

Anatomía foliar de *Piper tucumanum* C. DC. y *Piper hieronymi* C. DC. (Piperaceae) Tucumán, Argentina

Elizabeth A. Cantero ¹, Patricia L. Albornoz ¹⁻², Marta E. Arias ¹ y María J. Alvarez ¹

¹ Cátedra de Anatomía Vegetal. Facultad de Ciencias Naturales e IML. UNT. Miguel Lillo 205 (4000) Tucumán.

² Instituto de Morfología Vegetal. Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán.

R E S U M E N — Elizabeth A. Cantero, Patricia L. Albornoz, Marta E. Arias, María J. Alvarez. 2005. Estudio comparativo de la anatomía foliar de *Piper tucumanum* C. DC y *Piper hieronymi* C. DC. (Piperaceae) Tucumán-Argentina. *Lilloa* 42 (1-2). Para Tucumán se citan 2 especies de *Piper*: *P. tucumanum* C. DC. y *P. hieronymi* C. DC. Fisonómicamente son similares, sin embargo sus características morfológicas permiten diferenciarlas. El objetivo del presente trabajo es estudiar comparativamente la anatomía foliar de *P. tucumanum* y *P. hieronymi* en la provincia de Tucumán. Los resultados muestran que las características anatómicas de la hoja contribuyen a la identificación de ambas especies.

Palabras clave: *P. tucumanum*, *P. hieronymi*, Anatomía foliar, *Piper*, Piperaceae.

S U M M A R Y — Elizabeth A. Cantero, Patricia L. Albornoz, Marta E. Arias, María J. Alvarez. 2005. Comparative of the leaf anatomy of *Piper tucumanum* C. DC and *Piper hieronymi* C. DC. (Piperaceae) Tucumán-Argentina. *Lilloa* 42 (1-2). Two species of *Piper*: *P. tucumanum* C. DC. and *P. hieronymi* C. DC. are cited from Tucumán. These species have similar appearance but they have different morphological features. The aim of this paper is to compare the leaf anatomy of *P. tucumanum* and *P. hieronymi* in the province of Tucumán. The results show that leaf anatomical characters help to identify these species. Leaf anatomy of *P. hieronymi* is described for the first time and new characters of *P. tucumanum* are given.

Key words: *P. tucumanum*, *P. hieronymi*, Leaf anatomy, *Piper*, Piperaceae.

Introducción

La familia Piperaceae agrupa un total de 2000 especies y 10 géneros con distribución en regiones tropicales y subtropicales. En América se extiende desde Méjico hasta Argentina, y está representada por tres géneros: *Pothomorphe*, *Piper* y *Peperomia* (Yuncker, 1953). En Argentina se encuentran los géneros *Peperomia* y *Piper*, este último con 14 especies indígenas (Villa Careno, 1977). En Tucumán habitan 2 especies de *Piper*, *P. tucumanum* C. DC y *P. hieronymi* C. DC. *P. tucumanum* es endémica y se encuentra en Catamarca, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán, habita entre 0-1000 m s.m., mientras que *P. hieronymi* C. DC. es nativa y se distribuye en Jujuy, Salta, Tucumán y

Bolivia, habita entre los 1000-2000 m s.m. (Zuloaga *et al.*, 1999).

Ambas especies son arbustos o arbolitos inermes, fisonómicamente son similares pero los caracteres morfológicos permiten su identificación. *P. tucumanum* mide de 2-8 m de altura, *P. hieronymi* 3-6 m de altura. El primero presenta hojas simples, opuestas, palmatinervadas en tanto que *P. hieronymi* posee hojas simples, alternas, pinatinervadas (Digilio & Legname, 1966; Legname, 1982; Villa Careno, 1977). En las dos especies es frecuente encontrar hojas jóvenes y adultas con agujeros debido al ataque de insectos (Novara, 1998).

Representantes de la familia Piperaceae tienen variadas aplicaciones, alimenticias, medicinales, ornamentales (Toursarkissian, 1980; Novara, 1998). Especies del género *Piper* son citadas como plantas indicadoras de oro (Lima e Cunha *et al.*, 2001), no existen registros acerca de la utilidad de *P. tucumanum* y *P. hieronymi*.

Los antecedentes bibliográficos relacionados con la anatomía son los citados por Solereder (1908) y Metcalfe & Chalk (1950) para la familia, donde se analizan tallo, raíz y hoja.

Roth (1995) describe la histología de la lámina de la hoja en ejemplares arbóreos de *P. tucumanum* de la provincia de Tucumán.

El objetivo del presente trabajo es estudiar comparativamente la anatomía foliar de *Piper tucumanum* C. DC y *Piper hieronymi* C. DC. que habitan el bosque montano inferior de la provincia de Tucumán.

Material y Métodos

El material fue colectado en los márgenes del Río Muerto a los 650 m s.m. en el Parque Sierra de San Javier. Se seleccionaron al azar 5 individuos por especie, se colectaron 10 hojas por individuo que fueron fijadas en FAA. En el caso de *P. tucumanum* se consideraron hojas jóvenes a aquellas que su tamaño varía entre 5-9 x 2-6 cm y adultas a las que oscilan entre 10-14 x 7-11 cm de.

Los cortes transversales se realizaron en la porción media de la hoja, a mano alzada y con micrótopo rotativo tipo Minot en el caso de material incluido en parafina (Johansen, 1940). Para los diafanizados se utilizó el método de Dizeo de Strittmater (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). El material fue teñido con safranina y safranina-fastgreen, esta doble coloración se realizó para

identificar tejidos con paredes lignificadas y celulósicas en el sistema vascular. Los preparados temporarios fueron montados en glicerina acuosa al 50%, los permanentes en medio de montaje sintético (PMYR). Se realizaron tests histoquímicos con Sudan III y IV para la determinación de lípidos. Las observaciones se realizaron con microscopio óptico (MO) y microscopio electrónico de barrido (MEB). Las fotos de MO fueron tomadas en microscopio Axiolab con cámara fotográfica MC 80 y microscopio Leica MPS 30.

