

## LA FILOTAXIS DE LAS PLANTAS Y SUS LEYES

### *Introducción.*

El cuerpo de casi todas las plantas superiores, llamadas *Cormófitos* (Musgos, Helechos y Fanerógamas), como también el de muchas inferiores (*Talófitos*, Algas), normalmente se presenta compuesto de órganos de diferente forma y tamaño, de los cuales unos, los órganos axiles, suelen poseer una forma cilíndrica y una simetría multilateral, mientras que los otros, a que aquéllos dan origen, y que por eso representan los órganos laterales o anexos, pueden ser también cilíndricos o distinguirse, al contrario, por una forma dorsiventral y una simetría bilateral. En cuanto a la posición de estos órganos anexos, en los órganos axiles casi siempre observamos una regularidad grande y notable: las raíces laterales o secundarias están insertadas siempre en líneas longitudinales sobre la raíz principal, y los órganos anexos al tallo, las hojas, salvo rarísimas excepciones, dejan ver una disposición geométrica que se explica, como veremos, por la influencia de ciertos factores físicos, de los cuales tendremos que ocuparnos más adelante. En lo que se refiere a las raíces secundarias, ellas nacen, como es sabido, en el interior de la raíz principal, son por lo tanto endógenas, y el lugar de su formación depende de la estructura anatómica del órgano madre; los haces de conducción en el cuerpo de la raíz están agrupados simétricamente, en grupos de 2, 3 ó de mayor número.

ro, y desarrollándose una ramificación de la raíz siempre (o a lo menos casi siempre) con relación a tal hacecillo y penetrando en línea recta del lugar de origen hacia afuera, por el tejido cortical de la raíz, en la superficie debén brotar las raíces secundarias sucesivas formando líneas o series longitudinales, paralelas al eje longitudinal de la raíz madre. Las causas de la disposición simétrica de los hacecillos, y con eso del orden regular de las raíces secundarias, no las conocemos; tenemos que ver en este fenómeno uno de los tantos "caracteres de organización" de la planta, que debemos tomar como dados y que se sustraen a una explicación por causas mecánicas.

Con respecto a las hojas, su origen es otro. Ellas nacen como formaciones exógenas en el cono vegetativo del tallo; para su formación seguramente causas internas serán decisivas, pero en su posición definitiva en el tallo éstas ya no influyen, sino que depende ésta de causas mecánicas, como especialmente de la presión mútua que ejercen una hoja sobre otra. Por tales fuerzas podemos comprender, a lo menos hasta cierto grado, la posición regular de las hojas, la "filotaxis" (1).

El problema de la filotaxis ha ocupado a los botánicos, ya hace mucho, y no solamente a ellos, sino también a los filósofos y matemáticos, y hasta los ingenieros se han interesado por la cuestión, tratándose de un tema que bajo el punto de vista de la estática es de interés, dando la cuestión de la repartición del peso de los órganos anexos sobre el eje principal, motivo a comparaciones con construcciones de la técnica. Nosotros, en el presente artículo entraremos tan poco en tales consideraciones comparativas, como en las especulaciones fantásticas de una filosofía metafísica que en las formas orgánicas veía las imágenes de ideas eternas y creía por eso imposible poder suponer causas naturales en la formación de los organismos vegetales y en los procesos de su evolución.

---

(1) phyllon=hoja; táxis=orden, posición.

La ciencia de hoy ya no tiene la vanagloria de poder explicar por fuerzas naturales, mecánicas, todos los procesos vitales o la organización del cuerpo de los animales o vegetales, pero, si bien no podremos llegar nunca a conocer a fondo el problema fundamental de la vida, el protoplasma, ni a explicar las leyes fundamentales de su formación y transformación: no desistiremos por eso de estudiar las fuerzas y factores que para estas transformaciones son de importancia, tratando de conocer los agentes físicos y químicos que dominan la formación de los organismos o influyen en ella, agentes y fuerzas que, a lo menos hasta cierto grado, podremos averiguar y descubrir por los métodos mecánicos de la ciencia.

Vamos a ocuparnos en el presente trabajo solamente en la cuestión de qué manera resulta la regularidad tan evidente que las hojas manifiestan en su posición sobre el tallo.

#### A. *Los fenómenos generales de la filotaxis.*

Contemplando un vástago con hojas, observamos que de un nudo puede salir: o una sola hoja, o cada vez un par, o que las hojas se encuentran insertadas en número de tres o más en cada nudo, y en conformidad con su posición, denominamos las hojas: alternas, opuestas o verticiladas respectivamente.

En la posición opuesta, las hojas de cada par se dirigen a los lados opuestos, formando sus planos medianos un ángulo de  $180^\circ$  uno con otro; el par siguiente está insertado casi siempre de tal modo que sus planos medianos demedian el ángulo de  $180^\circ$  del par anterior, el tercer par como el primero, el cuarto igual al segundo, y así sucesivamente. De esta manera la posición de las hojas con relación a la luz, es la mejor posible no dando sombra ninguna hoja a la inmediata inferior. El ángulo de divergencia de cada par de hojas es de  $180^\circ$ , como queda dicho, y si imaginamos unidos por una recta los puntos de inserción de las hojas del

primer par con los del tercero, quinto, etc., como asimismo los puntos de inserción de los miembros del segundo, cuarto, sexto, etc. par, llegamos a la construcción de cuatro líneas rectas y longitudinales en la superficie del tallo, denominadas “ortósticas” (1).

En la posición verticilada, la distribución de las hojas de cada verticilo siempre es regular, quiere decir que los ángulos de divergencia entre las hojas (los ángulos que forman sus planos medianos uno con otro) en cada verticilo son constantes y todos iguales entre sí. Formando, por ejemplo, 4 hojas un verticilo, su divergencia debe ser siempre un ángulo recto; siendo el número de miembros en cada verticilo 3, 5, 6, etc., la divergencia será de  $\frac{360^\circ}{3}$ ,  $\frac{360^\circ}{5}$ ,  $\frac{360^\circ}{6}$ , etc. También en esta filotaxis observamos, que las hojas correspondientes al verticilo inmediato superior están insertadas de tal modo que siempre caen en el hueco entre las hojas del verticilo inferior, de suerte que, lo mismo que en la posición opuesta, sus planos medianos siempre demedian los ángulos de divergencia del verticilo anterior. La consecuencia natural de tal posición regular debe ser, que todos los verticilos pares, y todos los impares respectivamente, siempre presentan una colocación idéntica. Construyendo las “ortósticas” entre los puntos de inserción de todas las hojas de los verticilos pares, como también entre las hojas de los verticilos impares, encontramos que su número es igual al número doble de las hojas de cada verticilo, o sea de 8 cuando se trate de verticilos tetrámeros, de 10 cuando sean los verticilos compuestos de 5 hojas, etc.

Pasemos a los tallos con posición alterna de las hojas e imaginémoslos construídos los planos medianos por los puntos de inserción de las hojas contiguas. Los planos de cada vez 2 hojas se cortan en el eje central del tallo formando el *ángulo de divergencia*, y podemos constatar fácilmente que la divergencia entre todas las hojas es igual. Siendo así que cada hoja en esta filotaxis

(1) orthós—recto; stíchos—serie, fila.

nace de otro nudo del tallo que las demás, podremos unir sus puntos de inserción por una línea que sube en forma de una espira alrededor del tallo. Esta espira debe tocar las hojas sucesivamente en el orden de su nacimiento sobre el cono vegetativo del tallo, y la llamamos por eso la "espira genética", o "espira fundamental" (denominación más usada que la primera).

Es evidente que para llegar de una hoja a la próxima, podemos proceder en dos caminos: uno más corto, el otro más largo, con dirección contraria, resultando, como fácilmente se comprende, siempre más grande el ángulo de divergencia entre dos hojas, cuando pasemos por el camino más largo. Para nuestros estudios vendrá en consideración únicamente el camino corto.

Siguiendo la espira fundamental, desde una hoja determinada y con rumbo hacia arriba, nuestra línea pasará más o menos pronto, es decir, después de efectuadas una o más vueltas alrededor del tallo, por una hoja que se encuentra insertada en línea perpendicular por encima de la hoja de partida. Las hojas por cuyo punto de inserción pasamos en nuestro camino, tienen todas igual distancia una de otra. Si imaginamos proyectada la espira fundamental en un plano horizontal y construimos los radios que corresponden a los planos medianos de las hojas, los ángulos de divergencia entre dichos radios todos son iguales.

La parte recorrida sobre la espira fundamental, desde una hoja hasta la primera hoja que en la misma ortóstica se encuentre, la llamamos un "ciclo" o "período". Siguiendo la espira más hacia arriba, dejamos constancia de que el ciclo siguiente corresponde completamente al anterior, encontrándose la segunda hoja de este período insertada en la misma ortóstica que corresponde a la hoja N° 2 del primer ciclo, la tercera del ciclo superior en la ortóstica de la hoja de igual enumeración del inferior, y así sucesivamente. Sucede lo mismo en cada período ulterior, y vemos pues que el número de las ortósticas en una filotaxis siempre es igual al número de hojas que constituyen un período.

Tomemos por ejemplo una planta de Maíz o de Caña (Fig. 1), una rama de Tala (Fig. 2) o un Clavel del aire, como p. ej. *Tilandsia cordobensis* (Fig. 3). Sus hojas están insertadas de tal modo que caen alternando a los dos lados opuestos del tallo. Pasa por eso la espira fundamental después de media vuelta alrededor del tallo, de una hoja N° 1 a otra, N° 2, y de allí en otra media vuelta a una hoja N° 3 que se encuentra en la misma ortóstica con el N° 1. Continuando la espira, cada vez después de media vuelta llegamos a los Nros. 4, 5, etc., y claro está que todas las hojas de números impares se encuentran en una ortóstica, las de números pares en otra. La divergencia entre dos hojas corresponde siempre a un ángulo de  $180^\circ$ , y pertenecen cada vez 2 hojas a un ciclo, p. ej. los Nros. 1 y 2, los Nros. 3 y 4, etc., etc.

Estudiando la filotaxis en una Ciperácea (Fig. 4), una Azucena u otra Monocotiledónea, o en el Aliso (Fig. 5), encontramos que la espira fundamental, para llegar de una hoja N° 1 a la próxima hoja insertada en la misma ortóstica, debe pasar por 2 hojas, de modo que el ciclo en este caso comprende 3 hojas (contando, como siempre lo haremos, la hoja de partida). Imaginando proyectada la espira de un ciclo en un plano horizontal, obtenemos un círculo sobre cuya periferia las 3 hojas del ciclo se encuentran simétricamente repartidas, correspondiendo su divergencia cada vez a un ángulo de  $\frac{360^\circ}{3} = 120^\circ$  (fig. 5). Comparando el primer ciclo con los siguientes encontramos 3 ortósticas.

Supongamos, antes de pasar a consideraciones más generales, un tercer caso, el que por ejemplo nos presenta la rama de un Duraznero (Fig. 6). Construyendo la espira fundamental, observamos que una vuelta entera alrededor del tallo no nos lleva todavía a una hoja que fuera insertada en la misma ortóstica con la hoja de partida, sino que tenemos que efectuar una segunda vuelta entera para encontrar tal hoja. El ciclo comprende en este caso 5 hojas, cuya divergencia se puede medir en  $144^\circ$ , ángulo que,

como se ve, no corresponde a la fracción  $\frac{360^\circ}{5}$ , sino a la de  $\frac{2 \cdot 360^\circ}{5}$ , hecho que se explica por no corresponder la espira del ciclo entero proyectada sobre el plano horizontal a un círculo, sino a dos. El número de ortósticas en este caso es de 5.

La espira fundamental, tanto en este caso como en el ejemplo anterior puede correr del punto de partida con dirección a la izquierda o a la derecha, y es costumbre, llamarla en el primer caso "dexiódroma", en el segundo "leódroma" (1), denominación que parece contrariar con la marcha misma. Explíquese esta contradicción aparente y que está en oposición a la denominación usada en la técnica (hablando p. ej. de las circunvoluciones de un tornillo, etc.), por la idea de que nos encontráramos dentro de la espira (ideado el tallo como de vidrio) y viéramos de allí la marcha de la espira: en tal situación la espira dexiódroma corre efectivamente de la izquierda a la derecha, la leódroma en cambio de la derecha a la izquierda. Casi más sencilla que la suposición de encontrarnos en el interior del tallo y con eso dentro de las vueltas de la espira, nos parece la idea de imaginar la espira como una escalera-caracol en que subimos: si al subir siempre dirigimos nuestro lado derecho hacia el eje de la escalera, la espira es dexiódroma, en caso contrario leódroma. La marcha de la espira fundamental normalmente es constante, y son bastante raros los casos en que observamos un cambio de su dirección.

Por ser más cómodo y más claro, se suele dar a la hoja de partida el N° 0, y no 1, y vemos por eso que las 5 ortósticas corren por las hojas 0, 5, 10, 15..., 1, 6, 11, 16..., 2, 7, 12, 17..., 3, 8, 13, 18..., y 4, 9, 14, 19... respectivamente.

