

Anotaciones a la anatomía comparada de las Umbelíferas

por

Rafael L. Rodríguez C.*

(Recibido para su publicación el 22 de julio de 1957)

En un trabajo reciente, RODRÍGUEZ (27) presenta un estudio comparativo de los componentes del xilema secundario de 36 umbelíferas y 38 araliáceas, dando atención especial a los elementos vasculares y al significado de sus características para la interpretación filogenética de ambas familias, generalmente reconocidas como parientes cercanas. Se base tal estudio en la corriente de investigación iniciada por BAILEY y TUPPER (5), BROWN (11), y JEFFREY (22) al señalar el carácter primitivo de los elementos vasculares de gran longitud, de la puntuación escalariforme de las paredes laterales de los mismos, y de la abundancia de traqueidas y escasez de tráqueas, así como el carácter avanzado de los elementos vasculares cortos, la ausencia o escasez de traqueidas y la abundancia de tráqueas. Otros autores, BARGHOORN (6, 7 y 8), FROST (15, 16 y 17), GILBERT (20) y KRIBS (23 y 24), entre otros, aportaron evidencia corroborativa e indicaron otras tendencias de modificación progresiva que se podían reconocer en los detalles estructurales y organización del xilema secundario. Los criterios así fundamentados se han aplicado a problemas de sistemática en diversos grupos como en los estudios de ADAMS (1), BAILEY y HOWARI (2, 3 y 4), CARLQUIST (12), GARRATT (18 y 19), HEIMSCH y WETMORE (21), LI y CHAO (25), MOSELEY (26), TIPPO (28 y 29), y TITMAN (31). El desarrollo y los resultados de esta línea de investigación han sido comentados y resumidos por COX (13), ADAMS (1), y TIPPO (30), y, brevemente, por RODRÍGUEZ (27). En este último trabajo, la comparación de los componentes del xilema secundario indicó, con respecto a varias de sus características, un escalonamiento en que las

* Departamento de Biología, Escuela de Ciencias y Letras, Universidad de Costa Rica.

araliáceas leñosas ocupan los peldaños inferiores, seguidas por las araliáceas de hábito herbáceo; algunas umbelíferas de porte arborescente o frutescente resultan comparables a araliáceas bastante avanzadas; las umbelíferas típicas aparecen aún más avanzadas, mientras que las posiciones más avanzadas están ocupadas por umbelíferas decididamente herbáceas, y por especies muy modificadas como algunas típicas de las alturas andinas.

En esta contribución se estudia el xilema secundario en cuatro especies no comprendidas dentro del trabajo mencionado, con el propósito de ir completando el cuadro esbozado en él.

MATERIAL Y METODOS

El material estudiado fue la parte provista de xilema secundario de plantas de *Foeniculum vulgare* Mill., cultivada en la Ciudad Universitaria como adorno; de *Arracacia xanthorrhiza* Bancroft y *Daucus Carota* L., cultivadas como hortalizas en las cercanías de San Pedro de Montes de Oca; y un fragmento de raíz de *Sanicula crassicaulis* Poepp. tomado de un ejemplar de herbario (C. R. Bell 1311) recogido en Megler, Estado de Washington, E.U.A. Para el estudio se hicieron cortes microtómicos, fijando en FAA, infiltrando por medio de una serie de alcohol butílico terciario, y tiñendo con safranina-fast green. Las características de los componentes del xilema se estudiaron en material macerado en solución de Jeffrey de ácidos crómico y nítrico, lavado, teñido con safranina alcohólica, y montado en resina sintética. De cada muestra se estudió y midió un centenar de elementos traqueales, anotándose el diámetro y la longitud total, las características de perforación y puntuación, y el ángulo de las paredes extremas. Este último dato se calculó de la medida del diámetro de la tráquea al comienzo de la pared extrema y de la distancia desde ese punto hasta el punto en que dicha pared toca a la pared lateral cerca de la punta. Considerando esas dos medidas como las de dos catetos de un triángulo rectángulo, se obtiene un valor para la cotangente del ángulo extremo formado por la pared oblicua, que en este caso es la hipotenusa.

