

2021, Volumen 6, Número 1: 125-136

Organización vascular y anatomía del leño del tallo secundario de *Piper hieronymi* C. DC. (Piperaceae)

Marisol Beltrán^{1,2}, †María Laura Pipo & Josefina Bodnar^{1,2}

¹División Paleobotánica, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
mbeltran@fcnym.unlp.edu.ar; jbodnar@fcnym.unlp.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina
†La Lic. María Laura Pipo falleció el 29 de mayo de 2020



Organización vascular y anatomía del leño del tallo secundario de *Piper hieronymi* C. DC. (Piperaceae)

Marisol Beltrán^{1,2}, †María Laura Pipo & Josefina Bodnar^{1,2}

¹División Paleobotánica, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
mbeltran@fcnym.unlp.edu.ar; jbodnar@fcnym.unlp.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

³La Lic. María Laura Pipo falleció el 29 de mayo de 2020

RESUMEN. *Piper hieronymi* es un arbusto o pequeño árbol que habita las selvas de Jujuy, Salta, Tucumán y Misiones, en Argentina. Sus tallos y ramas tienen nudos muy engrosados, y anatómicamente exhiben un arreglo policíclico de los haces vasculares. Este trabajo tiene como objetivo caracterizar la organización vascular y el leño en tallos secundarios de *P. hieronymi*. Al igual que en otras especies de *Piper*, el sistema vascular está conformado por un sistema medular (SVM) y uno periférico (SVP). Ambos están constituidos por haces colaterales abiertos, asociados a casquetes de fibras. El SVM presenta un ciclo, a veces dos, de haces dispersos en una médula parenquimática lignificada. En el SVM se observaron diferencias en la disposición de los haces a nivel de nudos y entrenudos, debido a que estos haces son los encargados de la vascularización de las ramas. El SVP ocupa el mayor espesor del tallo. Presenta haces vasculares alargados que alternan con radios interfasciculares parenquimáticos, compuestos mayormente por células verticales. Además, muchos haces están bifurcados por el desarrollo de radios fasciculares. El leño posee porosidad difusa, vasos en múltiples radiales cortos, dispuestos en un patrón radial, placas de perforación simple, punteaduras intervasculares escalariformes o alternas y parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, y presenta algunas diferencias entre el SVM y el SVP. La anatomía del tallo secundario de *P. hieronymi* presenta similitudes con especies tanto de hábito arbustivo como lianescente, aunque la bifurcación de los haces del SVP hasta ahora sólo fue citada para especies arbustivas o arbóreas de pequeño porte.

Palabras clave: *Xilema; Parénquima; Cámbium; Traza rameal; Piperales*

ABSTRACT. **Vascular organization and wood anatomy of secondary stems of *Piper hieronymi* C. DC. (Piperaceae).** *Piper hieronymi* is a shrub or small tree that inhabits the forests of Jujuy, Salta, Tucumán and Misiones, in Argentina. The stems and branches bear greatly thickened nodes, and from an anatomical viewpoint their vascular bundles exhibit a polycyclic arrangement. This work aims to characterize the vascular organization

and the wood of secondary stems of *P. hieronymi*. As in other *Piper* species, the vascular cylinder includes two systems, a central system (SVM) and a peripheral one (SVP). Both comprise open bicollateral bundles, associated with fiber caps. The SVM has one or sometimes two cycles of vascular bundles scattered in lignified parenchymatic pith. Differences in SVM bundle arrangement were observed at node and internode level, as these bundles are responsible for branch vascularization. The SVP occupies most of the stem thickness. It has alternating elongated vascular bundles and interfascicular parenchymatic rays, composed mostly of upright cells. In addition, the bundles may be bifurcated by development of fascicular rays. The wood is diffuse-porous, with vessels in short multiple radials, arranged in a radial pattern, simple perforation plates, alternate or scalariform intervessel pits, vasicentric axial parenchyma, and with some differences between SVM and SVP. The secondary stem anatomy of *P. hieronymi* shares similarities with both shrubby and climber species, although so far, SVP bundle bifurcation has only been recorded for shrubby or small tree species.

Key words: *Xylem; Parenchyma; Cambium; Branch trace; Piperales*

RESUMO. Organização vascular e anatomia do lenho secundário de *Piper hieronymi* C. DC. (Piperaceae).

Piper hieronymi é um arbusto ou pequena árvore que habita as selvas de Jujuy, Salta, Tucumán e Misiones, na Argentina. Seus caules e ramos apresentam nós muito espessos, e exibem anatomicamente um arranjo policíclico dos feixes vasculares. Este trabalho tem como objetivo caracterizar a organização vascular e o lenho em caules secundários de *P. hieronymi*. Como em outras espécies de *Piper*, o sistema vascular é composto por um sistema medular (SVM) e um sistema periférico (SVP). Ambos são constituídos por feixes colaterais abertos, associados a casquetes de fibra. O SVM exibe um ciclo, às vezes dois, de feixes dispersos em uma medula parenquimática lignificada. No SVM foram observadas diferenças na disposição dos feixes ao nível dos nós e entrenós, pois esses feixes são os responsáveis pela vascularização dos ramos. O SVP ocupa a maior espessura do caule. Possui feixes vasculares alongados que se alternam com os raios interfasciculares do parênquima, compostos principalmente por células verticais. Além disso, muitos feixes são bifurcados pelo desenvolvimento de raios fasciculares. O lenho possui porosidade difusa, vasos em múltiplos radiais curtos, dispostos em padrão radial, placas de perfuração simples, pontuações intervasculares escalariformes ou alternadas e parênquima axial paratraqueal vasicêntrico, apresentando algumas diferenças entre o SVM e o SVP. A anatomia do caule secundário de *P. hieronymi* mostra semelhanças com espécies tanto de hábito arbustivo quanto lianescente, embora a bifurcação dos feixes do SVP até agora só tenha sido citada para espécies arbustivas ou arbóreas de pequeno porte.