Conforme a lo que acabamos de exponer en nuestros tres ejemplos aludidos, vemos que podemos expresar cualquier tipo de filotaxis de dos modos: o indicando por números el ángulo de la divergencia (en nuestros ejemplos: 180°, 120°, 144°), o expresan-

(1) dexiós=derecho, leiós=izquierdo, drómos=marcha.

do este ángulo por el quebrado que le corresponde como sector de un círculo ( $1|2$ ,  $1|3$ ,  $2|5$ ). La última forma es la más usada, por ser la más cómoda; pues indudablemente es más fácil y sencillo averiguar las cifras del numerador y del denominador, por observación directa, que dejar constancia del ángulo de divergencia por cálculo matemático. Además, este modo de expresar una filotaxis, tiene la gran ventaja de que el numerador de la fracción siempre nos indica el número de vueltas que tiene que hacer la espira fundamental al recorrer un ciclo entero, mientras que el denominador nos enseña el número de las hojas que pertenecen al ciclo, y por lo tanto al mismo tiempo el número de las ortósticas de la filotaxis respectiva. En el primer ejemplo arriba designado, la espira fundamental debía efectuar una sola vuelta para recorrer un ciclo, componiéndose éste de 2 hojas; corresponde por consiguiente a esta filotaxis el quebrado de  $1|2$ . El segundo ejemplo nos presentaba una filotaxis en que la espira también por una sola vuelta llegaba a una hoja en la misma ortóstica que la hoja de partida; constituyéndose el ciclo en este caso de 3 hojas, la filotaxis respectiva se expresa por la fracción de  $1|3$ . En nuestro último ejemplo veíamos que la espira fundamental debía verificar 2 vueltas para recorrer un ciclo, y que el número de las hojas por las cuales pasaba la espira en este su camino, era de 5; el quebrado por el cual queda indicado este tipo de filotaxis, es por lo tanto de  $2|5$ .

Una filotaxis como de  $13|34$ , correspondería, como es evidente, a un tipo en que la espira fundamental tiene que realizar 13 vueltas alrededor del tallo, para llegar a una hoja que con la hoja N° 0 se encuentra en la misma ortóstica, y cuyo ciclo está formado por 34 hojas.

Se conoce un gran número de diferentes filotaxis en las plantas, y teóricamente podemos imaginar una infinidad de divergencias; pero es relativamente limitado el número de los tipos que

con frecuencia en la naturaleza se observan. Las filotaxis que más a menudo se encuentran, son aquéllas en que los ángulos de divergencia tienen un valor entre las fracciones de  $1|2$  y  $1|3$ , como por ejemplo  $2|5$ ,  $3|8$ ,  $5|13$  y otros.

Siendo así que una disposición espiralada no se observa solamente en hojas de follaje, sino también en ciertas inflorescencias con flores muy estrechamente unidas, como en los capítulos de las Compuestas, y además, y de una manera muy característica, en la agrupación de los carpelos en los conos de las Coníferas (Abeto, Pino, Araucaria, etc.), y siendo así que en tales sistemas los órganos están sujetos a las mismas leyes matemáticas que en la disposición de las hojas de follaje en las ramas: podremos tomar también las citadas agrupaciones en el alcance de nuestras consideraciones.

Así observamos, por ejemplo, en muchas Dicotiledóneas y en conos de Coníferas una filotaxis a que corresponde la fracción de  $8|21$ ; en otros conos o en capítulos de Compuestas tipos como  $13|34$ ,  $21|55$ ,  $34|89$ , y otros quebrados más; las mismas filotaxis las observamos en las rosetas de hojas muy acercadas, como las vemos en *Bryophyllum*, *Sempervivum* u otras Crasuláceas, o en los espádices de las Aráceas, etc.

Si ordenamos los quebrados citados, conforme a la magnitud de sus numeradores y de los denominadores, llegamos a establecer la siguiente sucesión:

$$1|2, 1|3, 2|5, 3|8, 5|13, 8|21, 13|34, 21|55, 34|89\dots,$$

y vemos que resulta lo siguiente:

1º Contando desde el tercer quebrado, el numerador de cada fracción es igual a la suma de los numeradores de las dos fracciones anteriores, su denominador igual a la suma de los dos denominadores precedentes;

2º Calculándose en grados de la circunferencia de un círculo, el valor de cada quebrado resulta:

$1/2 = 180^\circ$	$1/3 = 120^\circ$
$2/5 = 144^\circ$	$3/8 = 135^\circ$
$5/13 = 138,46^\circ$	$8/21 = 137,12^\circ$
$13/54 = 137,64^\circ$	$21/55 = 137,45^\circ$
$34/89 = 137,52^\circ$	$55/144 = 137,50^\circ$
$89/233 = 137,510^\circ$	$144/377 = 137,506^\circ, \text{ etc.};$

se ve, pues, que los valores de los quebrados son alternativamente mayores y menores, es decir que el valor de cada fracción está entre los valores de los dos quebrados anteriores, siendo mayor que el último, pero menor que el penúltimo;

3° Van convergiendo los valores, sucesivamente a un valor-límite irracional que empieza con  $137,5^\circ$ , y que puede calcularse aritméticamente en  $137^\circ 30' 28''$ ; los valores son alternativamente mayores o menores que este valor-límite, al que se van aproximando cada vez más, pero al que nunca alcanzan.

Por un cálculo matemático resulta que los quebrados pueden ser reducidos a los valores aproximativos de un quebrado continuo de la forma

$$\frac{1}{2 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{\vdots}}}}}$$

cuyo valor puede calcularse por medio de una ecuación de 2° grado; poniendo pues

$$\frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{\vdots}}} = x,$$

obtenemos:

— 35 —

$$\frac{1}{2+x} = \frac{1}{2 + \frac{1}{1+x}},$$

de lo que resulta:

$$x = \frac{1}{1+x},$$

y por consiguiente:

$$x^2 + x = 1,$$

de cuya ecuación se calcula el valor del quebrado continuo, igual a

$$\frac{3 - \sqrt{5}}{2}.$$

La serie de las fracciones antes citadas representa, como fué dicho ya, aquellos tipos de filotaxis que en la naturaleza se observan con más frecuencia. La llamamos por eso la “serie principal”. Pero a más de los quebrados de esta serie principal, se encuentran, si bien menos a menudo, fracciones que corresponden a tipos más raros de filotaxis, y que pueden agruparse en otras series, llamadas “secundarias”, de las cuales mencionaremos algunos ejemplos, como:

$$\begin{aligned} &1|3, 1|4, 2|7, 3|11, 5|18, 8|29\dots, \\ &1|4, 1|5, 2|9, 3|14, 5|23, 8|37\dots, \\ &1|5, 1|6, 2|11, 3|17, 5|28, 8|45\dots, \\ &1|6, 1|7, 2|13, 3|20, 5|33, 8|53\dots, \end{aligned}$$

y otras series más, para las cuales rigen, como se ve, las mismas leyes de continuación que para la serie principal, quiere decir: que el numerador y el denominador de cada fracción son iguales a la suma de los numeradores y denominadores respectivamente de los dos quebrados precedentes.

Puede suceder que en un vástago se encuentran diferentes filotaxis, originadas por torsiones del tallo o por la influencia de fuerzas de presión, etc., y que pueden pertenecer a una misma serie: en la base por ejemplo la filotaxis a que corresponde la fracción  $2|5$ , más arriba empero una posición como de  $3|8$ . Pero observamos también que en la región inferior de una rama existe una filotaxis con fracción de la serie principal, mientras que en la parte superior esta filotaxis pasa a un tipo de otra serie. Así he podido constatar por ejemplo, que en una rama del Sauce llorón las hojas de abajo estaban insertadas conforme al quebrado  $1|2$ ; siguiendo más arriba, la filotaxis era de  $1|3$ , y luego la de  $3|8$ ; en otra rama del mismo árbol vi que las hojas inferiores se presentaban insertadas conforme a la posición de  $2|5$ , mientras que en la región superior su filotaxis era de  $2|7$ .

En general empero la filotaxis suele ser constante en una planta, presentando todas las hojas en todas las ramas las mismas divergencias. Pero tal regla sufre excepciones y no solamente en casos como los que acabamos de mencionar, en que los cambios en la filotaxis pueden explicarse por factores mecánicos. Así conocemos muchas plantas cuyas hojas en las regiones inferiores son alternas, las de arriba en cambio opuestas, o vice versa, como p. ej. sucede en muchas Compuestas, etc.; o que en algunas ramas las hojas son verticiladas, en otras opuestas; podemos constatar esto p. ej. en el Quebracho blanco, en que las ramas superiores y enderezadas, como también las ramas más fuertes de la región inferior, suelen llevar hojas verticiladas, insertadas en verticilos trímeros, mientras que las hojas en las ramas más débiles se muestran generalmente colocadas en posición opuesta, o son alternas y dísticas.

Por fin, se conocen también casos en que las hojas no presentan ninguno de los tipos de filotaxis precitados, sino que o todas son unilateralmente insertadas, o que poseen una posición del todo irregular. En todos estos casos ignoramos completamente las

causas de la falta de regularidad, y tenemos que suponer que serán causas internas las que motivan tales irregularidades.

Cuanto más grande es el número de miembros que pertenecen a un ciclo, y cuanto más apretados son éstos, tanto menos claramente se pone en evidencia en general la espira fundamental, de modo que no siempre es fácil conocer y construir esta espira. Si estudiamos un sistema de numerosos órganos, dispuestos en espiral, como las flores del capítulo de una Compuesta, por ejemplo de un Girasol (*Helianthus annuus*), o como las escamas carpelares en el cono de una Conífera, primero saltan a la vista unas líneas que en el capítulo corren en forma de curvas centrípetas, es decir, de la periferia al centro del capítulo, en el cono con dirección acrópeta, subiendo hacia la derecha e izquierda. Los ángulos que forman estas líneas con la horizontal, son mucho más grandes que el ángulo de la espira fundamental con la línea horizontal, pero no alcanzan al ángulo recto de las ortósticas. Llamamos "parásticas" (1) estas espiras dexiódromas y leódromas, las cuales se nos presentan como las líneas de unión entre miembros del sistema que no son contiguos en la espira fundamental. Su marcha revela una regularidad matemática, lo mismo que la de la espira fundamental o la de las ortósticas.

Para hacer resaltar bien claramente la posición y dirección de las parásticas, supongamos que cortáramos un tallo cilíndrico en una de sus ortósticas, en toda su longitud, extendiendo el manto del cilindro en un plano. Resultará un rectángulo cuyos bordes izquierdo y derecho están dados por la línea en que hemos cortado el cilindro.

En la figura esquemática N° 7 tenemos tal manto de cilindro, y se encuentra representada cada una de las hojas del tallo por un circulito que lleva el número que corresponde a la hoja respectiva en el sistema. Encontramos 13 ortósticas sobre el man-

(1) pará=junto con, al lado de; stíchos=serie, fila.

to, enumeradas de I a XIII (los dos bordes del rectángulo representan, como es evidente, una misma ortóstica), y si seguimos por un ciclo la espira fundamental que corre por las hojas 0, 1, 2, 3..., y que hemos designado con a—j, vemos que está cortada en secciones rectilíneas, cuyo curso nos demuestra que esta espira hace 5 vueltas enteras para llegar a una hoja que con el N° 0 se encuentra insertada en la misma ortóstica, hoja que por lo tanto está situada verticalmente arriba del N° 0. A esta hoja le corresponde el N° 13. El ciclo comprende por lo tanto en el caso de nuestra figura, 13 hojas, de modo que podemos expresar la filotaxis por la fracción  $5|13$ .

En la figura, a más de la espira fundamental y de las ortósticas, están indicadas también las parásticas o espiras secundarias, de su parte lo mismo que la espira fundamental cortadas en secciones rectilíneas. Hacemos constancia de la parástica que forman las hojas 0, 2, 4, 6, 8..., y de la que corre paralela con ésta pasando por las hojas 1, 3, 5, 7, 9...; llamamos ambas parásticas las "líneas de 2" y observamos que las circunvoluciones de una corren entre las de la otra. Además encontramos las "líneas de 3", en forma de 3 espirales paralelas entre sí, pasando por las hojas

0, 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 ...,  
 1, 4, 7, 10, 13, 16, 19, 22 ...,  
 2, 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23 ...,

luego las "líneas de 5" que unen las hojas

0, 5, 10, 15 ...,  
 1, 6, 11, 16 ...,  
 2, 7, 12, 17 ...,  
 3, 8, 13, 18 ...,  
 4, 9, 14, 19 ...,

las "líneas de 8", correspondiendo a las 8 parásticas:

0, 8, 16, 24 ...,  
 1, 9, 17, 25 ...,  
 2, 10, 18, 26 ...,  
 3, 11, 19, 27 ...,  
 4, 12, 20, 28 ...,  
 5, 13, 21, 29 ...,  
 6, 14, 22, 30 ...,  
 7, 15, 23, 31, ...,

y por fin las "líneas de 13" que forman las ortósticas.

La espira fundamental puede interpretarse, como es natural, como la "línea de 1".

Resulta, pues, de lo que acabamos de exponer, que en el ejemplo aludido, a más de la espira fundamental existen 4 espiras secundarias o parásticas: las líneas de 2, de 3, de 5 y de 8, y que la diferencia de los números de las hojas contiguas en cada una de estas parásticas es igual al número en que figuran las parásticas respectivas en el sistema.

Con respecto a la dirección que presentan los diferentes sistemas de parásticas, es de notar que su inclinación es alternativamente a la izquierda y a la derecha, hecho de importancia del que tendremos que acordarnos más tarde.

En vástagos en que la espira fundamental es bien visible, es relativamente fácil, como hemos visto, averiguar la filotaxis, fijando una ortóstica y contando el número de los miembros que forman un ciclo. Pero si se trata de dejar constancia de la filotaxis en un sistema cuyos miembros están insertados muy densa y apretadamente, de modo que la espira fundamental no es directamente visible (y ya el ejemplo representado en la figura precedente nos da una prueba), nos puede servir de ayuda el hecho precitado de que la diferencia de los números de las hojas contiguas en una misma parástica siempre es conforme al número de las parásticas paralelas respectivas.

Sirva como ejemplo de tal sistema de hojas muy numerosas, una piña de Abeto, de la que nos puede dar una idea el bosquejo de la Fig. 8, y trátase de averiguar el quebrado de la filotaxis de esta piña.