OBSERVACIONES

Sanicula crassicaulis Poepp. var. *crassicaulis* Bell (Saniculoideæ Saniculoideæ) es una especie herbácea del oeste de Norte América, cuyas raíces pueden llegar a ser bastante gruesas (9). De un fragmento de la parte superior de la raíz fue posible obtener suficiente material para presentar datos comparables con los de las demás muestras: los elementos vasculares tienen como promedio 122,5 μ de longitud y 36 μ de diámetro; la puntuación es semejante a la de las tráqueas de *S. deserticola* descritas anteriormente, o sea de escalariforme ancha a transicional. Las perforaciones, sencillas, se encuentran en paredes extremas que varían desde 30° a 90° con el eje de la tráquea, siendo el ángulo promedio de 57°.

Arracacia xanthorrhiza Bancroft (Apioidæ-Smyrniæ) es una hierba caulescente, con tallos subterráneos perennes cuyas ramificaciones tuberosas son la

arracacha comestible. El eje primario de la planta, demasiado duro para el consumo, fue investigado en plantas transplantadas de un huerto en Sabanilla de Montes de Oca al jardín de la Universidad de Costa Rica. Este tallo subterráneo de 36 mm de diámetro, muestra en corte transversal una médula de 18 mm de diámetro alrededor de la cual la estela tiene un desarrollo radial de 6 mm, de los cuales 5 corresponden al xilema. La médula, los radios del xilema, y la corteza, muestran un abundante depósito de almidón. Faltan del xilema elementos fibrosos. Los vasos conductores están colocados en filas radiales o en grupos angostos orientados radialmente, con escaso parénquima paratraqueal desprovisto de almidón. Los poros son polígonos y se encuentran en número de unos 60 por mm cuadrado.

Los elementos vasculares (fig. 1) tienen de 290 a 90 μ de longitud, siendo el promedio 169,33 μ , y de diámetro de 100 a 30 μ , con un promedio de 67,7 μ ; en la pared, de 3 a 6 μ de grueso, la puntuación es escalariforme en las áreas de contacto intervascular, y consta de fosas con borde bien desarrollado. En las zonas de contacto con células parenquimatosas la puntuación es de escalariforme a, en apariencia, opuesta, cuando muchas células angostas de parénquima rodean a un vaso ancho (fig. 1). En algunos elementos traqueales, especialmente los de poca longitud, la puntuación escalariforme pierde su orientación horizontal para formar remolinos que sugieren huellas digitales. La perforación es en todos los casos sencilla, y la pared extrema forma ángulos de 20 a 90°, siendo el promedio 71°8'.

En el xilema se encuentran radios medulares, en número de 3 a 4 por mm de sección tangencial, generalmente de 2 a 3 células de ancho, y en su mayoría de 3 a 10 mm de alto.

Foeniculum vulgare Mill. (Apioidæ-Amminæ-Seselinæ) es una hierba perenne, cuyos tallos aéreos llegan hasta 2 m de alto. En la base de tales tallos se encuentra hasta 6 o 7 mm de espesor radial de xilema secundario, bien lignificado, compuesto de fibras del tipo corriente en las umbelíferas, con pared delgada, lumen ancho y puntuaciones abundantes, y de una longitud media de 436 μ (fig. 2). Los vasos están colocados en líneas radiales o en grupos angostos y radialmente alargados, teniendo cada poro en sección transversal forma de polígono. Se encuentran unos 30 poros por mm cuadrado. Los elementos traqueales varían en longitud de 390 a 120 μ , dando como promedio 231,5 μ ; el promedio de diámetro es de 58 μ . Las paredes laterales muestran puntuación intervascular de tipo escalariforme a transicional (fig. 2), siendo frecuente que en zonas de contacto de los elementos traqueales con el parénquima, donde las fosas son más bien ovaladas —siendo la puntuación individualmente escalariforme en contacto con cada célula— la agrupación de varias células parenquimatosas angostas alrededor del vaso dé un aspecto de puntuación opuesta a la pared de éste. Las fosas tienen todas borde ancho. Las perforaciones son sencillas, y las paredes extremas forman un ángulo promedio de 51°, mostrando bastante variabilidad, ya que se encuentra en el material desde paredes en ángulo recto con el eje del vaso hasta perforaciones situadas en una pared lateral.