Palavras-chave: *Xilema; Parênquima; Câmbio; Traço de Ramo; Piperales*

Introducción

Piper L. es un género compuesto por aproximadamente 2000 especies (Quijano-Abril *et al.*, 2006) y representado por hierbas, arbustos, árboles o lianas comunes en los bosques tropicales y subtropicales de todo el mundo (Jaramillo *et al.*, 2008). Se caracteriza por presentar hojas simples, alternas y pecioladas; inflorescencias en espigas o amentos muy densos y cilíndricos, opuestos a las hojas, solitarios en cada nudo, con flores monoclinas aperiántadas; y frutos muy pequeños, de tipo baya o drupa, globoso u ovoide, con pericarpio succulento a tenuemente carnoso (Seidel, 1993; Novara, 1998). Sus tallos y ramas tienen entrenudos largos y nudos muy engrosados, y anatómicamente exhiben un arreglo policíclico de los haces vasculares (Novara, 1998; Trueba *et al.*, 2015). En Argentina, hay registradas ocho especies, y el límite austral de distribución del género pasa por Tucumán, Chaco y Corrientes (Novara, 1998; Zuloaga *et al.*, 2015; Zanotti & Keller, 2017).

Piper hieronymi C. DC. es un arbusto o pequeño árbol de hasta 6 m de altura que habita en el sotobosque de selvas y bosques húmedos de Bolivia y el Norte de la Argentina (provincias de Jujuy, Salta, Tucumán y Misiones) (Seidel, 1993; Novara, 1998; Zuloaga *et al.*, 2015). Se caracteriza por presentar hojas discoloras, cartáceas, pinnatinervadas, con lámina elíptico-alargada, ápice atenuado-acuminado, y base asimétrica, e inflorescencias en espigas curvadas y pedunculadas (Legname, 1982; Novara, 1998).

La anatomía caulinar de *Piper* es muy distintiva y por eso ha llamado la atención de los investigadores desde la segunda mitad del siglo XIX (*e.g.*, de Candolle, 1866; Hoffstadt, 1916; Ravindran & Remasshree, 1998; Quijano-Abril *et al.*, 2013; Yang & Chen 2017). En todas las especies del género, el cilindro vascular está conformado por dos o más anillos o ciclos concéntricos de haces vasculares que se organizan en un sistema vascular medular y un sistema vascular periférico (Quijano-Abril *et al.*, 2013; Trueba *et al.*, 2015). Estudios previos han caracterizado la anatomía del tallo secundario de varias especies de *Piper* (*e.g.*, Ravindran & Remarshree 1998; Pessini *et al.*, 2003; Souza *et al.*, 2004, 2009; Albiero *et al.*, 2005a, b, 2006; Tepe *et al.*, 2007; Duarte & Siebenrock 2010; Beck, 2011; Quijano-Abril *et al.*, 2013; Saraswathy *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2015; Trueba *et al.*, 2015; Yang & Chen, 2017). En algunas especies ambos sistemas desarrollan crecimiento secundario (Tepe *et al.*, 2007; Yang & Chen 2017), mientras que, en otras, el crecimiento secundario está restringido al sistema periférico (Beck, 2011; Trueba *et al.*, 2015).

En este trabajo se analizó la morfología y anatomía de tallos con crecimiento secundario de *Piper hieronymi*, con el objetivo de caracterizar el cilindro vascular secundario y el leño de esta especie de la que, hasta ahora, no se cuenta con información anatómica caulinar. Asimismo, con este estudio se pretende ampliar el conocimiento y resolver algunos interrogantes sobre la organización vascular caulinar del tallo secundario de la familia Piperaceae.

Materiales y métodos

Se analizaron muestras provenientes del Parque Provincial Moconá, situado en el extremo sur del Departamento de San Pedro, Misiones, a 78 km de la localidad de El Soberbio, y rodeado por los ríos Yabotí y Uruguay. Este parque comprende unas 1000 ha de selva subtropical mixta. El material fue colectado en un viaje de campaña realizado en agosto de 2014, del cual se obtuvo material xilológico. Se muestrearon siete especímenes, de cada uno se obtuvieron cinco muestras de entre 1 y 2 cm de diámetro, y de 10 y 15 cm de largo de la parte media del tallo y de ramas.

Se realizaron pulidos de los tallos, para su observación y análisis macroscópico con lupa binocular Leica M50, que fueron fotografiados con sistema Leica DC 150 y cámara digital Canon Powershot S40. Para su análisis microscópico se realizaron cortes de 20-25 μm de espesor de las tres secciones de estudio para maderas (transversal, longitudinal tangencial y longitudinal radial) con xilótomo de deslizamiento. En algunas muestras, también se realizaron cortes delgados a mano usando una hoja de afeitar. Los cortes fueron teñidos con safranina al 1% en alcohol 80°; por último, se realizaron montajes transitorios en gelatina-glicerina y

permanentes en medio sintético (Entellan Merck). Para la tinción y el montaje, se siguió la metodología de Zarlavsky (2014). El análisis de los preparados se realizó mediante microscopio óptico Leica DM2500 y las fotografías, con cámara digital Leica DMC2900.

Para la descripción, se utilizó el glosario de terminología de maderas de IAWA (1989), Inside Wood (2004- en adelante) y el criterio de Quijano-Abril *et al.* (2013) para la organización vascular de *Piper*. La medida de los distintos elementos anatómicos se obtuvo sobre la base de un registro de 30 mediciones.

Tanto las muestras microscópicas como las macroscópicas fueron depositadas en la Xiloteca Didáctica de la Cátedra de Xilología (Museo de La Plata).

Resultados

Organización del cilindro vascular secundario

El tallo secundario de *Piper hieronymi* presenta una médula muy amplia, de un ancho que representa aproximadamente el 30% del ancho total del tallo (Fig. 1). Consta de células parenquimáticas lignificadas, poligonales, con numerosas puntuaciones simples en todas sus paredes (Figs. 2a-c). La morfología de estas células es isodiamétrica en el centro del eje y externamente al sistema medular, con un diámetro de 57,29 μm en promedio (desviación estándar de 16,02 μm), o alargada radialmente entre los haces del sistema vascular medular, con un ancho de 50,21 μm en promedio (desviación estándar de 7,56 μm) y una longitud de 149,43 μm en promedio (desviación estándar de 27,15 μm) (Fig. 2a).

El cilindro vascular está conformado por un sistema medular (SVM) y uno periférico (SVP) (Fig. 1). Los dos sistemas están compuestos por haces vasculares de tipo colateral abierto, con casquetes de fibras floemáticas (Fig. 1). Cada sistema presenta crecimiento secundario, el SVM presenta un desarrollo discreto de tejidos vasculares secundarios, mientras que el SVP muestra un desarrollo mucho mayor.

