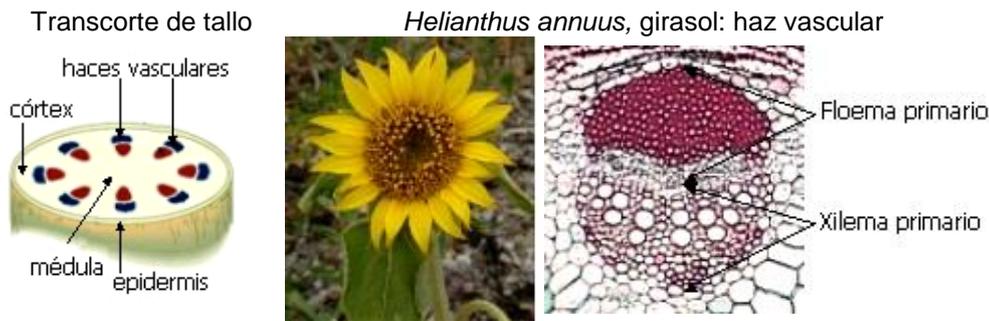


Morfología de Plantas Vasculares

Tema 17: ESTRUCTURA PRIMARIA DE TALLO

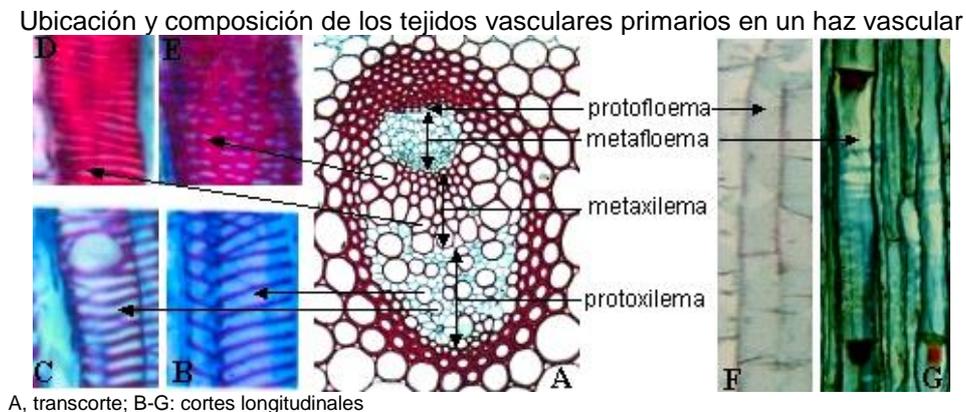
17.1. Haces Vasculares

Los tejidos vasculares primarios se forman a partir del **procámbium**. En el tallo de las plantas vasculares el xilema y el floema primarios se presentan asociados formando cordones denominados **haces vasculares**.



Tanto el xilema como el floema constan de dos partes que se desarrollan una después de otra: proto y metaxilema, y proto y metafloema.

El **protoxilema** está formado por traqueidas anilladas o espiraladas (Figs. B-C), que eventualmente se estiran y destruyen. El **metaxilema** es más complejo, puede tener vasos reticulados (Fig. D) y punteados (Fig. E) y fibras; es el único xilema de las plantas que no poseen crecimiento secundario.



El **protofloema** madura en las partes de la planta que se están alargando, la mayor parte de las células son parenquimáticas (Fig. F); sus elementos se obliteran y aplastan muy pronto. El **metafloema** tiene elementos cribosos con células acompañantes, además de células parenquimáticas (Fig. G). En las plantas sin crecimiento secundario, es el único floema de los órganos adultos.

TIPOS DE HACECILLOS

El floema y el xilema muestran variaciones en su posición relativa, determinando diversos tipos de haces vasculares.

1) HAZ COLATERAL. El floema está localizado en el lado externo o abaxial del haz, mientras el xilema está ubicado en el lado interno o adaxial. Es el más frecuente en Angiospermas y

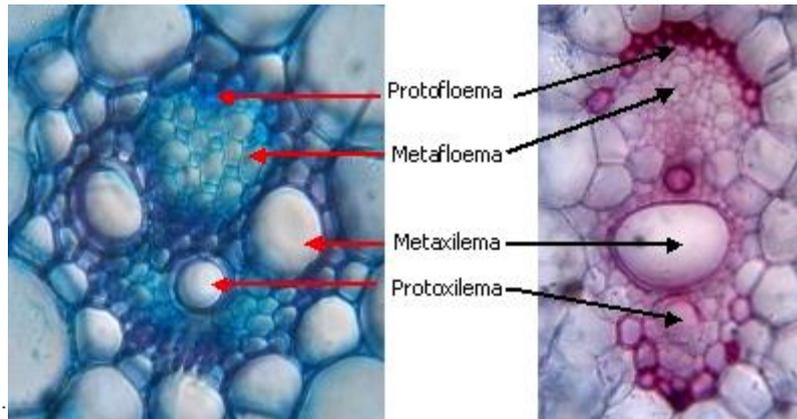
Gimnospermas. Los haces colaterales pueden ser de dos tipos:

Haz colateral cerrado. En la mayoría de las pteridófitas, monocotiledóneas y eudicotiledóneas herbáceas, los haces vasculares no conservan procambium después que los tejidos vasculares primarios alcanzan el estado adulto. Carecen por lo tanto de capacidad para un crecimiento ulterior. Los elementos traqueales del protoxilema eventualmente se estiran y destruyen. En los haces vasculares de muchas Poáceas (Gramíneas) la destrucción del protoxilema lleva a la formación de un espacio abierto llamado laguna protoxilemática.

Esquema del haz con los símbolos de Metcalfe & Chalk

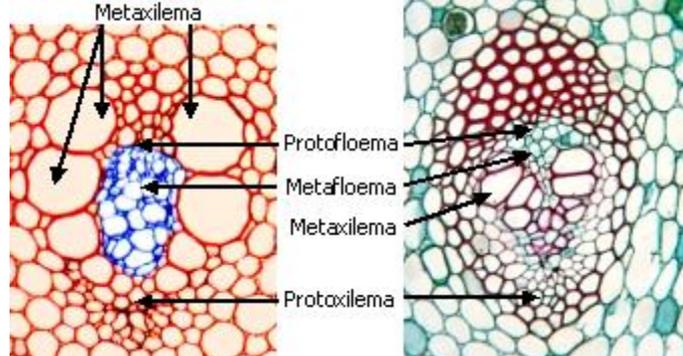


Haces colaterales cerrados
Transcortes de haces de *Setaria geniculata* y *Canna glauca*



En los haces vasculares de algunas Monocotiledóneas, como por ejemplo en los géneros *Asparagus* y *Dracaena*, el xilema en transcorte tiene forma de U o V, de manera tal que rodea parcialmente al floema.

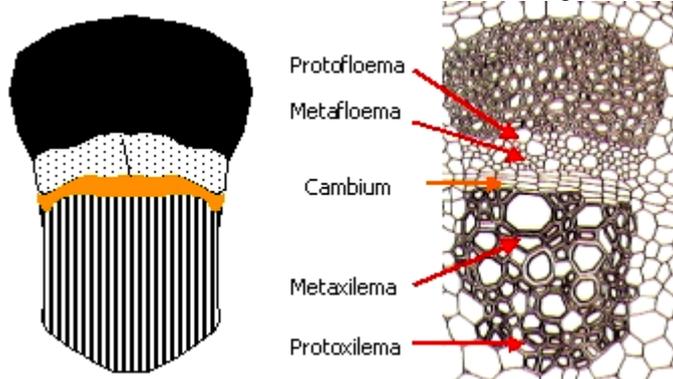
Haces colaterales cerrados en *Asparagus* y *Dracaena*



Asparagus: <http://www.botany.hawaii.edu/faculty/>

Haz colateral abierto en *Helianthus annuus*, girasol

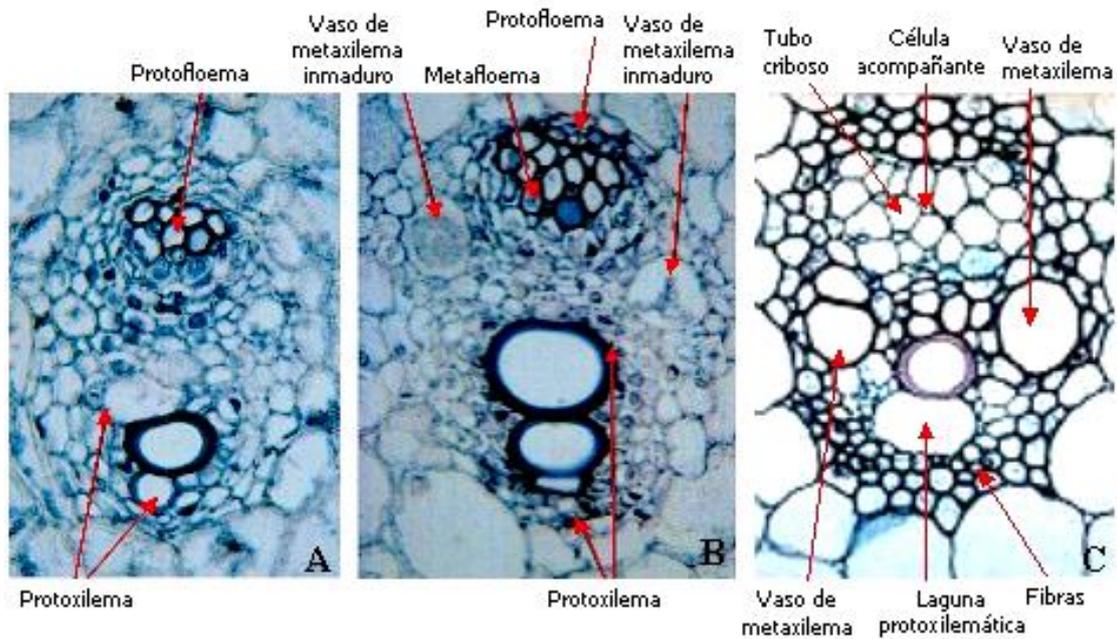
Haz colateral abierto. La mayoría de las Eudicotiledóneas y Gimnospermas tienen haces abiertos, con un meristema vascular persistente entre xilema y floema: el cámbium fascicular, que se forma a partir de un remanente de procambium.



