Fuente: pixabay.com

Universidad Nacional de Rosario
Facultad de Ciencias Bioquímicas y Farmacéuticas
Área Biología Vegetal
Farmacobotánica

Dra. María Victoria Rodriguez
Dra. María Laura Martínez
Dra.María Noel Campagna
Farm. Gabriel Bettucci
Farm. Matías Ferretti
Lic. Erica Mandón
Lic. María sol Srebot

Año 2022

Las imágenes no son originales, fueron obtenidas de la web con fines educativos

ESTRUCTURA PRIMARIA DEL TALLO

El cuerpo primario del tallo se origina a partir de los 3 meristemas que se encuentran en el meristema apical caulinar: **protodermis**, **procambium** y **meristema fundamental**.

Los tejidos que se diferencian como resultado del crecimiento primario y por lo tanto están vinculados al meristema apical son denominados tejidos primarios.

Las variaciones de la estructura primaria de tallos de distintos grupos vegetales se basan principalmente en las diferencias en la distribución relativa de los sistemas de tejidos fundamentales y vascular. Por ejemplo, la disposición de los haces vasculares en muchas eudicotiledóneas divide el tejido fundamental en dos zonas. La región entre la epidermis y los haces vasculares, denominada corteza, y el tejido fundamental en el centro del tallo denominado médula. En las monocotiledóneas, comúnmente no existe una delimitación clara entre la corteza y la médula como en el tallo de las eudicotiledóneas.

El **procambium** forma los tejidos vasculares primarios, el xilema y floema primarios que se asocian formando los **haces vasculares** (Fig1). Tanto el xilema como el floema constan de dos partes que se desarrollan una después de otra: proto y metaxilema, y proto y metafloema.

Xilema primario

El xilema primario consta de elementos traqueales (traqueidas y miembros de vasos), fibras y parénquima. Su organización es simple y no tiene radios.

El **protoxilema** madura primero, y cuando deja de ser funcional se oblitera y casi se colapsa y destruye. En general el protoxilema está constituido solo por elementos traqueales con predominancia de tipo anular y helicoidal y parénquima.

El metaxilema está integrado estructuralmente con el protoxilema. Consta de elementos traqueales helicoidales, escalariformes, reticulados y punteados, y a veces fibras. El parénquima puede encontrarse disperso entre los elementos traqueales o formar hileras radiales semejantes a radios.

Los elementos traqueales del metaxilema pueden ser retenidos al cesar el crecimiento primario, pero dejan de ser funcionales cuando se diferencia el xilema secundario. Cuando las plantas no tienen crecimiento secundario el metaxilema permanece activo.

Floema primario

El floema primario se clasifica en **protofloema** y **metafloema**. Los elementos cribosos del **protofloema** son los primeros que maduran en partes de la planta que aún están en crecimiento. Son capaces de alargarse y ajustarse al ritmo de crecimiento del órgano, pero están sujetos a las tensiones que producen el acomodamiento y crecimiento de las células circundantes, por lo que pronto se obliteran y dejan de ser funcionales.

Los elementos cribosos del protofloema de Angiospermas son angostos e inconspicuos, anucleados y tienen áreas cribosas con calosa. Pueden tener o no células acompañantes y aparecen solos o en grupos, entre células de parénquima que se van alargando y más tarde engrosan sus paredes y se transforman en fibras, las que se ubican en la periferia en muchos tallos de Dicotiledoneas y muchas veces son denominadas **fibras pericíclicas.**

El **metafloema** se diferencia más tarde y, en plantas sin crecimiento secundario, constituye el único floema conductor de las partes adultas de la planta.

El metafloema tiene elementos cribosos más numerosos y más anchos que el protofloema. Las células acompañantes están regularmente presentes en el metafloema de las Angiospermas (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de las principales características del xilema y floema primario

	PROTOXILEMA	**METAXILEMA**
Tipos celulares	* Tráqueas y traqueidas estrechas, anulares y helicoidales. * Parénquima	* Tráqueas y traqueidas helicoidales, escalariformes, reticuladas y punteadas. * Parénquima * Fibras
Maduración	Antes de completar el alargamiento	Luego de completar el alargamiento.

Funcionalidad	Se vuelven inactivos	Activos

	PROTOFLOEMA	**METAFLOEMA**
Tipos celulares	* Tubos cribosos angostos * Puede haber o no células acompañantes * Fibras	* Tubos cribosos anchos * Con células acompañantes * Parénquima
Maduración	Antes de completar el crecimiento	Luego de completar crecimiento
Funcionalidad	Se vuelven inactivos	Activos

<u>Haces vasculares</u> (Fig. 1, A-B)

Las diferentes maneras de disponerse los tejidos vasculares dentro de los haces, ha permitido establecer distintos tipos de haces

1- **<u>Haz colateral</u>**: cuando el floema es externo con respecto al xilema y están en contacto radial; pudiendo ser:

   a- Haz colateral abierto: cuando entre xilema y floema hay tejido meristemático procambial. Ej. en Gimnospermas y Angiospermas-Dicotiledoneas

   b- Haz colateral cerrado: cuando entre xilema y floema no hay tejido meristemático procambial. Ej. Angiospermas-Monocotiledoneas.

2- **<u>Haz bicolateral</u>:** cuando el floema se encuentra a ambos lados del xilema. Ej. Solanáceas, Cucurbitáceas, Asclepiadáceas.

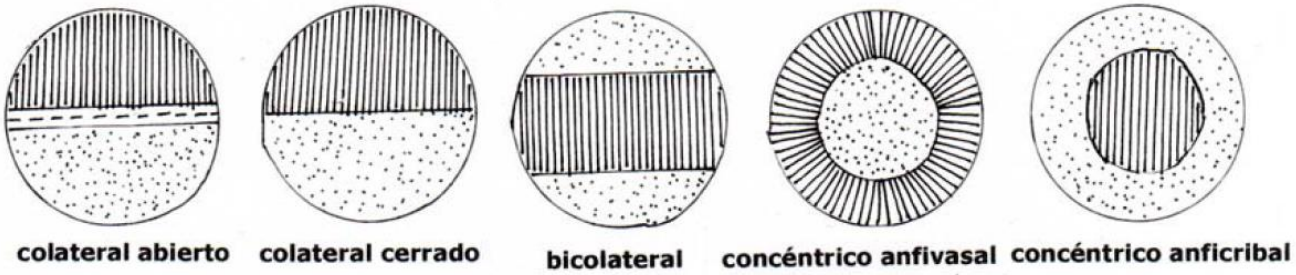
3- **<u>Haz concéntrico</u>:** cuando uno de los tejidos vasculares rodea completamente al otro, pudiendo ser:

   a- Haz concéntrico anfivasal: cuando el xilema rodea al floema. Ej en *Dracaena* sp. *Cordiline* sp. (Monocotiledoneas).

   b- Haz concéntrico anficribal: cuando el floema rodea al xilema. Ej. Pteridófitas.