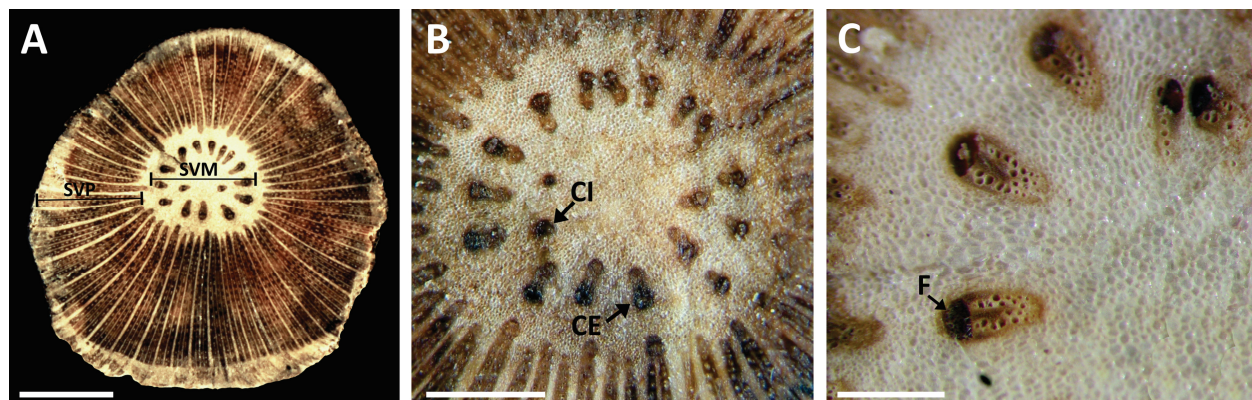


Figura 1. Organización vascular del tallo de *Piper hieronymi* C. DC. **A.** Vista general de los sistemas vasculares periférico (SVP) y medular (SVM). **B.** Detalle bajo lupa del sistema vascular medular, mostrando el ciclo interno con dos pares de haces (CI) y el ciclo externo con mayor número de haces (CE). **C.** Detalle bajo lupa de los haces del sistema vascular medular, indicando el casquete de fibras (F). **A.** Escala: 5 mm; **B.** Escala: 2 mm; **C.** Escala: 1 mm.

El SVM en los entrenudos está constituido por un ciclo de haces vasculares inmersos en la médula, mientras que cerca del nudo y en el nudo presenta dos ciclos de estos haces. El ciclo interno consta de dos haces o dos pares de haces pequeños opuestos. El ciclo externo consta de 13 a 15 haces vasculares elípticos (Fig. 1b). Los haces vasculares del SVM constan de xilema y floema primarios, y xilema y floema secundarios (Figs. 1c, 2c). El floema secundario presenta un casquete de fibras asociado a cada haz. Los tejidos secundarios en estos haces se limitan a la región fascicular, mientras que no hay tejidos secundarios en las regiones interfasciculares (Fig. 2a).