Se marca con el número 0 una escama cualquiera, situada cerca de la base del cono, y se averigua por observación exacta otra escama insertada verticalmente arriba del N° 0, señalándola con  $x$ . Cuéntanse ahora las parásticas dexiódromas y leódromas (o sea las que se dirigen a la derecha y a la izquierda respectivamente), lo que se hace fácilmente en la base de la piña, donde vemos cómo se cruzan las parásticas. En nuestra figura las parásticas leódromas son las "líneas de 8", las dexiódromas las "líneas de 13", de suerte que existen 8 parásticas en una dirección, y 13 en la dirección opuesta.

En la parástica leódroma que pasa por 0, las escamas sucesivas llevan los números 8, 16...; el N° 16 está situado al mismo tiempo en la parástica dexiódroma que pasa por la escama  $x$  que buscamos; en esta parástica las escamas sucesivas pueden marcarse por los números 29, 42, 55..., coincidiendo este último número con la escama  $x$ . La ortóstica que une el 0 con el 55, es, por consiguiente, la "línea de 55", y 55 es, por lo tanto, el denominador de la fracción de la filotaxis a averiguar. De la misma manera se encuentran los números que corresponden a las escamas designadas por  $x'$  y  $x''$ , y que son 110 y 165 respectivamente.

Nos falta ahora, dejar constancia del número de las circunvoluciones que describe la espira fundamental, para llegar de la hoja 0 a la hoja 55, número que nos dará el numerador del quebrado que en el caso aludido expresa la filotaxis.

Para aclarar esta cuestión, conviene aplicar el mismo procedimiento que hemos tomado antes, imaginando que cortamos la superficie del cono (que suponemos de forma cilíndrica) por una línea longitudinal y extendemos el manto en plano (Fig. 9). Uniendo ahora las escamas conforme a su orden genético, vemos

que la espira fundamental pasa en vueltas muy estrechas (seccionadas) alrededor del cilindro. Seguimos primero a la línea de 8, desde la escama N° 0 hasta el N° 16. En esta línea, la espira fundamental entre la primera escama y la segunda, o sea entre 0 y 8, forma 3 vueltas, entre la segunda y la tercera (8—16) otras tantas, total por eso  $2.3 = 6$  vueltas. Pasamos ahora a las líneas de 13, en cuya línea la espira fundamental tiene que efectuar cada vez 5 vueltas para llegar a las escamas contiguas, o sea de 16—29, de 29—42 y de 42—55, total entonces  $3.5 = 15$  vueltas. Resultan pues en total  $6 + 15 = 21$  vueltas, de modo que corresponde la fracción de  $21/55$  a la filotaxis en cuestión, fracción que, como hemos visto, pertenece a la serie principal.

#### B. *Los factores mecánicos de que depende la filotaxis.*

Habiendo demostrado en varios ejemplos los fenómenos generales de las filotaxis, cabe preguntar, cómo se explicarán las regularidades observadas, cuáles serán las leyes mecánicas que dominan la formación del cuerpo vegetal, cuáles las causas que motivan que en la posición de las formaciones laterales de un tallo siempre deben resultar los valores tan regulares de los ángulos de divergencia.

Esta pregunta se nos impone con tanto más razón cuanto que la ciencia biológica moderna está empeñada con verdadero ahínco en encontrar, mientras sea posible, una explicación mecánica de la organización y formación del cuerpo de las plantas, en descubrir las leyes físicas y químicas que rigen en el mundo orgánico. Fué el célebre botánico alemán Guillermo Hofmeister, el primero quien en la cuestión de la filotaxis siguió tal camino (1868), y progresando en él fué Simón Schwendener el que en su "Teoría mecánica de las filotaxis" (Berlín, 1878) dió a este problema una sólida base científica. Ya tres decenios antes de Hofmeister, los hermanos L. y A. Bravais habían empezado con po-

ner en evidencia por estudios matemáticos, que la disposición de las hojas en los tallos podía expresarse aritméticamente. Más o menos al mismo tiempo que los dos citados investigadores franceses, en Alemania los botánicos Carlos Schimper, y continuando las ideas de éste, Alejandro Braun, se habían ocupado en el problema de la filotaxis. Pero estos autores, o habían considerado las hojas solamente como puntos matemáticos aislados, o habían creído deber estudiar el problema de su posición exclusivamente bajo puntos de vista filosóficos, y lo habían omitido ir al fondo de la cuestión y tomar en consideración las condiciones del origen de las hojas, y las fuerzas mecánicas que motivan su posición definitiva. Pero precisamente estos factores mecánicos son los de que depende en primer lugar la filotaxis, como lo ha probado el maestro Schwendener, y como lo trataremos de exponer.

Las hojas nacen, como es sabido, por origen exógeno en el cono vegetativo del tallo. En éste, el crecimiento a lo grueso y a lo largo son dos procesos independientes uno del otro, de los cuales ya uno ya otro puede ser más intenso. Por esta razón no puede extrañar que los órganos anexos al tallo, las hojas, en su tendencia de crecer y de extenderse casi siempre experimentan resistencias, sea en la dirección longitudinal del órgano de origen, sea en su dirección transversal, siendo así que la evolución de los órganos laterales no suele ir al paso del crecimiento del órgano madre. La resistencia será, como es natural, más grande en la dirección del crecimiento menor del tallo, más pequeña en la del crecimiento más intenso de éste. Si suponemos que el crecimiento del eje central se realizara solamente a lo grueso, mientras que los órganos laterales trataran de aumentar su tamaño de igual modo en todas las direcciones — conservando la forma de su corte transversal — claro está que las resistencias que encuentran los órganos laterales, deben alcanzar su *máximum* en la dirección longitudinal, su *mínimum* empero en la transversal.

El efecto de la resistencia que las hojas encuentran en su ten-

dencia de expansión, será en este caso igual al efecto de una fuerza de presión en la dirección longitudinal, paralela al eje.

Si, en cambio, es más intenso el crecimiento del órgano de origen en la dirección longitudinal, o si el tallo crece exclusivamente a lo largo, tal modo de crecer, siendo en lo demás las condiciones las mismas que en el primer caso citado, en su efecto será igual al efecto de una fuerza de tracción en sentido longitudinal.

Estudiando un sistema de órganos laterales muy apretadamente insertados, observamos que estos órganos después de nacer en el cono vegetativo del tallo casi siempre sufren cambios legales en su posición, de modo que su colocación definitiva varía de una manera más o menos notable de su posición originaria, cambios que precisamente en la diferencia mencionada entre la tendencia de la expansión de los órganos laterales y la intensidad con que crece el órgano madre, encuentran su explicación. Estos cambios, estas "traslaciones", son tales que las divergencias que forman las parásticas una con otra, siempre varían, en un sentido tal que el ángulo de su divergencia se va acercando cada vez más a aquel ángulo que más arriba habíamos designado como el "ángulo límite". La filotaxis, correspondiendo a eso, se modifica de tal modo que está representada por miembros cada vez más altos de la serie de fracciones que hemos enumerado antes.

¿Cómo se explica ahora que en estos procesos de modificación no se observan cualesquiera otras fracciones, sino precisamente aquellas que conocemos de una de las series antes indicadas?

Tratando de encontrar una solución del problema, tenemos que distinguir dos cosas:

- 1° la formación de nuevos órganos en contacto con los que ya existen en el cono vegetativo, y
- 2° las traslaciones posteriores que experimentan los órganos laterales, debido a la presión mutua que ejercen uno sobre

otro, y la desigual intensidad con que crece el órgano madre y sus anexos respectivamente.

Siendo así que ante todo el segundo punto es accesible a un tratamiento matemático-mecánico, y que su solución puede suministrar una base sólida para contestar otras cuestiones ulteriores, empezaremos por tratar aquél, y procuraremos demostrar, cuán importante papel desempeñan factores mecánicos en el problema de las filotaxis.

### I. *La traslación de los órganos laterales por su presión mutua.*

Supongamos que cortáramos un tallo cilíndrico con la filotaxis de 13|34 en una ortóstica, y lo extendiéramos en un plano (Fig. 10). Las inserciones de las diferentes hojas están marcadas por pequeños círculos y enumeradas. La espira fundamental que pasa por todas las hojas, se nos presenta en la figura como un sistema de líneas rectas, paralelas entre sí e inclinadas un poco con respecto a la horizontal. Trátase ahora de demostrar que por la presión que las hojas ejercen una sobre otra, o sea por causas mecánicas, éstas deben sufrir traslaciones, en cuya consecuencia las divergencias deben acercarse necesariamente al ángulo límite.

Construimos saliendo de una hoja demediada, y por lo tanto saliendo de un mismo punto, la hoja N° 12 en la figura, dos líneas: la línea de 3 y la de 5; éstas se cortan en la hoja N° 27. Estas dos líneas las podemos imaginar como los dos cabrios de la armadura de un techo, cuya longitud e inclinación son distintas: la línea de 5 representa el cabrio más corto y más enderezado de la armadura, la línea de 3 el cabrio más largo y más inclinado. El ángulo que forman los cabrios, en la figura es recto, pero no es constante, como veremos, sino que puede ser mayor o menor que un recto.

Para simplificar en lo posible el problema, sea supuesto que queden constantes la forma y el tamaño de los planos de inser-

ción de las hojas durante sus traslaciones, y que la forma del corte transversal de estas hojas rígidas sea la de un círculo, forma más sencilla para tratar el problema. Suponemos además que el órgano axil, el tallo, crece exclusivamente a lo grueso, pero no a lo largo. Así se supone como variable única y exclusivamente el diámetro del eje de origen, y con eso el ángulo que forman los cabrios.

### 1. *Las traslaciones de órganos rígidos, de forma circular.*

Como ya lo dijimos antes, el crecimiento exclusivamente transversal del tallo en su efecto sobre las hojas es igual a una presión que sobre el sistema actúa de arriba y en dirección longitudinal, o sea en dirección paralela al eje longitudinal del sistema. Esta presión debe transmitirse a todos los miembros del sistema, en la dirección de las parásticas que son los cabrios de la armadura, en nuestro caso las líneas 12—27—12. Debe descomponerse por lo tanto la fuerza de la presión en sus dos componentes, cuya dirección está dada por la dirección de los dos cabrios, y cuya magnitud resulta del paralelogramo de las fuerzas: una corre en la dirección de la línea de 5 (27, 22, 17, 12), mientras que la otra sigue la dirección de la línea de 3 (27, 24, 21, 18, 15, 12).

La presión que obra sobre la punta de la armadura (equivalente, como queda dicho, al crecimiento a lo grueso del tallo) tiene por consecuencia que se baja la punta. Siendo desiguales los dos cabrios, la punta no podrá bajar en línea perpendicular, sino en dirección oblicua y un poco curva, moviéndose la punta con dirección hacia el cabrio largo. Una hoja, como por ejemplo el N° 37 de nuestra figura, el cual al principio se encontró del lado izquierdo de la línea vertical por 0, se mueve paulatinamente hacia la derecha, llega a la misma línea perpendicular y pasa más allá llegando al lado derecho de ésta. (Fig. 11).

Por la presión de arriba, la forma del paralelogramo 12, 27, 12, —3, ha cambiado: ha tomado una forma rómbica, habiéndose alargado la diagonal 12—12, por aumentar el grosor del tallo, y el ángulo de la punta, 12—27—12, ha crecido: en el momento en que la hoja N° 37 llega al límite representado en la Fig. 11, este ángulo es igual a  $120^\circ$ .

Habiendo pasado el N° 37 más allá de la ortóstica por 0, inmediatamente se forma un contacto entre los miembros en la dirección diagonal: son los miembros de la línea de 8 los que ahora se tocan, de modo que en este momento hay contacto en 3 direcciones: en la línea de 3, la de 5 y la de 8, encontrándose ahora agrupados cada vez 6 órganos alrededor de cada hoja. Si sigue actuando la presión en el mismo sentido, primero se suspende el contacto entre los miembros de la línea de 3, y la armadura que por un momento estaba formada por 3 cabrios, ahora se compone de las líneas de 5 y de 8.

Por el cambio de los cabrios la base de la nueva armadura se pone mucho más corta que la de la armadura primitiva: al principio la base era igual a la circunferencia del tallo (12—12), ahora dividiendo la línea de 8 el ángulo de la punta en dos mitades, siendo la bisectriz de este ángulo, esta línea divide la base del triángulo de la armadura en 2 partes que entre sí se comportan como los catetos del triángulo, o sea como de 3:5. La base de la nueva armadura es por lo tanto sólo  $\frac{3}{8}$  de la primera.

El ángulo de la punta de la armadura en este momento es igual a  $\frac{120^\circ}{2} = 60^\circ$ . Encontrándose ahora el cabrio más largo, la línea de 5, como se vé, en el lado izquierdo, las traslaciones ulteriores se efectúan ahora con dirección hacia el lado opuesto que antes: aumentando de nuevo el ángulo de la punta, ésta y con ella todos los miembros de la línea de 8, inclusive por consiguiente el N° 37, vuelven a dirigirse a la izquierda, hasta que otra vez alcanzan su límite, a que llegan cuando el ángulo de la punta llega nuevamente a ser de  $120^\circ$ . En este momento entran en contacto los

miembros de la línea de 13, de modo que se repite el caso de antes, de que 3 cabrios forman la armadura: la línea de 5, la de 8 y la de 13, y otra vez vemos que el nuevo cabrio, la línea de 13, llega a ser la bisectriz del ángulo entre los dos cabrios hasta ahora activos. Continuando la presión de arriba, queda suspendido el contacto en la línea de 5, formándose la armadura por las de 8 y de 13; la punta vuelve a la derecha. En el próximo "máximo", los miembros de la línea de 21 entran en contacto, más tarde los de la línea de 34, de 55 y así sucesivamente, correspondiendo, como se ve, las parásticas que sucesivamente forman los cabrios de la armadura, a la serie ya conocida de: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233...