El orden de aparición del proto y el metaxilema y proto y metafloema en relación con el centro del tallo es variable. Se puede estudiar en cortes transversales seriados, razón por la cual se habla de diferenciación transversal de los tejidos vasculares. En los haces colaterales aparece primero el

protofloema en la parte externa del cordón procambial, aunque en corte transversal es muy difícil de reconocer. Luego aparece el protoxilema en la parte interna.

Diferenciación transversal de los tejidos vasculares en transcortes de haces vasculares de *Zea mays*, maíz

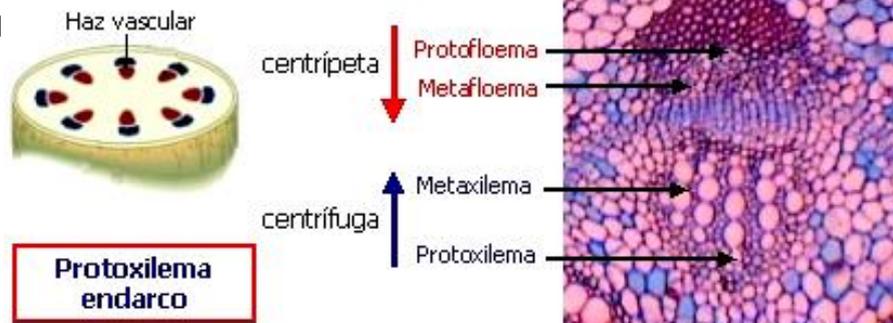


Figs. A y B: Raven 2003

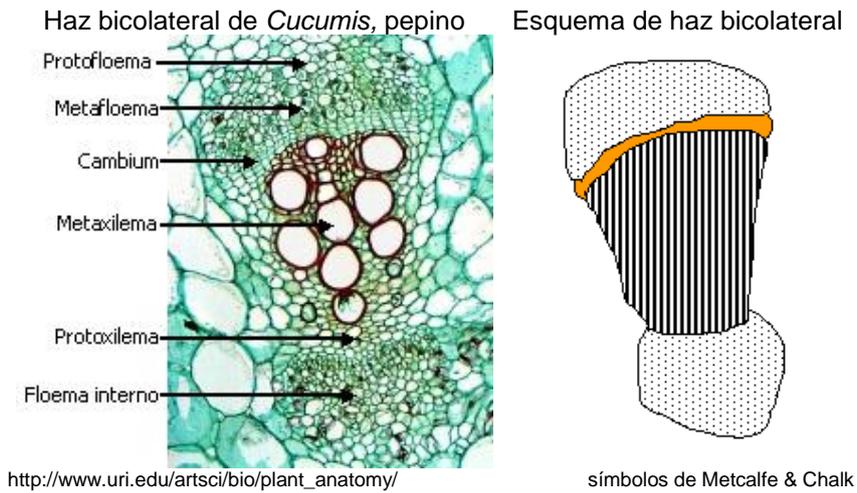
El metafloema se diferencia en forma **centrípeta** con respecto al protofloema, y el metaxilema en forma **centrífuga** con respecto al protoxilema.

Posición de los tejidos vasculares en un haz vascular de *Bidens pilosa*

En los haces colaterales el protoxilema es **endarco**: ocupa la posición más interna del haz con respecto al centro del tallo.



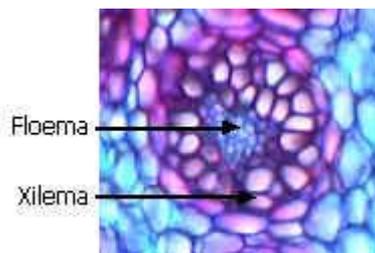
2) HAZ BICOLATERAL. Los haces bicolaterales presentan floema a ambos lados del xilema, hacia afuera y hacia adentro. Se encuentran en especies de algunas familias de Eudicotiledóneas: Convolvuláceas, Apocináceas, Solanáceas, Cucurbitáceas, Asclepiadáceas y de ciertas tribus de Asteráceas (Compuestas). El cámbium fascicular se encuentra entre el xilema y el floema externo; según Strasburger (2004) también hay algún cámbium entre el xilema y el floema interno. En los haces bicolaterales el floema interno se diferencia después que el externo, y su diferenciación es centrífuga.



3) HACES CONCÉNTRICOS. En los haces concéntricos, uno de los tejidos vasculares rodea completamente al otro. Los haces concéntricos son cerrados.

El haz se denomina **perixilemático o anfivasal** si el xilema rodea al floema; este tipo de haz se encuentra en muchas Monocotiledóneas; los haces medulares de algunas Eudicotiledóneas también son de esta clase.

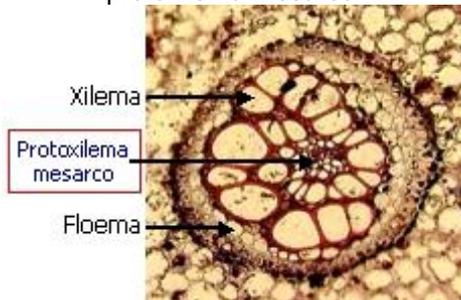
Haz perixilemático de *Dracaena*



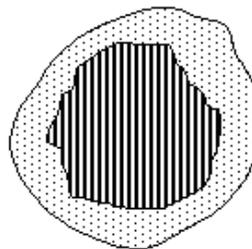
Esquema, símbolos de Metcalfe & Chalk



Pteridium: haz perifloemático, con protoxilema mesarco



Esquema, símbolos de Metcalfe & Chalk



Si el floema rodea al xilema, el haz es **perifloemático o anficribal**. Son comunes en Pteridofitas y en flores y frutos de Angiospermas; también son perifloemáticos los haces medulares de *Mesembryanthemum*, *Begonia* y *Rumex*.

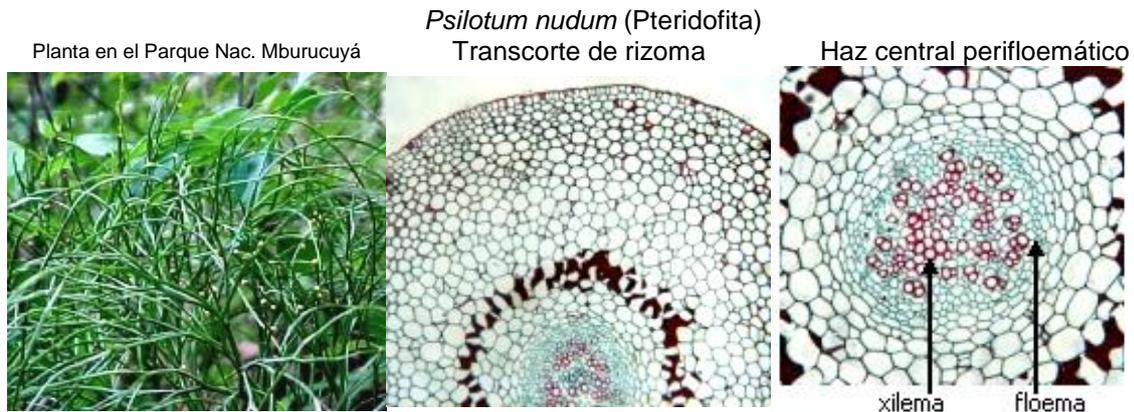
En los haces concéntricos perifloemáticos el protoxilema queda rodeado por el metaxilema, la diferenciación progresa en ambas direcciones, y en este caso el protoxilema es **mesarco**.

17.2. Tallo primario de Pteridófitas

Es imposible dar un esquema general de la estructura primaria de tallo de Pteridófitas, porque hay una enorme diversidad estructural. En muchas especies la capa más interna del córtex se diferencia formando la **endodermis**, igual que en la raíz.

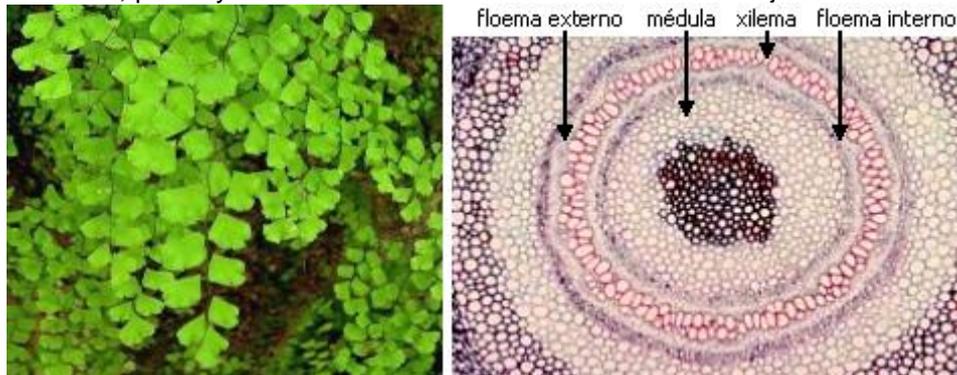
Veremos algunos ejemplos:

1) En *Psilotum* y *Gleichenia* se encuentra un haz central único perifloemático (protostela), limitado por una **endodermis** del córtex parenquimático.



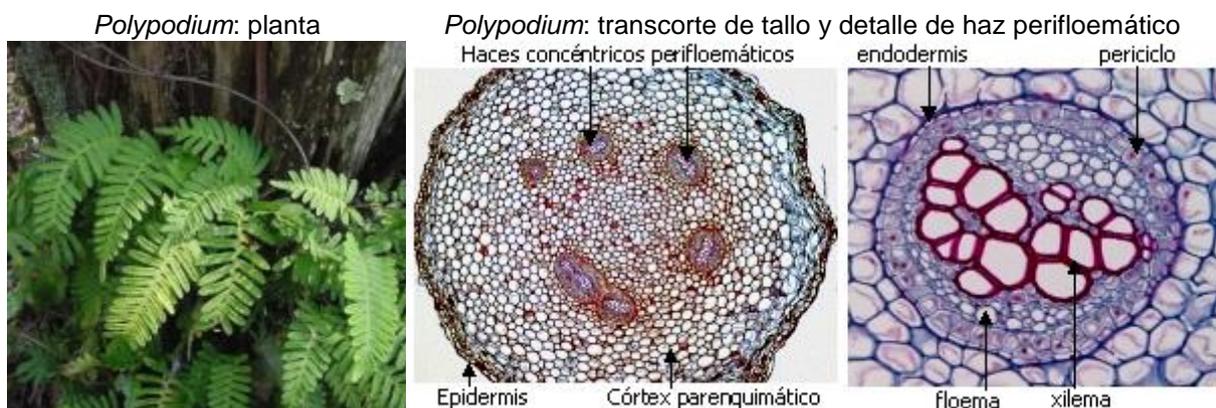
2) En *Adiantum* (culantrillo), los tejidos vasculares rodean la médula parenquimática (sifonostela). El cilindro de xilema presenta floema a ambos lados, interno y externo. Los tejidos vasculares están separados del córtex y la médula por **endodermis**.