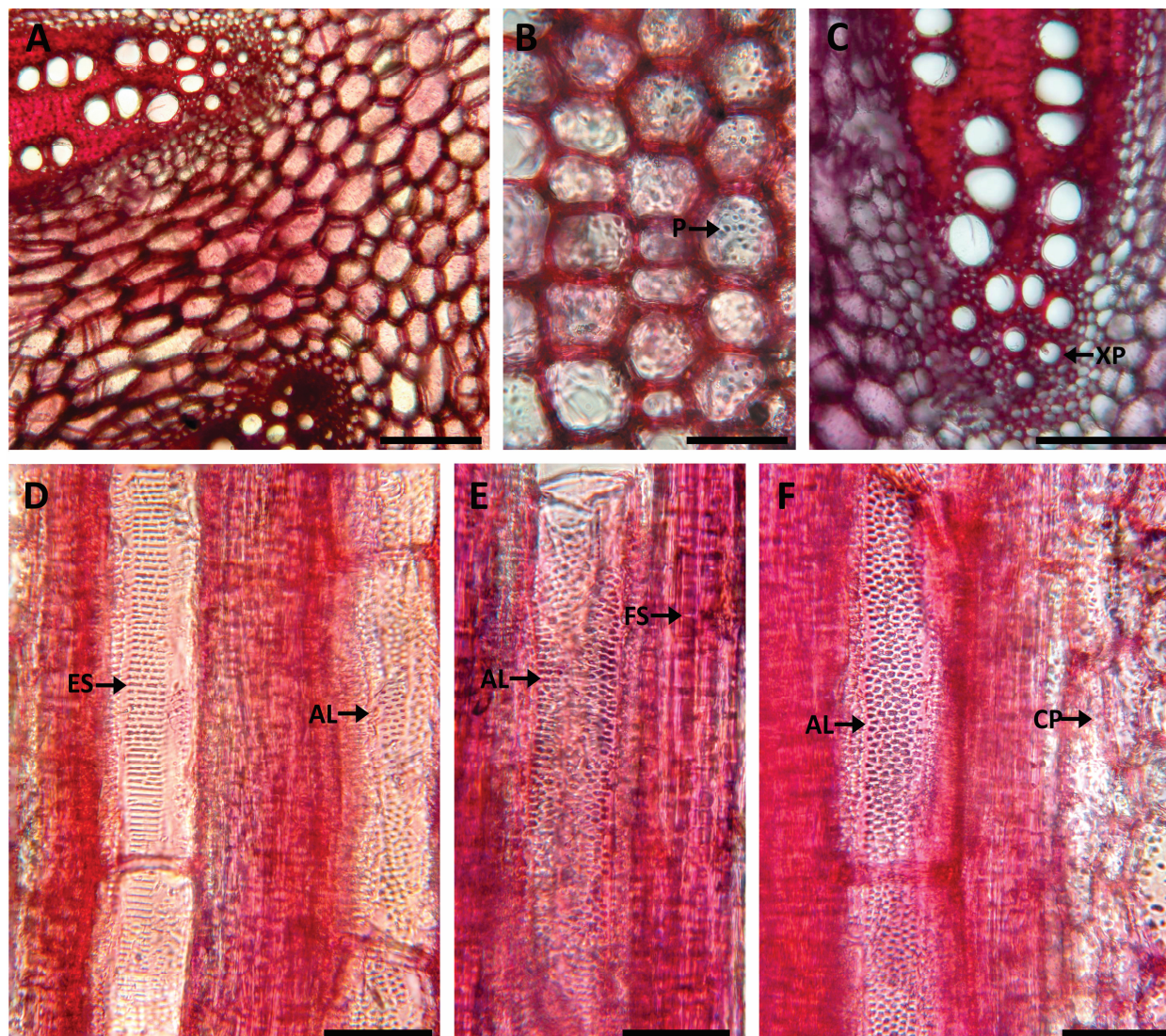


Figura 2. Anatomía de la médula y del sistema vascular medular (SVM) de *Piper hieronymi* C. DC. al microscopio óptico. **A.** Vista general de los diferentes tipos de células parenquimáticas lignificadas de la médula en corte transversal. **B.** Detalle de las células parenquimáticas de la médula en corte longitudinal tangencial mostrando las paredes engrosadas y las puntuaciones (P). **C.** Detalle de un haz del ciclo externo en corte transversal. La flecha indica la posición del xilema primario (XP). **D.** Xilema secundario en corte longitudinal tangencial, con un detalle de las punteaduras intervasculares escalariformes (ES) y areoladas alternas (AL). **E.** Xilema secundario en corte longitudinal tangencial, con un detalle de las punteaduras intervasculares areoladas alternas (AL) y las fibras septadas (FS). **F.** Xilema secundario en corte longitudinal tangencial, con un detalle de las punteaduras intervasculares areoladas alternas (AL) y las células parenquimáticas entre los haces medulares (CP). **A.** Escala: 200 μm ; **B.** Escala: 70 μm ; **C.** Escala: 300 μm ; **D-F.** Escala: 50 μm .

El SVP ocupa el mayor espesor del tallo y las ramas, y presenta haces vasculares muy alargados que alternan en su longitud (Fig. 1a). Los haces vasculares del SVP están separados por radios interfasciculares parenquimáticos anchos, de 10 a 26 células de ancho, compuestos por células principalmente erectas o verticales y, en menor proporción, cuadradas (Figs. 3a, b, f). Además, la mayoría de los haces periféricos son bifurcados hacia la zona externa del tallo, por el desarrollo de radios fasciculares en el interior de los haces que se ensanchan progresivamente hacia la corteza. Los radios fasciculares son más angostos que los interfasciculares (15 células de ancho) (Fig. 3b) y tienen una composición celular similar a la de estos últimos. Así como en el SVM, el floema secundario presenta casquetes de fibras que conforman parte de la corteza.

Anatomía del leño

El xilema secundario del SVM se caracteriza por la ausencia de anillos de crecimiento, vasos solitarios o en múltiples radiales cortos de 2 células (Fig. 2c), paredes con punteaduras escalariformes o areoladas alternas (Figs. 2d-f), placas de perforación simples (Fig. 2e), parénquima paratraqueal vasicéntrico (Fig. 2c), fibras septadas (Fig. 2e) y por carecer de radios. El xilema secundario del SVP no presenta anillos de crecimiento y posee porosidad difusa, con una densidad de vasos de 34 a 96 por mm². Los vasos presentan una disposición radial y se reúnen en múltiples radiales cortos (Figs. 3a-c), tienen un diámetro tangencial de 53,18 µm en promedio (desviación estándar de 13,63 µm), y una longitud de los elementos de vaso de 240,11 µm en promedio (desviación estándar de 13,4 µm). Las placas de perforación son simples (Fig. 3g), y las punteaduras intervasculares son areoladas circulares, alternas (Figs. 3h, i), de tamaño diminuto (3 a 4 µm en promedio). En corte longitudinal, se observa una estratificación de los elementos de vaso (Figs. 3d, e). Las fibras son septadas o no, poseen paredes gruesas y pequeñas punteaduras areoladas (Fig. 3d). Tienen una longitud promedio de 263,5 µm (desviación estándar de 65,77 µm). El parénquima axial es paratraqueal vasicéntrico (Fig. 3c). Como se explicó más arriba, los radios xilemáticos del sistema periférico son de dos tipos: interfasciculares muy anchos y fasciculares más angostos (Figs. 3a, b, f).

Organización del nudo

Tanto los tallos a diferentes alturas como las ramas constan de una organización vascular policíclica. En la Figura 4, se esquematiza la formación de una traza rameal. En el nudo, el SVP es el primero que se dirige hacia la traza. Los haces del SVM se ramifican y se desplazan hacia la corteza por divisiones del parénquima medular. El ciclo interno de haces del SVM es el encargado de culminar la formación de la traza. Luego de la emisión de la traza rameal, el SVM se reorganiza, pero el ciclo interno cambia su posición para quedar enfrentado al sitio donde se formará la próxima rama. La ramificación en *Piper hieronymi* es alterna y esta disposición se refleja internamente por los cambios posicionales del ciclo interno de haces del SVM (Fig. 4).