Observamos pues que la armadura siempre está formada por dos cabrios de diferente longitud (exceptuando los momentos en que la componen 3 cabrios), de los cuales el más largo está representado cada vez por la parástica de los valores menores, el más corto por la de los valores mayores. La punta de la armadura, bajo la presión de arriba se dirige cada vez en línea oblicua y curva hacia el lado del cabrio más largo. Y además observamos que por entrar en acción un nuevo cabrio, el contacto siempre se pierde primero en el cabrio hasta entonces más largo, o sea en la línea o la parástica de los mayores valores.

Debido al movimiento de la punta en línea curva hacia el lado del cabrio más largo, es que la punta se inclina alternando hacia la derecha y la izquierda; va oscilando, por decirlo así, de un lado al otro. Gráficamente estas oscilaciones de la punta de la armadura pueden ilustrarse por una línea en zigzag, cuyas secciones se ponen más chicas cada vez y más inclinadas, hasta ponerse al fin infinitamente pequeñas, acercándose cada vez más a la línea vertical. Esta línea en zigzag lleva por fin al ángulo límite de  $137^{\circ}30'28''$  cuyo valor, como fué mencionado antes, se ha calculado algebraicamente. Los puntos de vuelta de la línea co-

rresponden a divergencias que alternativamente son mayores y menores que este ángulo. (Fig. 12).

Las oscilaciones de la punta van por eso gradualmente disminuyendo, como lo vemos en nuestra figura, por la razón de que la punta de la armadura activa, por el cambio progresivo de las líneas de contacto, describe curvas cada vez más chicas que la primitiva.

Hemos puesto en evidencia con eso que, en caso de idear los órganos de un sistema como rígidos e invariables y de forma circular, y de suponer el crecimiento como realizándose exclusivamente en la dirección transversal, sucesivamente se ponen en contacto parásticas de cifras cada vez más altas, y que las divergencias se van acercando siempre más al valor límite.

Para dar una medida más exacta todavía para la amplitud de las oscilaciones, hemos reunido en la tabla que sigue más abajo, las divergencias extremas, correspondientes a los puntos sucesivos de vuelta de nuestra curva. Comienza la serie con la posición según 1|2, posición en que las líneas de 1 forman las parásticas de xiódromas y leódrumas, mientras que las líneas de 2 se presentan como ortósticas, o sea como las líneas de contacto longitudinales.

Si en este caso las traslaciones se efectúan hacia el lado derecho o izquierdo, depende naturalmente de las condiciones especiales de cada caso. Pero una vez empezados los movimientos de traslación, la presión longitudinal origina una inclinación cada vez mayor de las ortósticas primitivas, hasta que exista contacto en la dirección de las líneas de 3. La divergencia en este momento es de  $128^{\circ}34'$ . Habiéndose alcanzado a este valor máximo, los miembros de la línea de 1 se separan uno del otro, formando ahora las líneas de 2 y de 3 la armadura. El movimiento de la punta de ésta se dirige ahora hacia el lado opuesto, llegando el ángulo de divergencia poco a poco al valor máximo de  $142^{\circ}6'$ . En este momento las líneas de 5 entran en acción, volviéndose retrógrado el

movimiento y reduciéndose paulatinamente la divergencia al valor de  $135^{\circ}55'$ , y así sucesivamente.

Refiriéndonos a las divergencias sucesivas, la amplitud de las diferentes oscilaciones es:

$$180^{\circ} - 128^{\circ}34' = 51^{\circ}26'$$

$$142^{\circ}6' - 128^{\circ}34' = 13^{\circ}32'$$

$$142^{\circ}6' - 135^{\circ}55' = 6^{\circ}11'', \text{ etc.}$$

El estado de equilibrio en que las oscilaciones llegan a ser infinitamente pequeñas, corresponde al valor límite ya conocido de  $137^{\circ}30'28''$ .

*Divergencias máximas y mínimas alcanzadas durante las traslaciones por la presión longitudinal*

<i>Líneas de contacto</i>	<i>Divergencia</i>	<i>Amplitud de la oscilación</i>
1, 1, 2	$180^{\circ} -$	} } } } } } } }
1, 2, 3	$128^{\circ} 34'$	
2, 3, 5	$142^{\circ} 6'$	
3, 5, 8	$135^{\circ} 55'$	
5, 8, 13	$138^{\circ} 8'$	
8, 13, 21	$137^{\circ} 16'$	
13, 21, 34	$137^{\circ} 36'$	
21, 34, 55	$137^{\circ} 26'$	

En lo que respecta al método según el cual pueden hacerse los cálculos de los valores de las divergencias citadas en la tabla precedenté, daremos ahora el cálculo matemático en una forma en lo posible simplificada.

Sea dada una filotaxis en que se encuentren en contacto los

miembros de las líneas de 2, de 3 y de 5, formándose la armadura por lo tanto por 3 cabrios.

Construimos una figura (N° 13) bajo las condiciones indicadas, pero que, con el objeto de facilitar la construcción matemática, construimos de tal manera que continuamos hacia ambos lados las líneas de 2 y de 3, hasta la línea horizontal, de modo que resulta ampliada toda la figura a su doble ancho, presentándose por lo tanto 3 veces el punto 0 en la figura: una vez en el medio de la línea basal, y además en cada extremo de esta línea, designando los 3 puntos con 0,  $O_1$  y  $O_2$ .

El ángulo que forman los 2 cabrios exteriores (las líneas de 2 y de 3) uno con otro, es de  $120^\circ$ , siendo por eso de  $60^\circ$  el ángulo agudo de los rombos que resultan por cruzarse las parásticas. Para hacer más sencilla y clara la figura, hemos dejado de dibujar los circulitos que indicarían los planos de inserción de los diferentes órganos, indicándolos solamente en 7 puntos, por cuya construcción parcial resulta con evidencia el hecho de que existe contacto entre los órganos, en 3 direcciones.

Unimos los miembros de las líneas de 2 y de 5, o sean los órganos 0—12 y 0—30, y además los puntos 0—21 (la línea de 7) y 12—30 (línea de 3). De esta manera obtenemos dos triángulos, correspondientes a los puntos 0, 12, 21, y 0, 21, 30 respectivamente, y que designaremos con las letras ABC y ACD respectivamente. Estos dos triángulos son iguales; los ángulos en C son rectos.

Los pedazos entre cada dos miembros de la línea de 7 (0—7, 7—14, 14—21), son cada uno la diagonal de un paralelogramo (0, 4, 7, 3; 7, 11, 14, 10; 14, 18, 21, 17) cuyo lado menor es igual al diámetro de los órganos supuestos como círculos; este lado lo vamos a tomar como unidad de todo el sistema: igual a 1. El otro lado de los paralelogramos, el lado mayor, tiene entonces la longitud de 2. Las líneas de 7 cruzan las de 3 bajo ángulos rectos, y cada una de las piezas citadas (0—7, 7—14, 14—21) forma por consiguiente el cateto mayor de un triángulo rectángulo cuya lon-

gitud, según el teorema de Pitágoras, es igual a  $\sqrt{2^2 - 1^2} = \sqrt{3}$ . De esto resulta que la línea AC, o sea el trecho 0—21, debe ser igual a  $3 \cdot \sqrt{3}$ . Dicha línea representa uno de los catetos del  $\triangle AEC$ ; el otro cateto tiene la longitud de 7.

Prolongando ahora la línea de 7 más allá del punto N° 21, y uniendo además los puntos de la línea de 3, desde el N° 38 (punto G) por 35, 32, etc., hasta cortar esta línea la de 7 en un punto que llamaremos F, obtenemos un triángulo rectángulo: AFG, cuyos catetos son  $AF = 3 \frac{1}{2} \cdot \sqrt{3}$  y  $FG = 4 \frac{1}{2}$ .

Resulta pues:

$$\frac{AF}{FG} = \frac{3 \frac{1}{2} \cdot \sqrt{3}}{4 \frac{1}{2}} = \frac{7/2 \cdot \sqrt{3}}{9/2} = \frac{7 \cdot \sqrt{3}}{9},$$

o si multiplicamos por  $\sqrt{3}$  el numerador y el denominador del quebrado:

$$\frac{AF}{FG} = \frac{7 \cdot 3}{9 \cdot \sqrt{3}} = \frac{7}{3 \cdot \sqrt{3}}$$

La proporción entre los catetos del  $\triangle AFG$  es pues la misma que la que existe entre los catetos del  $\triangle ACE$ ; es por lo tanto:

$$\triangle AFG = \triangle ACE.$$

De esto se desprende que el ángulo FAG es el complemento del ángulo EAC, y que el punto G, por consiguiente, se encuentra perpendicular por encima de 0.

Queda por contestarse la cuestión de cuántas vueltas describe la espira fundamental para llegar de 0 a la hoja N° 38.

Para constatar esto, seguimos primero la línea de 5, de la hoja 0 hasta 35. Como sabemos de la figura N° 10, la espira fundamental forma cada vez 2 vueltas entre un órgano de esta línea y el próximo miembro de la misma línea, o sea entre 0 y 5, 5 y 10,

etc., de modo que entre 0 y 35 tiene que efectuar  $7.2 = 14$  vueltas. A éstas se agrega una vuelta más en la línea de 3, entre los órganos 35 y 38, así que para llegar de 0 a 38, la espira fundamental debe realizar total 15 vueltas, y la divergencia es, por lo tanto:  $15/38$ , o en grados:  $142^{\circ}6'$ . Corresponde, como vemos, este ángulo a uno de los puntos de vuelta de nuestra línea en zigzag.

De una manera análoga se ha verificado el cálculo de los demás puntos de vuelta de dicha línea.

Hemos considerado en nuestro cálculo una posición, como resulta cruzándose los cabrios de la armadura bajo un ángulo de  $120^{\circ}$ . Tomando en cuenta la importancia que tienen los procesos de traslación de la punta de la armadura, conviene echar también una mirada sobre la conducta de las divergencias, para el caso de cruzarse las parásticas bajo un ángulo recto. Los valores calculados de las divergencias en estos casos, se deducen de la siguiente tabla:

*Divergencias que resultan cruzándose las líneas de contacto bajo ángulos rectos*

<i>Líneas de contacto</i>	1 y 2	2 y 3	3 y 5	5 y 8	8 y 13
<i>Divergencias</i>	$2/5 = 144^{\circ}$	$5/13 = 138^{\circ}28'$	$13/34 = 137^{\circ}39'$	$34/89 = 137^{\circ}31'$	$89/233 = 137^{\circ}30'39''$

El cálculo matemático de estas divergencias es relativamente sencillo.

El triángulo de la armadura ABC (Fig. 14) tenga como vértices los puntos 12, 27 y 12. Su cateto menor sea formado por la línea de 5, y el mayor por la línea de 3. Desde el punto O del sistema trazamos una perpendicular al cateto menor (OA), y otra perpendicular del mismo punto O a la hipotenusa del triángulo. Luego prolongamos el cateto AC más allá de C, hasta cortarse con el prolongamiento de la perpendicular por O, señalando con D el punto de intersección de las dos rectas. Entonces el  $\triangle ABC$  es

— 53 —

semejante al  $\triangle AOD$ , por cruzarse sus lados bajo ángulos rectos.

Tenemos pues:

$BC : AC = AD : AO$ , y por consiguiente

$$AD = \frac{BC \cdot AO}{AC} .$$

Tomando como unidad, como en el caso anterior, la distancia entre dos órganos contiguos, tenemos:  $BC=5$ ,  $AC=3$ ,  $AO=4$ , y por lo tanto:

$$AD = \frac{5 \cdot 4}{3} = \frac{20}{3} .$$

El punto A corresponde a la hoja N° 12, y por consiguiente representa el punto D una hoja a que correspondería el valor de:

$12 + \frac{20}{3} \cdot 5 = 45 \frac{1}{3}$ . (La multiplicación por 5 es necesaria, porque las cifras en la línea de 5, en que está situado el punto D, suben por 5 con cada unidad).

El número de vueltas de la espira fundamental hasta ese punto, se calcula de la manera arriba indicada: tenemos primero 4 vueltas en la línea de 3 (desde 0 hasta 12), luego 12 vueltas en la línea de 5, hasta 42. Entre 42 y  $45 \frac{1}{3}$ , la distancia corresponde a  $1 \frac{1}{3}$  vuelta, de modo que el total de las vueltas es:

$$4+12+1 \frac{1}{3} = 17 \frac{1}{3} .$$

La divergencia resulta, por lo tanto, ser igual a:

$$\frac{17 \frac{1}{3}}{45 \frac{1}{3}} = \frac{52}{136} = \frac{13}{34} .$$

Vemos pues que la hoja N° 34 cae en la ortóstica por O.

\*  
\* \*

Las exposiciones que hasta ahora hemos dado, se referían todas a posiciones con divergencias de la serie principal. Pero los

cálculos correspondientes, “mutatis mutandis” tienen valor del mismo modo también para las diferentes series secundarias, como por ejemplo para la serie

1, 3, 4, 7, 11, 18, 29..., o  
1, 4, 5, 9, 14, 23, 37..., y otras.

Los procesos de traslación de la punta de la armadura quedan los mismos, variando sólo la proporción de los cabrios de la armadura, pero quedando aritméticamente determinable esta proporción, del mismo modo que en la serie principal. Si, por ejemplo, en la serie 1, 3, 4, 7..., la línea de 4 y la de 7 representan los cabrios de la armadura, una presión desde arriba causará un engrandecimiento paulatino del ángulo que forman estos cabrios, hasta alcanzar el valor máximo de  $120^\circ$ . En este momento, los miembros de la línea de 4 pierden su contacto, entrando en acción, en cambio, la línea de 11; en el próximo cambio se suspende el contacto en la línea de 7, entrando la de 18, más tarde la de 29, y así sucesivamente. El cambio de las líneas de contacto y por lo tanto de los cabrios de la armadura se efectúa, como se vé, conforme a las mismas leyes que rigen para la serie principal. También las divergencias que conforme a las traslaciones de la armadura varían, se pueden calcular del mismo modo que son calculadas para la serie principal.