Adiantum, planta y trancorte de tallo mostrando el cilindro de tejidos vasculares



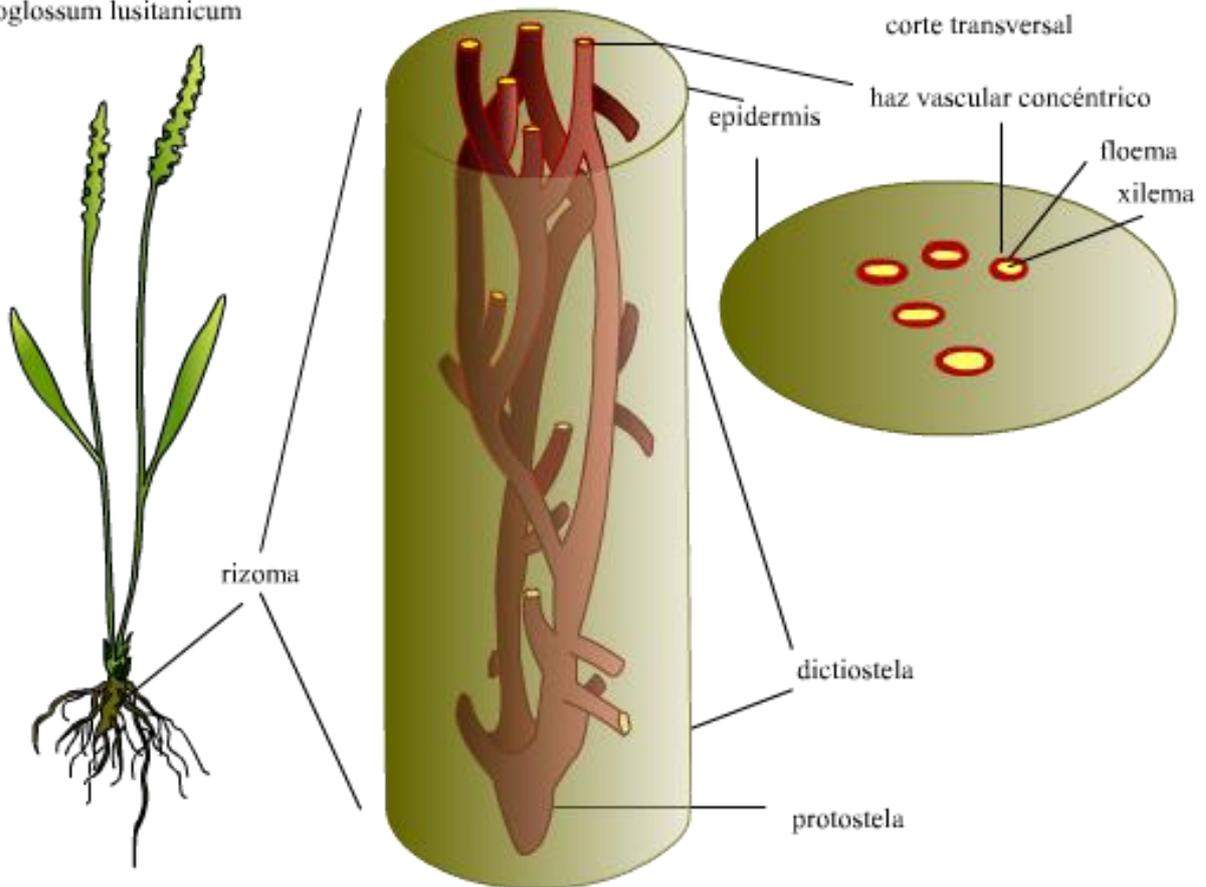
www.stolaf.edu/people/ceumb/bio252/bio252.html

3) El tallo de *Polypodium* presenta varios haces perifloemáticos rodeados de **endodermis**, dispuestos en una circunferencia irregular, en medio de un parénquima homogéneo (dictiostela).



Tallo - <http://www.uri.edu>; haz vascular - <http://www.unlv.edu>

Ophioglossum lusitanicum



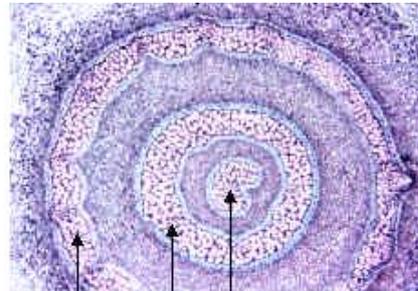
En otras Pteridófitas como *Marattia*, *Pteridium* y *Matonia*, se hallan estructuras muy complejas con varios ciclos de haces vasculares o varios cilindros concéntricos.

Matonia, del sudeste asiático



<http://www.fieldmuseum.org>

Transcorte de rizoma de *Matonia*

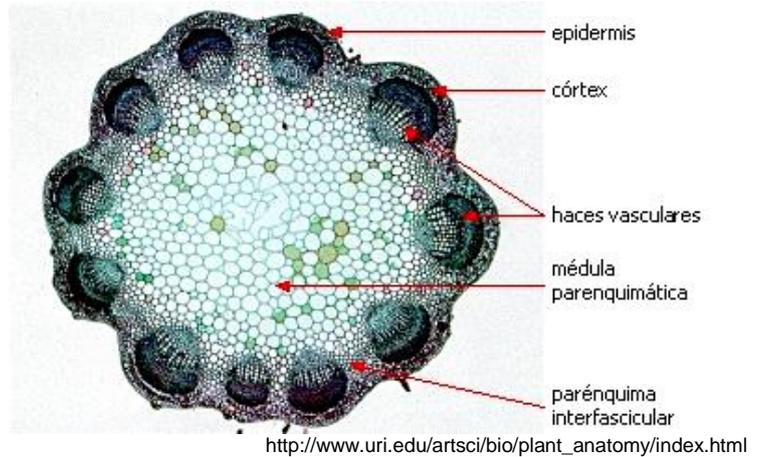


Cilindros vasculares concéntricos
Imagen de <http://www.botany.org/PlantImages/>

17.3. Tallo de Gimnospermas y Eudicotiledóneas

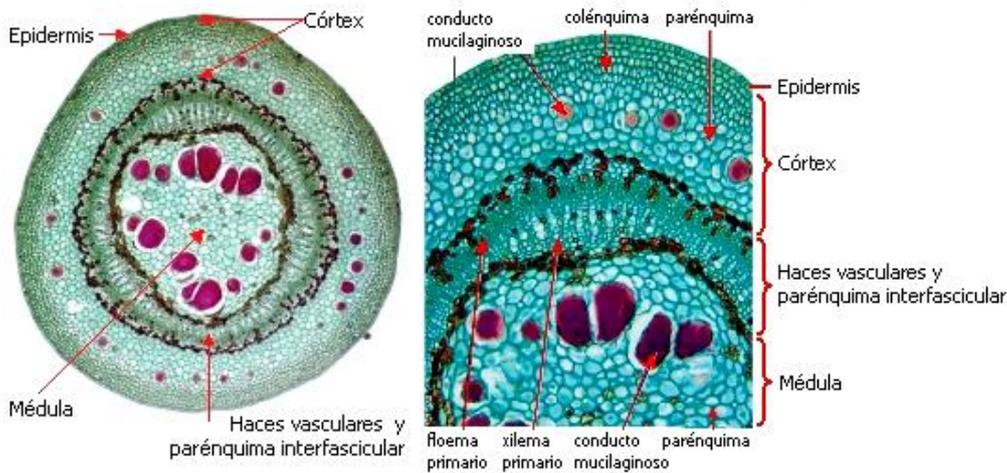
En corte transversal de tallo de Gimnospermas y Eudicotiledóneas, los haces vasculares aparecen formando un círculo que delimita una región externa y una interna de tejido fundamental: **córtex** y **médula** respectivamente. Los **haces vasculares** están separados entre sí por paneles de **parénquima interfascicular** (eustela).

Transcorte de tallo primario de *Trifolium*, trébol, Eudicotiledónea



Los **haces vasculares** pueden estar muy próximos unos de otros, como sucede en *Tilia* o *Pelargonium*, semejando un anillo continuo, o pueden estar separados por anchas áreas interfasciculares como sucede en *Aristolochia* y otras especies trepadoras.

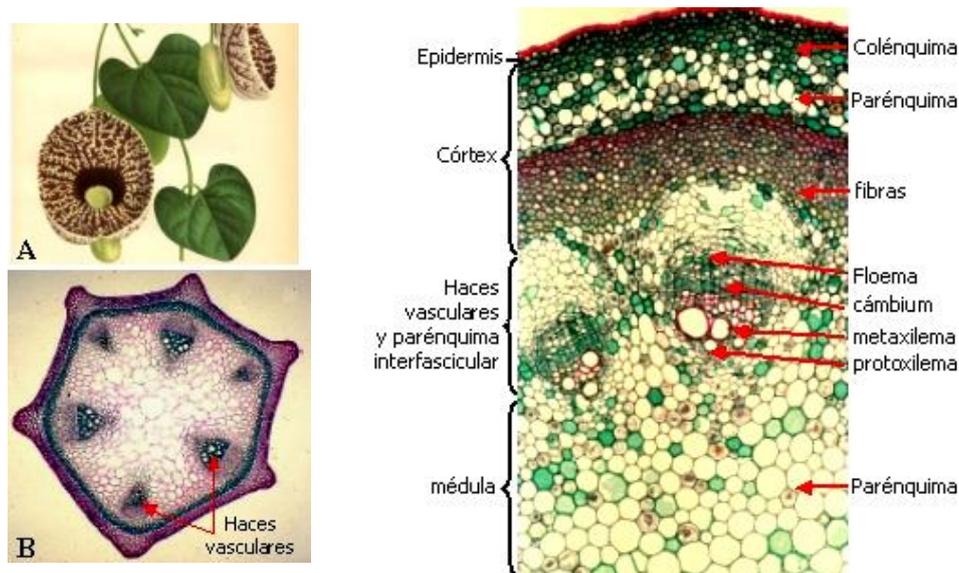
Transcortes de tallo primario de *Tilia* (tilo, Eudicotiledónea): vista general y detalle



Imágenes de <http://botit.botany.wisc.edu/images/>

El **córtex** incluye los tejidos situados entre la epidermis y el sistema vascular. Generalmente es delgado, excepto en las plantas en roseta como *Apium*, *Plantago* y *Taraxacum* y en las Cycadales. Está constituido básicamente por parénquima, pero frecuentemente hay también tejidos de sostén (colénquima y esclerénquima en Eudicotiledóneas) y/o estructuras glandulares como los conductos resiníferos en las Coníferas, y los laticíferos o los conductos mucilaginosos en Eudicotiledóneas.