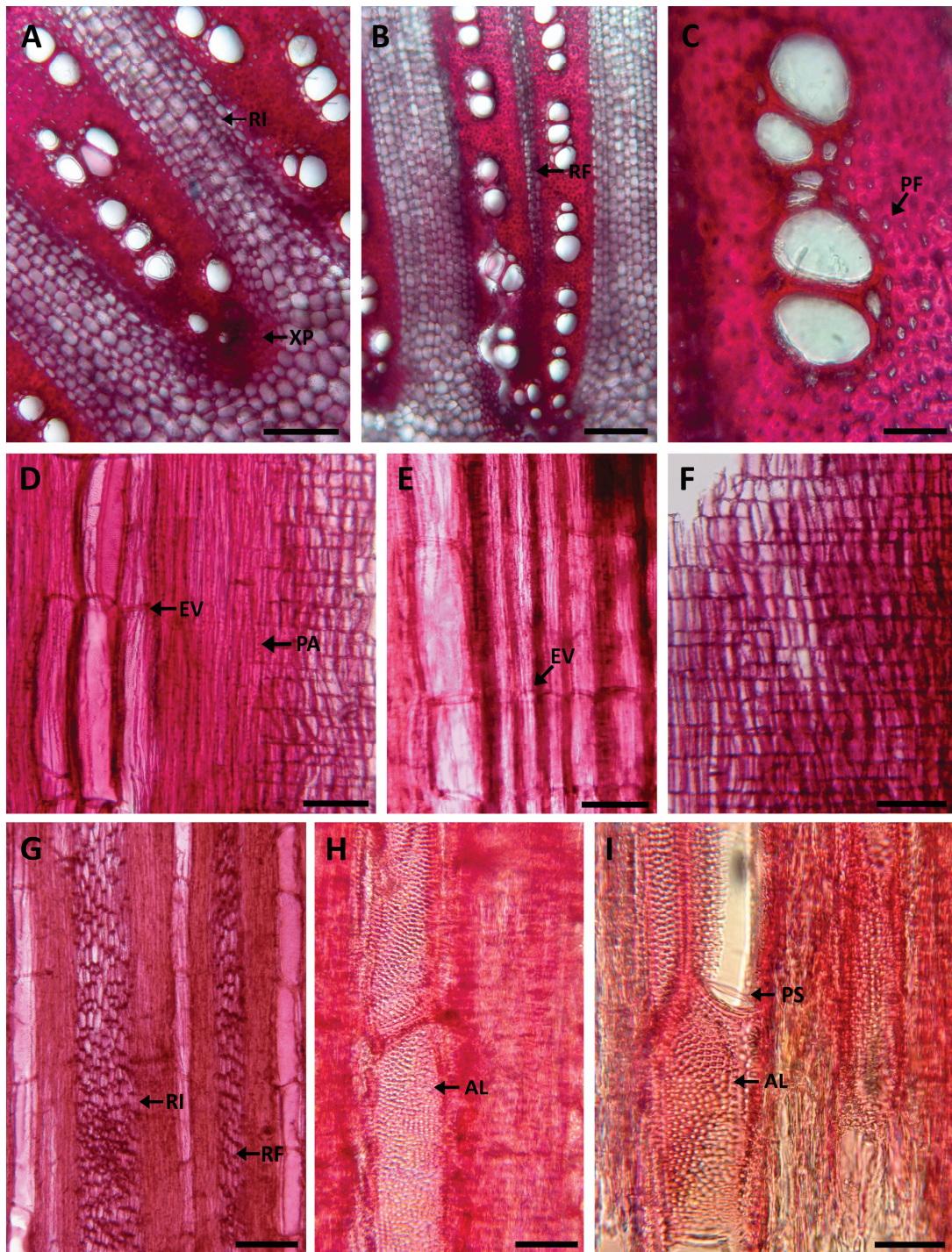


Figura 3. Anatomía del sistema vascular periférico (SVP) de *Piper hieronymi* C. DC. al microscopio óptico. **A.** Detalle del SVP en corte transversal, en el que se observa la parte interna de los haces. La flecha indica la posición del xilema primario (XP) y los anchos radios interfasciculares (RI). **B.** Detalle de haz del SVP, donde se ve como es secundariamente bifurcado por la formación de un radio fascicular (RF). También se observa la disposición radial de los vasos del xilema secundario. **C.** Detalle del xilema secundario en corte transversal, donde se observa las paredes gruesas de las fibras (PF). **D.** Corte longitudinal radial del xilema secundario, donde se ve la estratificación de los elementos de vaso (EV) y las punteaduras areoladas de las fibras (PA). **E.** Corte longitudinal radial del xilema secundario, donde se ve la estratificación de los elementos de vaso (EV). **F.** Vista de un radio interfascicular en corte longitudinal radial. **G.** Vista general del corte longitudinal tangencial del xilema secundario, donde se observan un radio interfascicular (RI) y un radio fascicular (RF). **H.** Detalle de las punteaduras intervasculares areoladas alternas (AL). **I.** Detalle de las punteaduras intervasculares areoladas alternas (AL) y una placa de perforación simple (PS). **A.** Escala: 150 μ m; **B.** Escala: 200 μ m; **C.** Escala: 30 μ m; **D-F.** Escala: 60 μ m. **G.** Escala: 80 μ m. **H, I.** Escala: 30 μ m.

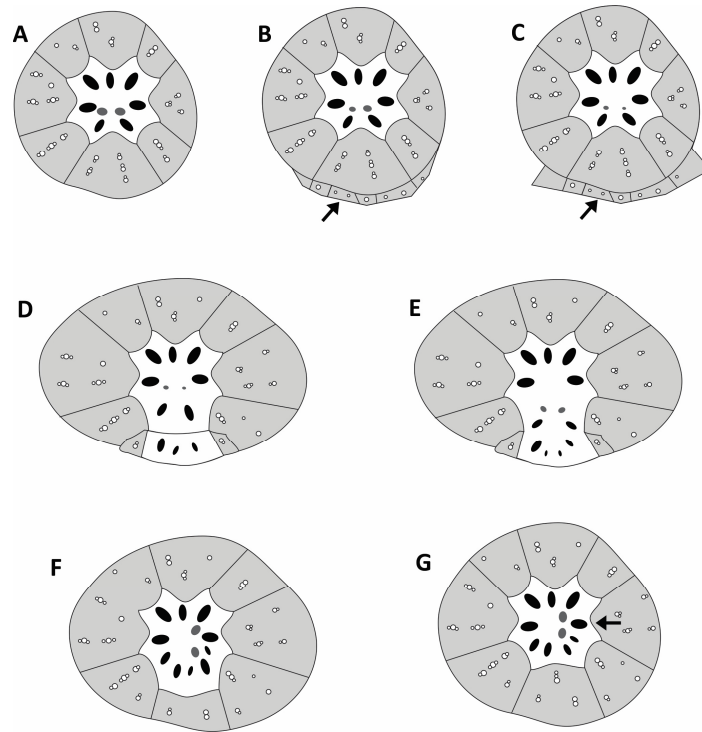


Figura 4. Diagrama de la formación de la traza rameal en *Piper hieronymi* C. DC. En gris claro, el sistema vascular periférico (SVP) en corte transversal; en negro, los haces del ciclo externo (CE) del sistema vascular medular (SVM); en gris oscuro, los haces del ciclo interno (CI) del SVM. **A.** Organización vascular en el entrenudo, cerca del nudo, antes de que se forma la traza. **B., C.** Salida de parte de los haces del SVP (flecha) en el comienzo de la formación de la rama. **D.** Los haces del CE del SVM con parte de la médula penetran en la traza. **E.** Los haces del CI terminan de conformar un ciclo completo de haces de la traza rameal, que ya se encuentra conformada con su propio SVP y SVM. **F.** Al cerrarse la traza, el SVM queda desorganizado. **G.** Los haces del CI van a adquirir una posición frente al lugar donde se formará la siguiente rama (flecha).

Discusión

Organización del cilindro vascular secundario

Al igual que en otras especies de *Piper*, el cilindro vascular de *P. hieronymi* está conformado por un sistema medular y uno periférico. Fuera de Piperaceae, la presencia de haces vasculares medulares se ha descrito en los tallos de varias familias del orden Caryophyllales (familias Nyctaginaceae, Cactaceae, Amaranthaceae, Phytolaccaceae) (Schweingruber *et al.*, 2011). El sistema vascular medular caracteriza también a varios grupos extintos de gimnospermas, como algunos representantes de la familia Medullosaceae (Weber & Sterzel, 1896). Se ha propuesto que el cilindro vascular de ciertas especies de esta familia tendría un desarrollo comparable al de las Piperaceae (Bodnar *et al.*, 2016). Asimismo, existen otros tipos de haces medulares presentes en, por ejemplo, Euphorbiaceae, Cycadaceae y Corystospermaceae (familia extinta de gimnospermas) (ver Bodnar & Coturel, 2012), que no tienen el mismo origen que el sistema vascular medular de las Piperaceae.