Haces vasculares

A



B

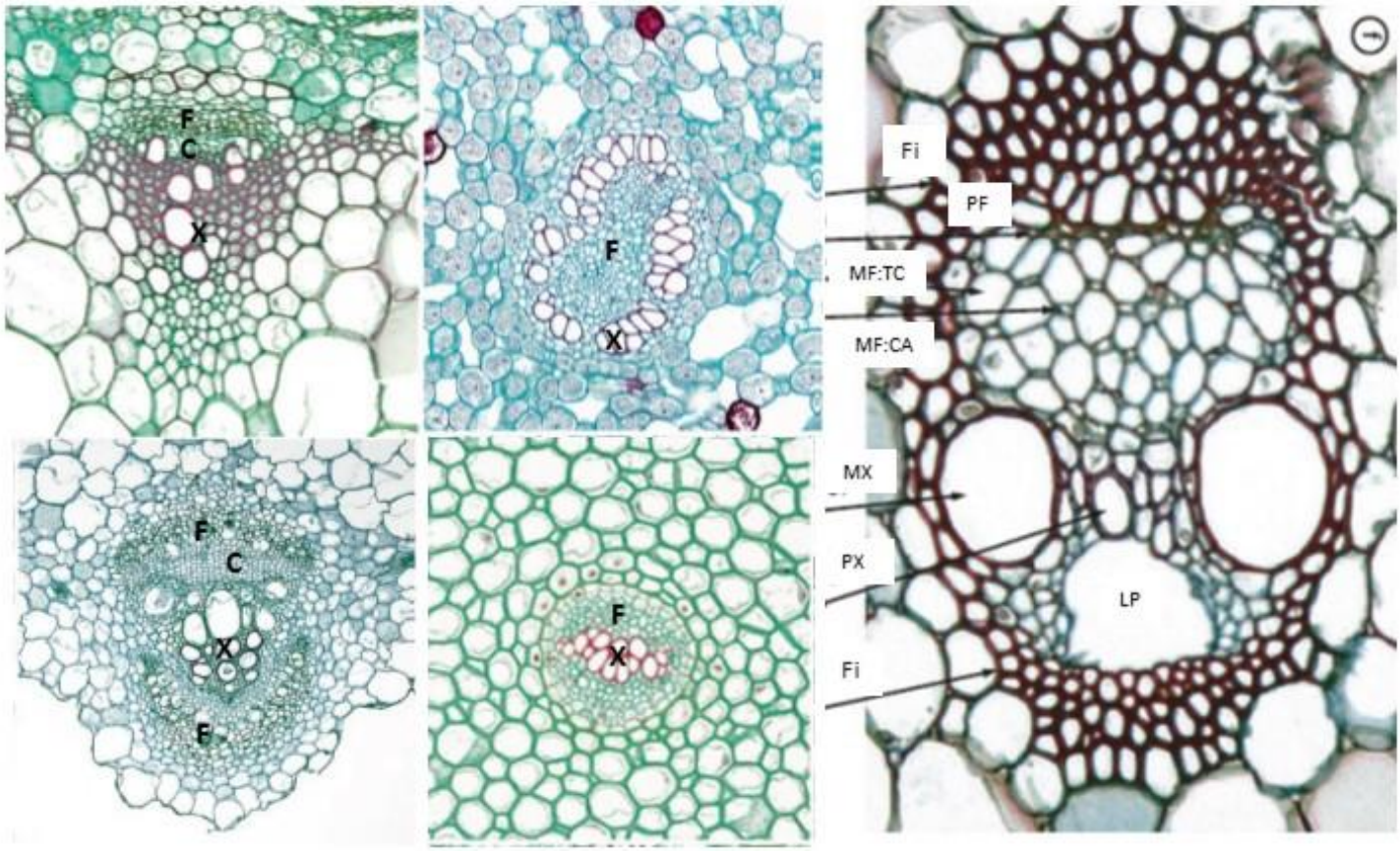


Figura 1: A) Esquema según Metcalf y Chalk de 5 tipo de haces vasculares. B) Ejemplos de diferentes tipos de haces vasculares con distintos arreglos de xilema y floema. C: cambium; CA: célula acompañante F: floema; Fi: fibras; LP: laguna protoxilemática; MF: metafloema; MX: metaxilema; PF: protofloema; PX: protoxilema; TC: tubo criboso; X: xilema. Tomado de Crang et al. 2019.

Las primeras plantas que colonizaron la tierra eran pequeñas, sin hojas y carecían de un sistema vascular. La vida en la tierra requirió el desarrollo de una serie de estructuras únicas, principalmente lignina para brindar soporte, una cutícula para limitar la pérdida de agua, estomas para permitir el intercambio de gases, hojas para aumentar el área de superficie fotosintética y vasculatura para mover agua, minerales y fotosintato en toda la planta.

Los tallos evolucionaron primero, y los primeros sistemas vasculares de los tallos, como las primeras plantas terrestres, eran sencillas. A medida que las plantas aumentaban en tamaño y complejidad, también lo hacía la vasculatura de sus tallos. La evolución posterior de la hoja, en particular, tuvo un gran impacto en la vasculatura del tallo porque la vasculatura de la hoja tiene que estar directamente conectada a la vasculatura del tallo a través de una hebra de xilema y floema llamada rastro de la hoja.

La estela es el cilindro de tejido vascular en el centro de una raíz o tallo, y hay una variación significativa en la disposición de xilema y floema en la estela de las traqueofitas. El concepto de estela considera a la raíz y al tallo básicamente iguales, debido a que cada uno de ellos consta de una cilindro central o estela, rodeado por la corteza. Dicho cilindro central incluye al sistema vascular con todas sus áreas interfasciculares, la médula y el periciclo. Se han propuesto varios sistemas de clasificación para definir y categorizar los diferentes arreglos. En esta asignatura nos basaremos en la clasificación basada en dos tipos básicos de estelas: protóstelas (sin médula central) y sifonostelas (médula central) con varias variantes de cada una (Tabla 2, fig. 2).

Tabla 2. Organización de los tipos de estelas

Protostelas	Haplostela	Núcleo cilíndrico de xilema rodeado por floema
	Actinostela	Núcleo lobulado del xilema rodeado por floema
	Plectostela	Regiones en forma de placas interconectadas de xilema rodeado e inmerso en floema
Sifonostelas	Solenostela	Ectofloica: Floema al exterior del xilema
		Amfifloica: Floema anfifloico a ambos lados del xilema
	Dictiostela	Múltiples huecos de hoja dan como resultado una red arreglo
	Eustela	Haces vasculares dispuestos en alrededor de una médula característico de las eudicotiledóneas
	Atactostela	La atactostela es un subtipo de eustela en la cual los haces vasculares están aparentemente dispersos por todo el parénquima, incluída la médula, característico de las monocotiledóneas

Los protostelas tienen xilema ubicado en el centro sin médula. El floema rodea el xilema con una endodermis al exterior del floema. Los protostelas surgieron antes que los sifonostelas y actualmente se encuentran en las plantas vasculares sin semillas (por ej, los helechos).