Se presentan también células intermedias entre vasos y traqueidas, así como traqueidas típicas en número muy pequeño, fusiformes y poligonas, acompañando a las tráqueas.

Los radios medulares del xilema se encuentran en número promedio de 5 por mm. Hay pocos radios uniseriados, de 100 μ de alto más o menos, y radios multiseriados que varían de 100 a 1500 μ de alto, de 2 a 5 células de ancho en la parte media, y ocasionalmente con porciones marginales uniseriadas de 4 o 5 células de alto, unos y otros parecidos a los de *Conium maculatum* y del tipo frecuente en esta familia, Heterogéneo II B de KRIBS (23).

Daucus Carota L. (Apioidæ-Daucæ). El desarrollo y la naturaleza morfológica de la zanahoria han sido cuidadosamente investigados por ESAU (14), quien indica que la mayor parte del tejido de reserva de la zanahoria comestible se debe a la actividad del cambium vascular. Tanto el floema secundario como el xilema secundario consisten principalmente de parénquima longitudinal y parénquima radial, no apareciendo elementos lignificados en cantidad apreciable, en nuestra región, sino esporádicamente al final de una estación seca y luminosa prolongada. Sin embargo, en zanahorias grandes de mercado se puede encontrar, en un diámetro total, por ejemplo, de 8 cm., de 4,5 a 5 cm. de grosor diametral del cuerpo correspondiente al xilema secundario.

Entre el tejido parenquimatoso, los vasos conductores siguen un curso tortuoso, viéndose en corte transversal en hileras radiales cortas o grupos muy angostos, siendo cada vaso redondeado, ovalado o polígono. No se encuentran aquí traqueidas, sino únicamente elementos traqueales perforados, cuya longitud promedio es de 108 μ y cuyo diámetro promedio es de 55,2 μ (fig. 3). La puntuación de las paredes es ampliamente escalariforme en paredes intervasculares, y alterna, de fosas pequeñas ovaladas, en las zonas de contacto con parénquima. Todas las fosas tienen borde. En muchos elementos traqueales, especialmente los más cortos, abundan las alteraciones de la orientación de las fosas, dando origen a remolinos como los descritos en *Arracacia xanthorrhiza*. Las perforaciones son sencillas, y con frecuencia menores que el diámetro del vaso. Las paredes extremas varían bastante de ángulo, pudiendo haber elementos con la perforación en una pared lateral, si bien la mayoría de las células tienen ángulos de más de 40° y el promedio es de 63° 48'.

Los radios medulares, que tienen un desarrollo exagerado en la zanahoria comestible, se encuentran en número de 6 por mm, y son generalmente multiseriados, de 3 a 8 células de ancho y de 700 μ a 4 o 5 mm de alto.

DISCUSION

En el trabajo citado (27) se hace hincapié en el hecho de que, si bien es raro que una especie muestre igual avance en un número de características variadas —ya que, según apunta ADAMS (1), lo corriente es que el proceso evolutivo afecte a cada una de éstas independientemente y a unas más que a otras— al comparar a las umbelíferas con las araliáceas, se percibe un escalonamiento en que las

araliáceas ocupan la posición inferior y las umbelíferas, en un sentido u otro, se destacan como más avanzadas. Dentro de cada familia también se puede observar un escalonamiento, sirviendo las umbelíferas leñosas y las araliáceas herbáceas como puente para establecer tendencias comunes a ambas familias. Las tres especies aquí estudiadas, cuyas características se resumen en el cuadro 1, ocupan sin dificultad lugares dentro de la serie de umbelíferas ya descrita.