En el SVM de *P. hieronymi* se observaron diferencias en la disposición de los haces vasculares medulares a nivel de nudos y entrenudos, que puede variar desde un ciclo de haces hasta dos ciclos con un ciclo interno formado por dos a cuatro haces. Esta variación se ha descrito en el resto de las especies del género *Piper*

(Quijano-Abril *et al.*, 2013), y se ha señalado que se debe a que los haces medulares generalmente vascularizan las inflorescencias, mientras que los haces periféricos se encargan de la vascularización caulinofoiar (López-Naranjo & Parra, 1993). En este trabajo, se ha observado que el SVM está vinculado con la traza rameal.

En aquellas especies de *Piper* con crecimiento secundario, éste puede estar restringido a los haces del SVP o desarrollarse en ambos sistemas. Se ha descrito que los haces del SVM no presentan crecimiento secundario en las especies *P. betle* L., *P. colubrinum* Link., *P. comptonii* S. Moore, *P. excelsum* G. Forst., *P. flaviflorum* C. DC., *P. gorgonillense* Trel. & Yunck., *P. hispidinervum* C. DC., *P. insectifugum* C. DC. ex Seem., *P. nudibracteatum* C. DC., y *P. sarmentosum* Roxb. (Ravindran & Remashree, 1998; Beck, 2011; Trueba *et al.*, 2015). Por otro lado, se ha registrado crecimiento secundario en los haces del SVM de las especies *P. abalienatum* Trel., *P. amalago* L., *P. arborescens* Roxb., *P. arboreum* Aubl., *P. auritifolium* Trel., *P. biseriatum* C. DC., *P. brevipedicellatum* A.J. Bornstein, *P. calcariformis* Tebbs, *P. campanum* Yunck., *P. ceanothifolium* Kunth, *P. cenocladum* C. DC., *P. colotlipanense* Bornst., *P. cordulatum* C. DC., *P. coruscans* Kunth, *P. crassinervium* H.B. & K., *P. daguanum* C. DC., *P. enckea* (Miq.) C. DC., *P. euryphyllum* C. DC., *P. fimbrilatum* C. DC., *P. gibbosum* C. DC., *P. gigas* Trel., *P. hebetifolium* Burger; *P. hispidum* Sw., *P. imperiale* (Miq.) C. DC., *P. jumayense* Trel. & Standl., *P. kadsura* (Choisy) Ohwi, *P. kawakamii* Hayata, *P. kwashoense* Hayata, *P. marsupiatum* Trel. & Yunck., *P. martensianum* C. DC., *P. maxonii* C. DC., *P. melanocladum* C. DC., *P. methysticum* Forst., *P. michelianum* C. DC., *P. mikanianum* (Kunth) Steud., *P. neesianum* C. DC., *P. nicoyanum* C. DC., *P. nudilimum* C. DC., *P. obliquum* Ruiz & Pav., *P. obtusilimum* C. DC., *P. retalhuleuense* Trel. & Standl., *P. reticulatum* L., *P. santarosatum* C. DC., *P. sagittifolium* C. DC., *P. sasaimanum* (Miq.) C. DC., *P. sintenense* Hatusima, *P. taiwanense* Lin & Lu, *P. tenue* Kunth, *P. tuberculatum* Jacq., y *P. yucatanense* C. DC. (Hoffstadt, 1916; Albiero *et al.*, 2005a, 2006; Tepe *et al.*, 2007; Duarte *et al.*, 2010; Quijano-Abril *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2015; Yang & Chen, 2017). En todos los casos, al igual que lo observado en *P. hieronymi*, el desarrollo de tejidos vasculares secundarios del SVM es bastante reducido y se limita a las regiones fasciculares sin el desarrollo de cámbium interfascicular.

El SVP de *P. hieronymi* se caracteriza por la presencia de radios interfasciculares altos y muy anchos que representan un volumen relativamente grande del cilindro vascular secundario. Estos radios son el resultado de una variante cambial, en la que el cámbium interfascicular produce células radiales secundarias, semejantes a las de la médula, pero es incapaz de producir iniciales fusiformes que den origen a células axiales (*e.g.*, fibras y vasos); en cambio, el cámbium fascicular produce sólo células axiales (Isnard *et al.*, 2012). La presencia de esta variante cambial es una de las características anatómicas más notables del género *Piper*, y en general de las Piperales de hábito leñoso. La única excepción en Piperales se ha observado en la especie herbácea *Saruma henryi* Oliv. (Aristolochiaceae), en la que se genera un cilindro completo y uniforme de xilema y floema secundarios sin radios interfasciculares anchos (Dickinson, 1996).

En *Piper hieronymi* es muy frecuente que los haces vasculares periféricos presenten en su parte distal una bifurcación producida por radios parenquimáticos. Este patrón es el resultado de que ciertos arcos del cámbium fascicular dejan de producir iniciales fusiformes, y sólo generan iniciales radiales, por lo que dan origen a radios

que comienzan a ensancharse progresivamente hacia la parte externa del tallo. Esto ha sido registrado en otras especies del género de hábito arbustivo o arbóreo de pequeño porte, como *Piper excelsum* (Patel & Bowles, 1980: fig. 12), *P. gorgonillense* (Isnard *et al.*, 2012: fig. 13H) y *P. reticulatum* (Quijano-Abril *et al.*, 2013: fig. 7D). También se ha registrado en la familia Aristolochiaceae del orden Piperales, en ciertas especies del género *Aristolochia* L. (Isnard *et al.*, 2012; fig. 13F).

Anatomía del leño

Como en otras especies de *Piper*, el leño del SVM y SVP de *P. hieronymi* presenta diferencias de espesor. Sin embargo, en los estudios previos sobre otras especies del género, la descripción del leño está basada exclusivamente en las características del xilema secundario del SVP (*e.g.*, Hoffstadt, 1916; Patel & Bowel, 1980; Quijano-Abril *et al.*, 2013; Yang & Chen, 2017). El xilema secundario del SVM presenta un escaso desarrollo, vasos con punteaduras escalariformes o areoladas alternas, fibras septadas, y carece de radios. El xilema secundario del SVP presenta un mayor espesor, vasos exclusivamente con punteaduras areoladas alternas, radios interfasciculares muy anchos y radios fasciculares con radios de 4-5 células de ancho.