La eustela es la estela más común en los tallos de las plantas con semillas. Aquí, el tejido vascular está dispuesto en haces vasculares discretos, generalmente en uno o dos anillos alrededor de la médula central, y falta la endodermis, al menos en los tallos de las eudicotiledóneas. Los tallos de las monocotiledóneas tienen una variación de la eustela

llamada atactostela en la que aparentemente hay numerosos haces dispersos por todo el tallo.

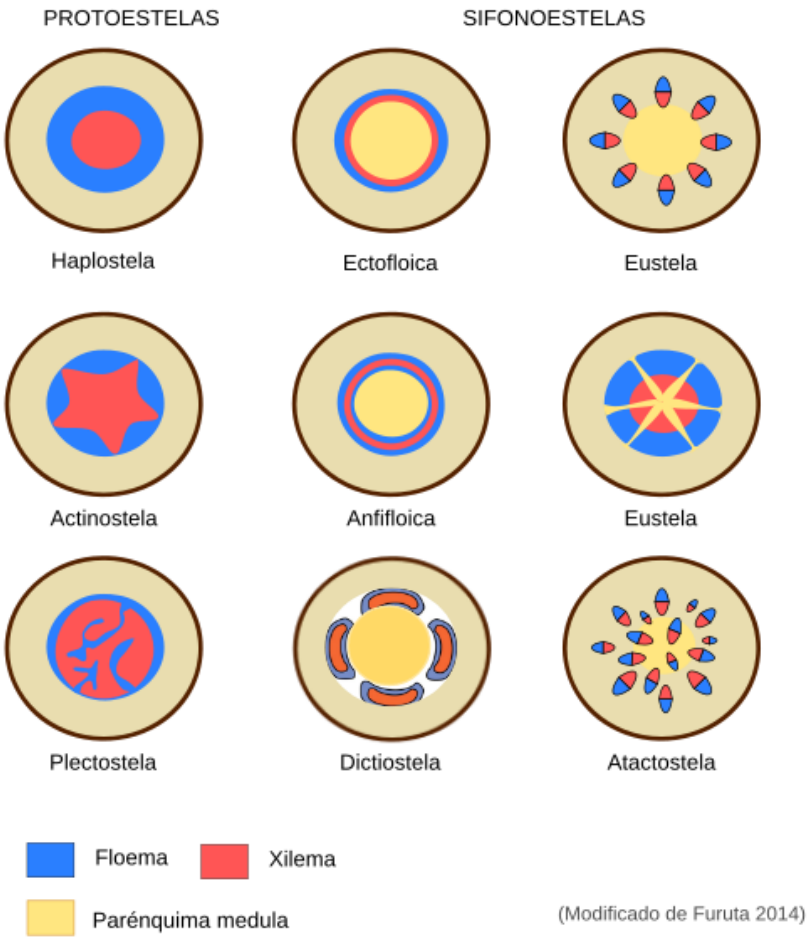


Figura 2: Tipos de estelas: Protostelas y Sifonostelas y sus variantes.

Disposición de los tejidos primarios en el tallo de una Angiosperma:

A- Dicotiledoneas (Fig.3, A-B)

En el corte transversal de un tallo primario, podemos distinguir las siguientes zonas:

1- Epidermis

2- Corteza

3- Cilindro central o vascular

Epidermis: la mayor parte de los tallos tienen una epidermis uniestratificada con cutícula y paredes cutinizadas. Posee estomas y tricomas.

Corteza: está constituída por colénquima, parénquima clorofiliano, parénquima reservante, y/o esclereidas.

Por debajo de la epidérmis, en algunas especies, hay una capa de células de origen diferente a la epidermis, que no es parénquima, y recibe el nombre de hipodermis. Hacia el interior, debajo de la epidermis y/o hipodermis se localiza el colénquima formando un cilindro o haces discontinuos.

El parénquima presenta espacios intercelulares, pueden contener almidón, cristales, taninos, idioblastos (esclereidas).

La última capa de la corteza, en el límite con el cilindro central, en ocasiones puede contener abundante almidón por lo que se la denomina **vaina amilífera.**

Cilindro central o vascular: Está constituido por el tejido vascular y la médula.

Los tejidos vasculares están formando haces colaterales abiertos o bicolaterales. Están dispuestos en un solo anillo y se encuentran separados unos de otros por parénquima interfascicular que constituyen los **radios**, los que conectan corteza con médula.

La médula está formada por tejido parenquimático de reserva que a veces puede reabsorberse y formar una cavidad.

B- Monocotiledóneas (Fig.3, C).

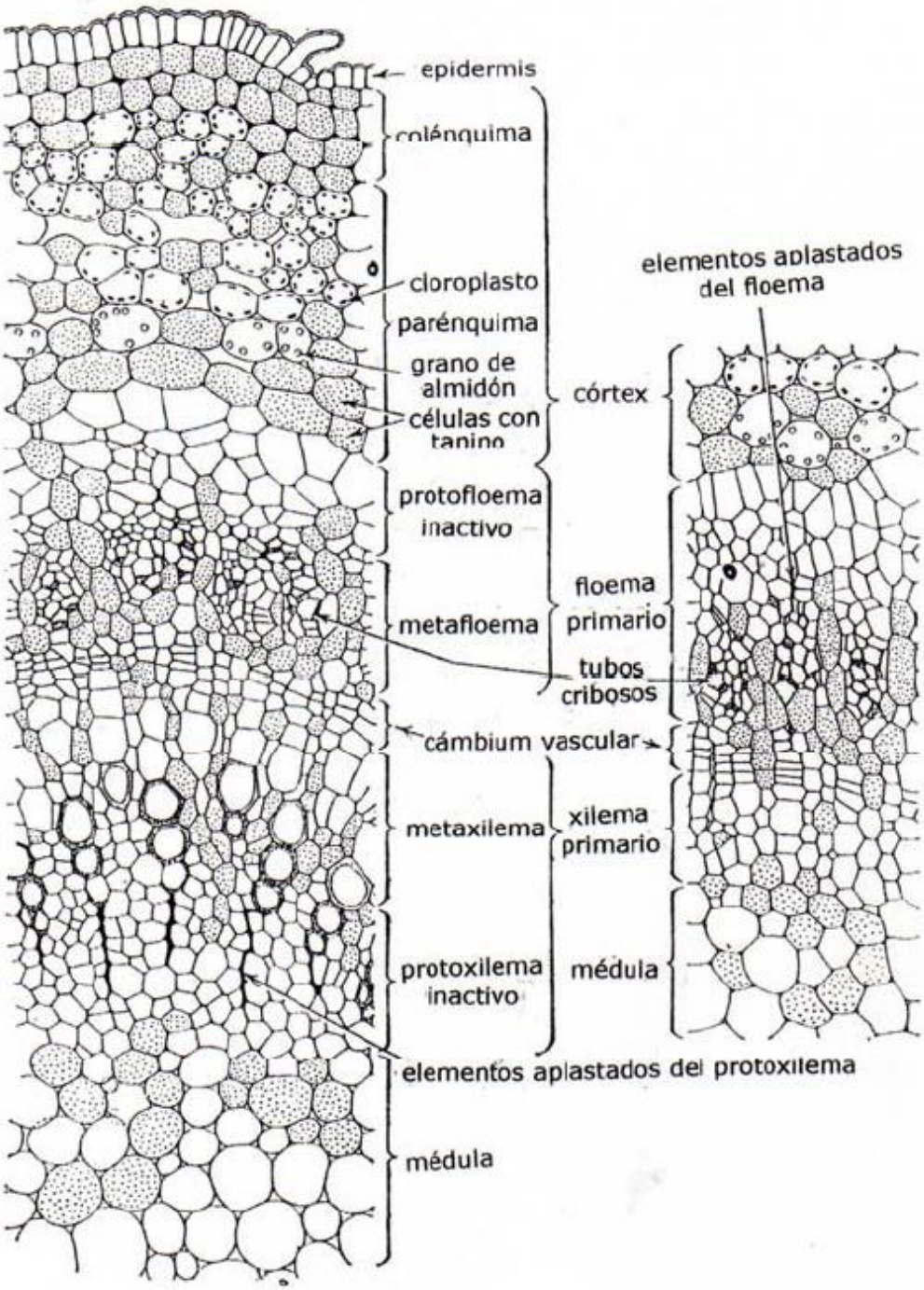
En la sección transversal de un tallo de Monocotiledónea se observa: epidermis, parénquima fundamental en el que se hallan los haces colaterales cerrados, cada uno de los cuales está encerrado por una vaina esclerenquimática. En general, en la mayoría de las monocotiledóneas no se distingue un cilindro vascular: el sistema consta de un gran número de haces repartidos irregularmente, en varios ciclos, desde la periferia hasta casi el centro del tallo. El tejido fundamental, puede ser parenquimático o estar fuertemente esclerificado, o presentar muchos cordones de fibras. El centro puede ser hueco.