Aristolochia. A: planta. B: transcorte de tallo primario. C: detalle del transcorte



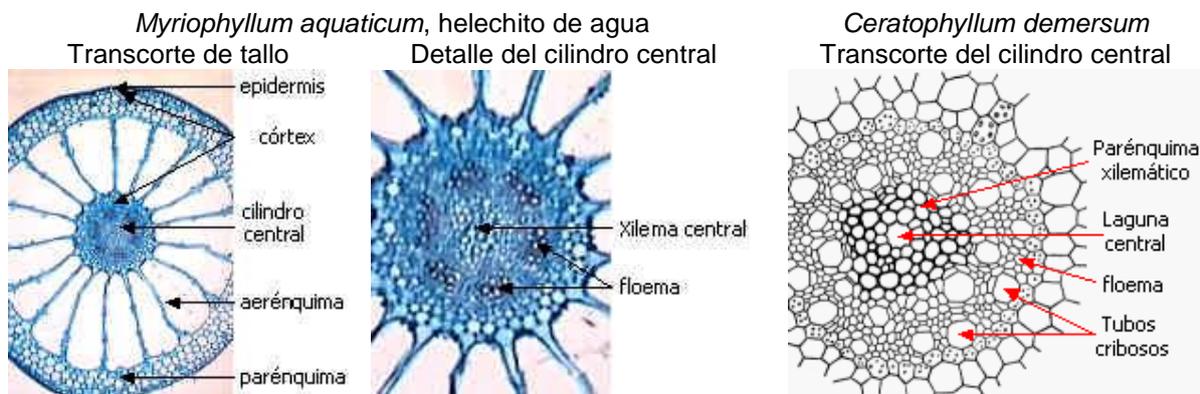
A: www.meemelink.com/prints%20images/; B: <http://www.dipbot.unict.it/tavole/>

En los tallos de plantas superiores generalmente no se observa **endodermis**, excepto en algunos ejes florales, tallos subterráneos o acuáticos. Puede haber en cambio una vaina amilífera.

La **epidermis** puede retener la actividad mitótica para compensar el crecimiento en espesor del tallo, especialmente cuando la peridermis, el tejido secundario de protección, se forma tardíamente.

En tallos de hidrófitas sumergidas la epidermis carece de estomas, la cutícula es muy reducida o falta, el córtex es amplio, constituido por aerénquima. El cilindro vascular (protostela) es reducido, el xilema está constituido por unos pocos elementos dispersos en la parte central (*Myriophyllum aquaticum*), a veces parcialmente reemplazado por una laguna (*Ceratophyllum demersum*, *Egeria najas*), siendo el floema el principal tejido conductor. El xilema puede carecer de elementos traqueales, está formado por parénquima xilemático.

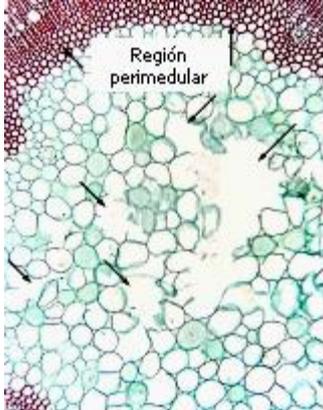
En algunas especies se desarrollan hidropotes, estructuras glandulares que funcionan como "captadores de iones", tomando del agua los minerales necesarios.



La **médula** es la porción que queda encerrada por el sistema vascular. Es básicamente parenquimática, a veces puede tener función de almacenamiento, o presentar idioblastos diversos y estructuras glandulares. El contorno de la médula (región perimedular) puede esclerificarse. En algunas especies la médula se destruye, resultando en la formación de un tallo hueco; a veces la

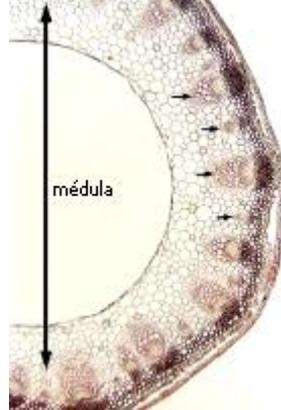
destrucción ocurre sólo en los entrenudos, mientras los nudos retienen la médula formando los diafragmas nodales como en *Phytolacca americana*. En *Cecropia* las cámaras de los entrenudos están habitadas por hormigas del género *Azteca*, que a su vez protegen a la planta contra otros herbívoros.

Hedera helix: médula rasgada en transcorte



www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Delphinium ajacis: transcorte, médula hueca



www.sbs.utexas.edu

Cecropia: tallo, diafragmas nodales y cámaras en corte longitudinal

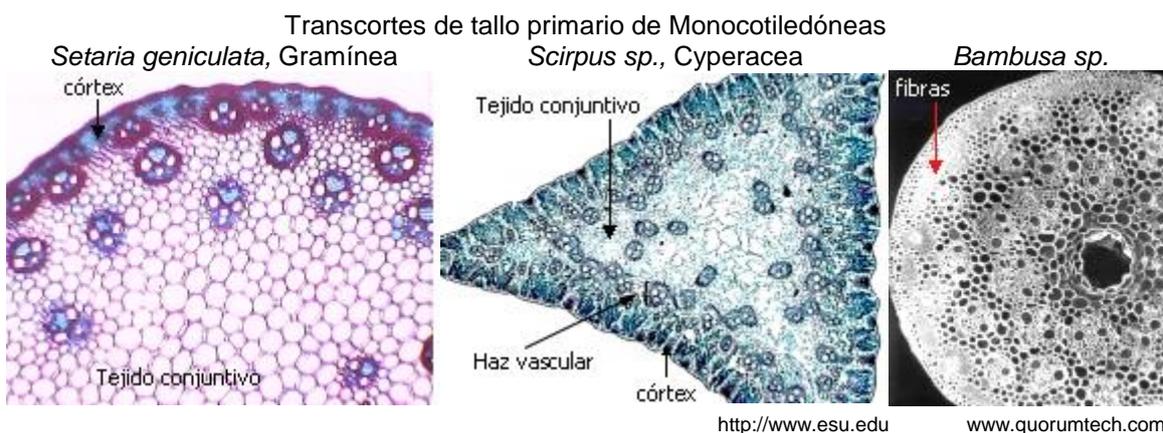


17.4. Tallo Primario de Monocotiledóneas

Se presentan dos tipos básicos.

1. En la mayoría de las monocotiledóneas resulta difícil distinguir un cilindro vascular: el sistema consta de un gran número de haces repartidos irregularmente, en varios ciclos, desde la periferia casi hasta el centro del tallo; no es posible distinguir los límites entre córtex, cilindro vascular y médula (atactostela).

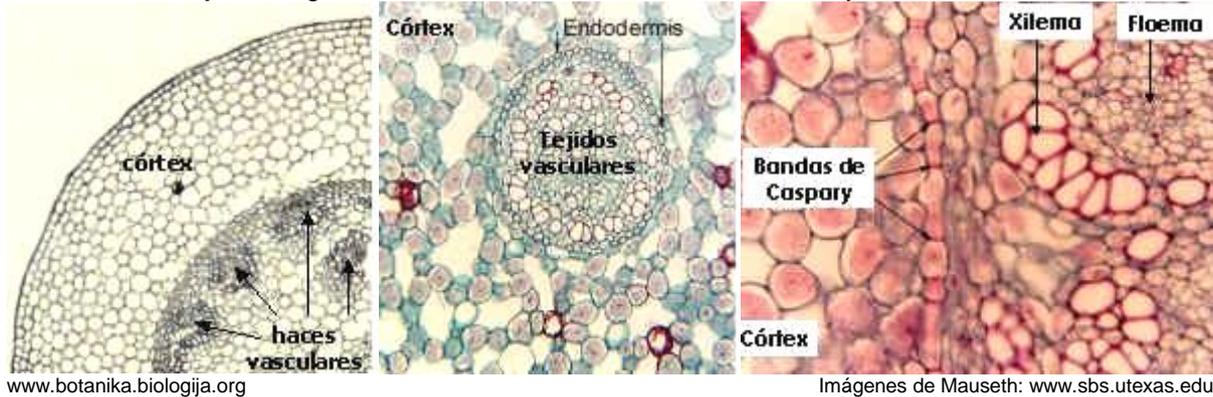
El tejido fundamental, llamado también tejido conjuntivo, puede ser parenquimático o estar fuertemente esclerificado, o presentar numerosos cordones de fibras, como en el tallo de los bambúes (*Bambusa*) y las palmeras. El centro puede ser hueco.



El córtex es muy angosto en tallos aéreos, pero es muy grueso en tallos subterráneos: rizomas (*Iris*, *Musa*), cormos (*Gladiolus*) y bulbos (*Allium*, *Tulipa*). Algunos rizomas como el de *Acorus* presentan endodermis.

Excepcionalmente se encuentra esta organización en algunas especies de eudicotiledóneas (*Podophyllum*: Berberidácea).