Algunas de las características observadas en el xilema secundario de *P. hieronymi* representan rasgos generalizados del género, como la ausencia de anillos de crecimiento (presentes sólo en algunas especies como *P. gorgonillense*), el patrón radial y/o diagonal de los vasos, placas de perforación simples, estratificación de vasos y/o parénquima axial y los radios interfasciculares altos y anchos con células verticales y cuadradas (Patel & Bowles, 1980; Inside Wood, 2004-en adelante; Quijano-Abril *et al.*, 2013; Aguilar-Alcántara *et al.*, 2014; Trueba *et al.*, 2015). El leño de *P. hieronymi* presenta semejanzas tanto con especies de hábito arbustivo o subarbustivo (*P. amalgo* L., *P. excelsum*, *P. hispidinervum*, *P. sarmentosum*, *P. gorgonillense*, *P. nudibracteatum*) como lianesciente (*P. comptonii*, *P. flaviflorum*, *P. insectifugum*, *P. kadsura*). Los vasos en múltiples radiales cortos, presentes en la especie estudiada, se han registrado en *P. comptonii*, *P. excelsum*, *P. flaviflorum* (Patel & Bowles, 1980; Trueba *et al.*, 2015). *Piper hieronymi* comparte las punteaduras intervasculares exclusivamente alternas en el SVP con *P. flaviflorum*, *P. hispidinervum*, *P. amalgo* y *P. kadsura*, y el parénquima axial vasicéntrico con *P. comptonii*, *P. excelsum*, *P. flaviflorum*, *P. gorgonillense*, *P. hispidinervum*, *P. insectifugum*, *P. kadsura*, *P. nudibracteatum* y *P. sarmentosum* (Patel & Bowles, 1980; Inside Wood, 2004-en adelante; Aguilar-Alcántara *et al.*, 2014; Trueba *et al.*, 2015).

Conclusiones

Los tallos de *Piper hieronymi* presentan las siguientes particularidades en su anatomía: 1) el SVM consta de dos ciclos relativamente ordenados, 2) el ciclo interno del SVM mostró tener una correlación con la formación de trazas rameales; 3) el SVM tiene un crecimiento secundario muy restringido y no desarrolla cámbium interfascicular; 4) el xilema secundario del SVM y el SVP presenta algunas diferencias; 5) el SVP tiene un

alargamiento continuo por la actividad de un cámbium fascicular que sólo produce células del sistema axial y un cámbium interfascicular que sólo genera células radiales, y 6) la mayoría de los haces del SVP se bifurcan frecuentemente hacia la región externa del tallo porque arcos del cámbium fascicular comienzan a producir radios.

La anatomía del tallo secundario de *P. hieronymi* presenta similitudes con especies del género *Piper* tanto de hábito arbustivo como lianescente. Sin embargo, la bifurcación de los haces del SVP hasta ahora sólo se han descrito para especies arbustivas o arbóreas de pequeño porte.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó y financió en el marco de los proyectos N686 (UNLP) y PICT 2450 (ANPCyT), y de la Beca EVC CIN (M.L. Pipo). Las autoras expresamos nuestros agradecimientos a la Lic. Stella Rivera, y las Ings. Silvina Villegas y Emilce Galiussi por habernos permitido el acceso y la utilización del xilótomo y laboratorio de la Cátedra de Dendrología (Escuela de Bosques, UNLP). También agradecemos a las autoridades del Ministerio de Ecología y RNR de Misiones, quienes nos otorgaron los permisos para los viajes de campo, y a Federico Castía (encargado de la Reserva Yabotí) y Leonard Rangel Olivera, Antonio Millán, Victor Soutus y Edgardo Taron (guardaparques) por la ayuda y camaradería en nuestros trabajos de muestreo. Por último, queremos expresar nuestro agradecimiento a los revisores anónimos, cuyas sugerencias mejoraron de manera sustancial la versión original del manuscrito.

Bibliografía

- Aguilar-Alcántara, M., Aguilar-Rodríguez, S. & Terrazas, T. (2014) "Anatomía de la madera de doce especies de un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, México", *Madera y Bosques* 20(3), pp. 69-86.
- Albiero, A.L.M., Paoli, A.A.S., Souza, L.A. & Mourão, K.S.M. (2005a) "Morfoanatomía dos órgãos vegetativos de *Piper crassinervium* H.B. & K. (Piperaceae)", *Acta Botanica Brasilica* 19(2), pp. 305-312.
- Albiero, A.L.M., Souza, L.A., Mourão, K.S.M., Almeida, O.J.G. & Lopes, W.A.L. (2005b) "Morfo-anatomía do caule e da folha de *Piper gaudichaudianum* Kuntz (Piperaceae)". *Acta Farmacéutica Bonaerense* 24(4), pp. 550-554.
- Albiero, A.L.M., Paoli, A.A.S., Souza, L.A. & Mourão, K.S.M. (2006) "Morfoanatomía dos órgãos vegetativos de *Piper hispidum* Sw. (Piperaceae)", *Revista Brasileira de Farmacognosia* 16(3), pp. 379-391.
- Beck, C.B. (2011) *An introduction to plant structure and development: plant anatomy for the twenty-first century*, 2ªed., Cambridge, Cambridge University Press.
- Bodnar, J., Pipo, M.L. & Beltrán, M. (2016) "New insights into the development of cambial variants in Pteridosperms", *XIV International Palynological Congress. X International Organisation of Palaeobotany Conference*, Salvador, 23-28 Octubre. *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 6, p. 40.
- Bodnar, J. & Coturel, E.P. (2012) "El origen y diversificación del crecimiento cambial atípico en plantas fósiles: procesos del desarrollo involucrados", *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 47(1-2), pp. 33-70.
- De Candolle, C.M. (1866) "Mémoire sur la famille des Pipéracées", *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève* 18, pp. 219-248.