En muchas gramíneas (Poáceas) podemos encontrar estos tipos de estructura generales:

a) El parénquima subepidérmico se halla esclerosado y los haces vasculares se encuentran dispersos en el parénquima, como por ejemplo en *Sorghum halepense*

b) Los haces vasculares forman dos círculos, uno, el externo, de haces pequeños los que se encuentran rodeados por una vaina o anillo de fibras esclerenquimáticas y otro, el interno, de haces más grandes. La parte central parenquimática puede ser descripta como médula, y con cierta frecuencia, es hueca; en las Gramíneas la médula se destruye durante el crecimiento sólo en los entrenudos, mientras los nudos la retienen formando los diafragmas nodales, ejemplo *Oryza sativa; Triticum aestivum* (Fig. 3 D, E). A veces pueden formar más de dos círculos de haces vasculares, como en el caso de *Cynodon dactylon*, donde los haces vasculares están en aproximadamente 3 círculos irregulares incrustados en el tejido parenquimático, un solo círculo de los haces vasculares más pequeños está presente en el límite exterior del anillo de esclerénquima, cada haz vascular del círculo más externo está delimitado en su lado interno por un semicírculo de células especialmente grandes de paredes delgadas. Este tallo presenta en el centro una pequeña cavidad.

A)


epidermis
colénquima
cloroplasto
parénquima
grano de almidón
células con tanino
córtex
protofloema inactivo
floema primario
metafloema
tubos cribosos
cámbium vascular
metaxilema
xilema primario
protoxilema inactivo
médula
elementos aplastados del protoxilema
médula
elementos aplastados del floema