Ejemplares del material coleccionado y herborizado se depositaron en el herbario de la Fundación Miguel Lillo (LIL).

Material examinado

Piper tucumanum: ARGENTINA. Tucumán. Dep. Yerba Buena: Márgenes Río Muerto, 650 m s.m., 18-X-2002, E. Cantero 1 (LIL).

Piper hieronymi: ARGENTINA. Tucumán. Dep. Yerba Buena: Márgenes del Río Muerto, 650 m s.m., 18-X-2002, E. Cantero, 2 (LIL).

Resultados

Piper tucumanum

MORFOLOGÍA FOLIAR.— Hojas simples, limbo ovado a suborbicular, ápice acuminado a veces subfalcado, base desigual, 5,4-14 x 2,5-11 cm, margen entero levemente ondulado, palmatinervado con 5-6 nervios principales, superficie adaxial lustrosa y abaxial glabrescente con mayor pubescencia en las nervaduras. Pecíolo de 0,7-3 (-4) cm de longitud, glabrescente, adaxialmente surcado, con la base envainadora. La yema axilar puede desarrollarse en una rama vegetativa o rama florífera (espiga carnosa). Los primordios reproductivos y vegetativos están protegidos por un catáfilo espatiforme, lineal, caduco.

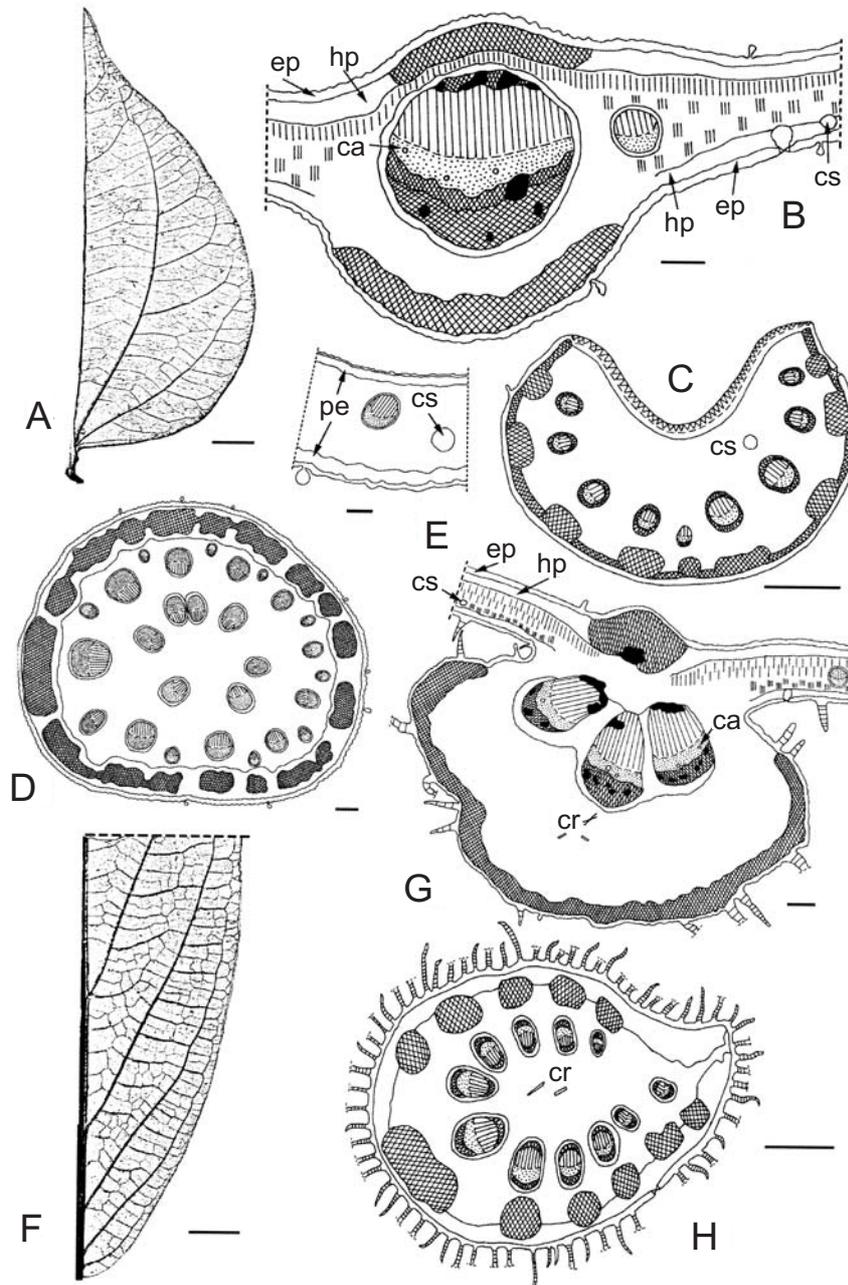


Fig. 1. Esquemas de venación foliar y sección transversal de hoja de *P. tucumanum* C. DC. y *P. hieronymi* C. DC. **A-E:** *P. tucumanum*. **A:** Venación foliar tipo actinódroma. **B:** Sección transversal de la lámina a la altura del nervio principal mostrando dos sectores de Colénquima diferenciado por el espesor de las paredes (más gruesas el sector alejado del floema). **C:** Sección transversal del pecíolo medio. **D:** Sección transversal a la altura de la base del pecíolo. **E:** Sección transversal de la base envainadora del pecíolo. **F-H:** *P. hieronymi*. **F:** Venación foliar tipo eucamptódroma. **G:** Sección transversal de la lámina a la altura del nervio principal. **H:** Sección transversal del pecíolo medio. **ep:** epidermis; **ca:** canales secretores; **cr:** cristal; **cs:** célula secretora; **hp:** hipodermis; **pe:** parénquima engrosado. Escala: A y F = 1 cm; B, G y D = 10 mm; C y H = 0,5 mm; E = 30 mm.

