

CORRELACIONES EMBRION/PLANTA ADULTA EN ESPECIES DE *Piper L.* (PIPERACEAE)

Héctor López Naranjo

Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales

RESUMEN

Las correlaciones entre el embrión maduro y la organografía de la planta adulta son bastante altas y significativas en las especies de **Piper**. El embrión y la plántula de este género son protostélicos, pero con características particulares. La protostela endarca que vasculariza el hipocótilo y los cotiledones muestra una íntima correlación con el desarrollo de hojas envainadoras en la planta adulta, lo que significa conexión filogenética entre el sistema vascular del embrión y el sistema vascular periférico del tallo adulto. Esta correlación demuestra la primitividad tanto del sistema de haces periféricos como de la vaina foliar o vaina peciolar en el género. Algunos avances o especializaciones de los órganos vegetativos, tales como dorsiventralidad del ápice vegetativo, del nudo y entrenudo, la succulencia del tallo, el dimorfismo o polimorfismo foliar también son de origen embrional. En general, el embrión de *Piper* exhibe suficientes características para considerarlo evolutivamente intermediario entre el dicotiledóneo y el monocotiledóneo.

Palabras clave: *Piper*, embrión, planta adulta, correlaciones.

ABSTRACT

The correlations of mature embryo with adult plant organography are highly significant in **Piper** species. In this genus, the vascular system of embryos and seedlings consists of a endarch protostele, which shows a close correlation with the sheathing leaves of adult plants. The dorsiventral symmetry of vegetative apex, the node and internode, the stems succulence, and the leaf dimorphism have also an embryonic origin.

Key words: *Piper*, embryo, adult plant, correlations.

INTRODUCCIÓN

Un nuevo concepto sobre el fruto, la semilla, el embrión y la plántula en especies neotropicales de **Piper** es descrito e ilustrado por LOPEZ-NARANJO y PARRA, (1996). Según estos autores, la semilla de **Piper** (por ej. *P. eriopodon*, *P. diffamatum*, *P. bogotense* y *P. nobile*) exhibe dos fases anatómica y evolutivamente distintas en su desarrollo, cada una con un período de reposo: una proembriónica, de estructura primitiva y complicada, relacionada con la dispersión; otra embriónica histológicamente simplificada y moderna, relacionada con la germinación. En otras palabras, los autores llegan a dos conclusiones importantes. Primero, la espiga fructífera de **Piper** no contiene ni produce semillas adultas, sino unidades inmaduras que son dispersadas estando aún indiferenciadas. Segundo,

la verdadera embriogénesis sólo ocurre después de la diseminación en el piso húmedo del bosque o en el agua, una vez que la semilla es liberada de las partes carnosas del fruto y siempre que las condiciones del hábitat resulten apropiadas para el desarrollo y el establecimiento. De acuerdo con estos nuevos resultados, el embrión verdadero de **Piper** es un cuerpo claramente diferenciado, con las siguientes características: recto, monosimétrico, de 1/3 a 2/3 la longitud de la semilla; radícula macropódica, siempre más grande que los cotiledones; cotiledones cortos, sésiles, planoconvexos, verdes, más o menos acuosos y desiguales; plúmula mínima, con el ápice embrional protegido por la vaina peciolar de un primordio foliar de lámina involuta. El embrión maduro se halla rodeado y protegido por un endosperma mucilaginoso persistente que actúa en la transferencia de

metabolitos respiratorios, mas no como reservorio de alimentos. El verdadero y único tejido nutricional de la semilla es el perisperma. El material de reserva es almidón puro.

La presente investigación tiene por objeto establecer las correlaciones entre el embrión y la organografía de la planta adulta en especies neotropicales de **Piper**.

MATERIALES Y MÉTODOS

El embrión maduro y la plántula son comparados con la organografía vegetativa de la planta adulta en tres especies neotropicales de **Piper** con la finalidad de establecer la similitud de caracteres, los tejidos y órganos homólogos, las estructuras primitivas y las avanzadas o especializadas en el género. La correlación de caracteres presentada está debidamente razonada y justificada en base a observaciones morfológicas, anatómicas, ontogénicas e histológicas de todos los órganos vegetativos, embrionales y adultos, durante el desarrollo. Las especies seleccionadas para este estudio son **Piper nobile** C.DC., **Piper aduncum** L. y **Piper bogotense** C.DC., de los bosques nublados de Venezuela, el leño de las cuales es descrito e ilustrado por Espinoza de Pernía y León (1995). Para cada especie, la extracción de la semilla proembrionica de la espiga fructífera se siguió según el método de la maceración manual del material botánico, luego de permanecer este sumergido en agua corriente por varios días. Los pasos siguientes que revelan el desarrollo embrionario de la semilla se realizaron según el método descrito por López-Naranjo y Parra (1996). Las muestras botánicas de herbario son, en el orden anterior de las especies, las siguientes: 180 MERF; 508 MER y 1615 MERF.