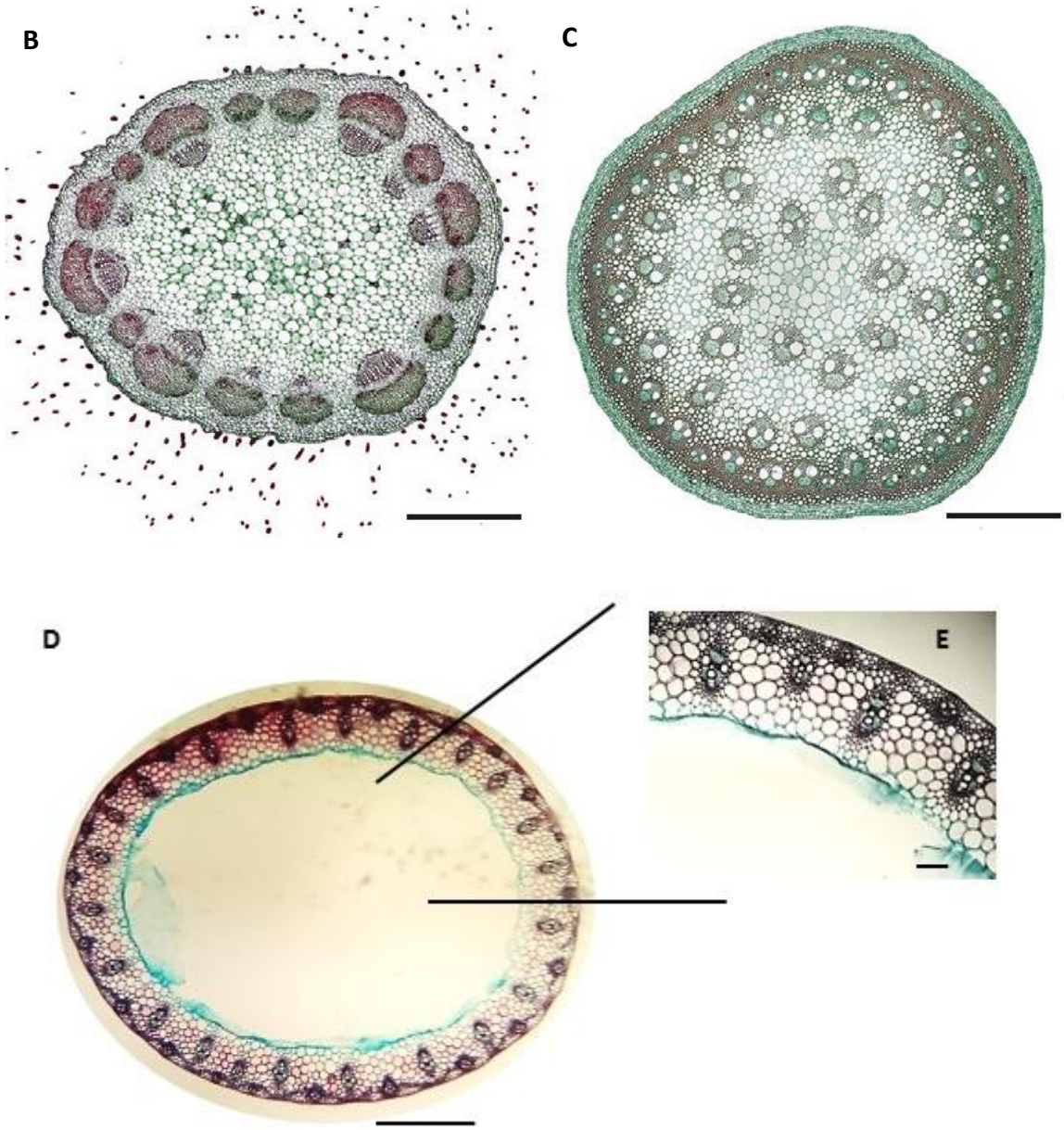


Figura 3: A) Dibujo en detalle de la estructura primaria del tallo de una Dicotiledónea; B) Sección transversal de un tallo de dicotiledónea mostrando una eustela, tomado de Crang et al. 2019; C) Sección transversal de un tallo de monocotiledónea mostrando una atactostela, tomado de Crang et al. 2019; D-E) Sección transversal de una monocotiledónea perteneciente a la familia Poaceae, mostrando dos anillos de haces vasculares cerrados.

ESTRUCTURA SECUNDARIA DEL TALLO

Disposición de los tejidos secundarios en el tallo de una Angiosperma

El crecimiento en grosor que tiene lugar en zonas alejadas de los ápices se llama crecimiento secundario y los tejidos originados de este modo se llaman tejidos secundarios. El conjunto de estos tejidos forman el cuerpo secundario de la planta.

El cuerpo secundario del tallo de una Dicotiledonea está determinado por un aumento en grosor, que se debe a la actividad de los dos meristemas laterales: **cambium vascular** y **felógeno** (Fig. 4 A-C).

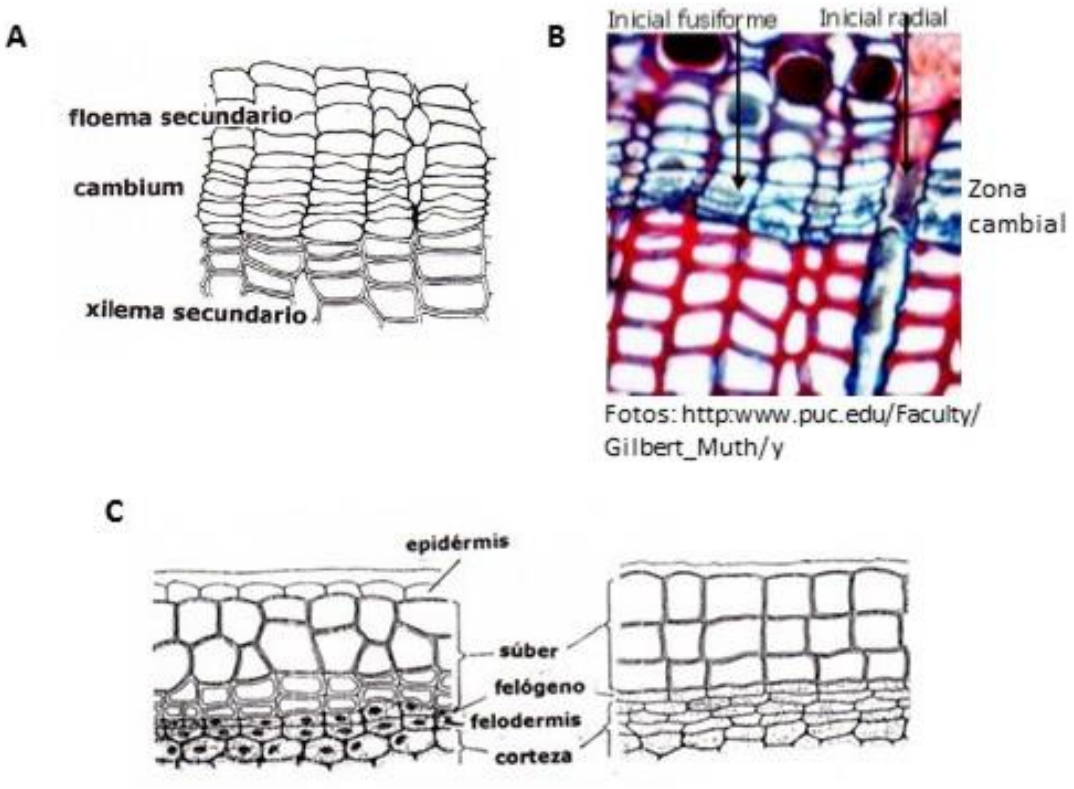


Figura 4: A) Esquema en detalle del cambium vascular; B) Corte transversal indicando la zona cambial y sus células meristemáticas.

El desarrollo de tejido vascular secundario a partir del cambium es típico de Gimnospermas y Angiospermas-Dicotiledoneas.

El cambium forma un cilindro hueco que se extiende a lo largo del tallo en forma continua. Tiene su origen desde el procambium de los haces vasculares (origen primario) y de la desdiferenciación de las céluas parenquimáticas que constituyen los radios interfasciculares (origen secundario). El cambium vascular tiene dos tipos de células meristemáticas iniciales: las iniciales fusiformes y las iniciales radiales (Fig. 5).