ANATOMÍA DE LA HOJA.— Vista superficial de la lámina: La venación es acinódrroma (Fig. 1A). Las células de la epidermis adaxial son isodiamétricas, de paredes rectas a curvas con puntuaciones marcadas; epidermis abaxial con células de menor tamaño que las de la epidermis adaxial, poligonales a rectangulares. La cutícula es marcadamente estriada (Fig. 2A, B y Fig. 3A). Los estomas se encuentran en la superficie abaxial, son de tipo cicloclítico con 4-5 células subsidiarias, con reborde cuticular marcado. El estoma mide 23,1-33 mm de largo por 16,5-26,4,1 mm de ancho y el aparato estomático 36,3-56,1 mm de largo por 36,3-52,8 mm de ancho. La densidad estomática promedio es de 120 estomas por mm² (Fig. 2B y Fig. 3A). En ambas epidermis se distinguen dos tipos de tricomas, glandulares y eglandulares con células epidérmicas en la base que se disponen en forma radial. Los tricomas glandulares presentan cabeza ovoide-alargada y pie bicelular; y los eglandulares son pluricelulares uniseriados con cutícula marcadamente estriada y ápice redondeado (Fig. 2C y D). Estos últimos se encuentran principalmente en la epidermis abaxial a la altura de las nervaduras.

SECCIÓN TRANSVERSAL DE LA LÁMINA.— Es dorsiventral, hipostomática. Ambas epidermis son unistratificada con cutícula gruesa y marcadamente estriada, dentada, particularmente visible a la altura de los nervios. Presentan una hipodermis unistrata hacia ambas caras con células de gran tamaño y paredes delgadas. Los estomas se encuentran al mismo nivel o levemente hundidos en relación a las células epidérmicas, y presentan una pronunciada cámara subestomática que abarca gran parte del mesófilo (Fig. 1B y Fig. 3B). Subepidérmicamente a la altura del nervio medio se encuentra colénquima laminar a angular en ambas superficies (Fig.

3C). El mesófilo en empalizada se continúa a la altura del nervio medio, presenta 1-(2) estratos de células. El parénquima esponjoso posee 3-4 estratos de células; en este tejido se observan células esféricas de gran tamaño y paredes delgadas que contienen aceites (Fig. 1B y Fig. 3B). Los haces vasculares son colaterales. En el floema se observan canales secretores. El haz principal presenta vaina parenquimática completa y casquetes de colénquima próximos al floema y xilema, cuando la hoja es joven, cuando es adulta se observa grupos de células esclerenquimáticas incluídas en el colénquima. Los haces secundarios presentan una vaina parenquimática. Los tricomas glandulares se encuentran hundidos en la epidermis de ambas superficies (Fig. 1B).

Es importante destacar la presencia de hongos en la epidermis adaxial y abaxial de las hojas adultas colectadas a campo. En vista superficial, con mayor frecuencia en la epidermis abaxial a la altura de los estomas, se observa una roseta de células fuertemente coloreada que en sección transversal se ve como una protuberancia. Esto es causado por la invasión de micelio fúngico que penetra por la pared de células epidérmicas y por el ostíolo del estoma. La "infección" induce la proliferación de células epidérmicas próximas al estoma; en un estadio más avanzado se produce la lisis celular que se manifiesta como manchas cloróticas y necróticas (Fig. 3D, E, F).

ANATOMÍA DEL PECÍOLO.— Vista superficial: La epidermis adaxial presenta células isodiamétricas de paredes delgadas, rectas a curvas (Fig. 3H). Presentan pelos glandulares pedicelados, capitados. La epidermis abaxial presenta células rectangulares, alargadas en el sentido del eje longitudinal del pecíolo. Las paredes longitudinales son engrosadas y las transversales son