RESULTADOS

1. Embrión recto y monosimétrico / Simetría dorsiventral del tallo

El embrión maduro de **Piper** es recto y monosimétrico (Figuras 1B, 2A). Esta extraña combinación de caracteres, poco usual en los embriones dicotiledóneos, está directamente relacionada con la simetría dorsiventral del tallo. Significa esto que los entrenudos del eje principal, juveniles y adultos, repiten el modelo embrional, es decir, todos ellos, cualquiera sea el hábito de

crecimiento de la especie son siempre rectos y dorsiventrales. La dorsiventralidad de los entrenudos del tallo, favorecida en parte por el carácter envainador de las hojas, no sólo es morfológica sino también anatómica. Comúnmente, los tallos que crecen verticalmente tienen la superficie caulino-foliar de cada entrenudo más desarrollada, el córtex más amplio, los haces vasculares periféricos de mayor diámetro y la vaina esclerenquimática interna más gruesa, que los mismos tejidos del sector opuesto. Igualmente, los tallos que crecen horizontalmente tienen la superficie inferior más favorecida en el desarrollo y mayor actividad del cámbium vascular en esta área. Las ramas vegetativas y las inflorescenciales, por tener un prófalo lateral en la base de cada entrenudo, al contrario del eje principal, pudieran considerarse "asimétricas" toda vez que el plano mediano de la hoja envainadora no coincide con el del prófalo. Sin embargo, los caracteres embrionales relacionados con la simetría persisten por igual en los entrenudos superiores del vástago, lo que es particularmente marcado en **P. bogotense** y en menor grado en **P. nobile** y **P. aduncum**.

En **Piper nobile**, el examen histológico detenido del ápice vegetativo del tallo revela que el mismo es simétricamente dorsiventral, de origen axilar (por aborto del meristema apical) y se halla protegido por la vaina peciolar del primordio distal. De la misma manera, el ápice reproductivo del entrenudo inflorescencial también es dorsiventral o monosimétrico como el embrión, pero al contrario del primero tiene una protección doble: la vaina peciolar y el prófalo. Por tanto, se puede concluir que la dorsiventralidad del tallo en **Piper** es de origen embrional, y no una "anomalía" como generalmente es referida en la literatura botánica. Las interrelaciones entre la vaina peciolar o vaina foliar y el prófalo en **Piper** es discutida por Burger (1971, 1972).

2. Radícula grande, brote embrional pequeño / suculencia del tallo

Otra característica distintiva del embrión en reposo de **Piper** (Figuras 1B y 2A) es presentar una relación radícula/brote embrional alta (probablemente con un valor mayor o igual a la unidad) a causa del desarrollo más fuerte y vigoroso de la radícula sobre el hipocótilo y los cotiledones. Esta combinación de caracteres, también muy rara en los embriones dicotiledóneos, puede relacionarse con la suculencia