Con respecto a la longitud de los elementos vasculares (fig. 4), *Daucus Carota* se revela como una de las especies más avanzadas de toda la familia, dado el tamaño generalmente muy pequeño de los componentes de las tráqueas, resultando tanto el promedio como los límites de variación cifras menores que las de *Pituranthus aphylla*, y estadísticamente sin diferencia significativa con las de *Sanicula deserticola* y *Sanicula crassicaulis*. Tal posición avanzada calza muy bien con las características morfológicas de la especie, que representa un tipo muy especializado dentro de la familia. *Arracacia xanthorbiza*, comparada con otras umbelíferas, tiene elementos vasculares de longitud similar a los de *Conium maculatum* y *Bupleurum longiradiatum*, o sea, de características medianamente avanzadas dentro de la familia. En comparación con otras especies del género, resulta más avanzada que las muestras vistas de *A. atropurpurea* y *A. Wigginsii*; esto concuerda con el hábito más decididamente herbáceo y de tallo terrestre de *A. xanthorbiza*. *Foeniculum vulgare* tiene elementos vasculares comparables en cuanto a longitud, con los de *Diplolophium zambesianum*, mientras que la diferencia con los de *Conium maculatum*, *Sphenosciadium capitellatum* y *Cicuta Douglasii* es escasamente significativa —todas especies de hábito similar al de *Foeniculum*.

Una contribución original del autor a la investigación comparativa del xilema secundario fue hacer notar el valor para estos estudios de la curva de frecuencia de ángulos de la pared extrema, más bien que el del promedio de tales ángulos. En la obra ya citada se mostró cómo araliáceas y umbelíferas ofrecen una serie continua de curvas de tal clase, caracterizándose las araliáceas típicas por cumbres al lado agudo de 45° y las umbelíferas típicas por curvas cuyas cumbres están del lado obtuso de 45° ; mientras que araliáceas avanzadas y umbelíferas leñosas tienden a dar curvas intermedias entre ambas condiciones. Al aplicar este criterio (fig. 5) a las especies en consideración, resulta nuevamente *Daucus Carota* sumamente avanzada. La curva correspondiente muestra mayor proporción que en ninguna otra especie estudiada, de ángulos mayores de 80° , si bien comprende, como también es característico en esta familia, una "cola" de ángulos muy agudos. La curva de *Arracacia xanthorbiza* es la de una umbelífera típica, con un alto porcentaje de ángulos mayores de 60° , y especialmente mayores de 70° ; es una curva notablemente similar a la de una muestra de raíz de *Arracacia Wigginsii*, y un poco menos parecida a la de una muestra de tallo aéreo de esta última especie. La curva presentada por *Sanicula crassicaulis*, si bien formada con un número inferior de medidas, es también del tipo corriente en las umbelíferas de avance moderado. La de *Foeniculum vulgare*, aunque es siempre una curva que no desentona en-