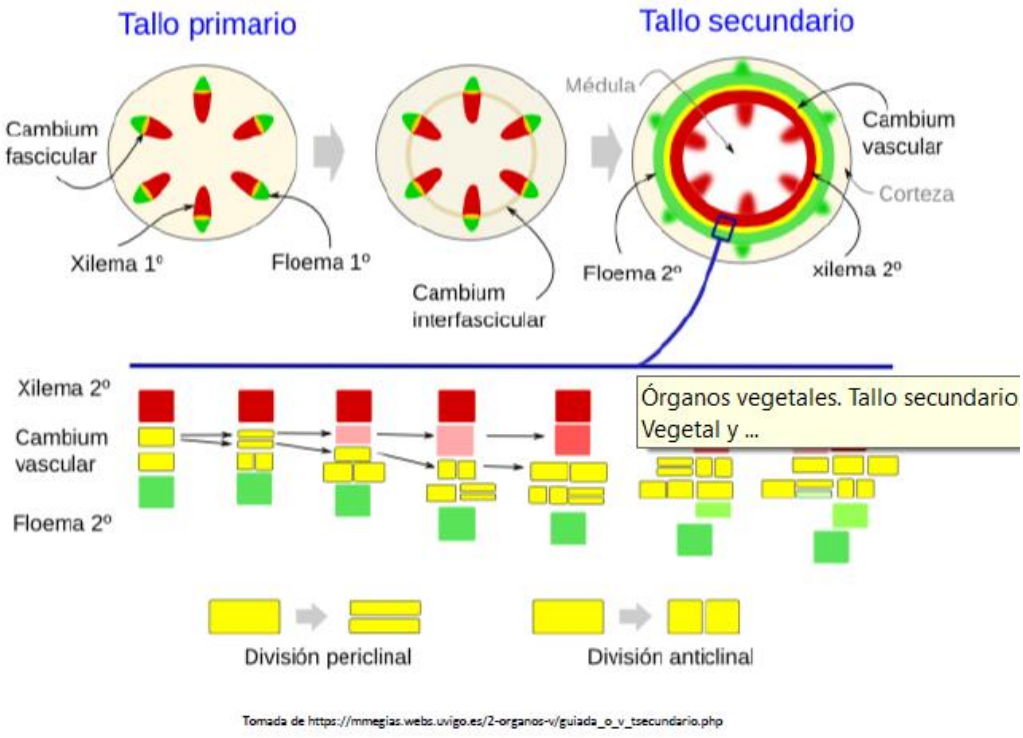


Figura 5: Origen del cambium vascular

Como sabemos, las primeras son alargadas, de extremos afilados y las segundas son ligeramente alargadas a casi isodiamétricas. Las células iniciales fusiformes dan lugar a todas las células del floema y del xilema los elementos traqueales, las fibras, las células parenquimáticas axiales del xilema; elementos cribosos, fibras y células parenquimáticas

axiales del floema), que se disponen con sus ejes mayores paralelos al eje principal del órgano en el que se encuentran, es decir dan lugar al **sistema axial** del xilema y floema y por lo tanto al transporte longitudinal a lo largo del tallo. En cambio, las iniciales radiales producen las células radiales, es decir los elementos del **sistema radial** (el sistema de radios parenquimáticos) del xilema y floema y facilitan el transporte horizontal en el tallo.

Regularmente el anillo cambial se va agrandando a medida que la masa del xilema aumenta en el interior del tallo, es decir aumenta su superficie a consecuencia de dividirse en forma longitudinal radial.

Los elementos del xilema presentan distinto diámetro, ello se debe, en la mayoría de los casos, a la actividad estacional del cambium en las regiones templadas, que determina que en la primavera se formen vasos de mayor diámetro, denominado **leño temprano,** y en el verano vasos de menor diámetro, el **leño tardío**. Luego del reposo invernal se forman nuevamente vasos de mayor tamaño, este pasaje es brusco y ello determina la aparición de los **anillos de crecimiento** en el xilema secundario, que permiten conocer la edad de la planta (Fig.6).

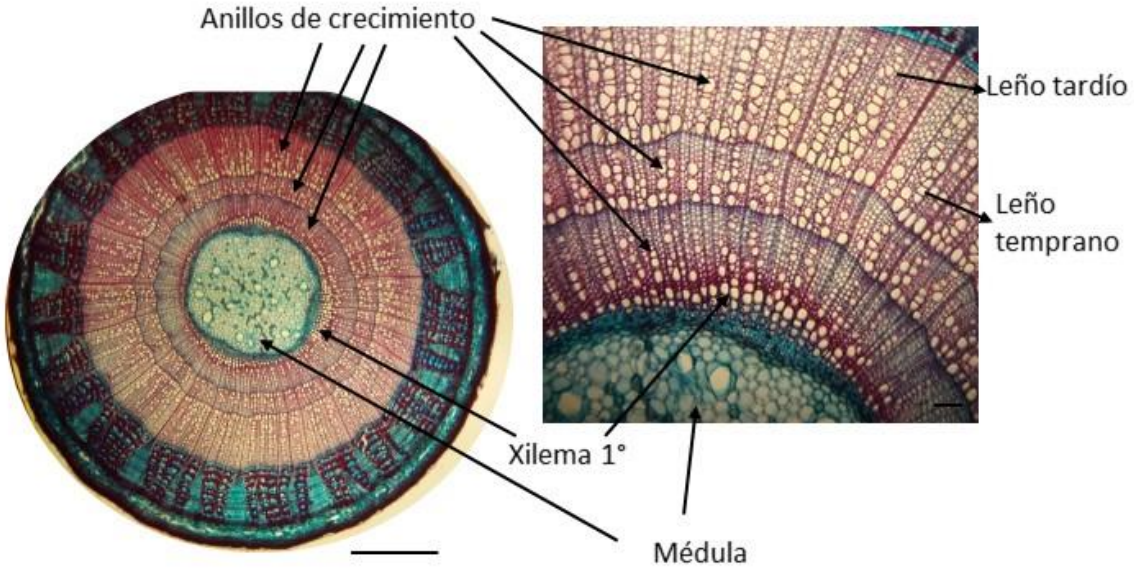


Figura 6: Corte transversal de tallo de dicotiledóneas con crecimiento secundario mostrando 3 anilllos de crecimiento. Dentro de cada anillo podemos observar el leño temprano y tardío.

Generalmente se forma un solo anillo por año, aunque diversos factores accidentales como ser heladas, podas etc., pueden ocasionar una doble formación.

En algunos tallos el xilema más jóven o la porción más externa del mismo es el único que funciona como conductor, es la **albura.** La parte más vieja e interna del tallo, que no tiene actividad conductora y sirve para dar resistencia al tronco es el **duramen;** generalmente los vasos del duramen están obliterados por **tílides**, son vesículas que forman las células del parénquima que al penetrar en el lumen de los vasos a través de las puntuaciones de la pared, lo obturan, el fenómeno se conoce como **tilidosis** (Fig.7).

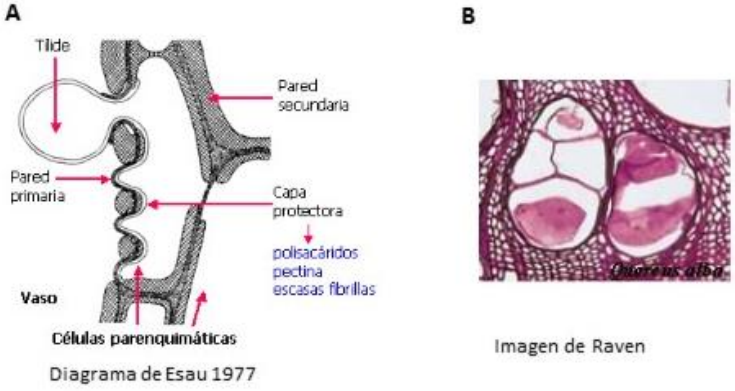


Figura 7: Diagrama del proceso de tilidosis; B) Corte transversal de leño mostrando tílides que ocluyen los vasos.

La relación entre el sistema axial y radial puede observarse en tres tipos de secciones, que son usadas para interpretar la estructura de la madera. En la **sección transversal** las células del sistema axial se cortan transversalmente, mientras que los radios son expuestos en forma horizontal. Cuando el tallo se corta a lo largo, pueden obtenerse secciones de dos tipos: **longitudinal radial** a lo largo del radio y **longitudinal tangencial** paralela a la tangente.

Ambas secciones ofrecen una vista similar del sistema axial, pero dos diferentes de los radios vasculares. El longitudinal radial muestra a los radios en forma de bandas horizontales que se orientan en ángulo recto, respecto a los elementos del sistema axial, la longitudinal tangencial corta a los radios y revela su ancho y altura (Fig.8).