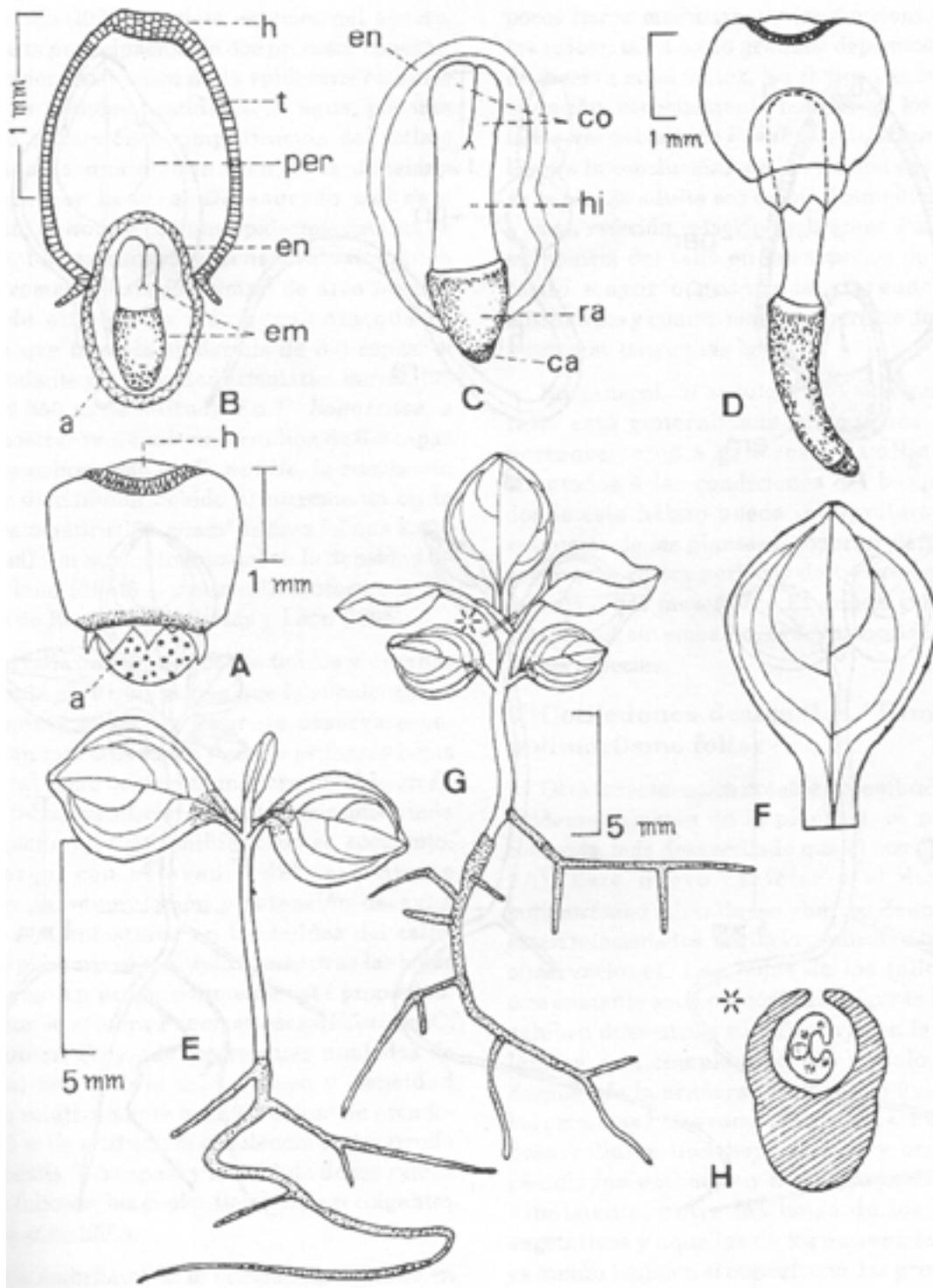


FIGURA 1. *Piper nobile* C.DC. Semilla madura, embrión y plántula: A) Aspecto de la semilla. B) Corte longitudinal de la semilla, destacando: embrión (em), endosperma (en), ampolla endospermica (a), perisperma (per), testa (t) e hilum (h). C) Endosperma y embrión activo, destacando: caliptra (ca), radícula (ra), hipocótilo (hi) y cotiledones (co). D) Embrión en crecimiento, vista lateral. E) Plántula con los cotiledones expandidos. F) Cotiledón. G) Plántula foliosa con raíces normales y raíz adventicia. H) Vaina peciolar y primordio involuto. Original de H. López-Naranjo, 1998.