- Dickinson, W.C. (1996) "Stem and leaf anatomy of *Saruma henryi* Oliv., including observations on raylessness in the Aristolochiaceae", *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123(4), pp. 261-267.
- Duarte, M.R. & Siebenrock, M.C.N. (2010) "Caracteres anatómicos de folha e caule de *Piper mikianium* (Kunth) Steud., Piperaceae", *Latin American Journal of Pharmacy* 29(1), pp. 45-51.
- Hoffstadt, R.E. (1916) "The vascular anatomy of *Piper methysticum*", *Botanical Gazette* 62(2), pp. 115-132.
- IAWA Committee (1989) "IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification", *IAWA Bulletin n.s.* 10(3), pp. 21-332.
- Inside Wood (2004-en adelante) *InsideWood* [en línea]. Disponible en: <http://insidewood.lib.ncsu.edu/search>. (Accedido 20 de agosto 2020)
- Isnard, S., Prosperi, J., Wanke, S., Wagner, S.T., Samain, M.S., Trueba, S., Frenzke, L., Neinhuis, C. & Rowe, N.P. (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), pp. 610-639.
- Jaramillo, M.A., Callejas, R., Davidson, C., Smith, J.F., Stevens, A.C. & Tepe, E.J. (2008) "A Phylogeny of the Tropical Genus *Piper* Using Its and the Chloroplast Intron psbJ-petA", *Systematic Botany* 33(4), pp. 647-660.
- Legname, P.R. (1982) "Arboles indígenas del Noroeste Argentino", *Opera Lilloana* 34, pp. 1-226.
- López-Naranjo, H. & Parra, J. (1993) "Organografía y hábito de crecimiento de *Piper nobile* C. DC. (Piperaceae)", *Pittieria* 20, pp. 79-109.
- Novara, L.J. (1998) "Piperaceae. Flora del Valle de Lerma", *Aportes Botánicos de Salta, Serie Flora* 5, pp. 1-24.
- Patel, R.N. & Bowles, A. (1980) "Wood anatomy of the dicotyledons indigenous to New Zealand 14.Piperaceae", *New Zealand Journal of Botany* 18(4), pp. 507-513.
- Pessini, G.L., Holetz, F.B., Sanches, N.R., Cortez, D.A.G., Filho, B.D. & Nakamura, C.V. (2003) "Avaliação da atividade antibacteriana e antifúngica de extratos de plantas utilizados na medicina popular", *Revista Brasileira de Farmacognosia* 13, suppl. 1, pp. 21-24.
- Quijano-Abril, M.A., Callejas, R. & Miranda-Esquível, D.R. (2006) "Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae)", *Journal of Biogeography* 33(7), pp. 1266-1278.
- Quijano-Abril, M.A., Silva-Sierra, D. & Callejas-Posada, R. (2013) "Caracterización anatómica cualitativa de los ejes caulinares en las especies de *Piper* (L.), clado *Enckea* (Piperaceae)", *Actualidades Biológicas* 35(99), pp. 145-160.
- Ravindran, P.N. & Remarshree, A.B. (1998) "Anatomy of *Piper colubrinum* Link", *Journal of Spices and Aromatic Crops* 7(2), pp.111-123.
- Santos, V.L.P., Franco, C.R.C., Amano, E., Messias-Reason, I.J. & Budel, J.M. (2015) "Anatomical investigations of *Piper amalago* (jaborandi-manso) for the quality control", *Revista Brasileira de Farmacognosia* 25(2), pp. 85-91.
- Saraswathy, A., Amala, K. & Vidhya, B. (2013) "Pharmacognostical investigation of *Piper retrofractum* Vahl. stem (chavya) and its comparison with south Indian market sample", *International Journal of Advances in Pharmaceutical Sciences* 4(3), pp. 1494-1501.
- Schweingruber, F.H., Börner, A. & Schulze, E-D. (2011) *Atlas of Stem Anatomy in Herbs, Shrubs and Trees, Volume 1*, Berlin-Heidelberg, Springer-Verlag.
- Seidel, R. (1993) "Piperaceae". En: Killeen, T., García, E. & Beckl, S.G. (eds.) *Guía de Árboles de Bolivia*, La Paz Herbario Nacional de Bolivia-Missouri Botanical Garden, pp. 637-640
- Souza, L.A., Moscheta, I.S. & Oliveira, J.H.G. (2004) "Comparative morphology and anatomy of the leaf and stem of *Peper omiadahlstedtii*, *Otonia martiana*, and *Piper diospyrifolium* (Piperaceae)", *Gayana Botánica* 61(1), pp. 6-17.
- Souza, L.A., Albiero, A.L.M., Almeida, O.J.G., Lopes, W.A.L., Mourão, K.S.M. & Moscheta, I.S. (2009) "Estudo morfo-anatómico da folha e do caule de *Piper arboretum* Aubl. (Piperaceae)", *Latin American Journal of Pharmacy* 28(1), pp.103-107.
- Tepe, E.J., Vincent, M.A., Watson, L.E. (2007) "Stem diversity, cauline domatia, and the evolution of ant-plant associations in *Piper* sect. *Macrostachys* (Piperaceae)", *American Journal of Botany* 94(1), pp. 1-11.
- Trueba, S., Rowe, N.P., Neinhuis, C., Wanke, S., Wagner, S.T. & Isnard, S. (2015) "Stem anatomy and the evolution of woodiness in Piperales", *International Journal of Plant Sciences* 176(5), pp. 468-485.
- Weber, O. & Sterzel, J.T. (1896) "Beiträge zur Kenntnis der Medulloseae", *Berichte der Natur wissenschaftlichen Gesellschaft Chemnitz* 13, pp. 44-143.
- Wheeler, E.A. (2011) "InsideWood - a web resource for hardwood anatomy", *IAWA Journal* 32(2), pp. 199-211.
- Yang, S.Z. & Chen, P.H. (2017) "Cambial variations of *Piper* (Piperaceae) in Taiwan", *Botanical Studies* 58, art.17, pp. 1-9.
- Zanotti, C.A. & Keller, H.A. (2017) "Nuevo registro y novedades taxonómicas de *Piper miquelianum* (Piperaceae, secc. *Otonia*) para la Flora Argentina", *Bonplandia* 26(1), pp. 51-56.
- Zarlavsky, G.E. (2014) *Histología Vegetal Técnicas simples y complejas*. Buenos aires, Sociedad Argentina de Botánica.
- Zuloaga, F.O., Belgrano, M.J. & Anton, A.M. (2015) *Flora vascular de la república Argentina. Volumen 15, Dicotyledoneae basales: Annonaceae, Aristolochiaceae, Atherospermataceae, Cabombaceae, Ceratophyllaceae, Hydnoraceae, Lauraceae, Monimiaceae, Nymphaeaceae, Piperaceae, Winteraceae*, San Isidro, Instituto de Botánica Darwinion.