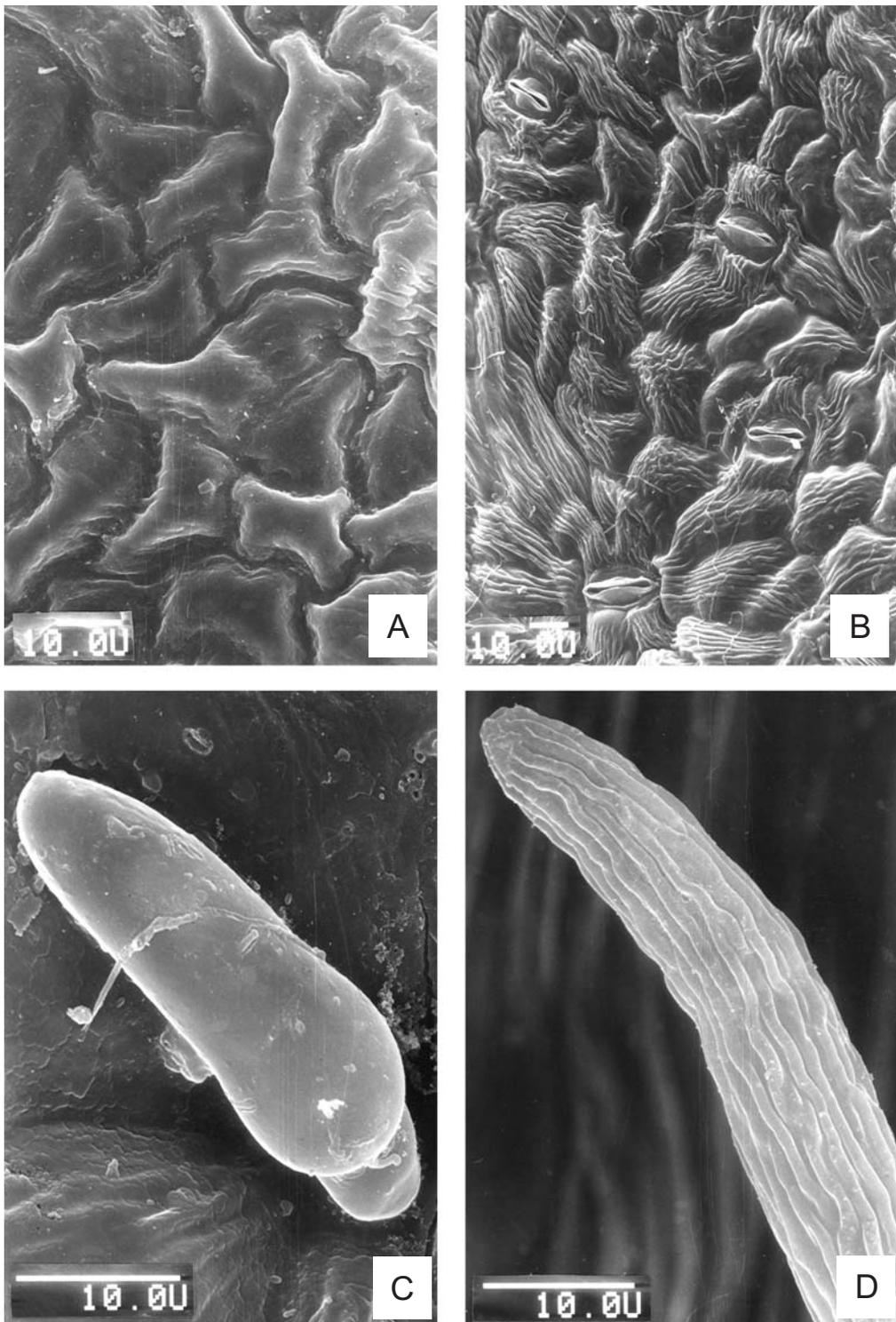


Fig. 2. Epidermis y tricomas de *P. tucumanum* C. DC. Fotomicrografía con MEB. **A:** Epidermis adaxial con cutícula estriada. **B:** Epidermis abaxial con cutícula marcadamente estriada y estomas. **C:** Pelo glandular pedicelado, capitado. **D:** Pelo eglandular unicelular ornamentado.

delgadas con campos de puntuaciones primarias marcados (Fig. 3G). Cutícula gruesa y lisa, estriada en proximidad al estoma. Estoma de tipo ciclocítico con reborde cuticular marcado, se hallan al mismo nivel o levemente hundidos con relación al resto de las células epidérmicas.

Sección transversal: Es subcircular con escotadura adaxial (Fig. 1C). La epidermis es uniestratificada, papilosa con cutícula lisa y pelos glandulares unicelulares capitados. En posición subepidérmica, hacia la cara abaxial, se encuentran 2 a 3 capas de células colenquimáticas principalmente de tipo angular y escaso laminar. Colénquima anular se halla distribuido en 8 grupos coincidentes con la posición de los haces. En posición subepidérmica, hacia la cara adaxial se halla un tejido meristemático (felógeno) que origina células parenquimáticas que se suberifican hacia la superficie externa (suber). Los haces son colaterales con vaina colenquimática que se desarrollan a modo de casquete en proximidad al xilema y al floema (Fig. 1C). Los haces se presentan en tamaño y número variable, la base y la porción media del pecíolo presenta 9 y el ápice 13 haces. En la porción basal los haces menores alternan con los mayores y derivan de ellos; en la porción apical los haces menores se ubican hacia la superficie adaxial del pecíolo. El tejido parenquimático del pecíolo está formado por células isodiamétricas con espacios intercelulares. Presenta idioblastos oleíferos. Se observan cristales de oxalato de calcio de forma y tamaño variado (prismas y areniscas). El pecíolo con los primordios reproductivos y/o vegetativos, en sección transversal muestra una base envainadora que protege a estos órganos embrionarios.

La base envainadora presenta epidermis abaxial uniestratificada, papilosa, cutícula lisa muy cutinizada, tricomas glandulares. La epidermis adaxial

uniestratificada, cutícula lisa poco cutinizada. Subepidérmicamente, hacia la superficie abaxial, se hallan 2 capas de células parenquimáticas de paredes engrosadas. El parénquima es homogéneo con cristales de oxalato de calcio y células secretoras de aceite. Los haces son colaterales con vaina parenquimática (Fig. 1E). El pecíolo en proximidad a la base envainadora, presenta 3 ciclos de haces vasculares, el externo de menor tamaño. El número de haces varía de 10 en los ciclos externo y medio, a 7 en el interno (Fig. 1D). Los tricomas son glandulares y eglandulares, estos últimos pluricelulares (8-32 células), uniseriados.