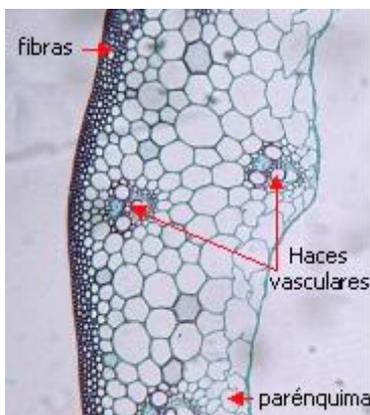
Transcortes de rizomas (tallos primarios) de Monocotiledóneas
Convallaria majalis, muguet *Acorus calamus*, sector de rizoma y detalle de la endodermis



2. En muchas gramíneas: *Secale* (centeno), *Hordeum* (cebada), *Oryza* (arroz), *Triticum* (trigo), *Avena* y algunas eudicotiledóneas (Ranunculáceas) o en angiospermas basales (Ninfeáceas) los haces se disponen en dos círculos: el externo con haces pequeños, incluidos en la capa subepidérmica de esclerénquima, y el interno con haces mayores, incluidos en parénquima. Para diferenciar estos cortes es necesario observar los haces vasculares: los elementos del metafloema de los haces de gramíneas son de forma poligonal, y se disponen en forma simétrica y regular; además presentan con frecuencia laguna protoxilemática.

La parte central parenquimática puede ser descrita 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.

Triticum, trigo (Monocot.), sector de transcorte de tallo hueco



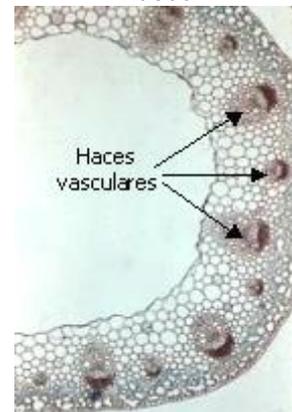
<http://www.life.uiuc.edu>

Juncus, junco (Monocot.), transcorte de tallo hueco



<http://www.stolaf.edu/people/>

Ranunculus (Eudicotiled.), sector de transcorte de tallo hueco



<http://lifesciences.asu.edu>

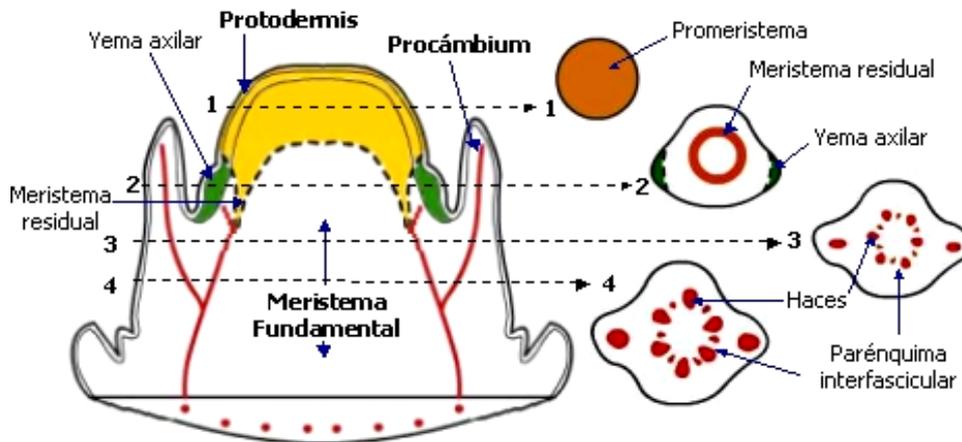
17.5. Sistema Vascular Caulinar y Filotaxis

El cuerpo primario de la planta se origina a partir de los tres meristemas primarios derivados: la **protodermis**, el **procámbium** y el **meristema fundamental**, que originan los tres sistemas de tejidos: dérmico, vascular y fundamental.

En un corte longitudinal, en el ápice mismo se encuentra el protomeristema (1). Por debajo del protomeristema, y por encima de la inserción de los primordios foliares queda un anillo meristemático, el meristema residual (2). En este anillo aparecen los cordones de procámbium (3), por divisiones longitudinales repetidas que forman células alargadas. Las porciones

intermedias, entre los cordones, se diferencian en parénquima interfascicular (4). Un poco más abajo, en el vástago habrá tantos cordones de procámbium como primordios foliares.

Diferenciación del procámbium en corte longitudinal y transcortes de vástago



Se han hecho experimentos eliminando los primordios foliares, y se observó que los cordones de procámbium no se diferencian, sino que se formó un anillo continuo de tejido vascular (Rost, 1979).

A medida que los primordios foliares se alargan, también se va diferenciando dentro de ellos el procámbium, en continuidad con el del tallo (corte long.). La diferenciación del procámbium es acrópeta en todas las Eudicotiledóneas y Gimnospermas que han sido estudiadas.

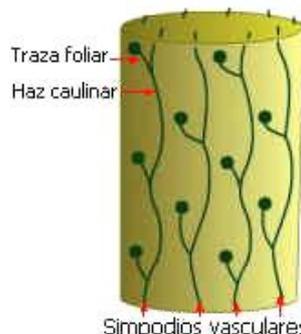
Esto significa que el sistema vascular caulinar se encuentra organizado en relación con las hojas. El número de haces del tallo queda determinado por la **filotaxis**, cuanto más densa es la filotaxis, mayor será el número de haces vasculares en el tallo.

En cada nudo, 1 o más haces vasculares divergen hacia las hojas, a partir de los haces del tallo, formando las trazas foliares. Los haces desde los que nacen las trazas foliares se llaman haces caulinares o axiales. La combinación de haces caulinares y trazas foliares se denomina **simpodio vascular**.

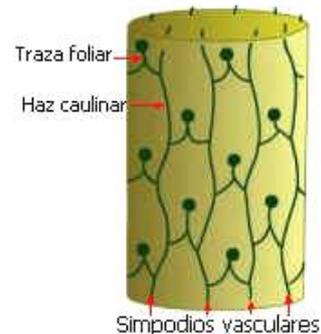
El vástago puede presentar dos tipos de organización vascular:

1) **Sistema vascular abierto.** Este tipo de organización se encuentra en las coníferas y en muchas eudicotiledóneas: los simpodios vasculares están libres entre sí, constituyen unidades independientes del sistema, no están interconectados por tejido vascular.

Sistema vascular abierto



Sistema vascular cerrado



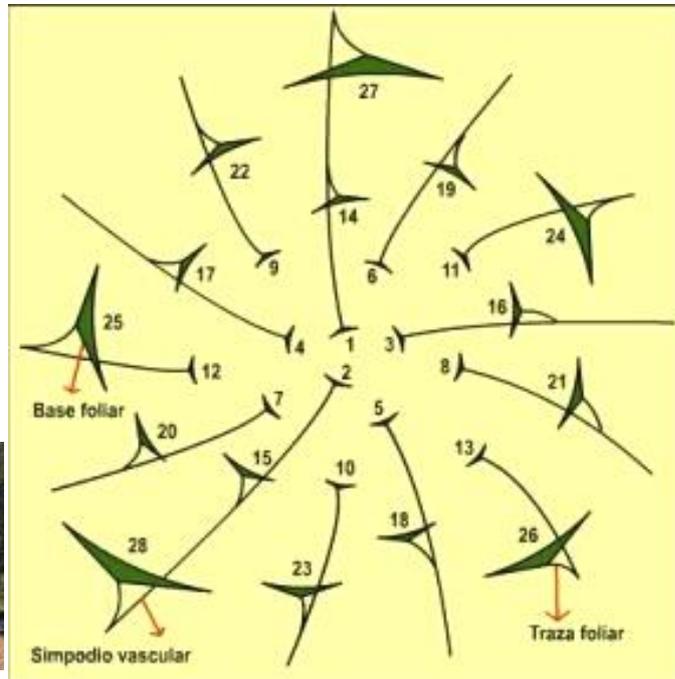
2) **Sistema vascular cerrado.** Se encuentra en algunas Gimnospermas y en muchas eudicotiledóneas; cada traza foliar se conecta con 2 simpodios vasculares, o sea que no hay simpodios libres, sino que están interconectados entre sí.

Todas las trazas foliares que nacen sobre un mismo simpodio corresponden a hojas que se encuentran situadas sobre el mismo ortóstico o espiróstico, demostrando la íntima relación que existe entre el sistema vascular del tallo y la disposición de las hojas sobre el mismo.

Sequoia sempervirens, secuoya roja

Relación de la filotaxis con los simpodios vasculares

Á



Esquema modificado de Esau, 1965

El denominador de la **fracción filotáctica** indica el número de simpodios en el tallo, y el numerador es el número de simpodios que se cuentan desde el simpodio sobre el que se encuentra una hoja hasta el simpodio en el que se encuentra la próxima hoja siguiendo la **espira generatriz**. Esta relación se mantiene tanto en sistemas vasculares abiertos como en sistemas cerrados. La única excepción entre 100 especies estudiadas fue *Kalanchoe tomentosa* (Kirchoff 1984).

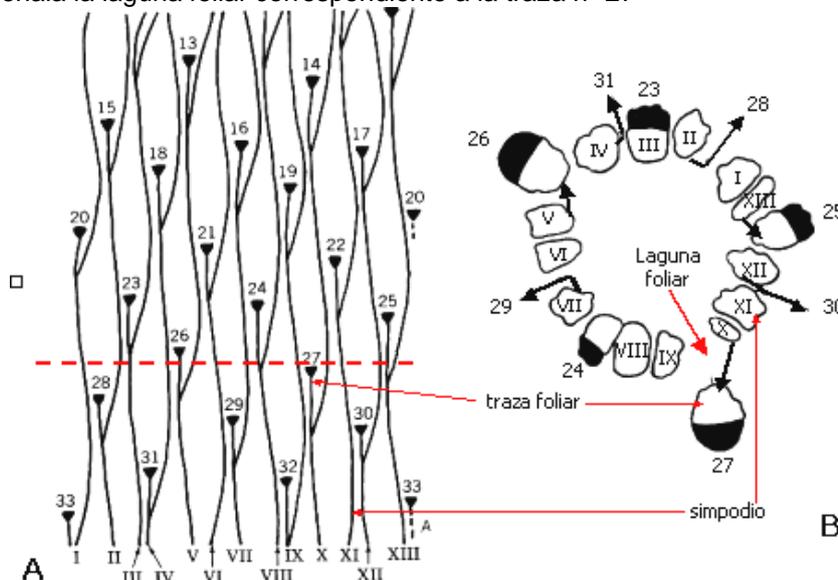
Una **traza foliar** se extiende desde su conexión con un haz caulinar hasta su ingreso en la hoja. Se reconoce en el corte transversal porque el haz vascular tiene más elementos del xilema y éstos son de mayor diámetro; las células del parénquima vascular pueden estar diferenciadas como células de transferencia.

