicho fenómeno semeja la formación insipiente de anillos de crecimiento (figura 7B, C).

El crecimiento anómalo es común en especies de algunas familias como Aristolochiaceae, Bignoniaceae, Malpighiaceae y Menispermaceae, las cuales exhiben hábitos de crecimiento que propician este fenómeno estructural (Angyalossy et al. 2011). En familias del orden Piperales, este tipo de crecimiento ha sido encontrado en géneros como *Aristolochia* y *Manekia* (Acevedo-R. 2005, Isnard et al. 2012). En las especies de *Enckea* fue común encontrar este tipo de crecimiento a nivel de tallos, y además, otros trabajos han mostrado que en raíces esta organización se mantiene. Algunos autores consideraron anómala la estructura caulinar primaria y el cuerpo leñoso de *Piper* debido a la vascularización manifiesta de la médula, y por el crecimiento secundario excéntrico del cambium vascular, como ocurre en algunas especies de lianas (Chalk y Chattaway 1937, López-Naranjo y Parra 1993, Metcalfe y Chalk 1950).

En las especies de *Enckea* los haces vasculares, tanto del SVP como del SVM, son de tipo

colateral abierto (figuras 6B, 7C), sin embargo, en el SVP los haces sufren un alargamiento continuo a medida que aumenta el grosor del tallo, mientras que los haces del SVM permanecen constantes en su tamaño. En algunas especies del orden Piperales como *Macropiper excelsum* Miq., *Piper gorgonillense* Trel. y Yunck., y algunas especies del género *Aristolochia* ha sido registrado el alargamiento de los haces vasculares periféricos, seguido de una bifurcación del xilema en su parte más distal (Isnard et al. 2012, Patel y Bowles 1980). Este patrón ha sido explicado como una segunda fase de crecimiento a partir de la formación, de lo que según Patel y Bowles (1980) se denominan radios primarios, los cuales conforman a medida que avanza el crecimiento lateral, dan lugar a radios secundarios en el SVP. En las especies analizadas solo se encontró este patrón de bifurcación del SVP en la especie *P. reticulatum* L. (figura 7D), donde se exhibe en algunos de sus haces del SVP dicho patrón de bifurcación. Igualmente fue común la presencia numerosos haces vasculares cuyo número puede variar de 22-32; a diferencia del SVM donde el número varía de 5-9. En todas las especies fue común encontrar alternancia de tamaño entre haces vasculares consecutivos del SVP, notándose una disminución en cuanto al número de vasos en los haces vasculares de menor tamaño (figura 8A, B, C). En todas las especies evaluadas el SVP y SVM presentan casquetes o fibras pericíclicas asociadas tanto al floema como al xilema, compuestas de 2-9 series de células. Estos casquetes pueden variar en su densidad o en las acumulaciones de lignina a nivel de la pared celular. En los haces del SVP esta disposición de las fibras pueden formar una serie continua de células a modo de anillo hacia la periferia de la médula (figura 10A).

A nivel vascular el procambium está formado por 2-3 series de células de forma rectangular o irregular. En el SVP estas células limitan con las del cambium interfascicular formando un

cordón aparentemente continuo. El cambium vascular en las especies de *Piper* se origina en el SVP, mediante la integración del cambium fascicular y el cambium interfascicular. No obstante, el crecimiento en grosor en ejes basales no es debido a la formación de anillos de xilema, como en gran parte de las especies leñosas de otros grupos de angiospermas, si no a la formación de series de parénquima radiomedular, las cuales en algún momento de su desarrollo sufren esclerotización a nivel de las paredes secundarias. Esta esclerotización de dichos radios de parénquima, podría intervenir en el sostén de los ejes de forma similar a la que dan los anillos de crecimiento xilemáticos en cualquier planta con crecimiento secundario (Isnard et al. 2012). En algunas especies de *Enckea* como *P. abalienatum* Trel. fue común encontrar además un fenómeno de esclerotización a nivel del parénquima medular, el cual podría en algún momento intervenir en el soporte de la planta (figura 10B), además en *Piper* sp. nov 2, algunas de las células de la médula son esclereidas del tipo braquiesclereidas y exhiben campos de puntuaciones secundarias en sus paredes (figura 10D).

En el clado *Enckea* las células del cambium interfascicular generalmente se componen de 1-15 series de células de forma irregular, formando parénquima radiomedular esclerótico; este último de 1-12 series células entre haces vasculares consecutivos y de 3-20 series células entre el punto de origen del cambium interfascicular y el parénquima medular (figura 9A, B, C). En algunas especies fue común la presencia de plastos o sustancias ergásticas a nivel citoplasmático en este tipo de células.