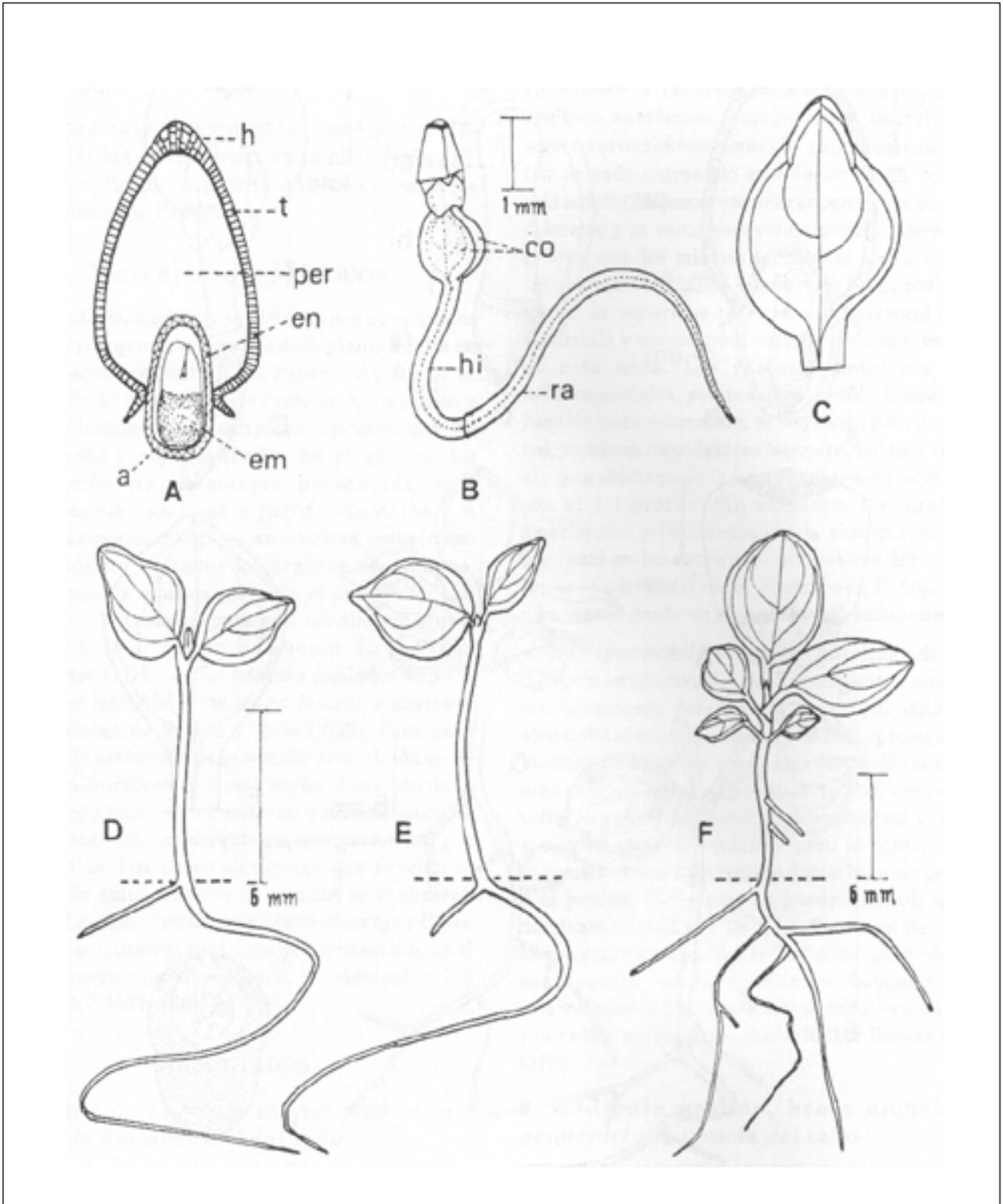


FIGURA 2. *Piper aduncum* L. Semilla madura, embrión y plántula: A) Corte longitudinal de la semilla, mostrando: embrión (em), endosperma (en), ampolla endospermica (a), perisperma (per), testa (t) e hilum (h). B) Embrión en crecimiento activo, con la radícula (ra), hipocótilo (hi), cotiledones (co), y los restos de la semilla. C) Cotiledón. D,E) Plántulas con los cotiledones expandidos, a los 30 días después de la germinación. F) Plántula foliosa con raíces normales y raíces adventicias, a los 60 días después de la germinación; los cotiledones aún persisten. Original de H. López-Naranjo, 1998.

del tallo en las plantas adultas. La succulencia del tallo en **Piper**, una característica demostrada por López-Naranjo (1998) en siete especies del género, depende de la participación de dos procesos conexos: la modificación anatómica de la epidermis caulinar para retener grandes cantidades de agua, por una parte, y la reducción o simplificación del follaje acompañada de una disminución de la densidad estomática, por la otra. De acuerdo con esta observación, **P. nobile** con una epidermis caulina de 6-9 capas, follaje escaso y densidad estomática comparativamente baja (90 e/mm² de área foliar a 2.325 m de altitud) es más succulenta que **P. aduncum** que tiene la epidermis de 3-5 capas, el follaje abundante y la densidad estomática mayor (150 e/mm² a 2.350 m de altitud). En **P. bogotense**, a pesar de mostrar una epidermis caulina de 6-9 capas y un follaje pobre como en **P. nobile**, la succulencia se ve muy disminuida debido al incremento en la densidad estomática (189 e/mm² de área foliar a 2.425 m de altitud) y al aumento inusual en la densidad de vasos del leño (38-45 poros/mm²) conforme a los resultados de Espinoza de Pernía y León (1995).