Sistema vascular primario de *Abies concolor*, abeto (Gimnosperma)

A, sistema vascular cortado longitudinalmente y extendido.

B, transcorde a la altura indicada en A con línea quebrada. Las flechas negras indican las conexiones entre los simpodios vasculares y las trazas foliares.

La flecha roja señala la laguna foliar correspondiente a la traza nº 27



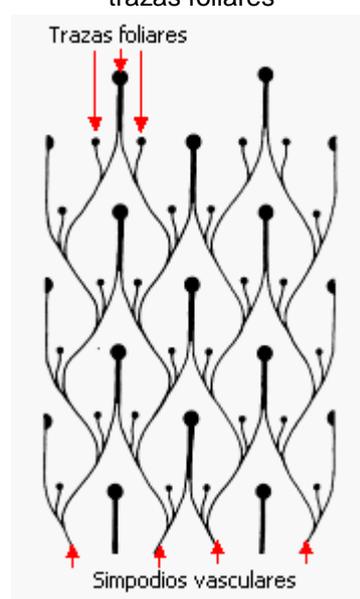
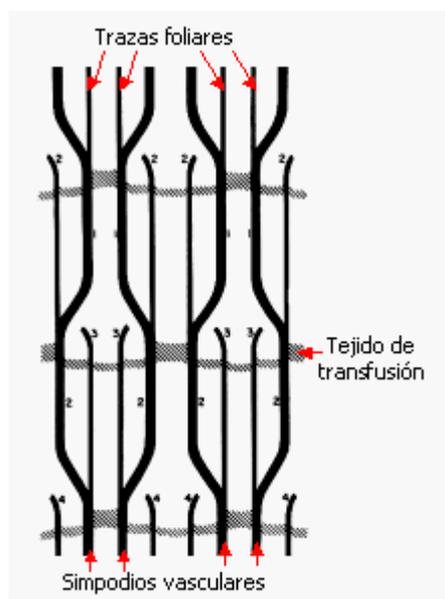
Modificado de Esau 1977

La longitud de las trazas foliares puede variar desde menos de un entrenudo (coníferas) hasta muchos en especies de Eudicotiledóneas. En algunas especies de *Serjania* las trazas recorren el tallo a lo largo de 17 nudos antes de entrar a las hojas. En algunas familias pueden confundirse con haces corticales, y su presencia le da al transcorde de tallo aspecto de Monocotiledónea.

Ephedra: sistema vascular abierto, cada hoja con dos trazas foliares.

Cercidiphyllum (Eudicotiledónea): sistema cerrado, c/hoja con tres trazas foliares

En varias Pteridofitas, en *Ginkgo biloba* y en *Ephedra* (Gimnospermas) y algunas Eudicotiledóneas cada hoja está invadida por dos trazas provenientes de simpodios vasculares diferentes. En la mayoría de las Eudicotiledóneas cada hoja presenta tres trazas.



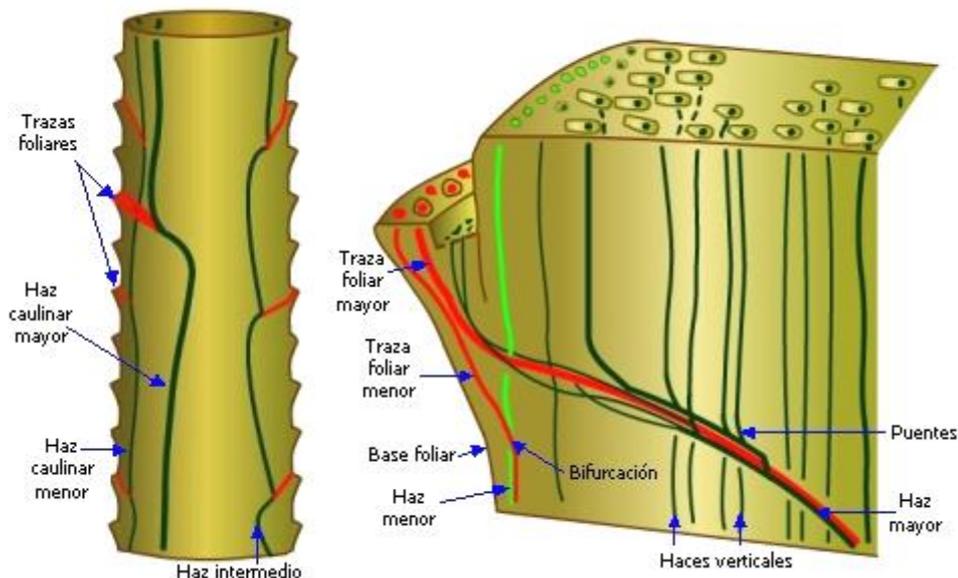
Esquemas de Beck 1982

En las monocotiledóneas, que presentan varios ciclos de haces vasculares en corte transversal, también se puede seguir el curso de los haces vasculares en los tallos en corte longitudinal. Hay dos o tres tipos de haces vasculares: los haces caulinares **mayores** o centrales siguen un trayecto sinuoso: cada haz se mueve lentamente hacia el centro del tallo, y al llegar al punto más interno,

se tuerce bruscamente hacia afuera, al tiempo que se divide en dos ramas, una que constituye una traza foliar que entra en la hoja, y otra que se continúa como haz caulinar. La última vuelve a dirigirse lentamente hacia dentro. Como se ve, también constituyen simpodios vasculares. Los haces **menores**, periféricos, originan trazas foliares de menor calibre, y lo hacen más frecuentemente que los mayores.

La conexión vascular entre hojas y tallo es muy compleja, cada hoja tiene muchas trazas: las principales provienen de los haces mayores, y las secundarias de los haces menores. Ciertas gramíneas tienen un tercer tipo de haces, **periféricos**, delgados, de trayecto casi horizontal, llamados puentes, que conectan entre sí los haces foliares a la altura de los nudos. Se originan a partir de los haces caulinares mayores antes de que estos inicien la incurvación.

Sistema vascular caulinar de Monocotiledóneas en *Rhapis excelsa* (Palmae)
 Diagrama del curso longitudinal de los haces Detalle de la separación de las trazas foliares y los haces caulinares

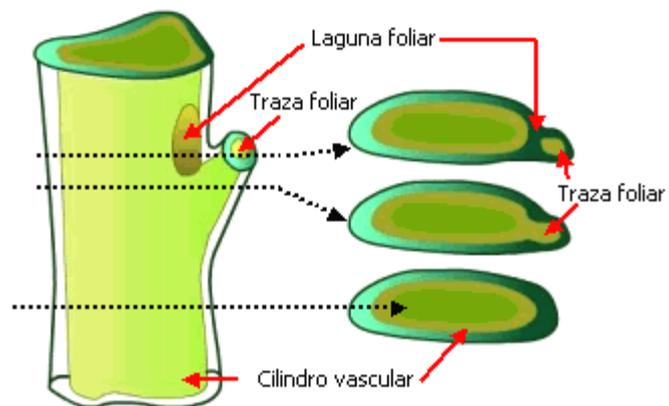


Adaptado de Esau, 1977

17.6. Trazas y Lagunas foliares

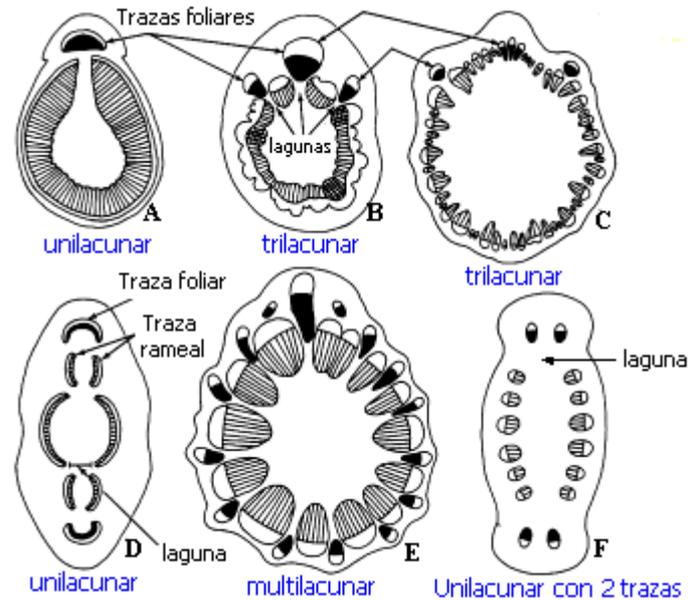
En los nudos, donde una traza foliar se aleja del cilindro vascular hacia la hoja, hay una región parenquimatosa inmediatamente por encima de la traza, que recibe el nombre de **laguna foliar**. Esquema tridimensional de traza y laguna foliar

Si el sistema vascular es cerrado, las lagunas quedan bien demarcadas, pero si el sistema es abierto, las regiones interfasciculares confluyen con la laguna, y en estos casos su delimitación es arbitraria.



En algunas Pteridofitas hay nudos sin lagunas, en la mayoría de las Espermatófitas hay nudos unilacunares con una sola traza, también hay nudos trilacunares con tres trazas foliares. Los números de trazas y lagunas varían en diferentes plantas, determinando distintos tipos de estructura nodal. Hay nudos unilacunares (*Linum* y *Spiraea*), trilacunares con 3 trazas, una central y dos laterales (*Salix*, *Aristolochia*), o multilacunares, con varias lagunas y trazas (*Rumex*, monocotiledóneas).

Estructura nodal de Eudicotiledóneas en transcortes de tallo
A, *Spiraea*. B, *Salix*. C, *Brassica*. D, *Veronica*. E, *Rumex*. F, *Clerodendron*



Esquemas de Esau 1977

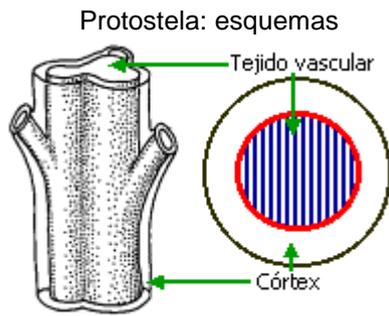
17.7. Concepto de Estela

El sistema formado por los tejidos vasculares en el eje de la planta: tallo y raíz se denomina **estela**. Este concepto se elaboró para estudiar las relaciones y homologías en la estructura del vástago de diferentes grupos de plantas.