CUADRO 1

Características del xilema secundario de algunas Umbelíferas

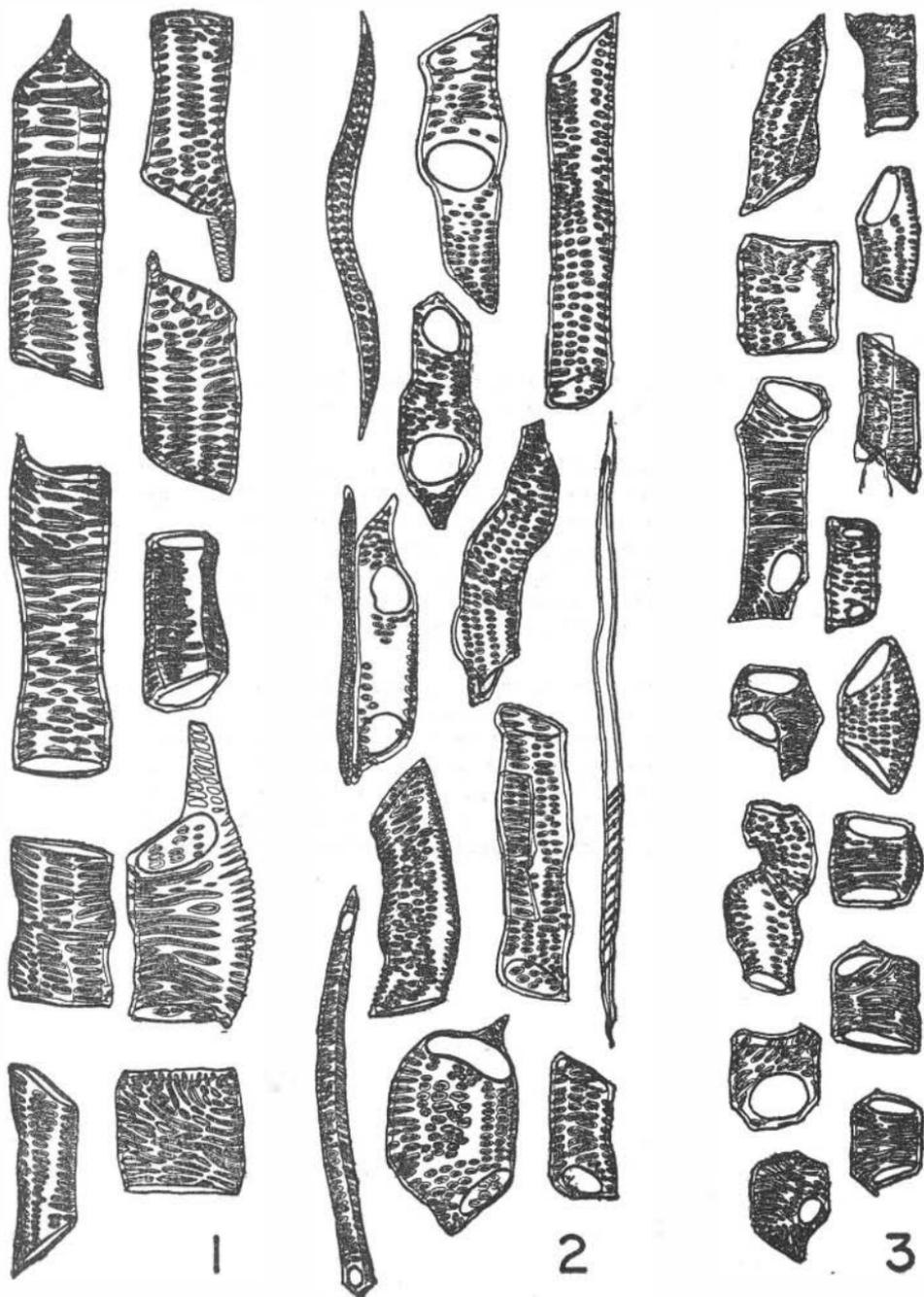
Característica	<i>Sanicula crassicaulis</i>	<i>Arracacia xanthorbiza</i>	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>Daucus carota</i>
Corte transversal de las tráqueas		Polígonos	Polígonos	Polígonos a redondeados
Espesor de la pared		3 — 6 μ	2 — 5 μ	
Puntuación	Escarariforme a transicional	Escarariforme (Vórtices en algunos segmentos)	Escarariforme a transicional	Escarariforme (Vórtices en algunos segmentos)
Longitud:				
Máxima	210	290	390	180
Media	122,5 \pm 5	169,3 \pm 4,8	231,5 \pm 5,7	108 \pm 2,7
Mínima	75	90	120	50
Diámetro:				
Máximo	55	100	100	100
Medio	36	67,7 \pm 1,3	58 \pm 2	55 \pm 1,3
Mínimo	15	30	15	30
Razón L:D	3,4:1	2,5:1	4:1	1,9:1
Angulo de pared extrema:				
Máximo	90°	90°	90°	90°
Medio	57°	71°	51°	64°
Mínimo	30°	20°	0°	0°
Perforación	Sencilla	Sencilla	Sencilla	Sencilla
Radios medulares:				
Tipo		Homog. II	Het. II B.	Homog. II
Altura máxima		10 mm	1500 μ	5 mm
Altura mínima		3 mm	100 μ	700 μ

tre las de otras umbelíferas, es algo menos avanzada: se compara más bien con las de *Angelica lineariloba*, *Peucedanum Galbanum*, o *Myrrhidendron Donnell-Smithii*, o bien con la de *Eryngium bupleuroides*, estas dos últimas, especies arborescentes y de cuerpo leñoso bien desarrollado, las dos primeras hierbas perennes de tallo robusto.