\*  
\* \*

Conforme a las condiciones de las cuales habíamos salido, se había supuesto que todos los órganos conservaran su tamaño, modificándose únicamente la circunferencia del sistema de órganos. Veíamos cómo se acercaban los órganos paulatinamente uno a otro, debido a una presión, supuesta longitudinal, desde arriba. Tales condiciones en la naturaleza evidentemente no son imaginables. Los órganos se forman sobre el tallo, el cual puede suspender pronto su crecimiento a lo largo, perdurando todavía el crecimien-

to a lo grueso; pero no puede suceder que se acorte un internodio una vez formado. No puede efectuarse por eso un movimiento de los órganos en dirección de arriba hacia la base. Permanecen más bien los órganos laterales en su altura, al suspenderse el crecimiento longitudinal del tallo; en el caso contrario suben. Por esta razón, la línea en zigzag descrita en tal caso por algún órgano, no puede ir de arriba hacia abajo, sino al revés: de la base al vértice, y en caso de haberse suspendido el crecimiento longitudinal del tallo, los órganos laterales quedan en su altura, como ya fué dicho, y coinciden por eso los pedazos de la línea en zigzag (continuándose todavía el crecimiento transversal del tallo) en una misma línea horizontal; el órgano "oscila". Y estas oscilaciones no experimentan modificación alguna, mientras que conserven los órganos su forma circular.

Pasemos ahora a otro caso, tratando de acercarnos paso a paso a las formas y variaciones que en realidad se encuentran en la naturaleza.

## 2. *Las traslaciones de órganos rígidos, de forma elíptica.*

Para acondicionar nuestro objeto también en este caso de la manera más sencilla posible, sea supuesto que también esta vez se trate de órganos rígidos, vale decir, de forma invariable; el área de inserción de las hojas tenga la forma de elipses transversalmente colocadas. Podemos imaginarnos que se conviertan los círculos paulatinamente en elipses, acortándose poco a poco el diámetro vertical de los circulitos, pero quedando constante su diámetro horizontal. En este caso los ángulos que forman las curvas de la línea en zigzag una con otra, se vuelven más agudos, pero los puntos de vuelta de esta línea presentan las mismas divergencias que antes, su máximo y mínimo no experimentan alteración alguna, de modo que podemos constatar que la transformación de los círculos en elipses no causa ninguna diferencia

esencial de las traslaciones que sufren los órganos circulares por una presión longitudinal de arriba.

Puede demostrarse de una manera muy intuitiva y sencilla la transformación de órganos circulares en elípticos, procediendo del modo siguiente:

Sobre una placa de vidrio de forma cuadrada se pega un sistema de discos de papel negro, todos de igual tamaño, disponiéndolos en cuadrado de  $6 \times 6$  discos.

Hacemos pasar un rayo de luz por la placa recogiendo la sombra de los discos de papel sobre un plano blanco. Pasando la luz bajo ángulo recto, las siluetas de los discos presentarán la forma circular de los discos mismos. Inclinando ahora la placa poco a poco hacia el plano blanco, sea que alejemos el borde superior de la placa de vidrio de este plano, sea que al contrario se lo acerquemos (siempre manteniendo fijo el borde inferior del vidrio), la imagen de la sombra nos demostrará un sistema de elipses, cuyo diámetro horizontal será igual al de los círculos, mientras que el diámetro vertical se presentará más o menos acortado, a medida que inclinamos la placa.

Supongamos, para darnos mejor cuenta de las alteraciones que experimenta la armadura en un sistema de órganos elípticos, una posición como la representada en la Fig. 15.

Los órganos están insertados en la posición según 1|3, existiendo contacto, como se vé, en la espira fundamental y en las líneas de 2 y de 3. Las elipses deben guardar una posición un poco inclinada (oblicua) en la figura, para que sea posible el contacto en las tres direcciones. La posición dibujada es tal, que una presión en la dirección longitudinal del sistema, lo mismo que una extensión o tracción en igual dirección, tiene por consecuencia inmediata un cambio en el contacto.

Estudiemos primero el caso del efecto de una presión sobre los órganos, en el sentido longitudinal del tallo, como resultaría si fuera nulo (o casi nulo) el crecimiento del tallo a lo largo, efectúan-

dose este crecimiento sólo (o a lo menos de preferencia) en sentido transversal (a lo grueso). La figura N° 16 nos presenta este efecto. Se ve que está suspendido el contacto en la espira fundamental, pero que siguen en contacto los miembros de la línea de 2 y de la de 3. El ángulo de la punta de la armadura (el ángulo bajo que se cruzan las parásticas) es un recto en este momento. Las líneas de 3, dirigidas al principio longitudinalmente y por eso paralelas al eje central del tallo, se han inclinado al lado de la marcha de la espira fundamental, corriendo por lo tanto ahora en espiras alrededor del eje de origen.

Supongamos en cambio que quede invariado el diámetro transversal del tallo, siendo nulo (o casi nulo) su crecimiento en esta dirección, pero que se alargue el tallo por crecimiento longitudinal. El efecto de tal crecimiento sobre las hojas sería equivalente a una extensión de éstas en dirección longitudinal. Llegaremos entonces a una posición como está representada en la figura N° 17. También en este caso se cruzan los cabrios de la armadura bajo ángulo recto; pero son los miembros de la línea de 3 entre los cuales se ha suspendido el contacto, formando la línea de 1 (la espira fundamental) y la de 2 los cabrios de la armadura.

Es de notar que las alteraciones de la línea de 3, que también en este caso se presenta inclinada en dirección hacia el lado de la espira fundamental, serán tanto más notables cuanto más excéntricas son las elipses.

Vemos, pues, que las traslaciones laterales de los órganos elípticos, ocasionadas por el crecimiento del tallo, se efectúan del mismo modo y conforme a las mismas leyes que rigen para los sistemas de órganos circulares, siendo constante el valor de las traslaciones para cada par de líneas de contacto, y variando las divergencias que resultan cada vez del cambio de las líneas de contacto, siempre entre los mismos ángulos máximos y mínimos respectivamente, que en órganos de corte circular. El valor del án-

gulo límite ideal en un sistema de órganos elípticos es aproximadamente de  $138,5^\circ$ .

Ahora es de constatar que todas estas ideas que acabamos de exponer, tienen más bien un valor teórico, y no tanto práctico, siendo así que puede tomarse por seguro que en la naturaleza nunca se encuentra realizada la forma de elipses matemáticas en los planos de inserción de órganos laterales (hojas) de un tallo, si bien pueden observarse con mayor o menor frecuencia óvalos de forma más o menos elíptica. No obstante podemos tomarlo como regla general: si se acercan los órganos uno al otro en la dirección longitudinal, van acercándose cada vez más, en movimientos de forma de zigzag, a la divergencia que corresponde al valor del ángulo límite; si aumenta en cambio su distancia en dirección longitudinal, van alejándose sus divergencias del ángulo límite.

Y podemos generalizar nuestro resultado en el sentido de formular: nuestra tesis tiene valor en todos los casos en que se trata de sistemas de órganos rígidos, constantes en su forma, sea cualquiera esta forma, sea que tengan un plano de inserción circular, o un corte transversal elíptico u ovalado, tengan las elipses u óvalos una posición horizontal o vertical. En el caso de que las elipses u óvalos estén dirigidos oblicuamente, las diferencias no son muy esenciales, pero se origina por tal posición una alteración de cierto valor teórico, y ya no vale el cálculo matemático arriba indicado de los valores máximos y mínimos; pero es de observar que órganos elípticos de inserción oblicua no se encuentran en la naturaleza, o a lo menos no se encuentran sino como casos excepcionales sumamente raros y patológicos, y que hasta ahora no han sido estudiados matemáticamente.

### 3. *Las modificaciones de la forma de los órganos durante su desarrollo normal, y su influencia en la filotaxis.*

Como resulta de nuestras exposiciones hasta ahora dadas, para todas nuestras construcciones y cálculos habíamos contado exclusivamente con órganos cuya forma quedaba completamente constante durante los procesos de crecimiento de su órgano de origen, vale decir, con órganos "rígidos". Es sabido que en la naturaleza, prescindiendo de rarísimas excepciones, siempre también los órganos laterales al crecer y envejecerse la planta, cambian su tamaño y con eso su forma. Y estas modificaciones más o menos considerables de la forma primitiva, en parte se originan por razones morfológicas intrínsecas, en parte se deben a factores exteriores, meramente mecánicos.

Tales modificaciones ocasionadas por los procesos del crecimiento normal, naturalmente no pueden quedar sin influencia en las relaciones de los órganos para con los órganos vecinos, y con eso en toda la filotaxis. Debe resultar en consecuencia de ellas una alteración más o menos fundamental de la forma de la "armadura", la cual depende tanto de la consistencia y forma de los órganos anexos al eje de origen, como del tamaño de los planos con que se ponen en contacto uno con otro. Claro está que tales cuestiones influyen en alto grado en el estado de toda la filotaxis, y tenemos que observar que el cálculo matemático bajo la influencia de tales factores puede hacerse tan complicado que ya no es posible efectuarlo con exactitud en cada caso.

Siendo "plásticos" los órganos, se aplastan por su presión mutua, y presentan además casi siempre un contacto en tres direcciones. Este aplanamiento es a menudo muy considerable. Así en la piña de la Ananás, la forma circular del corte de las flores jóvenes ya en un estado bastante primitivo se transforma en una forma poligonal, tocándose los polígonos en todos sus lados, y lo

mismo lo observamos en el cono de un Pino o Ciprés. Este contacto en 3 o más direcciones es ante todo lo que nos dificulta en general, y hasta nos imposibilita el cálculo matemático de los ángulos de divergencia en los sistemas, aunque teóricamente no sea irrealizable; pues como no conocemos las resistencias reales en las diferentes direcciones, y que además están sometidas a un cambio continuo durante los procesos de las traslaciones, la solución práctica de la cuestión en un caso dado queda "de facto" imposible.

Pero de veras, para el problema no viene tanto en consideración estudiar paso a paso los movimientos de los órganos y las alteraciones sucesivas de sus posiciones: lo principalmente importante es más bien el hecho de que las divergencias del ángulo de la armadura van paulatinamente acercándose al valor límite.

Que efectivamente se realizan tales alteraciones, y que las divergencias por la traslación de los órganos buscan poco a poco el valor límite, se ha podido evidenciar directamente, por el método de mediciones fotográficas.

Las figuras N° 18 y N° 19 representan dos vistas fotográficas de un mismo capítulo de *Helianthus annuus*, el Girasol, la segunda vista tomada unas 5 semanas después de la primera. Para comprender mejor las figuras, sea observado que las parásticas que se dirigen hacia la izquierda (en sentido botánico), son las líneas de 89, las que se vierten a la derecha, las líneas de 144.

En la primera figura (N° 18) el órgano marcado con +, y a que corresponde el N° 521,, se encuentra en la ortóstica con el órgano N° 0, siendo la divergencia de las parásticas en este momento de  $199|521 = 137^{\circ}30'18''$ . Cinco semanas más tarde, el mismo órgano (+) se presentó trasladado, habiendo pasado más al lado, mientras que en la ortóstica se encontró ahora el órgano N° 610; la divergencia era ahora de  $233|610 = 137^{\circ}30'29''$ . Como se ve, había tenido lugar un aumento de la divergencia por  $11''$ , habiéndose acercado ésta al ángulo límite, de una manera notable.

No puede haber duda, por lo tanto, de que en la marcha de la evolución del capítulo y de sus órganos se efectúa un cambio de contacto, y que en los capítulos completamente desarrollados se encuentran divergencias que se acercan al valor límite hasta por pocos segundos, fenómeno que en capítulos jóvenes no puede observarse nunca.

En el caso tratado, los órganos por su crecimiento van comprimiéndose y acercándose uno al otro, como puede observarse esto de un modo especialmente evidente en las figuras Nros. 20 y 21, en que los órganos iguales en ambas figuras están marcados por +; en la primera figura estos órganos son claramente separados, mientras que se encuentran en contacto directo en el segundo cuadro. Por tal traslación las divergencias se acercan al valor límite, como queda dicho. Si, en cambio, se verifica lo contrario, si los órganos por el crecimiento de su eje de origen se alejan uno del otro, las divergencias al mismo tiempo se apartan del ángulo límite. Tal caso puede constatarse fácilmente en las yemas, cuando éstas en primavera empiezan a desplegarse, extendiéndose el tallo juvenil. En yemas de Dicotiledóneas o de Coníferas, las hojitas presentan a menudo divergencias como de 13|34 o de 21|55; pero cuando el tallito de la yema se ha alargado, las hojas están colocadas en una posición a que corresponde un quebrado como de 5|13, o una fracción más sencilla todavía. (Figs. N° 22 y N° 23).

## II. *La formación de nuevos órganos en contacto con los que ya existen en el cono vegetativo, y la filotaxis.*

El lugar en que nacen las hojas, es, como ya fué mencionado antes, el cono vegetativo. Fórmense allí los nuevos órganos laterales por emergencia de la superficie, naciendo por consiguiente "exógenamente", sea que exista allí un tejido meristemático, como en todos los vegetales superiores, o sea que deban su origen a

una célula generatriz especial, la célula apical, como lo observamos en los Talófitos y en los Cormófitos inferiores, los Briófitos y Pteridófitos.

Las opiniones de los botánicos acerca de la cuestión, de qué modo se verifica el crecimiento y la sucesión y posición de las nuevas hojas, han sido diferentes. Los botánicos de tiempos pasados suponían que el crecimiento de la planta se efectúa generalmente siguiendo la dirección de una espira, que consideraban como la "espira generatriz", de modo que la formación de las emergencias laterales está ligada a una línea determinada, conforme a cuyo curso brotan en sucesión acrópeta.