El desarrollo ontogénico de los tejidos y órganos de la plántula en **Piper** revela que la succulencia es primariamente foliar; es decir, se observa especialmente en los cotiledones y en las primeras hojas juveniles, tal como ocurre de manera notable en **P. nobile**. El tallo juvenil, con una epidermis uniseriada y una pequeña médula amilífera, no es succulento. Sin embargo, con el avance del crecimiento vegetativo, la acumulación y retención de agua comienza a manifestarse en los tejidos del tallo, cuando la epidermis se multiplica, mientras las hojas (láminas) pierden progresivamente esta propiedad. En la epífita de sombra **Piper subsessilifolium** C. DC. var. **morii** Stey., de los bosques nublados de Venezuela, con follaje muy escaso y densidad estomática relativamente baja (64 e/mm² de área foliar a 2.325 m de altitud), la succulencia se desarrolla en la epidermis (3-5 capas) y la médula de las ramas superiores foliosas, las cuales tienden a ser colgantes (López-Naranjo, 1997).

El origen embrional de la succulencia del tallo en **Piper**, basado en la alta relación entre radícula y brote, se pone de manifiesto cuando se compara el embrión en reposo con el simpodio vegetativo. El simpodio vegetativo, es decir, la unidad morfológica y funcional del eje principal, conformado por un entrenudo, una hoja envainadora y la yema axilar,

muchas veces asume una estructura vascular primitiva (por ejemplo, muchos haces periféricos, pocos haces medulares) y las funciones propias de las raíces, tales como grandes depósitos de almidón de reserva en el córtex, los radios y la médula. Esta situación, especialmente notable en los entrenudos inferiores del tallo de **P. subsessilifolium** var. **morii**, lleva a la conclusión que la relación entrenudo/hoja de la planta adulta sea fisiológicamente equivalente a la ya referida relación embrional. Por lo tanto, la succulencia del tallo en las especies de **Piper** será tanto mayor cuanto más alargados sean los entrenudos y cuanto menor superficie de asimilación y estomas tengan las hojas.

En general, la succulencia o semisucculencia del tallo está generalizada en muchos otros taxa, pertenecientes a géneros y familias diversas, adaptados a las condiciones del bosque nublado, donde este hábito puede interpretarse como una respuesta de las plantas a soportar déficits hídricos severos en cortos períodos de tiempo, comunmente de uno o dos meses/año. El origen evolutivo de la succulencia, sin embargo, es desconocido en la mayoría de las especies.

3. Cotiledones desiguales / Dimorfismo o polimorfismo foliar

Otra característica notable del embrión piperáceo, evidente también en la plántula, es presentar un cotiledón más desarrollado que el otro (Figuras 1B y 2A). Este nuevo carácter y el dimorfismo o polimorfismo foliar de las plantas jóvenes y adultas están relacionados, según lo confirman las siguientes observaciones. Las hojas de los tallos juveniles comúnmente son polimórficas (Figuras 1, 2 y 3) pues exhiben diferencias significativas en la forma de la lámina o la complejidad del pecíolo. Asimismo, después de la primera ramificación axilar del tallo, las primeras hojas rameales suelen ser dimórficas al desarrollarse una hoja grande y otra pequeña, pecioladas ambas, en nudos próximos entre sí. Finalmente, entre las hojas de los entrenudos vegetativos y aquellas de los entrenudos fructíferos es común también el dimorfismo: las primeras suelen ser de láminas simétricas; las segundas, asimétricas, como en **P. nobile** y **P. bogotense**. En **P. aduncum** los cotiledones tienden a ser asimétricos en el embrión y la plántula (Figura 2C) y este carácter se repite de nuevo en las hojas siguientes juveniles y adultas, durante todo el desarrollo.