Piper hieronymi

MORFOLOGÍA FOLIAR.— Hojas simples alternas, limbo elíptico a elíptico-obovado, de 7,5-23 cm de largo x 2,8-9,4 cm de ancho, ápice acuminado, base desigual, margen entero. Hojas papiráceas, pubescentes, pinati-nervadas, con 1 nervio principal con 4-6 secundarios a ambos lados del principal, densamente piloso a lo largo del nervio medio. Pecíolo breve de 0,2-1 cm de longitud, pubescente, vaginado en la porción inferior. Las espigas carnosas, axilares, están desplazadas a una posición opuesta.

ANATOMÍA DE LA HOJA.— Vista superficial de la lámina: La venación foliar es eucamptódroma (Fig. 1F). Las células de la epidermis adaxial son isodiamétricas con paredes delgadas rectas a curvas y abaxial con células de menor tamaño que las de la epidermis adaxial, poligonales a rectangulares. La cutícula es levemente estriada. Los estomas son del tipo ciclocítico con 4-5 células subsidiarias y reborde cuticular marcado, se ubican en la superficie abaxial (Fig. 4A y Fig. 5A, B). El estoma mide 16,5-26,4 mm de longitud x

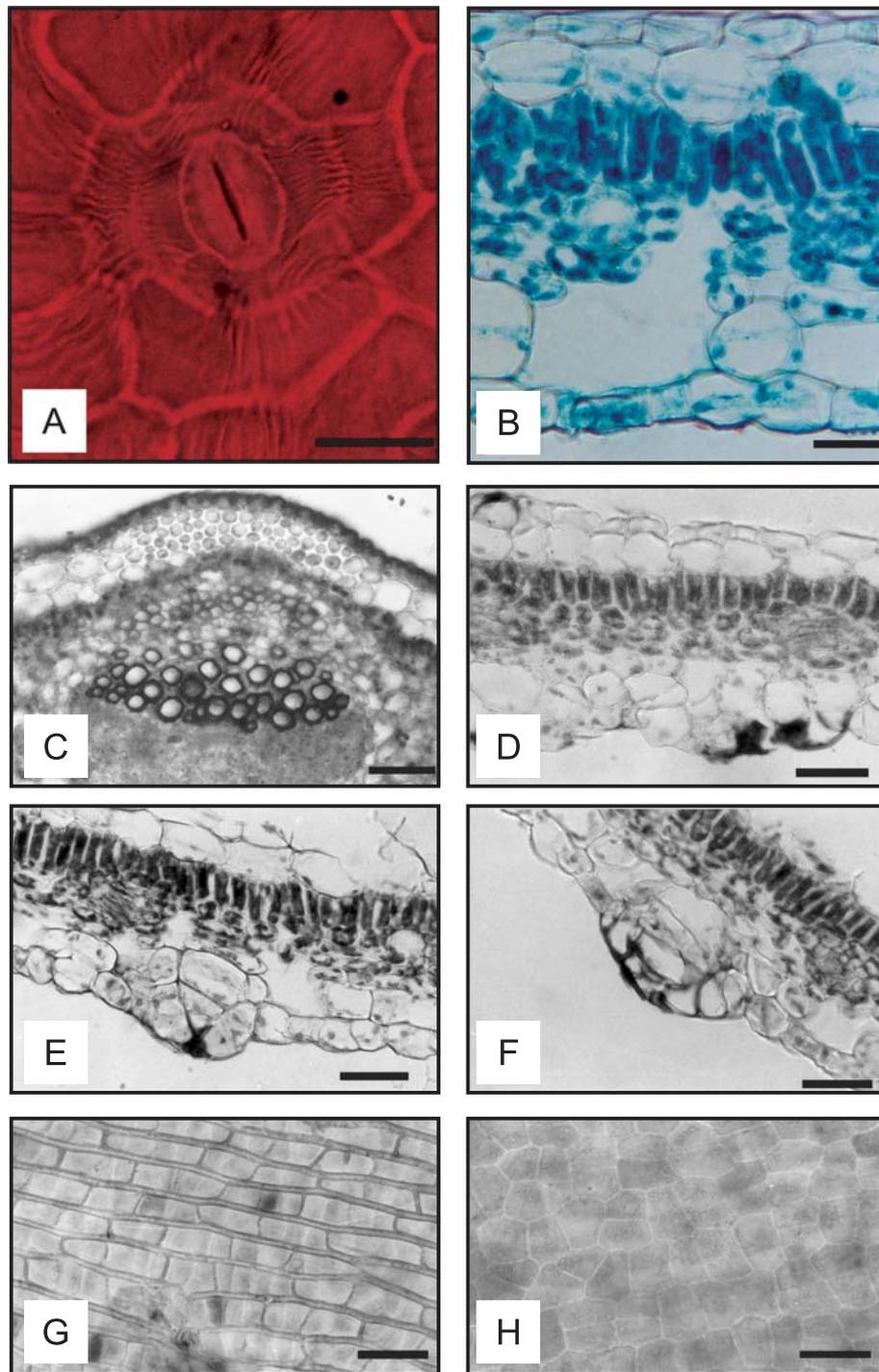


Fig. 3. *Piper tucumanum* C. DC. Fotomicrografía con MO. **A:** Epidermis abaxial con estoma y cutícula marcadamente estriada. **B:** Sección transversal de lámina. **C:** Sección transversal de la vena media. **D-F:** Estadios de infección fúngica en sección transversal de la hoja. **G:** Epidermis abaxial del pecíolo. **H:** Epidermis adaxial del pecíolo. Escala: A = 32,3 mm; B = 10,8 mm; C=23 mm; D-H = 22,5 mm.