Otra opinión era, que la posición de las hojas no era determinada por la dirección de una sola espira, la "fundamental", sino que dependía del curso de varias espiras, correspondiendo a la dirección que presentan las parásticas; el modo de evolución según una sola espira generatriz no representaría sino un caso especial de una ley fundamental mucho más general, sería una modalidad especial del crecimiento, para decirlo así: el primer escalón de una larga serie evolutiva.

A tales ideas se opone la opinión de que factores mecánicos deben considerarse como decisivos para la formación y posición de nuevos órganos, y ha sido especialmente Simón Schwendener, como ya fué mencionado antes, el cual vió en estos factores mecánicos las causas, no bien únicas, pero sí principales de la filotaxis, representados ante todo en la forma, el tamaño y la posición relativa de los órganos más viejos. Para Schwendener, y con él para la mayoría de los botánicos modernos, la idea de la existencia de una o de varias espiras generatrices es errónea, o a lo menos una suposición a la cual faltan por completo las bases científicas. Y debemos confesar que, si existiera de hecho tal marcha espiralada en la evolución de los órganos laterales y con eso de todo el organismo de la planta, debería poder observarse ante todo en el cono vegetativo mismo alguna señal de disposición espi-

ralada, alguna estructura que indicaría la tendencia de producir las emergencias siempre en sucesión espiralada, cosa que de veras no se puede constatar de ninguna manera, como fácilmente nos podemos convencer estudiando la preparación microscópica de cualquier cono vegetativo. Tenemos que suponer por lo tanto, que para la sucesión de los órganos, para el orden en que nacen, y especialmente también para su posición definitiva sobre el tallo, no tanto causas interiores vienen en consideración, sino más bien factores exteriores, mecánicos; no podremos suponer que el punto en que se va a formar un nuevo órgano, esté desde un principio morfológicamente predestinado, sino que será determinada su colocación por la influencia que ejercen los órganos vecinos. No se podrá negar del todo la intervención de causas intrínsecas en el proceso de la producción de un nuevo órgano sobre el eje de origen, pero en la posición definitiva del mismo, sin duda alguna estas razones ya no tendrán mayor influencia.

Si estudiamos al microscopio el cono vegetativo de un tallo, vemos brotar las hojitas a cierta distancia de la punta del cono, en forma de prominencias (Fig. 24), y observamos que un órgano nuevo casi siempre se presenta en una posición tal para con los más viejos que toma' contacto con éstos en la dirección de las parásticas, pero no en la de las ortósticas. Ignoramos cuáles pueden ser las causas que motivan esta formación relativa a los órganos ya existentes; pero parece fuera de duda que en esta cuestión el rol más importante lo desempeña el espacio disponible entre los órganos contiguos; pues dejamos constancia de que un nuevo órgano siempre cae en el hueco entre dos órganos, ocupándolo en lo posible del todo, posición de que resulta forzosamente que los órganos que se agregan a los ya presentes, continúan las parásticas que entre éstos ya existen. El hecho de que el espacio que encuentra disponible un órgano nuevo, su "área de evolución", generalmente es tan grande que debe resultar un contacto con los órganos vecinos, lo debemos tomar como dado, y no lo po-

demos explicar mecánicamente. El como vegetativo posee indudablemente en toda su superficie la facultad de producir emergencia; si no las forma en un sitio cualquiera, sino precisamente en relación y contacto con las hojas más viejas, será porque no es el meristema mismo el único órgano decisivo y reinante (como se ha creído en tiempos pasados), sino porque son en primer lugar los órganos ya existentes los que tienen que fallar en la cuestión de la colocación de la nueva hoja, dependiendo ésta por lo tanto antes de todo del factor mecánico de la presión que ejercen las vecinas. Por qué causas se motiva la posición de las primeras hojas en una planta, lo podemos explicar tan poco como la cuestión, porqué para una planta es característico un tipo de filotaxis, para otra otro tipo.

En casos en que no es posible un contacto lateral con hojas contiguas, como por ejemplo en las Cáceas esquinadas, las ortóticas pueden formar las líneas de contacto, y que también en tales casos la cuestión del contacto desempeña el papel decisivo, lo prueba el hecho de que, si por alguna razón se estorba o suprime la formación de aristas sobre el tronco de la planta, entonces cambia generalmente también la filotaxis.

\*  
\* \*

Habíamos supuesto antes que las alteraciones de la posición regular de las hojas de un sistema, y con eso el cambio de las divergencias, eran causadas por una presión o una tensión en dirección longitudinal. Habíamos visto además que se puede cambiar la proporción entre el diámetro de los órganos laterales y la circunferencia de todo el sistema, conforme a reglas determinadas, originándose las alteraciones de la filotaxis por un aumento del espesor o de la longitud del eje de origen, vale decir del tallo, conservando los órganos anexos a este eje su tamaño primitivo. Pero en la planta se observan muy a menudo modificaciones de la filotaxis, que por tales causas no se explican, para cuya expli-

cación más bien tenemos que tomar en cuenta otro proceso, proceso de cierto modo inverso: el eje de origen queda invariable en su espesor, pero los órganos laterales (hojas o flores) se vuelven sucesivamente más chicos, proceso que naturalmente debe influenciar en la filotaxis, de una manera más o menos notable. Y si el cambio del tamaño de los órganos que componen un sistema, no se efectúa paulatinamente, sino "a saltos", las diferencias de forma y tamaño entre las hojas contiguas necesariamente también deben provocar alteraciones considerables en la regularidad de la filotaxis respectiva.

Son pues, como vemos, ante todo tres puntos que tenemos que tomar en consideración para la explicación de las filotaxis como se nos presentan en las plantas: el tamaño relativo de los órganos, es decir, su relación para con la circunferencia total del sistema; el contacto de los nuevos órganos con los órganos contiguos; las diferencias de tamaño que existen entre los órganos contiguos y que son de tal modo que siempre ocupan los nuevos órganos de la mejor manera posible el espacio que dejan que aquéllos entre sí.

Sea notado que en muchos casos la sucesión de los órganos es tal que hasta ahora no podemos dar una explicación mecánica de la filotaxis respectiva. Así por ejemplo es sumamente difícil y hasta imposible explicar por factores mecánicos la filotaxis en muchas flores en que los estambres o carpelos mucho más chicos continúan el verticilo o la espira de los sépalos y pétalos, si bien por otro lado se conocen bastantes familias de plantas (como por ejemplo las Magnoliáceas, las Ranunculáceas y otras), cuyas flores presentan una disposición de sus órganos florales que está del todo de acuerdo con las filotaxis que constatamos en los sistemas de las hojas de follaje o en las agrupaciones de flores.

Estudiemos primero las posiciones más o menos sencillas y más o menos regulares de las hojas u órganos laterales, como las observamos en ciertas plantas inferiores que crecen mediante una

célula apical, posiciones que, como veremos, presentan muchas analogías y hasta identidad con las filotaxis de las plantas superiores, las Fanerógamas, para pasar luego a las alteraciones de las filotaxis que en éstas encontramos, y que pueden ser causadas por una de las razones arriba indicadas.

1. *La formación de los nuevos órganos y la filotaxis definitiva en plantas que crecen por medio de una célula apical.*

El crecimiento del tallo de un musgo, de un helecho, Equisetum o de otro Pteridófito, como también el crecimiento del órgano axil de un alga ramificada, no se efectúa, como es sabido, por medio de un tejido meristemático en un cono vegetativo, como lo poseen las Fanerógamas, sino mediante una célula apical, la cual puede ser al mismo tiempo el órgano generador de los órganos laterales del vegetal, las hojas o ramificaciones, que de la misma célula apical toman su origen por un proceso de segmentación de dicha célula. En otros casos, en las algas por ejemplo, no es la célula apical la que comúnmente produce los órganos laterales, sino que nacen éstos de alguna otra célula del talo, a cierta distancia de la célula apical.

En todos estos vegetales observamos muy a menudo una disposición muy regular de los órganos laterales en espira, la cual, como veremos, se puede explicar por las mismas causas mecánicas que las filotaxis en las Fanerógamas.

Empecemos por el estudio de los vegetales en que las hojas toman su origen de la célula apical, tomando como tipo algún musgo frondoso.

Nuestra figura N° 25 nos presenta el corte transversal por la célula apical de tal musgo. Vemos que posee el corte la forma de un triángulo esférico regular, y que en la célula se ha formado un tabique divisorio que corre paralelo a una de las paredes de la célula, habiendo nacido de esta manera un segmento de la

célula apical. Este segmento llega a ser más tarde una hoja nueva del musgo, siendo idéntico el origen de todas las hojas del vegetal. Naciendo por consiguiente cada nueva hoja por una nueva segmentación de la célula apical, parece una consecuencia natural que la posición de las hojas debe ser trística. Y efectivamente observamos en muchos musgos tal filotaxis a que corresponde la fracción de  $1|3$ . Pero esta regularidad en el orden de las hojas no existe siempre. Estudios más exactos realizados en musgos frondosos, musgos hepáticos, helechos, etc., han puesto en evidencia que la filotaxis no depende única y exclusivamente de los procesos de división que se efectúan en la célula apical, y que por eso la opinión de que sea ésta el órgano director de la filotaxis definitiva del vegetal, es errónea. Conocemos por ejemplo musgos, como *Schistostega*, *Phissidens*, *Dicranum flagellare* y otros, que poseen una célula apical tetraédrica (con corte transversal de forma triangular), pero cuya filotaxis es típicamente dística, como por otro lado ciertos musgos hepáticos (*Metzgeria*, *Aneura* y otros) y algunos helechos (p. ej. *Struthiopteris germanica*), cuya célula apical no es tetraédrica, sino que tiene forma de lente (con corte transversal husiforme), y cuya filotaxis no obstante esto no es dística, sino que presenta divergencias de la serie principal que son menores de  $1|2$ . En otros casos, más frecuentes todavía, la célula apical es tetraédrica, y los segmentos de ésta se cortan en una sucesión muy regular, pero la posición definitiva de las hojas, a pesar de la segmentación según  $1|3$  no es trística, sino que representa una espira con divergencias diferentes de esta fracción. Sucede también que los segmentos en la célula apical tetraédrica se cortan en sucesión leódroma, mientras que la filotaxis definitiva es la de una espira dexiódroma, o vice versa, (caso que nosotros mismos nunca hemos observado, pero que se encuentra citado en la literatura botánica). Podemos mencionar también, que no siempre es un solo segmento del cual nace una hoja, sino que en su formación participan dos o varios segmentos.

Todos tales casos nos prueban que no desempeña la célula apical el papel predominante y decisivo en cuanto a la filotaxis definitiva, que los botánicos antiguos han creído deber atribuirle.

De la manera más convincente habla en contra de tal opinión, el hecho citado de que la filotaxis definitiva que se desarrolla de una célula apical tetraédrica por segmentación regular, representa una espira con divergencias de la serie principal cuyo valor varía más o menos de la posición regular según 1|3. Ocupándonos detenidamente de las filotaxis en los musgos frondosos (por ejemplo en *Dicranum scoparium*, *D. undulatum*, *Aulacomnium palustre*, *Leucobryum glaucum*, especies de *Polytrichum*, de *Hypnum*, y otros), hemos podido constatar con seguridad que los nuevos segmentos en la célula apical se forman cada vez de tal modo que el nuevo tabique corre siempre exactamente paralelo a la pared exterior de la célula apical, y que recién más tarde, secundariamente, cambia su dirección de tal modo que la pared interna del nuevo segmento llega a formar un ángulo agudo con la pared interna del segmento más viejo con que está contiguo. (Véase la Fig. 25, los segmentos N° 13 y N° 12). Por tal cambio de la dirección que sin duda alguna se debe a una fuerza de presión que el segmento contiguo más viejo efectúa sobre el segmento joven, debe resultar necesariamente una alteración de la posición de la hoja respectiva, y volviendo a realizarse un proceso análogo cada vez al formarse una nueva hoja, la filotaxis definitiva será una posición espiralada con divergencias según 2|5, 3|8, 5|13 u otras de la serie principal, o con divergencias de una de las series secundarias, en todo caso diferentes de la posición primitiva según 1|3.

Vemos, pues, y podemos establecerlo como una "ley" general, que en los vegetales que crecen con célula apical, no es ésta la que domina en primer lugar la filotaxis sino que depende la posición definitiva de las hojas ante todo de las hojas más viejas, ya desarrolladas.

En lo que se refiere a la filotaxis en las algas coloradas (*Rhodophyceae, Florideae*), en que las "hojas" (mejor: ramificaciones o formaciones tricomáticas) no nacen de la célula apical, sino de células del órgano axil a cierta distancia de la extremidad del vástago, en éstas observamos muy a menudo posiciones muy regulares de los órganos laterales a que corresponden fracciones como de  $1/4$ ,  $2/7$ ,  $3/11$  u otras.

Por qué razón en algas como *Polysiphonia, Rhodomela, Spyridia*, etc., casi siempre existe la filotaxis de  $1/4$ , no lo sabemos con seguridad; pero podemos suponer con un grado muy alto de probabilidad, que en este carácter especial de las algas mencionadas se expresa el efecto del contacto que ejercen las hojas precedentes sobre las que siguen. Especialmente nos conduce a tal conclusión el estudio de los casos en que observamos irregularidades en la filotaxis.