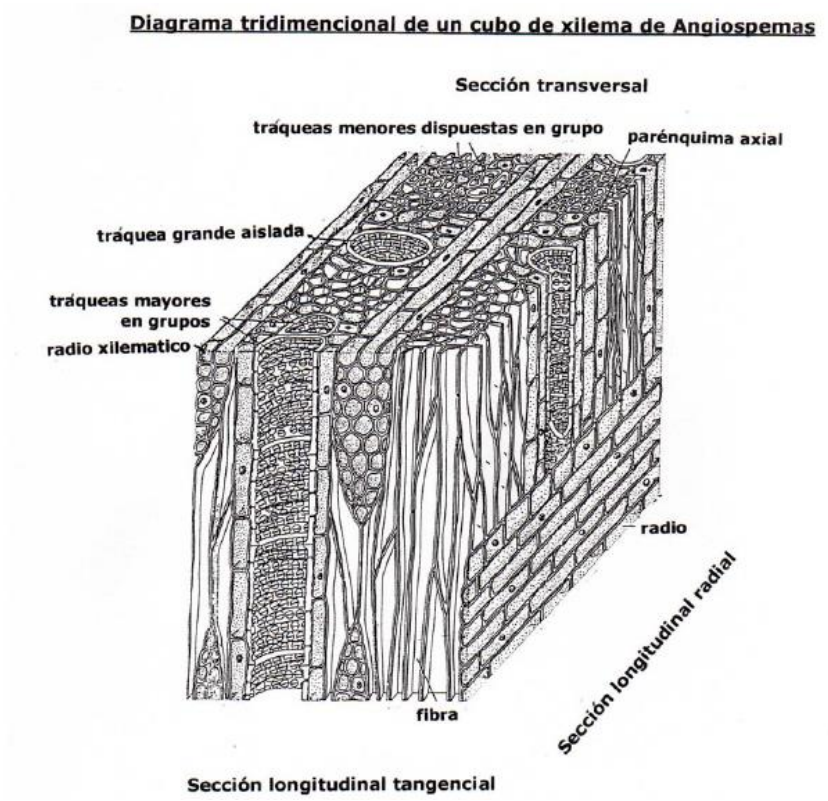


Figura 8: Leño de Angiosperma

El otro meristema que determina el crecimiento en grosor del tallo es el **felógeno o cambium suberógeno.** En la mayoría de los casos la epidermis no está capacitada para acompañar el crecimiento en espesor del tallo y por consiguiente se rompe, debiendo ser reemplazada por tejido protector secundario; el que se origina por actividad del felógeno. Por divisiones periclinales o tangenciales, el felógeno forma hacia el exterior, estratos de células de paredes suberificadas que reciben el nombre de **suber, corcho** o **felema;** en menor cantidad, se producen células sin suberificar hacia el interior que consitutuyen la felodermis. El conjunto de suber, felógeno y felodermis se denomina **peridermis** (Fig.4, C).

Las células del felógeno son rectangulares en corte transversal y algo aplanadas radialmente. En sentido longitudinal pueden ser rectangulares o algo irregulares. El citoplasma es vacuolado y puede contener cloroplastos y taninos.

Las células del súber son también prismáticas, alargadas en sentido longitudinal y aplanadas en sentido radial. Se disponen sin dejar espacios intercelulares y en hileras radiales. Antes de alcanzar el tamaño definitivo comienza a depositarse la suberina por dentro de la pared primaria de celulosa. En estado adulto las células del súber no poseen citoplasma, son células muertas y se llenan de aire y sustancias orgánicas, como resinas y taninos, que las colorean.

Las células de la felodermis son muy parecidas a las del parénquima cortical, se distinguen entre sí por disponerse en hileras radiales, debido a que se originan por divisiones periclinales del felógeno.

Lenticelas: la presencia de suberina en el suber, interrumpe la conducción de agua y nutrientes; por ello, tanto las células del suber como las situadas fuera de la peridermis mueren. Como el suber también impide el intercambio gaseoso entre los tejidos del tallo y el medio exterior, se forman estructuras especiales para la entrada de aire denominadas **lenticelas.** Allí el felógeno por numerosas divisiones produce células sueltas, de **relleno** o también llamadas **células complementarias**, que empujan a la epidermis hacia el exterior y finalmente la rompen. El intercambio se puede llevar a cabo facilmente porque las lenticelas tienen muchos espacios intercelulares. Con frecuencia se forman una o más capas de cierre, de células dispuestas de manera más compactas y firmes que las del tejido complementario, las cuales se rompen con el crecimiento (Fig. 9 A-B).

Ritidoma: con excepción de raros casos en los cuales el primer felógeno formado funciona constantemente, éste deja de producir células muy pronto y es reemplazado por otro que se origina de un estrato más profundo de la corteza; éste también funciona un período de vida y a su vez es reemplazado por otro que se forma más adentro; finalmente el felógeno no se origina más de la corteza (ya no existe) sino que lo hace del floema, de esta manera los estratos de la peridermis separan hacia fuera los tejidos externos de la corteza y el

floema. Todo este conjunto de tejidos muertos por fuera del último felógeno funcional recibe el nombre de **ritidoma.**

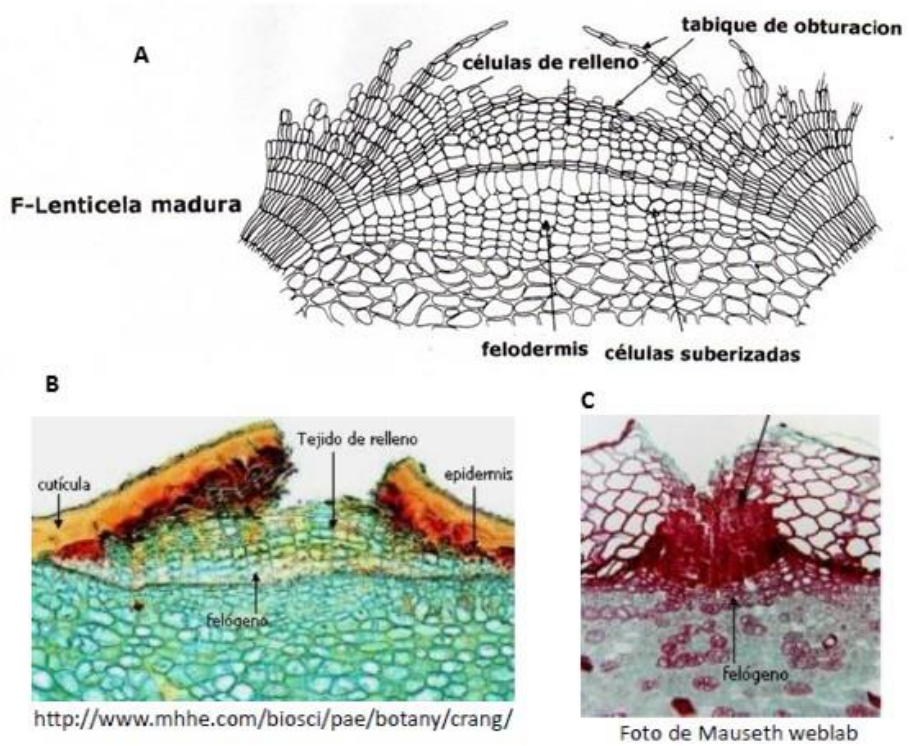


Figura 9: A) Esquema en detalle de una lenticela madura; B) lenticela formada antes que la peridermis; C) lenticela formada junto con la peridermis.