Luego de evaluar la totalidad de las especies, la organización el SVP fue constante en los hábitos de crecimiento arbustivo, arbóreo y lianescente. Sin embargo, en las especies herbáceas no existe un alargamiento a nivel

del SVP, asimismo en dichas especies la región cortical presentó una mayor área. En especies lianecentes paleotropicales de *Piper* diferentes a *Enckea*, existe una marcada diferencia en la organización del SVP variando notablemente algunos caracteres entre estos el tamaño del haz vascular, así como la densidad y diámetro de los vasos. Análisis comparativos de anatomía caulinar en diferentes especies de lianas y arboles han explicado estas diferencias como adaptaciones morfológicas para optimizar el transporte de agua, rápido crecimiento y sostén (Ewers y Fisher 1989, Ewers et al. 1997, Gasson y Dobbins 1991)

Los caracteres anatómicos de los ejes caulinares evaluados en el presente trabajo, no permiten una clara diferenciación entre las especies que habitan bosques secos, con respecto a las especies de bosques húmedos. No obstante, la presencia de una endodermis claramente diferenciada y la posible formación de una vaina amilífera deberían analizarse en detalle. Trabajos como el propuesto por Quijano-Abril (2009), han mostrado variaciones morfológicas a nivel foliar en especies de *Enckea* de bosques secos, como caracteres estructurales del pericarpio en frutos y morfología floral. Estos caracteres podrían suministrar mayor información sobre las adaptaciones anatómicas de este grupo de especies al bosque seco tropical.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen muy especialmente al herbario de la Universidad de Antioquia (HUA) y a su grupo de trabajo por la colaboración logística y el suministro de material vegetal para la realización del presente trabajo. A la Unidad de Investigación y Desarrollo y el herbario de la Universidad Católica de Oriente por haber financiado el presente proyecto. Asimismo los autores agradecen las valiosas observaciones realizadas al artículo de dos revisores anónimos.

## REFERENCIAS

- Acevedo-R P. 2005. Vines and climbing plants of Puerto Rico and the Virgin Islands. Vol. 51. Washington (U. S. A): National Museum of Natural History Press. p. 483.
- Angyalossy V, Angeles G, Pace MR, Lima AC, Dias LG, Madero C. 2011. An overview on the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity*, 5 (2): 1-16.
- APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals Missouri Botanical Garden*, 85: 531-553.
- APGII. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399-436.
- APGIII. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105-121.
- Bond G. 1931. The stem endodermis in the genus *Piper*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 56: 695-724.
- Bullock SH, Mooney HA, Medina E. 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, New York. p. 450.
- Burger W. 1977. The Piperales and the monocots; alternate hypotheses for the origin of monocotyledoneous flowers. *The Botanical Review*, 43 (3): 345-387.
- Callejas R. 1986. Taxonomic revision of *Piper* subgenus *Ottonia* (Piperaceae) (South America) [Ph. D. thesis]. [New York (U. S. A.)]: City University of New York. p. 512.
- de Candolle CM. 1866. Mémoire sur la famille des Pipéracées. Tiré des Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève, tome XVIII, 2<sup>mo</sup> partie. Genève: Imprimerie Ramboz et Schuchardt. p. 32.
- Carlquist S. 1961. Comparative plant anatomy: a guide to taxonomic and evolutionary application of anatomical data in angiosperms. New York (U. S. A.): Holt, Rinehart and Winston Press. p. 280.
- Chalk L, Chattaway M. 1937. Identification of woods with included phloem. *Tropical Woods*, 50: 1-31.
- Datta PC, Dasgupta A. 1977a. Comparison of vegetative anatomy of Piperales. I Juvenile xylem of twigs. *Acta Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 28 (1): 81-96.
- Datta PC, Dasgupta A. 1977b. Comparison of vegetative anatomy of Piperales. II Leaf. *Acta Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 28 (1): 97-110.
- Datta PC, Dasgupta A. 1979. Comparison of vegetative anatomy of Piperales. III. Vascular supplies to leaves. *Acta Botanica Indica*, 7: 39-46.
- Eames AJ, Mac Daniels LH. 1953. An introduction to plant anatomy. New York (U. S. A.): McGraw-Hill Press. p. 427.
- Esau K. 1977. Anatomía vegetal. Habana Cuba: Instituto Cubano del Libro. p. 729.
- Ewers F, Fisher J. 1989. Variation in wood length and diameter in stems of six tropical and subtropical lianas. *American Journal of Botany*, 76: 1452-1459.
- Ewers F, Carlton M, Fisher J, Kolb K, Tyre M. 1997. Vessel diameters in roots versus stems of tropical lianas and other growth forms. *IAWA Journal*, 28: 261-279.
- Fischer RC, Wanke W, Richter A, Mayer V. 2003. Do ants feed plants? A 15N labelling study of nitrogen fluxes from ants to plants in the mutualism of *Pheidole* and *Piper*. *Journal Ecology*, 91 (1): 126-134.
- Gasson P, Dobbins D. 1991. Wood anatomy of the Bignoniaceae, with a comparison of trees and lianes. *IAWA Bulletin*, 12: 389-417.
- Hoffstadt RE. 1916. The vascular anatomy of *Piper methysticum*. *Botanical Gazette*, 62 (2): 115-132.
- Holdridge LR. 1967. Life zone ecology. San José (Costa Rica): Tropical Science Center. p. 206.
- IAWA Committee. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification by an IAWA Committee. *International Association of Wood Anatomists Bulletin (new series)*, 10: 219-332.
- Isnard S, Prosperi J, Wanke S, Wagner ST, Samain MS, Trueba S, Frenzke L, Neinhuis C, Rowe NP. 2012. Growth form evolution in piperales and its relevance for understanding angiosperm diversification: an integrative approach combining plant architecture, anatomy, and biomechanics. *International Journal of Plant Sciences*, 173 (6): 610- 639.
- Jaramillo MA, Manos PS. 2001. Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *American Journal of Botany*, 88 (4): 706-716.
- Jaramillo MA, Callejas R, Davidson C, Smith JF, Stevens AC, Tepe EJ. 2008. A phylogeny of the tropical genus *Piper* (Piperaceae) using ITS and the chloroplast intron *psbJ-petA*. *Systematic Botany*, 33 (4): 647-660.
- Johnson DS. 1902. On the development of certain Piperaceae. *Botanical Gazette*, 34 (5): 321-340.
- López-Naranjo H, Parra J. 1993. Organografía y hábito de crecimiento de *Piper nobile* C. DC. (Piperaceae). *Pittieria*, 20: 79-109.
- López-Naranjo H. 1997. Hábito epífita de *Piper subsessilifolium* C. DC. var. *morii* Steyermark: anatomía y ecología. *Pittieria*, 26: 21-39.
- López-Naranjo H. 1998. Desarrollo de epidermis y el córtex en el tallo de *Piper* (Piperaceae). *Pittieria*, 27: 7-24.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons; leaves, stem, and wood in relation to taxonomy, with notes on economic uses. Oxford (UK): Clarendon Press. p. 1500.
- Morrone JJ. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, 29: 149-152.
- Patel RN, Bowles A. 1980. Wood anatomy of the dicotyledons indigenous to New Zealand 14. Piperaceae. *New Zealand Journal of Botany*, 18 (4): 507-513.

- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27 (2): 261-273.
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK, Butterworth CA. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 359 (1443): 515-537.
- Quijano-Abril MA. 2009. Análisis filogenético basado en caracteres morfológicos para las especies del subgénero *Enckea* Kunth (Piperaceae) [Tesis de maestría]. [Medellín (Colombia)]: Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia.
- Randall JM, Rejmánek M, Hunter JC. 1998. Characteristics of the exotic flora of California. *Fremontia*, 26 (4): 3-12.
- Ravindran PN, Remasshree AB. 1998. Anatomy of *Piper colubrinum* Link. *Journal of Spices and Aromatic Crops*, 7 (2): 111-123.
- Ruiz H, Pavon J. 1794-1802. *Florae peruviana et chilensis prodromus. Flora peruviana et chilensis (Tomos 1/3.)* With bibliographical notes by F. A. Stafleu. New York: Lehre, J. Cramer, Stechert-Hafner. p. 792.
- Schlichting CD, Pigliucci M. 1998. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sunderland (MA): Sinauer Associates. p. 387.
- Schmitz F. 1871. Fibrovasalsystem im Blütenkolben der Piperaceen. Essen (Germany).
- Shaw J, Small RL. 2005. Chloroplast DNA phylogeny and phylogeography of the North American plums (*Prunus* subgenus *Prunus* section *Prunocerasus*, Rosaceae). *American Journal of Botany*, 92: 2011-2030.
- Shaw J, Lickey E, Schilling E, Small R. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94 (3): 275-288.
- Silva D, Quijano MA. 2010. Variación anatómica de los ejes caulinares en los diferentes clados del género *Piper* (Piperaceae). N.º 55, Anatomía vegetal. Memorias, X Congreso Latinoamericano de Botánica: "Conservación y uso sustentable de la flora nativa latinoamericana". 4 al 10 de octubre de 2010. La Serena, Chile.
- Tepe EJ, Vincent MA, Watson LE. 2007a. The importance of petiole structure on inhabitability by ants in *Piper* section *Macrostachys* (Piperaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 153: 181-191.
- Tepe EJ, Vincent MA, Watson LE. 2007b. Stem diversity, cauline domatia, and the evolution of ant-plant associations in *Piper* section *Macrostachys* (Piperaceae). *American Journal of Botany*, 94: 1-11.
- Van Tieghem PÉL. 1891. *Traité de botanique*. 2.<sup>a</sup> ed. Paris: Librairie F. Savy. p. 1855.
- Weiss JE. 1876. Wachstumsverhältnisse und Gefässbündelverlauf bei den Piperaceen.