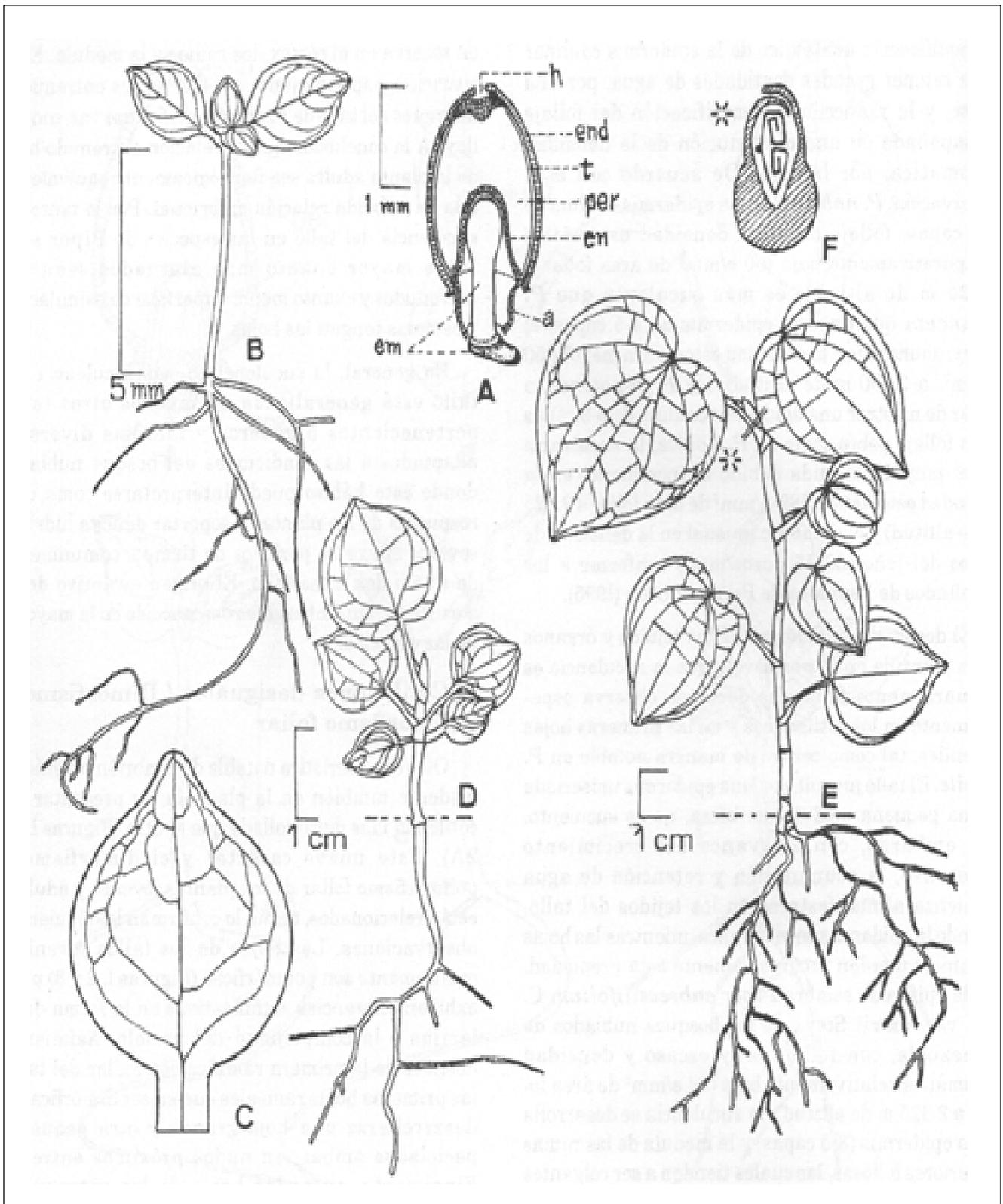


FIGURA 3. *Piper bogotense* C.DC. Semilla madura, embrión y plántula. A) Corte longitudinal de la semilla, destacando: embrión (em), endosperma (en), ampolla endospermica (a), perisperma (per), testa (t), endocarpo (end) e hilum (h). B) Plántula con los cotiledones expandidos e inicio de las primeras hojas vegetativas, a los 30 días después de la germinación. C) Cotiledón. D, E) Plántulas foliosas, a los 60 y 90 días después de la germinación; los cotiledones se secan y desprenden después de 60 días. F) Vaina peciolar y primordio involuto. Original de H. López-Naranjo, 1998.

Una correlación de importancia evolutiva también se puede establecer entre las hojas embrionales y las hojas adultas. Los cotiledones de **Piper**, tal como están diferenciados en el embrión (sésiles, plano-convexos, acuosos y verdes) pueden interpretarse como órganos primitivos completamente homólogos con la hoja envainadora en su filogenia. Una fase intermedia entre los primeros y las últimas está representada por los cotiledones claramente peciolados de la plántula, en los cuales no hay estípulas ni vaina peciolar (Figuras 1E, 2D y 3B). En la plántula, la primera estructura foliar derivada de la plúmula es una hoja envainadora amplexicaule, en la cual la vaina peciolar o vaina foliar, una característica primitiva en todas las especies del género (Burger, 1971, 1972), consiste de la integración de tres elementos: la base foliar, el peciolo y las estípulas, tal como ocurre en las hojas juveniles y adultas de **P. nobile** (López-Naranjo y Parra, 1993).