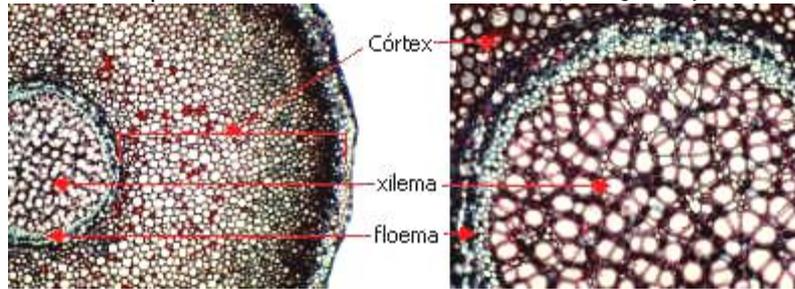
Hay tres tipos básicos de estela según la distribución relativa del sistema vascular y el sistema fundamental de los ejes en estado primario de desarrollo: protostela, sifonostela y eustela, cada uno con variantes.

1) PROTOSTELA

Es una columna sólida de tejidos vasculares ubicada en posición central. Es el tipo más simple y el más primitivo filogenéticamente, se la encontró en plantas fósiles como *Psilophyton*, Pteridófito de la era Paleozoica. Se encuentra en algunas Pteridófitas actuales, como *Psilotum*, *Gleichenia*, también en tallos de angiospermas acuáticas (hidrófitas sumergidas) y en raíces primarias de plantas con semillas.



Gleichenia: protostela en transcorte de rizoma, vista general y detalle



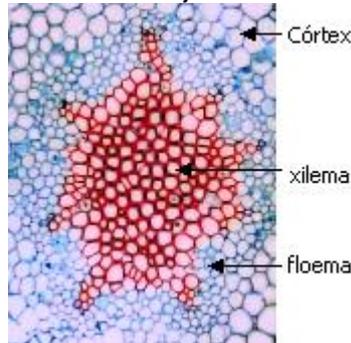
Imágenes de <http://www.dipbot.unict.it/tavole/indice.html>

Variantes de protostela: cuando la columna de xilema tiene forma estrellada en transcorte, recibe el nombre de **actinostela**. Cuando el xilema está fraccionado en varias placas, se habla de **plectostela**.

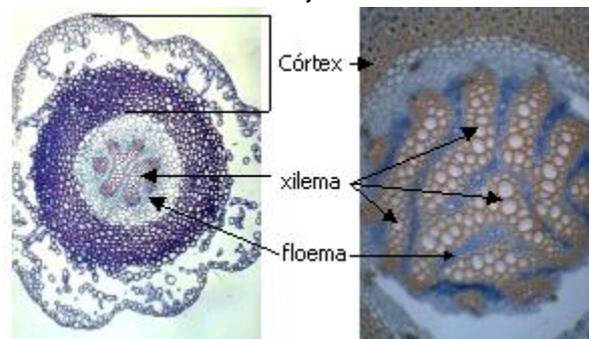
Actinostela: esquema



Actinostela en tallo de *Psilotum* detalle de los tejidos vasculares



Plectostela en *Lycopodium*, transcorte de tallo y detalle de los tejidos vasculares



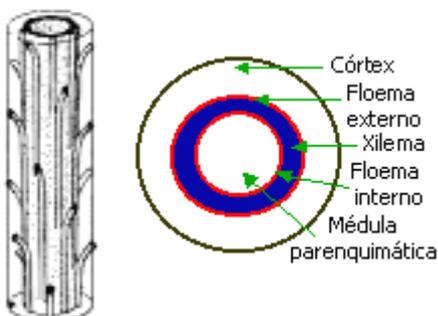
Fotos de <http://www.dipbot.unict.it/tavole/indice.html>

2) SIFONOSTELA

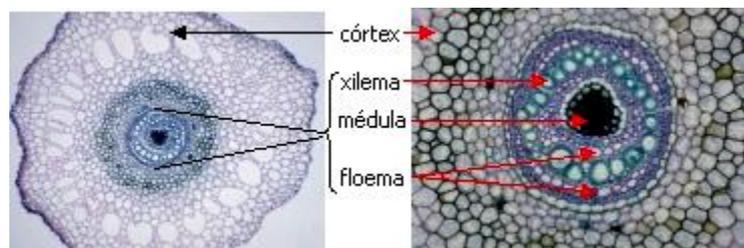
El sistema vascular tiene forma de tubo, envolviendo una médula parenquimática. No presenta lagunas foliares. Según la posición del floema, se distinguen dos tipos:

Sifonostela anfiloica: con floema por fuera y por dentro, sin lagunas foliares. Es exclusiva de Pteridofitas (*Gleicheniaceae*, *Schizaceae*, *Marsileaceae*).

Sifonostela anfiloica: esquemas



Marsilea quadrifolia, trébol de agua: sifonostela anfiloica en transcorte de tallo, vista general y detalle de la estela



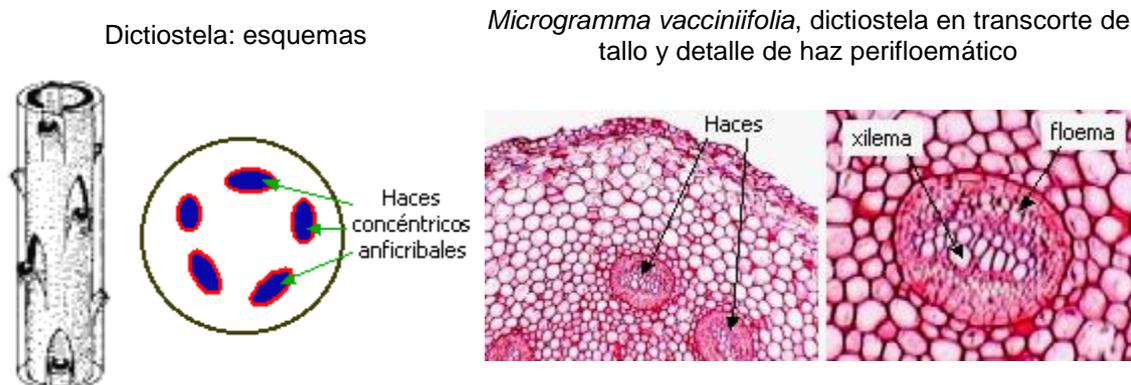
Fotos de <http://www.dipbot.unict.it/tavole/indice.html>

Sifonostela ectofloica: el floema se encuentra por fuera del xilema, se encuentra en los tallos de algunas Pteridófitas y en raíces de Espermatófitas. En los ejes de algunas angiospermas leñosas

los haces vasculares se encuentran tan próximos entre sí que parecen formar una sifonostela ectofloica, que fue denominada como **pseudosifonostela** (Beck, 1982).



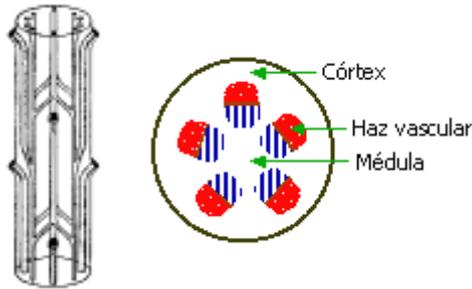
Variantes: La **dictiostela** es una sifonostela anfifloica con lagunas foliares muy grandes, que están superpuestas o solapadas. El sistema vascular, visto a lo largo, parece una red cilíndrica. En corte transversal cada segmento es un haz vascular concéntrico perifloemático. Se presenta en *Polypodium*, *Microgramma*, *Dryopteris* y otras especies.



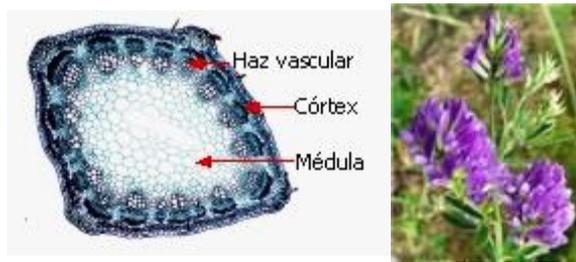
3) EUSTELA

El sistema vascular consta de haces vasculares organizados en simpodios, dispuestos alrededor de una médula. Las lagunas foliares pueden o no estar delimitadas (Gimnospermas, eudicotiledóneas), según que el sistema vascular sea cerrado o abierto. Los haces vasculares son abiertos, con cámbium fascicular, ya que la mayoría de estas plantas presenta crecimiento secundario.

Eustela: esquemas



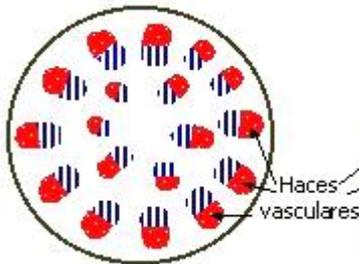
Medicago sativa, alfalfa, estela en transcurso de tallo y foto de la planta



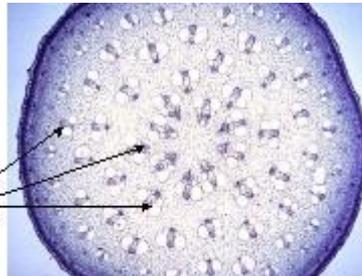
Fotos de <http://botit.botany.wisc.edu/courses/> y

3a. Atactostela. Es una variante de la eustela, característica de las Monocotiledóneas, con haces vasculares colaterales o concéntricos esparcidos regularmente en todo el tallo debido a su recorrido longitudinal sinuoso. Los haces vasculares son cerrados, ya que este grupo de plantas no presenta crecimiento secundario.