La figura N° 26 nos muestra la terminación de un vástago de *Polysiphonia sertularioides*, con posición regular de sus hojas según  $1/4$ . Vemos que los órganos 0—4 han nacido de las células subsiguientes del órgano axil, en sentido acrópeto, de tal manera que cada hoja siguiente dista de la anterior por  $1/4$  de la circunferencia del "tallo". (La figura 26 C presenta el mismo objeto visto de arriba.) Los órganos laterales suelen quedar en contacto con el tallo, hasta después de haber llegado a cierta longitud y haberse dividido algunas veces por tabiques transversales; después de esto se levantan del tallo dejando ahora lugar para que se pueda formar una nueva emergencia, una nueva hoja, que está en la ortóstica con la cuarta anterior. Si la formación, evolución y separación de los órganos laterales se realiza con regularidad, la filotaxis que resulta, será de  $1/4$ . Pero sucede que el contacto entre hoja y tallo se pierde demasiado tarde para permitir a la célula a que toca el turno de formar una hoja, producir una emergencia. En este caso la célula respectiva queda "estéril", y de la continuación de la espira no puede encargarse sino la célula subsiguiente,

o en caso de encontrarse también ésta en contacto directo con una hoja, la segunda o una más arriba situada. Debido a tales razones pueden formarse series más o menos largas de células estériles. Si por fin una célula está en condiciones de producir una hoja, ésta puede nacer en cualquiera dirección sin guardar relación alguna con las hojas anteriores, formándose por consiguiente un nuevo sistema de hojas completamente independiente del otro sistema, tal vez con las mismas divergencias, tal vez con otras, nuevas.

Vemos, pues, que también en las Florídeas son ante todo factores mecánicos los que determinan la filotaxis, o a lo menos la influyen esencialmente: es en primer lugar la presión de los órganos viejos de la cual depende la posición de los nuevos.

2. *Los cambios de la filotaxis ocasionados por la disminución del tamaño de los órganos laterales en las plantas Fanerógamas.*

Es sabido que los órganos laterales, al pasar de la región de las hojas de follaje a la de las brácteas y la de las flores, generalmente disminuyen más o menos de tamaño. En los capítulos de las Compuestas, el tamaño de las flores queda a menudo muy reducido en comparación con el de las bractéolas que constituyen el involuero, y mucho más todavía en comparación con el tamaño de las hojas de follaje de la planta. En las flores suelen seguir los estambres y carpelos que son mucho más chicos, a los sépalos y pétalos más grandes. Y así podríamos citar numerosos otros ejemplos más de casos en que se observa una diferencia más o menos considerable del tamaño de los órganos contiguos, en dirección de abajo hacia arriba, o de afuera hacia adentro.

Tal disminución del tamaño de los órganos debe causar, como es evidente, un efecto análogo al efecto que origina un cambio del espesor del tallo: debe producir cambios más o menos notables de la filotaxis.

El diámetro de un órgano está en una proporción determinada para con la circunferencia del sistema total que podemos expresar por la fracción:  $\frac{\text{órgano}}{\text{circunferencia}}$ , en el capítulo de una Compuerta por ejemplo por la fracción:

$$\frac{\text{diámetro de la flor.}}{\text{circunferencia del capítulo}}$$

Si queda constante el numerador del quebrado, mientras que aumenta el denominador (esto quiere decir naturalmente que aumente la distancia entre las dos líneas de borde del manto del cilindro extendido sobre un plano), el valor del quebrado va reduciéndose más y más; si en cambio el denominador es constante, mientras que disminuye paulatinamente el valor del numerador, también por eso el valor del quebrado debe reducirse cada vez más. El efecto, como se ve, en ambos casos es el mismo, a saber: una reducción paulatina del valor de la fracción, y con eso un cambio de las divergencias entre las parásticas o, lo que significa lo mismo, un cambio del sistema de la filotaxis.

Cuanto más despacio se efectúa la disminución del tamaño de los órganos, con tanto mayor claridad se evidenciarán todos los estados de transición entre los diferentes tipos de filotaxis, tanto más claramente saltará a la vista el acreamiento paulatino de las divergencias al valor límite.

Nuestra figura N° 27 nos pone en evidencia el efecto de una disminución paulatina en un sistema de órganos circulares. En la región inferior de la figura, en A, existe un contacto en las líneas de 3 y en las de 5; las dos parásticas se cortan bajo ángulos casi rectos. En B, las líneas de 5 y de 8 están en contacto, en C las de 8 y de 13, pero éstas ahora bajo ángulos agudos. En  $\alpha$  y  $\beta$  observamos estados de transición, encontrándose los órganos en 3 direcciones en contacto. Vemos pues que por la disminución del tamaño de los órganos, quedando constante el espesor del eje de

origen, resultan exactamente las mismas alteraciones de las posiciones y divergencias que hemos podido constatar suponiendo que las traslaciones de órganos rígidos eran debidas a un cambio en el diámetro (y por eso en la circunferencia) del eje de origen.

Pero la disminución del tamaño de los órganos de un sistema no siempre se efectúa paulatinamente; puede suceder más bien, y ya hemos citado algunos ejemplos, que al lado de órganos relativamente grandes se colocan órganos mucho más chicos, y que más hacia arriba (o en una inflorescencia, más hacia el centro) se continúan por otros chicos. En tal caso, el cambio de la filotaxis se efectúa "a saltos". Pero también en este caso la planta encuentra un medio para adaptarse a las condiciones alteradas del espacio disponible a la colocación de los nuevos órganos: pone 2 ó varios órganos chicos en vez de uno en el hueco entre dos órganos más viejos llenando así el espacio que éstos dejan entre sí. Las parásticas por tal procedimiento naturalmente pierden su curso regular, sustituyéndose generalmente por parásticas de cifras más altas.

En la Fig. 28 hemos dibujado tres modos distintos, en que se pueden agrupar los nuevos órganos, para formar de su parte el punto de partida de un nuevo tipo de filotaxis cuyas divergencias no guardarán ninguna relación con las del sistema precedente. Observamos tales agrupaciones especiales de transición con bastante frecuencia en capítulos más voluminosos de Compuestas, por ejemplo en los del Girasol (*Helianthus annuus*).

La figura N° 29 nos presenta un corte transversal por un capítulo joven de esta planta, de unos 3 mm. de diámetro, cuyo receptáculo se ha cortado inmediatamente sobre el nivel de las flores marginales, de modo que el corte pasa por las bractéolas del involuero y por las flores mismas. Fué dibujado el corte como preparado microscópico, mediante la cámara lúcida.

Observamos por ejemplo por encima de las bractéolas Nros. 14 y 19 una agrupación de bractéolas, como corresponde más o

menos al primer cuadro (A) de la figura anterior; arriba del N° 22 una agrupación como en el segundo dibujo de dicha figura (B), correspondiendo las bractéolas y flores designadas con los Nros. 22, 30, 43, 56 y 64, más o menos a la posición de los órganos en el tercer cuadro de la figura anterior (C).

Lo que en la Fig. 29 salta a la vista con evidencia especial, es la dirección que toman las parásticas: vemos como van reduciéndose hacia arriba (hacia el centro del capítulo) las parásticas de las bractéolas, debido a la disminución paulatina de los diferentes órganos; las líneas de 5 y de 8, las cuales más abajo figuran como líneas de contacto, más hacia arriba acá y allá se presentan interrumpidas, mientras que los órganos de las líneas de 13 y de 21 generalmente se ponen en un contacto directo. Pero recién al presentarse las primeras flores, las antes mencionadas agrupaciones de transición, más eficaces en su efecto, entran en acción, en diferentes combinaciones, y las parásticas de cifras más altas, como las líneas de 34 y de 55, se ponen ahora en contacto. De un modo análogo puede suceder que parásticas más altas todavía, líneas como de 89, de 144 y otras, lleguen al contacto, pudiendo constatarse esto, con bastante frecuencia, en capítulos más grandes y más viejos del Girasol o de otras Compuestas, con numerosas flores. En tales casos se hacen valer a menudo los valores de divergencias tan altas que difieren ya muy poco del valor límite, como ya más arriba habíamos mencionado un ejemplo tal en que la diferencia del ángulo límite no importaba más que pocos segundos.

Este acercamiento al valor límite, lo vemos efectuarse en general y siempre, y de una manera tanto más notable y evidente, cuanto más apretadas y numerosas están insertadas las hojas (o flores) dentro de un sistema. Nos lo demuestran muy bien las escamas de una yema, las flores de una inflorescencia copiosa, o las hojas agrupadas en una roseta espesa, como por ejemplo en un *Sempervivum*, un *Bryophyllum*, una *Echeveria*, en especies de

*Saxifraga* u otras. Sucede lo contrario, quiere decir que van alejándose las divergencias del valor límite, cuando por crecimiento del tallo se separan las hojas una de la otra: en una yema cerrada, por ejemplo, como acabamos de decirlo, las divergencias casi alcanzan al ángulo límite, pero alargándose el eje de la yema, cuando ésta empieza a desplegarse, las hojas se apartan una de la otra, resultando en consecuencia tipos de filotaxis más sencillos en vez de los más complicados, espiras a que corresponden fracciones como de  $8|21$  o de  $5|13$ .

En continuación a los cambios de posición en que una filotaxis espiralada está sustituida por otra también espiralada, pero que presenta otras divergencias, sea mencionado aquí el caso de un cambio entre una posición espiralada y una verticilada. Lo encontramos en el espádice de las Aráceas, en que el espesor del eje va adelgándose hacia arriba, sin que el diámetro de las flores disminuya en la misma proporción.

En nuestra figura N° 30, tal caso se encuentra geométricamente construido, a base de observaciones hechas en el espádice de un *Anthurium*. La parte inferior presenta verticilos pentámeros, la superior una posición espiralada según  $2|9$ . Las líneas de 5 son inclinadas bajo un ángulo de  $45^\circ$  y poseen todas igual ancho. En la región inferior, la región de los verticilos, se observan líneas transversales, formadas cada una por 5 miembros, representando por consiguiente verticilos pentámeros, en la superior en cambio vueltas espiraladas, compuestas cada una por  $4 \frac{1}{2}$  órganos; se han agrandado por lo tanto relativamente los órganos en una proporción como de  $9:10$ .

Subiendo más hacia arriba en el espádice, puede suceder que se forman sucesivamente verticilos tetrámeros, espiras según  $2|7$ , verticilos trímeros, etc.

Vemos, pues, de la manera más evidente, como la desproporción entre el espesor del eje de origen y el tamaño de los órganos laterales tiene por resultado un cambio considerable en la fi-

lotaxis. Tal alternación entre posiciones verticiladas y espiraladas, tal vez será facilitado por no tratarse de órganos circulares o redondos, sino por tener su corte una forma poligonal.

A más de los cambios de posición dentro de una serie dada, y del cambio, tan frecuente en las Aráceas, entre verticilos alternados y espiras según 2|5, 2|7, 2|9, 2|11, etc., se observan también, y no raras veces, transiciones entre una filotaxis decusada y una espiralada de la serie principal.

Es sabido que en la mayoría de las Dicotiledóneas el blastemo posee en su tallito 2 cotiledones como primeras hojas, que a menudo son seguidos por un par de hojas primarias cruzadas con los cotiledones. En muchos casos a este segundo par le siguen otros pares más, siempre cruzados con el par anterior en una "decusis" (1) regular, pero luego se puede continuar la filotaxis por una posición espiralada, con divergencias de la serie principal, realizándose la transición entre la posición opuesta y la alterna por no encontrarse más exactamente opuestas las hojas de un par y por no estar más insertadas éstas a igual altura. En plantitas jóvenes del Girasol se puede observar esto muy bien.

Un ejemplo de tal transición de la filotaxis cruzada a la espiralada, está representado en la Fig. 31 (*Zinnia elegans*). Las hojas del par inferior (designadas con a y a') están opuestas, y lo mismo las del segundo par (b y b'); pero más adentro (en el tallo naturalmente más arriba) se ve que la divergencia entre las hojas 1 y 2, 3 y 4, etc., ya no es de 180°, y que más y más la posición opuesta se convierte en una espiralada. (Véase por ejemplo la sucesión de los Nros. 5, 6, 7, 8, etc.)

Una causa muy esencial del cambio de una filotaxis puede ser la atrofia de un órgano, accidente que necesariamente debe tener por consecuencia el hecho de que queda suprimida una parás-

(1) decussis (lat.)=el número X, o dos rectas cortadas en forma de cruz.

tica, por cuyo motivo la filotaxis de todo el sistema resulta estorbada.

Puede suceder, por ejemplo, que en un sistema en que las líneas de 5 y las de 8 forman las parásticas, desaparece una de las líneas de 5. En este caso el sistema se encuentra compuesto en su continuación por las líneas de 4 y por las de 8, lo que significa que la filotaxis espiralada a esta altura deja de existir como tal espiralada, continuándose en cambio en forma de verticilos tetrámeros alternos. Si luego ocurre que una de las líneas de 8 desaparece por el mismo motivo de la atrofia de un miembro, las líneas de 4 y de 7 forman el sistema, resultando un tipo de filotaxis que pertenecería a la serie secundaria: 1, 3, 4, 7, 11...

Tales alteraciones en los sistemas, estorbos en la marcha regular de una filotaxis hasta entonces homogénea, en capítulos u otras inflorescencias compuestas de numerosos órganos apretados entre sí, casi siempre se observan, y pueden causar desórdenes completos en la disposición de los órganos.

Habíamos hablado antes del fenómeno de intercalarse agrupaciones de transición entre dos sistemas distintos de filotaxis. Pero no siempre se observa tal interposición. Ya habíamos mencionado la estructura de las flores en que siguen estambres y carpelos chicos a los sépalos y pétalos grandes. Sea recordado el caso de la flor de *Papaver* (Amapola), con sus pétalos grandes y sus numerosos estambres muy tenues, los cuales afuera están agrupados muy irregularmente, pasando recién más hacia el centro de la flor a una posición en espira regular, con divergencias de la serie principal. Se comprende que las irregularidades al principio se explican por el hecho de que los estambres tan chicos no pueden encadenarse a los órganos grandes y puestos en verticilo, según leyes determinadas, y que sólo entre sí pueden agruparse paulatinamente en un nuevo sistema de filotaxis, independiente del tipo en que están puestos los miembros de la envoltura floral.

El fenómeno análogo, lo observamos en la flor de la Magnolia, en la de una Cáctea y en otros casos más, con la diferencia de que en éstas las hojas de la envoltura floral de su parte también están puestas en una espira (y no en verticilos), pero cuyas divergencias, debido al mayor tamaño de los órganos, necesariamente varían mucho de las divergencias de la espira de los estambres.