En cuanto a la puntuación de las paredes laterales, estas cuatro especies concuerdan bien con las demás de la familia ya descritas. Es curioso notar que esta familia, por muchos conceptos más avanzada que las araliáceas, retiene el aspecto relativamente primitivo de las fosas lineares, en ordenación frecuentemente escalariforme, que muchas araliáceas han trascendido. Otro detalle de interés es la alteración observada en las puntuaciones escalariformes, especialmente en elementos vasculares pequeños. Las fosas alargadas pierden la orientación horizontal típica, y aparecen dispuestas en líneas curvas y a veces hasta en sentido vertical, dando con frecuencia la impresión de un remolino o una huella digital. Este fenómeno es frecuente en material de *Arracacia xanthorhiza* y *Daucus Carota*, como se ha dicho, y también se observa en otras umbelíferas como *Arracacia Wigginsii*, *Bupleurum longiradiatum*, *Sanicula deserticola* y *Pteryxia petraea*. Bien se podría atribuir esta anomalía en la puntuación al simple acortamiento de las células que dan origen a los vasos, ya que tal acortamiento probablemente va acompañado de cambios en el modo de depositarse la pared celular (cf. BONNER y GALSTON (10), p. 206, citando a Frey-Wyssling). Pero cabría objetar qué áreas con alteración de las puntuaciones se encuentran también en elementos traqueales decididamente alargados, como en *Daucus* (fig. 3).

Tal vez estas desviaciones de la posición de las fosas, que ciertamente deben indicar un cambio en el comportamiento del citoplasma en el curso del desarrollo de las células del cambium, sean fenómenos de índole análoga a la formación de laberintos y vueltas en los engrosamientos "terciarios" de elementos vasculares de umbelíferas tales como *Heteromorpha arborescens*, *H. trifoliata*, y *Bupleurum fruticosum*, y araliáceas como *Astrotrichia pterocarpa*. En tal caso, la formación de vórtices y desviaciones marcadas de la horizontal en las puntuaciones escalariformes se podría considerar independientemente como una característica avanzada, así como los remolinos de engrosamiento "terciario" de las especies mencionadas se pueden considerar como una forma avanzada del engrosamiento "terciario" helicoidal sencillo, frecuente en *Bupleurum fruticosum* y en *Heteromorpha*, y predominante en araliáceas como *Nothopanax arboreus* y *N. Colensoi*, y también en especies más alejadas del complejo Umbellales, como *Garrya Veatchii* y *G. Wrightii*. Se plantea aquí una línea de investigación que conviene seguir en más detalle.

- Figs. 1-3: Componentes del xilema secundario de algunas umbelíferas herbáceas. Dibujados x 166 de material macerado.
- Fig. 1: *Arracacia xanthorbiza*. Elementos traqueales. Nótese la puntuación escalariforme y (abajo, derecha) alteraciones en la orientación de las fosas.
- Fig. 2: *Fæniculum vulgare*. A la izquierda, traqueidas y un elemento vascular semejante a traqueida. Segmentos traqueales mostrando la variabilidad en forma y tamaño. A la derecha, una fibra leñosa.
- Fig. 3: *Daucus Carota*. Elementos traqueales. Nótese la poca longitud, y la puntuación escalariforme con alteraciones en la orientación de las fosas.



Figs. 4-5: Gráficas para la comparación de las características del xilema secundario de algunas umbelíferas.

Fig. 4: Variabilidad y promedio de la longitud de los elementos traqueales. Se indica los extremos de variación y el promedio, y por medio de líneas dobles, la desviación tipo y el error tipo. Se ha indicado la escala hasta 2000 μ para permitir la comparación con los datos presentados en una publicación separada, en que se incluyen especies de umbelíferas y araliáceas.