13,2-19,8 mm de ancho, el aparato estomático mide 23,1-59,4 mm de largo x 19,8-56,1 mm de ancho. La densidad estomática es de 156 estomas por mm². Se presentan dos tipos de tricomas eglandulares y glandulares en ambas superficies y las células epidérmicas a la altura de estos se disponen radialmente. Los tricomas glandulares tienen cabeza ovoide y pie bicelular (Fig. 5B, C). Los eglandulares son más abundantes a la altura de los nervios. Se diferencian dos tipos de tricomas eglandulares: 1) pluricelular, uniseriado con célula terminal alargada, curvada y extremo agudo (Fig. 4B). 2) pluricelular, uniseriado con célula terminal alargada, no curvada y extremo obtuso (Fig. 5D).

Sección transversal de la lámina: es dorsiventral, hipostomática. Ambas epidermis son unistratificadas con cutícula levemente estriada. Presentan una hipodermis unistrata hacia ambas caras con células de gran tamaño y paredes delgadas. Los estomas se encuentran al mismo nivel o elevados en relación a las células epidérmicas, y presentan cámara subestomática que no ingresa al mesófilo. En las células oclusivas se observa un pequeño reborde cuticular (Fig. 4C). Subepidérmicamente a la altura del nervio medio se encuentran 5-8 capas de colénquima predominantemente lagunar además de laminar y angular con un grupo de células esclerenquimáticas hacia la epidermis adaxial. En la superficie abaxial, en posición subepidérmica, se hallan 2-5 capas de células de colénquima lagunar. El mesófilo presenta 1-(2) estratos de parénquima en empalizada que se interrumpe a la altura del nervio medio, y 3-4 estratos de parénquima esponjoso. En este último tejido se observan células esféricas de gran tamaño con función de secreción. El nervio medio está formado por 3 haces colaterales, de igual tamaño, a veces los colaterales de menor tamaño (Fig. 1G). El floe-

ma presenta canales secretores esquizógenos y un casquete colenquimático con esclerenquima disperso. El parénquima xilemático posee células esclerenquimáticas. Los haces menores colaterales presentan una vaina parenquimática que los rodea. Los tricomas glandulares se encuentran levemente hundidos en ambas superficies epidérmicas (Fig. 4D). Los eglandulares sobresalen de la superficie epidérmica (Fig. 5D). Se observa estiloides y cristales prismáticos de tamaño y forma variadas, en las células parenquimáticas del nervio medio y del mesófilo. En la epidermis de *P. hieronymi* se observa el mismo fenómeno en relación con la infección fúngica descrita para *P. tucumanum*.

ANATOMÍA DEL PECÍOLO.— Sección transversal: es subcircular. La epidermis es uniestratificada, papilosa con cutícula lisa, delgada. Estomas de tipo cicloclítico con reborde cuticular marcado, se hallan al mismo nivel o levemente hundidos con relación al resto de las células epidérmicas. Presencia de abundantes tricomas (Fig. 1H). Tricomas glandulares pedicelados, capitados y tricomas eglandulares con cutícula estriada, uniseriados, con pie bi-tricelular y la porción distal con 3-13 células de longitud. En posición subepidérmica se encuentra 4-6 capas de parénquima con células de paredes engrosadas interrumpido por colénquima de tipo anular a lagunar distribuido en grupos en posición coincidente con la ubicación de los haces. Los haces son colaterales con vaina parenquimática completa, presencia de colénquima de tipo laminar desarrollado a modo de casquete en el xilema y el floema (Fig. 1H), el colénquima forma un anillo continuo a la altura de la porción apical de pecíolo. Los haces varían en número y tamaño, los de menor tamaño se ubican en la región en contacto con la lámina. En la porción apical se encuen-