En las hojas juveniles, la vaina peciolar o vaina foliar es membranacea y hialina en las márgenes superiores, con una morfología particular para cada especie, que evoluciona de manera rápida y abrupta hacia la forma adulta. Los cortes longitudinales de las porciones distales vegetativas y fructíferas del tallo, revelan que la principal y única función de la vaina peciolar es proteger contra la desecación el ápice caulinar, las yemas y todos los demás órganos del vástago aéreo de la planta. La primitividad de esta estructura también se refleja en su anatomía poco especializada: la epidermis dorsal y ventral es una protodermis uniseriada carente de estomas; el tejido fundamental consiste de un parénquima dorsal, de grandes células, y otro ventral, de células diminutas, poco diferenciadas de la protodermis; el sistema vascular es idéntico al sistema periférico del tallo, es decir, un anillo de haces en **P. bogotense** y **P. aduncum**, y tres anillos de haces paralelos y alternos en **P. nobile**. En los tres casos, los haces vasculares son colaterales y abiertos y están protegidos por un casquete de colénquima en la periferia, pero a diferencia del tallo no están unidos por una vaina esclerenquimática.

4. Protostela embrional / Desarrollo de hojas envainadoras

El hipocótilo embrional es mínimo y de poca apariencia pero alcanza unos 5-8 mm de longitud después de la germinación. Anatómicamente, esta parte axial del embrión y la plántula, en general, se

distingue del entrenudo vegetativo del tallo adulto por la epidermis uniseriada y papilosa, por el córtex homogéneo y voluminoso, y por el sistema vascular simple constituido por una protostela sólida o medulada, semejante a la estela de la raíz primaria, pero con el protoxilema endarco. Esta primitiva estructura estelar que vasculariza el hipocótilo y los cotiledones puede considerarse el precursor filogenético del sistema vascular periférico del tallo adulto y, por lo tanto, está correlacionada con el desarrollo de hojas envainadoras en el género. El soporte morfológico de esta correlación está basado en tres observaciones: 1. La vaina foliar o vaina peciolar es una estructura primitiva en **Piper** (Burger, 1971, 1972); 2. En el tallo de **Macropiper excelsum**, los haces vasculares periféricos tienen un origen y desarrollo histogénico independiente y distinto del de los haces medulares y, por lo tanto, no existe similitud entre unos y otros (Balfour, 1957); 3. En el tallo de **Piper nobile** (entrenudos fructíferos) el conjunto de los haces periféricos en realidad es un complejo sistema de trazas foliares que vasculariza la base foliar, el peciolo, las estípulas y toda la hoja; en cambio, los haces medulares constituyen un sistema de trazas inflorescenciales (López-Naranjo y Parra, 1993).

La primitividad tanto de la protostela endarca del embrión y la plántula como del sistema de haces periféricos del tallo adulto está conforme, como ya se adelantó, con la escasa diferenciación de las hojas embrionales y de la vaina peciolar, respectivamente. Asimismo, cuando se comparan los haces periféricos con los medulares del mismo entrenudo en cuanto a su estructura y actividad, resulta evidente que los primeros son más leñosos y más primitivos que los segundos. Estos últimos, al contrario de los primeros, tienden a conservar la estructura primaria con vasos siempre más amplios durante todo el desarrollo.

En suma, la protostela endarca del hipocótilo y los haces periféricos del tallo adulto están filogenéticamente relacionados, y ambos sistemas están íntimamente correlacionados con el desarrollo de hojas envainadoras en el género.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La correlación de caracteres entre el embrión maduro y la organografía de la planta adulta en especies neotropicales de **Piper** permite demostrar los siguientes aspectos.