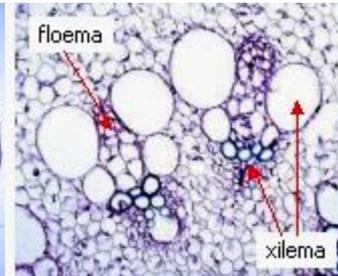
Atactostela: esquema



Asparagus, espárrago: atactostela en transcurso



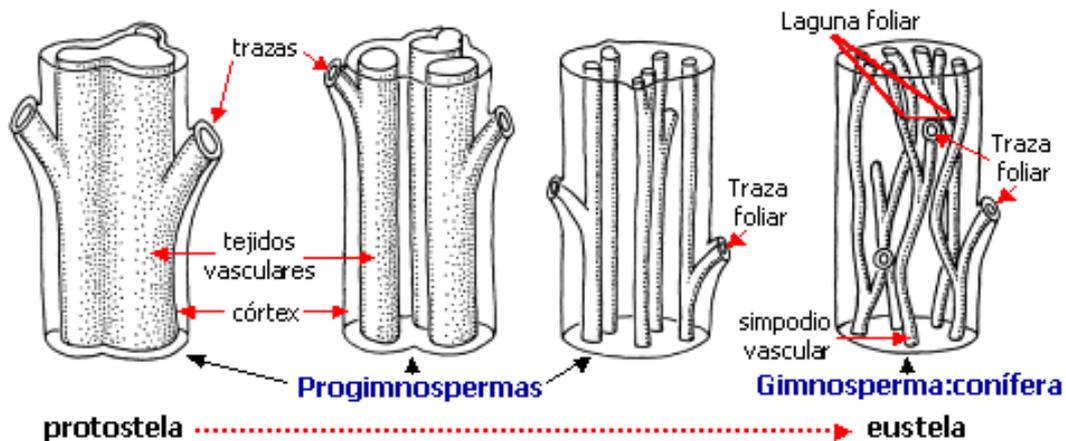
Detalle de los haces vasculares cerrados



Fotos de <http://>

Actualmente se sabe que la estela de las plantas con semilla (Espermatófitas) no ha evolucionado a partir de la sifonostela de los helechos, sino que se formado por fragmentación de una protostela, del tipo hallado en las primeras plantas con semilla (Progimnospermas) **Eustela

Diagramas de la probable evolución del sistema vascular primario de las plantas con semilla



Imágenes de Esau 1977

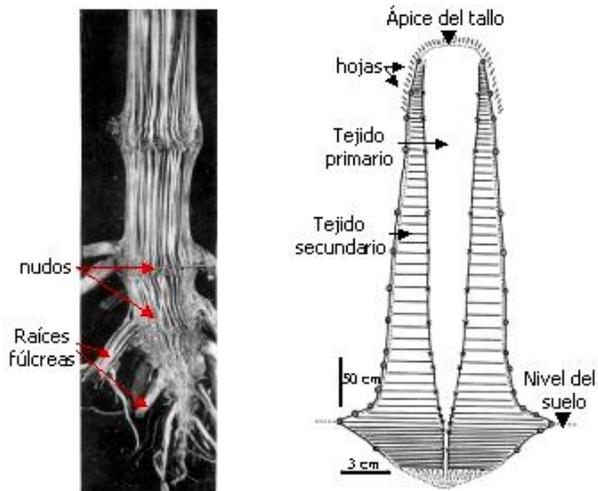
17.8. Engrosamiento primario

El tallo crece en grosor gracias a dos procesos: engrosamiento primario y engrosamiento secundario.

Estructura del tallo en cortes longitudinales
Tallo de *Zea mays* y esquema de *Cordyline australis*

Durante el engrosamiento primario el tallo adquiere forma obcónica, porque los últimos entrenudos formados son más anchos que los primeros.

En muchas monocotiledóneas como el maíz, por ejemplo, se originan **raíces fúlcreas** en los nudos basales para compensar esa diferencia.



Imágenes de Esau 1972 y 1977

Si este crecimiento continuara indefinidamente, el eje sería muy inestable, y es por eso que en la mayoría de las eudicotiledóneas y en algunas monocotiledóneas como *Cordyline australis* el crecimiento secundario estabiliza al eje por un aumento del grosor que comienza desde la base

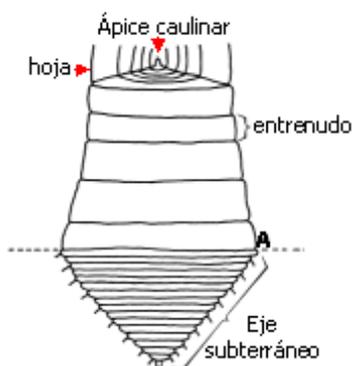
MONOCOTILEDONEAS ARBORESCENTES SIN CRECIMIENTO SECUNDARIO

Las monocotiledóneas arborescentes como las palmeras, alcanzan su diámetro definitivo en sus primeros años exclusivamente por engrosamiento primario. El tallo primario temprano, que queda bajo el nivel del suelo, es obcónico, engruesa progresivamente formando entrenudos muy cortos. En el meristema apical, por debajo de la túnica, se localiza un manto meristemático circular, llamado **meristema de engrosamiento primario** que se ensancha debajo de los primordios foliares por continuas divisiones periclinales de sus células. Como consecuencia, el ápice toma la forma de un cráter al cabo de algún tiempo.

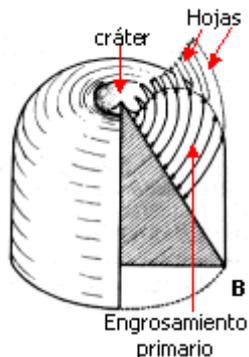
Recién cuando el tallo alcanza su diámetro definitivo comienza a crecer en longitud desarrollando entrenudos largos. Así forman las palmeras su tallo columnar, el estípite, y de la misma forma, en períodos más cortos, se forma el tallo de las gramíneas. Este tipo de crecimiento se da también en Cycadales y Eudicotiledóneas columnares con tallos carnosos (Mauseth) **Esau 15.21 - * Nultsch 81.

Crecimiento primario de palmeras, monocotiledóneas arborescentes

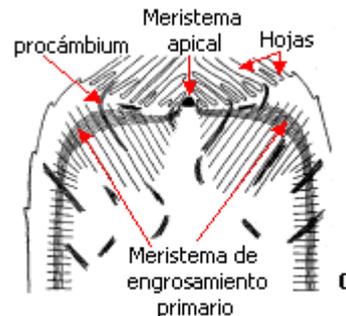
Desarrollo inicial del tallo



Cono vegetativo: esquema tridimensional



Meristema de engrosamiento en corte longitudinal de tallo



Algunas palmeras tienen también engrosamiento secundario difuso por expansión y divisiones lentas de los tejidos fundamentales. En la base aumenta el diámetro por nacimiento de raíces adventicias profundamente asentadas que empujan los tejidos del tallo hacia afuera (Mauseth, 1988).

Glosario

Acrópeta: desarrollo desde la base hasta el ápice.

Córtex: corteza.

Diafragma: tabique divisorio de un espacio hueco.

Endodermis: el estrato celular más interno de la corteza primaria, tanto en los tallos y rizomas como en las raíces.

Filotaxis: ordenación de las hojas sobre el tallo.

Haz vascular: cordón de tejido que contiene xilema primario y floema primario (y procámbium si todavía existe), frecuentemente rodeado por una vaina de parénquima o fibras.

Médula: dicese de la porción central de los tallos de eudicotiledóneas, gimnopermas y en algunas pteridófitas. Está compuesta por parénquima fundamental y ocupa la parte interna del cilindro central, limitada al exterior por los haces vasculares.

Simpodio: tipo de ramificación que consiste en una serie de ramas concrecentes unidas por sus extremos en un solo cuerpo axial.

Traza foliar: extensión de un haz vascular que parte del sistema vascular del tallo para ingresar en la hoja.

Bibliografía

Arber A. 1920. Water Plants. Cambridge Univ.Press

Hipertextos de Botánica Morfológica 2019 – TEMA 17
<http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema17/index17.htm>

- Beck C.B., Schmid R. & Rothwell G.W. 1982.** Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. *Bot.Rev.* 48: 691-815.
- Camefort, M. 1972.** *Morphologie des Végétaux Vasculaires*. 2da ed. Doin, Éditeurs.
- Esau K. 1965.** *Vascular differentiation in plants*. Holt, Rinehart & Winston. New York.
- Esau K. 1972.** *Anatomía vegetal*. Ed.Omega, S.A. Barcelona.
- Esau K. 1977.** *Anatomy of seed plants*. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.
- Fahn A. 1990.** *Plant Anatomy* 4th ed. Pergamon Press.
- Kirchoff B.K. 1984.** On the relationship between phyllotaxy and vasculature: a synthesis. *Bot.J.Linn.Soc.* 89: 37-51
- Mauseth J.D. 1988.** *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Pub.Co., Inc. Menlo Park, California.
- Metcalf C.R. & Chalk L. 1950.** *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford, Clarendon Press.
- Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003.** *Biology of Plants*. Sixth Ed. Freeman and Co. Worth Pub. New York.
- Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E., Stocking C.R. 1979.** *Botany. A Brief Introduction To Plant Biology*. John Wiley & Sons. New York.
- Strasburger. 1994.** *Tratado de Botánica*. 8ª ed. castellana. Ediciones Omega S.A.
- Strasburger. 2004.** *Tratado de Botánica*. 35a. ed. Omega. Barcelona.

Enlaces recomendados:

- Biology Department, Pacific Union College**, Angwin, California: www.puc.edu/Faculty/Gilbert_Muth/botgloss.htm
- Botanical Society of America Online Image Collection.** <http://images.botany.org/images.html>
- Histología vegetal.** Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Agrícola I.N.E.A. Valladolid. España. http://www.inea.uva.es/servicios/histologia/inicio_real.htm
- Mauseth J.D.** Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/web/lab/>
- Photographic Atlas of Plant Anatomy. Biology Department, University of Wisconsin - Stevens Point.** <http://botweb.uwsp.edu/anatomy/>
- Smith College, Department of Biological Sciences.** <http://www.science.smith.edu/departments/Biology/Bio111/xsmith/plants/>
- The Ohio State University at Lima. Plant Biology.** <http://www.lima.ohio-state.edu/academics/biology/>
- Università di Catania. Dipartimento di Botanica. Tavole di Anatomia dei Vegetali Vascolari.** <http://www.dipbot.unict.it/tavole/index.html>
- University of Rhode Island. Plant anatomy BIO 311.** Thumbnail image list. http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/index.html
- University of Wisconsin. Biology 130 Lab Images.** <http://biology.uwsp.edu/courses/botlab/>
- University of Wisconsin. Madison. Department of Botany. Instructional Technology (BotIT)** <http://botit.botany.wisc.edu/images/>
- Virtual Paleobotany Lab. Introduction to Plant Structure.** <http://www.ucmp.berkeley.edu/IB181/VPL/Ana/AnaTitle.html>
- <http://www.euita.upv.es/varios/biologia/programa.htm>