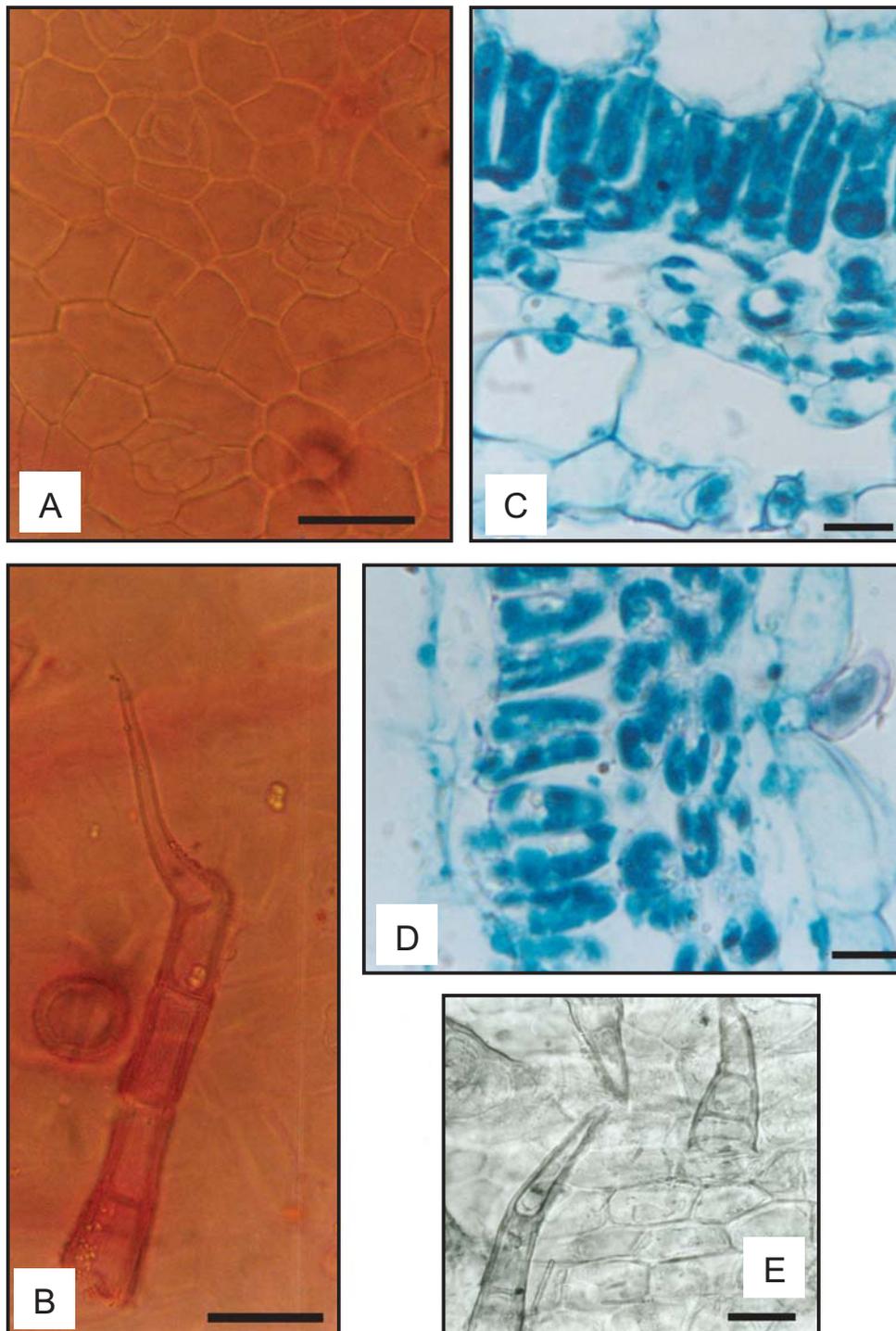


Fig. 4. *P. hieronymi* C. DC. Fotomicrografía con MO. **A:** Epidermis abaxial con estomas y cutícula suavemente estriada. **B:** Tricoma eglandular, pluricelular, uniseriado. **C:** Sección transversal de la lámina. **D:** Inserción del tricoma glandular. **E:** Epidermis y tricoma eglandular en pecíolo. Escala: A y B = 32,5 μ m; C y D = 10,8 μ m; E = 22,5 μ m.