Fig. 5: Curvas de frecuencia del valor del ángulo de la pared extrema en elementos vasculares. Se ha dibujado para permitir la comparación con una gráfica semejante publicada por separado, en que se incluyen especies de umbelíferas y araliáceas. *Daucus Carota* viene a representar el extremo de desviación hacia el ángulo recto encontrado en ambas familias.

RESUMEN

Se suman aquí datos relativos a cuatro especies herbáceas de umbelíferas a un estudio más extenso en que se describe y compara el xilema secundario de un número de especies de umbelíferas y araliáceas. Incorporando estas especies a las previamente estudiadas, resulta *Daucus Carota* muy avanzada en sus características anatómicas, así como lo es por su morfología y posición sistemática; *Arracacia xanthorrhiza* viene a ser una especie moderadamente avanzada, aún en comparación con otras especies del mismo género, y *Fœniculum vulgare* comparable a otras umbelíferas perennes de porte herbáceo robusto. *Sanicula crassicaulis*, en otra subfamilia, resulta muy avanzada dentro de la familia como su congénere *S. deserticola*. Se comenta la posibilidad de que puntuaciones escalariformes alteradas formando vórtices o curvas sean una característica avanzada, que se observa en varias especies de esta familia.

SUMMARY

Descriptions and measurements of the secondary xylem components of four herbaceous Umbelliferae are presented (Table 1), as an addition to a comparative study concurrently in print, comprising 36 Umbelliferae and 38 Araliaceae (27). If the species here considered are integrated into the foregoing series, *Daucus Carota* is shown to have highly advanced characteristics, in harmony with its systematic position and morphologic characteristics. *Arracacia xanthorrhiza*, a South American perennial herb whose rootstock puts out fleshy lateral growths which constitute the edible "arracacha", appears to be moderately advanced, slightly ahead of its more shrubby congeners. *Fœniculum vulgare*, a perennial herbaceous species, is comparable to other Apioideae species of like habit such as *Conium maculatum*, and occupies an intermediate position in the family. *Sanicula crassicaulis*, a western North American herbaceous species, appears also to be well advanced, stressing the independent progress which has taken place within each sub-family.

A frequent modification of scalariform lateral-wall pitting, resulting in the formation of whorled patterns is described in vessel elements of *Arracacia xanthorrhiza* and *Daucus Carota*. Similar patterns have been observed in *Arracacia Wigginsii*, *Bupleurum longiradiatum*, *Sanicula deserticola* and *Pteryxia petraea*. Formation of such patterns might be interpreted as a result of the reduction of vessel-element length leading to cell-wall formation as in isodiametric cells; or else, it may be an advanced modification of scalariform pitting, perhaps related to whorled patterns of "tertiary" thickening of lateral walls, reported in *Heteromorpha arborescens*, *Heteromorpha trifoliata*, *Bupleurum fruticosum* and also in *Astrotrichia pterocarpa* (araliaceæ). If this is the case, the whorled patterns of pitting might stand, with relation to typical scalariform pitting, as the whorled patterns of "tertiary" thickening to the simpler helicoid patterns common in *Bupleurum fruticosum* and in *Heteromorpha*, in Araliaceæ such as *Nothopanax arboreus* and *Nothopanax Colensoi*, as well as in *Garrya Veatchii* and *G. Wrightii*.