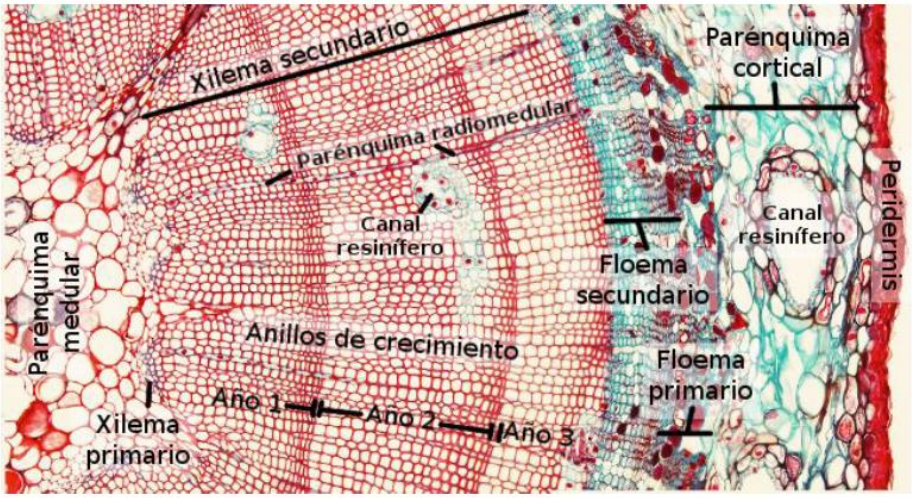
Tallos de Gimnospermas (Fig.10)

Una peridermis inicial se origina por debajo de la epidermis y no es reemplazada por una peridermis más profunda durante muchos años. La corteza es parenquimática con muchos idioblastos con taninos, como asi también conductos resiníferos. El cambium vascular, forma un cilindro continuo de xilema y floema secundarios, siendo la cantidad de floema más pequeña que la de xilema. En el xilema se distiguen los anillos de crecimiento, los que son determinados por la actividad estacional del cambium, que origina traqueidas de primavera y de verano, con lumen de distinto diámetro.

Existe albura y duramen con características semejantes a las señaladas para Angiospermas.

Leño de Gimnospermas

Es más simple que el de las Angiospermas, es homogeneo. La diferencia más importante es la ausencia de vasos, excepto en Gnetales; los elementos traqueales del sistema vertical son traqueidas largas de extremos agudos, con puntuaciones areoladas con toro; otra característica es la ausencia de parénquima axial; se pueden encontrar fibrotraqueidas, en la madera tardía, pero no hay fibras libriformes. El sistema horizontal está constituido por radios, los que están formados por células parenquimáticas y traqueidas en los bordes de los mismos, por lo general son de una célula de ancho y hasta 50 células de alto. Ciertas Gimnospermas presentan conductos resiníferos en el sistema axial o en ambos.



Tomado de https://mmegias.webs.uvigo.es/2-organos-v/o-imagenes-grandes/tallo-secundario-g.php

Figura 10: Corte transversal de un tallo secundario de Gimnosperma

BIBLIOGRAFÍA

Barceló Coll, J. 2005. Fisiología vegetal. Pirámide.

Buvat, R. 1989. Ontogeny, Cell Differentiation and Structure of Vascular Plant. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Cocucci, A. E. 1961. Embriología de *Trianthema argen*tina (Aizoaceae): *Kurtziana* 1: 105-122.

Crang R., Lyons-Sobaski S., Wise R. 2019. Plant Anatomy. A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants. Sringer Nature.

Eames, A. & L. Mac Daniels. 1977. An Introduction to Plant Anatomy. Ed. Robert Krieger Publishing Company Huntington, New York.

Echlin, O. 1968. Polen. *Scientif American*, 81-90.

Esau, K. 1976. Anatomía Vegetal. Ed. Omega S.A., Barcelona.

Esau, K. 1982. Anatomía de las Plantas con Semillas. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

Evert, R. 2006. Esau Anatomía vegetal. Meristemas, células y tejidos de las plantas: su estructura, función y desarrollo. Omega.

Fahn, A. 1985. Anatomía Vegetal. Ed. Piramide, Madrid.

Flores Vindas, E. 1999. La Planta: Estructura y Función. Vol I. Ed. LUR, Costa Rica.

Flores Vindas, E. 1999. La Planta: Estructura y Función. Vol II. Ed. LUR, Costa Rica.

Furuta k, Hellmann E, Helariutta Y. 2014. Molecular Control of Cell Specification and Cell Differentiation During Procambial Development. Annu. Rev. Plant Biol. 65:607–38

Https://mmegias.webs.uvigo.es/2-organos-v/o-imagenes-grandes/tallo-secundario-g.php

Mauseth, J. 1988. Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California.

Mauseth, J. D.: 2003. An Introduction to Plant Biology Vol. I, II. Ed. The Benjamin Cummings Publishing. Company Inc.

Metcalfe, C. R. & L. Chalk 1950. Anatomy of Dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.

Metcalfe, C. R. & L. Chalk 1957. Anatomy of Dicotyledons.Vol. II. Clarendon Press, Oxford.

Metcalfe, C. R. & L. Chalk 1979. Anatomy of Dicotyledons.Vol. I.. 2da ed.

Clarendon Press, Oxford.

Raven, P.; Evert, R. F. & S. Eichhorn. 1992. Biología de las Plantas. Ed. Reverté S.

A., Barcelona.

Raven, P.; Evert, R.; Eichhorn, S. 2007. Biología vegetal. Guanabara Koogan.

Salisburry, F & C. Ross. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica S. A., México.

Santamarina Siurana M.P., Roselló Caselles J. 2018. Anatomía y Morfología de las Plantas Superiores. Editorial Universitat Politècnica de València.

Solereder, H. 1908. Anatomy of the Dicotiledons, Vol. Clarendon Press, Oxford.

Sitte, P.; Weilr, E.; Kadereit, J.; Bresinsky, A.; Körner, C. 2004. Strasburger. Tratado de Botánica. Ediciones Omega. Bibliografía complementaria:

Stocker, O. 1959. Compendio de Botánica. Ed. Labor, Barcelona.

Strasburger, S., Noll F.; Schenck, H. & A. F. 1991. Tratado de Botánica. Ed. Omega, Barcelona.

Taiz, L.; Zeiger, E. 2006. Plant Physiology.