1. La verdadera correlación de caracteres sólo es posible establecerla entre la semilla embrionaria y la organografía de la planta adulta, pues entre ésta y la primitiva forma proembrionaria de la semilla no existe similitud de caracteres. Los primeros autores que trataron sobre frutos y semillas en el género no pudieron descifrar el verdadero desarrollo de la semilla piperácea, confundiendo la forma juvenil indiferenciada con la forma adulta.
2. El embrión maduro en estado de reposo exhibe una combinación de caracteres primitivos y caracteres avanzados, con predominancia de estos últimos sobre los primeros, lo que, en general, es inusual en el embrión típico de las dicotiledóneas. La primitividad del embrión de *Piper* se manifiesta en los caracteres anatómicos del hipocótilo (epidermis o protodermis uniseriada; vascularización caulógena protostélica) y en la ausencia de una diferenciación entre lámina y pecíolo en los cotiledones (aunque estos se vuelven peciolados después de la germinación). La especialización del embrión, por otro lado, es notoria por la monosimetría o dorsiventralidad del eje radícula-hipocótilo-plúmula; por el mayor desarrollo de la radícula sobre los demás órganos; por la desigualdad de los cotiledones; por la ausencia de vestigios de un suspensor; y por la consistencia herbácea-acuosa.
3. Las semillas maduras de *P. aduncum*, a diferencia de *P. nobile* y *P. bogotense*, tienen la habilidad de germinar y producir plántulas viables tanto en presencia de oxígeno atmosférico como en ausencia de este elemento (anaerobiosis por hipoxia), lo que ecológicamente puede interpretarse como una ventaja en la competencia. Al comparar los dos procesos, resulta evidente que la germinación es mayor bajo condiciones anaeróbicas (59%) que en condiciones aeróbicas (28%), cuando los demás factores ambientales se mantienen constantes y óptimos para el desarrollo. Un comportamiento idéntico al de *P. aduncum* también ocurre en *P. eriopodon* y *P. diffamatum* (López-Naranjo y Parra, 1996). En las tres especies, la evolución de la plántula ocurre fuera del agua.
4. La plántula piperácea, en general, se distingue por la raíz primaria alorrízica; el hipocótilo protostélico-radicante; y los cotiledones peciolados, foliáceos o suculentos, verdes, sin estípulas ni vaina peciolar y desiguales. Una caliptra mínima está presente en la raíz principal y las raíces laterales, pero no hay pelos radicales del tipo usual al de las dicotiledóneas sino células papilosas. Estas células de la rizodermis son pigmentadas en *P. nobile* e incoloras en *P. aduncum* y *P. bogotense*. La plúmula en todas las especies es protegida por la vaina peciolar de un primordio foliar de vernación involuta.
5. Los caracteres del embrión y la plántula demuestran que *P. aduncum* es más evolucionada comparada con *P. bogotense* y *P. nobile*. Por ejemplo, en *P. aduncum*: a) Los cotiledones tienden a ser connatos en la base que protege al nudo, y no es raro que un pequeño porcentaje de las plántulas exhiba un solo cotiledón (por aborto del cotiledón menor, o más frecuentemente por la connación parcial de los mismos, en cuyo caso la lámina es bilobada); b) El hipocótilo tiene propiedades gemíferas, es decir, a veces da origen a plántulas adventicias caulógenas. c) El tallo principal se origina de la plúmula, como en las otras especies, pero crece muy poco y casi todo el desarrollo es axilar. d) El sistema primario de raíces es substituido tempranamente por raíces adventicias, nacidas primero del hipocótilo y más tarde de los entrenudos basales del tallo, con rompimiento de las vainas peciulares.

AGRADECIMIENTO

Deseo expresar mi agradecimiento a las siguientes personas por haber colaborado en la realización de este trabajo: Nercy Cumare, de la Biblioteca de Forestal; Magaly Sánchez de Araque, Secretaria del Departamento de Botánica y Nidia L. de Hernández, de la Oficina de Publicaciones, dependencias todas de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BALFOUR, E. 1957. The Development of the Vascular Systems in *Macropiper excelsum* Forst. I. The Embryo and Seedling. *Phytomorphology* 7 (1-4): 353-384.
- BURGER, W. 1971. Piperaceae. *Flora Costaricensis*. Fieldiana: Botany, Vol. 35:5-227.

- BURGER, W. 1972. Evolutionary trends in the Central American species of **Piper** (Piperaceae). *Brittonia* 24: 356-362.
- ESPINOZA DE PERNIA, N. y W. J. LEON H. 1995. Estudio anatómico del leño de seis especies del género **Piper**. *Pittieria* 23: 5-24.
- LOPEZ-NARANJO, H. y J. PARRA. 1993. Organografía y hábito de crecimiento de **Piper nobile** C.DC. *Pittieria* 20: 79-109.
- LOPEZ-NARANJO, H. y J. PARRA. 1996. Anatomía comparativa de la semilla de cuatro especies neotropicales de **Piper** (Piperaceae): Un nuevo concepto. *Pittieria* 25: 7-26.
- LOPEZ-NARANJO, H. 1997. Hábito epifítico de **Piper subsessilifolium** C.DC. var. **morii** Stey.: Anatomía y Ecología. *Pittieria* 26: 21-38.
- LOPEZ-NARANJO, H. 1998. Desarrollo de la epidermis y el córtex en el tallo de **Piper** (Piperaceae). *Pittieria* 27: 7-24.