BIBLIOGRAFIA

1. ADAMS, J. E.
1949. Studies in the comparative anatomy of the Cornaceæ. *Jour. Elisba Mitchell Soc.* 65:218-244.
2. BAILEY, I. W., y R. A. HOWARD
1941. The comparative morphology of the Icacinaceæ. II. Vessels. *Jour. Arnold Arb.* 22:171-187.
3. BAILEY, I. W., y R. A. HOWARD
1941. The comparative morphology of the Icacinaceæ. III. Imperforate tracheary elements and xylem parenchyma. *Jour. Arnold Arb.* 22:432-442.
4. BAILEY, I. W., y R. A. HOWARD
1941. The comparative morphology of the Icacinaceæ. IV. Rays of the secondary xylem. *Jour. Arnold Arb.* 22:556-568.
5. BAILEY, I. W., y W. W. TUPPER
1918. Size variation in tracheary cells: I. A comparison between the secondary xylem of vascular cryptogams, gymnosperms, and angiosperms. *Proc. Am. Acad.* 54:149-204.
6. BARGHOORN, E. S., JR.
1940. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. *Amer. Jour. Bot.* 27: 918-928.
7. BARGHOORN, E. S., JR.
1941. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. *Amer. Jour. Bot.* 28:273-282.
8. BARGHOORN, E. S., JR.
1941. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. III. The elimination of rays. *Bull. Torrey Club* 68: 317-325.
9. BELL, C. R.
1954. The *Sanicula crassicaulis* complex (Umbelliferae). A study of variation and polyploidy. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 27 (3):133-230.
10. BONNER, J., y A. W. GALSTON
1952. *Principles of plant physiology.* x + 499 pp. W. H. Freeman & Co., San Francisco, California.
11. BROWN, F. B. H.
1918. Scalariform pitting a primitive feature of angiospermous secondary wood. *Science* 48:16-18.
12. CARLQUIST, S.
1957. The genus *Fitchia* (Compositae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 29 (1):1-144.

13. COX, H. T.
1948. Studies in the comparative anatomy of the Ericales. I. Ericaceæ: subfamily Rhododendroideæ. *Amer. Midl. Nat.* 39:220-245.
14. ESAU, KATHERINE
1940. Developmental anatomy of the fleshy storage organ of *Daucus Carota*. *Hilgardia* 13:175-209.
15. FROST, F. H.
1930. Specialization in secondary xylem of dicotyledons. I. Origin of the vessel. *Bot. Gaz.* 89:67-94.
16. FROST, F. H.
1930. Specialization in secondary xylem of dicotyledons. II. Evolution of end wall of vessel segment. *Bot. Gaz.* 90:198-212.
17. FROST, F. H.
1931. Specialization in secondary xylem of dicotyledons. III. Specialization of lateral wall of vessel segment. *Bot. Gaz.* 91:88-95.
18. GARRATT, O. A.
1933. Systematic anatomy of the woods of the Myristicaceæ. *Trop. Woods* 35:6-48.
19. GARRATT, O. A.
1933. Bearing of wood anatomy on the relationships of the Myristicaceæ. *Trop. Woods* 36:20-44.
20. GILBERT, S.
1940. Evolutionary significance of ring porosity in woody angiosperms. *Bot. Gaz.* 102:105-120.
21. HEIMSCH, C., y R. H. WETMORE
1939. The significance of wood anatomy in the taxonomy of the Juglandaceæ. *Amer. Jour. Bot.* 26:651-660.
22. JEFFREY, E. C.
1917. *The anatomy of woody plants*. Univ. Chicago Press.
23. KRIBS, D.
1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Bot. Gaz.* 96:547-557.
24. KRIBS, D.
1937. Salient lines of structural specialization in the wood parenchyma of dicotyledons. *Bull. Torrey Club* 64:177-187.
25. LI, H. L., y C. Y. CHAO
1954. Comparative anatomy of the woods of the Cornaceæ and allies. *Quart. Jour. Taiwan Mus.* 7:119-136.
26. MOSELEY, M. F., JR.
1949. Comparative anatomy and phylogeny of the Casuarinaceæ. *Bot. Gaz.* 110: 231-277.

27. RODRÍGUEZ, R. L.
1957. Systematic anatomical studies on *Myrrhidendron* and other woody Umbellales. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 29 (2):145-318.
28. TIPPO, O.
1938. Comparative anatomy of the Moraceæ and their presumed allies. *Bot. Gaz.* 100:1-99.
29. TIPPO, O.
1940. The comparative anatomy of the secondary xylem and the phylogeny of the Eucommiaceæ. *Amer. Jour. Bot.* 27: 832-838.
30. TIPPO, O.
1946. The role of wood anatomy in phylogeny. *Amer. Midl. Nat.* 36: 362-372.
31. TITMAN, P. W.
1949. Studies in the wood anatomy of the family Nyssaceæ. *Jour. Elisha Mitchell Soc.* 65:245-261.