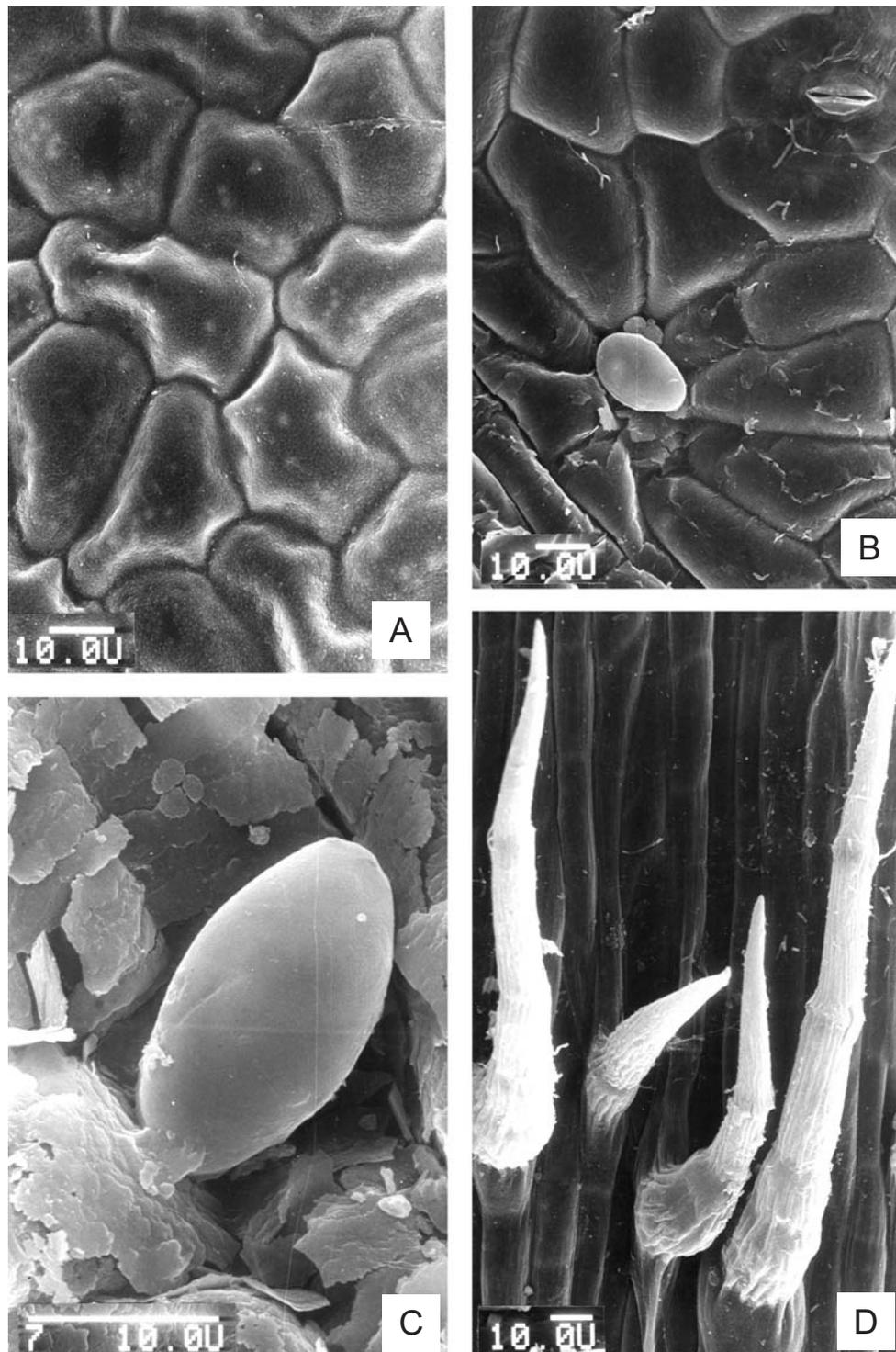


Fig. 5. Epidermis y tricomas de *P. tucumanum* C. DC. Fotomicrografía con MEB. **A:** Epidermis adaxial. **B:** Epidermis adaxial, estoma y tricoma glandular. **C:** pelo glandular. **D:** Pelo eglandular pluricelular ornamentado.

tran 11 (-12) haces, en la porción media 11 y en la porción basal del pecíolo se hallan 7 a 10 haces. El tejido parenquimático del pecíolo está formado por células grandes isodiamétricas con espacios intercelulares y las células subepidérmicas son de menor tamaño y no dejan espacios intercelulares. Presenta células especiales diferentes del resto por su tamaño y contenido que secretan aceites. Se observan cristales de oxalato de calcio en forma de rafidios y estiloides.

Discusión y conclusión

De acuerdo con las observaciones realizadas en este trabajo, coincidimos con los caracteres morfológicos analizados por Villa Carenzo (1977), Legname (1982) y Digilio & Legname (1966), en *P. tucumanum* y *P. hieronymi*.

Acordamos con Solereder (1908) y Metcalfe & Chalk (1950) en los caracteres anatómicos foliares citados para el género que están presentes en las especies estudiadas.

Este mismo autor describe estomas rodeados por una roseta de células epidérmicas o estomas de tipo crucífero para la familia Piperaceae. Roth (1995) cita estomas rodeados por un número variado de células epidérmicas para *P. tucumanum*. En este trabajo encontramos estomas rodeados por 4-5 células epidérmicas en *P. tucumanum* y *P. hieronymi*, por lo que proponemos la denominación de estoma de tipo ciclocítico para ambas especies.

En términos generales acordamos con Roth (1995) en la caracterización anatómica de la lámina de *P. tucumanum*. Sin embargo, observamos otros caracteres no citados por este autor como la presencia de cristales de oxalato de calcio en células parenquimáticas del mesófilo y del haz principal; esclerénquima incluido en el colénquima del

nervio medio en hojas adultas; alteración de los tejidos epidérmicos y subepidérmicos de la superficie de la lámina, causada por la penetración de micelio fúngico. Se describe por primera vez la anatomía del pecíolo y la base envainadora en *P. tucumanum*.

Las divisiones periclinales de células hipodérmicas y del mesófilo mencionadas por Roth (1995) no fueron observadas en este trabajo. Sin embargo se observó división periclinal de la hipodermis en la región infectada por micelio fúngico, esto podría interpretarse como un súber de cicatrización. La caracterización del hongo sería un interesante material de estudio para posteriores trabajos.

La caracterización anatómica foliar de *P. hieronymi* se describe por primera vez y aporta nueva información para el género *Piper*. Novara (1998) cita la presencia de agujeros, producidos por insectos, en hojas de *Piper hieronymi*. Esto también fue observado por nosotros en ambas especies estudiadas.

Agradecimientos

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a la Sra. Inés Jaume, al Sr. Miguel Almazán y al Geól. Alberto Gutiérrez, de la Sección Iconografía, Área Botánica, Fundación Miguel Lillo, por la diagramación de las figuras.

Bibliografía

- Digilio, A. P. L. & P. R. Legname. 1966. Los árboles indígenas de la provincia de Tucumán. Opera Lilloana 15: 1-136.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. 1986. Manual de técnicas en histología Vegetal. Ed. Hemisferio Sur. Bs As.
- Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. Mc Graw Hill Book Co., New York.
- Legname, P. R. 1982. Árboles indígenas del noroeste argentino. Opera lilloana 34: 1-226.

- Lima e Cunha, M. C.; M. T. Génova; C. J. Fernández; F. E. Pinho; A. P. Quadros & M. Sobral. 2001. Prospección biogeoquímica para oro en el yacimiento Pau-A-Pique, estado de Mato Grosso, Brasil. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Metcalf, C. R & L. C. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2: 1500. 1st. ed. Clarendon Press. Oxford.
- Novara, L. J. 1998. Piperaceae. Flora del Valle de Lerma. 5 (1): 1-24. Aportes Botánicos de Salta. Serie Flora, Salta, Argentina.
- Roth, I. 1995. Leaf structure of various tree species from the lowest level of an Andine mountain forest of Tucumán. In: Leaf structure: Montane regions of Venezuela with an excursión into Argentina. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart. 132-168.
- Solereder, Hans. 1908. Piperaceae. *Systematic Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford Vol. II. 688-694.
- Toursarkissian, M. 1980. Plantas medicinales de la Argentina. Ed. Hemisferio Sur. Bs As.
- Villa Carenzo, M. 1977. Piperaceae. En T. Meyer. Flora ilustrada de la provincia de Tucumán 1: 5-8, Fundación Miguel Lillo. Tucumán.
- Yuncker, T. G. 1953. The Piperaceae of Argentina, Bolivia and Chile. *Lilloa* 27: 97-303.
- Zuloaga, F. O. & O. Morrone. 1999. Piperaceae. En: Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina II: 913-918. Missouri Botanical Garden Press.