Podemos citar aquí también, una vez más, las inflorescencias de las Aráceas que nos presentan fenómenos parecidos. Su espata grande se encuentra en general oblicuamente insertada; las flores que están colocadas en inmediata cercanía del lugar de inserción de la espata, y cuyo tamaño es mínimo en comparación al tamaño de la espata, ocupan generalmente una posición completamente irregular, de la cual recién poco a poco se desarrolla una posición claramente espiralada.

### III. *La ramificación del tallo, y las modificaciones de la filotaxis causadas por ella.*

Habíamos visto qué importancia tiene para la posición de las hojas en un vástago la presión que ejercen los órganos contiguos, más viejos, sobre las hojas nuevas que brotan del cono vegetativo. Un efecto análogo lo puede causar también una ramificación del tallo, como fácilmente se comprende, si se toma en cuenta que las ramificaciones nacen, en su propiedad de órganos laterales anexos al tallo, del mismo modo que las hojas, y que por lo tanto deben producir efectos de presión sobre los órganos contiguos, análogos, y hasta idénticos, a los que producen las hojas.

Por regla general las ramificaciones están en relación con las hojas, en tanto que generalmente nacen en forma de una yema de la axila de una hoja. Pero por varias razones puede nacer una rama sin guardar relación alguna con una hoja, brotando por ejemplo en el espacio entre dos hojas, en medio de un internodio, y representando lo que llamamos una ramificación adventicia. Y

por fin se conoce un modo de ramificación que consiste en que el cono vegetativo del vástago se divide en dos ramas iguales, se “bifurca”, tipo de ramificación que se observa especialmente en vegetales inferiores, ante todo en Talófitos, pero de vez en cuando, como excepción, también en plantas superiores, como algunos Pteridófitos, y que se llama ramificación dicotómica.

Empecemos, al estudiar la influencia que ejercen las ramificaciones en la filotaxis, con el caso más raro:

### 1. *La dicotomía.*

Esta clase de ramificación se nos presenta en *Licopodios* y algunos otros Pteridófitos, como también la encontramos en muchos vegetales extinguidos, especies de *Lepidodendron* y otros. Una escuela botánica de tiempos pasados suponía que en la bifurcación, una de las dos ramas continuara la espira de las hojas del vástago principal, mientras que la otra desarrollara una nueva espira. Tal opinión es errónea: una contraposición tal en realidad no existe entre las dos ramas de la horquilla; más bien pasa la filotaxis del eje principal con la misma regularidad a ambas ramas, del modo como lo determinan las condiciones del contacto que puede existir entre los órganos anexos al vástago principal y a las ramas, y ante todo entre éstas mismas.

Si el ángulo que forman las ramas una con otra, es más o menos agudo, de modo que las caras internas de éstas se tocan más o menos directamente en la base, la presión mutua que ejercen las ramas una sobre otra, naturalmente no permitirá que se formen hojas en este lado. Si la filotaxis del vástago principal es verticilada, los verticilos se continúan en las ramas. Los primeros verticilos de éstas, por la razón indicada deben ser interrumpidos, presentando huecos en la cara interna, y recién el segundo o tercer verticilo de cada rama puede presentar un desarrollo completo y regular. Si en cambio la posición de las hojas sobre el tallo

es alterna, también las ramas poseen una filotaxis espiralada, y también en este caso la posición de las hojas en las ramas al principio es estorbada, siendo generalmente irregular la espira en la base de las ramas y pasando a ser regular y normal, recién más arriba. (Figs. Nros. 32 y 33).

Las espiras de las dos ramas pueden ser homódromas o heteródromas, quiere decir que las circunvoluciones de la espira en ambas ramas pueden correr en el mismo sentido, o en direcciones contrarias: ambas espiras pueden ser dexiódromas o leodromas, o una dexiódroma, la otra leodroma. Pero es de notar que por regla común las espiras de ambas ramas corren en el mismo sentido que la espira del vástago principal. En todo caso, la dirección que toma la espira en cada una de las ramas, dependerá de las condiciones de contacto que encuentran las primeras hojas en las ramas.

## 2. *La ramificación axilar.*

Más importante que la dicotomía, por ser mucho más ordinaria en todas las plantas superiores, es la ramificación axilar, que en su forma típica observamos en las Fanerógamas. Naciendo normalmente una rama en un ángulo que forma el tallo con una hoja, es claro que cada uno de estos dos órganos podrá ejercer una cierta presión sobre el órgano interpuesto, la cual tendrá por consecuencia que en las líneas medianas de la rama, por falta de espacio no pueden brotar hojas, y que por consiguiente las primeras hojas del vástago axilar, las así llamadas hojas primordiales, deben nacer lateralmente, del lado izquierdo o derecho de la rama, pudiendo producirse recién las hojas subsiguientes en el plano mediano o en una posición más o menos oblicua con relación a las precedentes.

Si la filotaxis es opuesta, el primer par de hojas en la rama tendrá una colocación lateral, el segundo una mediana; pero si es espiralada, para la posición de la tercera hoja (la de las dos

primeras, por la razón expuesta generalmente es lateral) será decisivo, cuál es la posición de la yema con relación al tallo y a la hoja de sostén de cuya axila brota. Siendo el ángulo que forma la yema con el tallo, muy agudo, como sucede en el caso de ser muy erguida la yema y más o menos arrimada al tallo, la tercera hoja naturalmente debe brotar del lado exterior de la rama axilar, por ser menor aquí la resistencia que a su formación se opone, o por faltar tal resistencia por completo. (Fig. 34). Si, en cambio, es grande el ángulo entre tallo y yema, apretándose por su parte la hoja de sostén más o menos densamente a la yema, la tercera hoja de la rama axilar no puede desarrollarse sino en la cara interna de ésta, por haber espacio solamente aquí para tal formación. (Fig. 35).

En todo caso depende, como se ve, la posición de la tercera hoja y con eso la dirección que tomará la espira de la filotaxis, de la presión que ejercen los órganos contiguos sobre la yema, ante todo el tallo y la hoja de sostén. En cuanto a la dirección que toma la espira sobre la rama, es de gran importancia el hecho de que la hoja de sostén a menudo no está puesta exactamente en el plano mediano que pasa por el tallo y la yema axilar, sino que se encuentra más o menos excéntricamente insertada. Por la formación asimétrica de la axila que de eso resulta, se origina una presión desigual la cual, como se comprende, debe tener un efecto decisivo sobre la posición de la tercera hoja. Además sucede en muchos casos, que es oblicua, más o menos inclinada, la línea de inserción de la hoja de sostén, pero no exactamente transversal, fenómeno que naturalmente también debe tener influencia en la colocación de la tercera hoja y por eso en toda la filotaxis de la rama. (Véase la Fig. 35). Y por fin puede ser que las bases de las hojas del mismo tallo, contiguas a la yema, por su posición respectiva ejercen una presión en uno u otro sentido sobre la yema, de modo que el cono vegetativo de ésta se ve en la necesidad de mo-

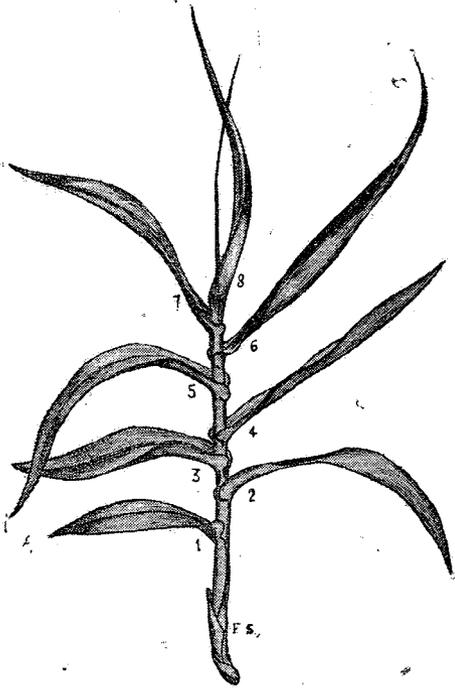
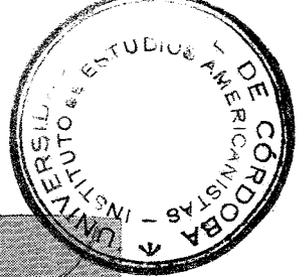


Fig. 1. *Phragmites communis*.  
Filotaxis según 1/2.—Pág 8.



Fig. 3. *Tillandsia cordobensis*.  
Filotaxis según 1/2.—Pág. 8.



Fig. 2. *Celtis Tala*.  
Filotaxis según 1/2.—Pág. 8.

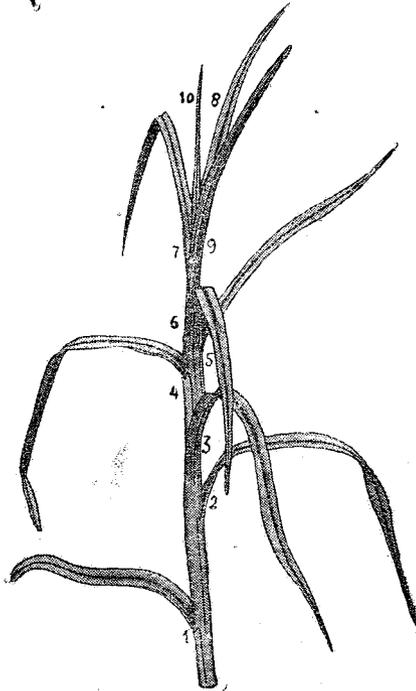


Fig. 4. *Cyperus vegetus*.  
Filotaxis según 1/3. Pág 8



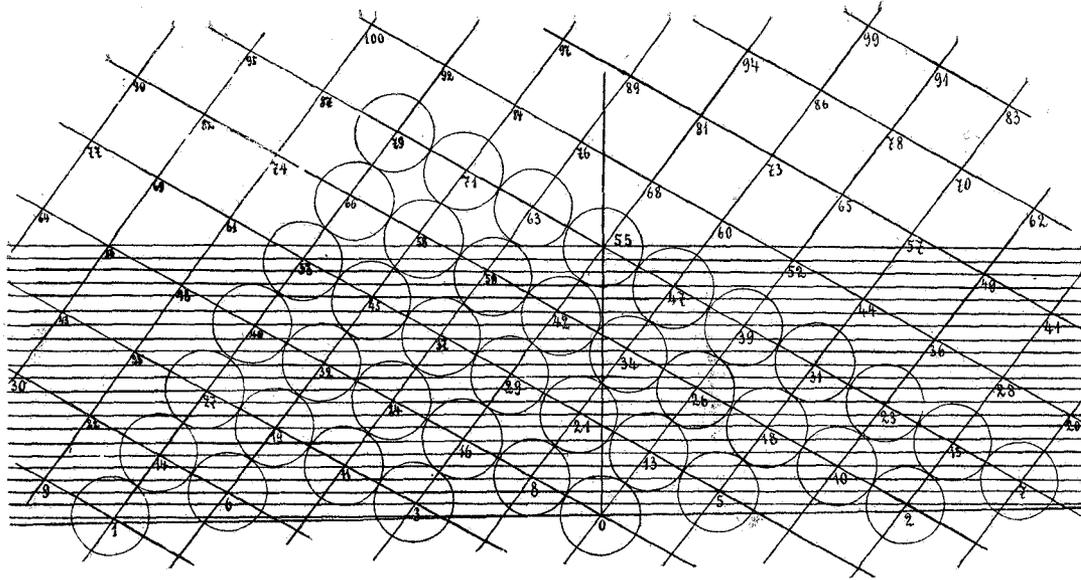


Fig. 9. Construcción esquemática de una parte del manto abierto del cilindro de una Piña de Abeto. La piña está ideada como cilíndrica, los órganos laterales como circulares. — Pilotaxis según 21/55.—Pág. 18.

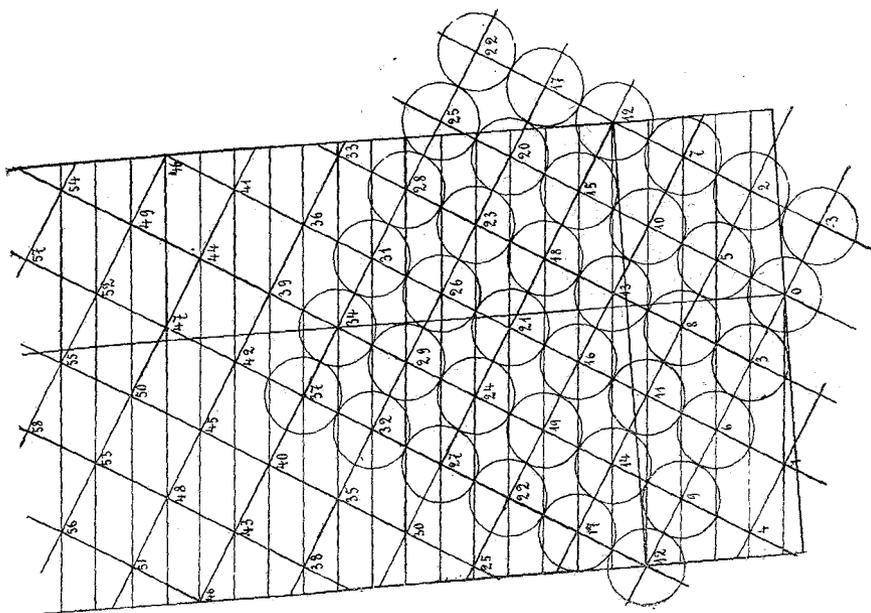


Fig. 10. Construcción esquemática de la filotaxis en un sistema cilíndrico con órganos circulares. El manto del cilindro está abierto en una línea longitudinal y extendido al plano. — Filotaxis según 13/34. (Copia según Schwendener.)—Pág. 22.

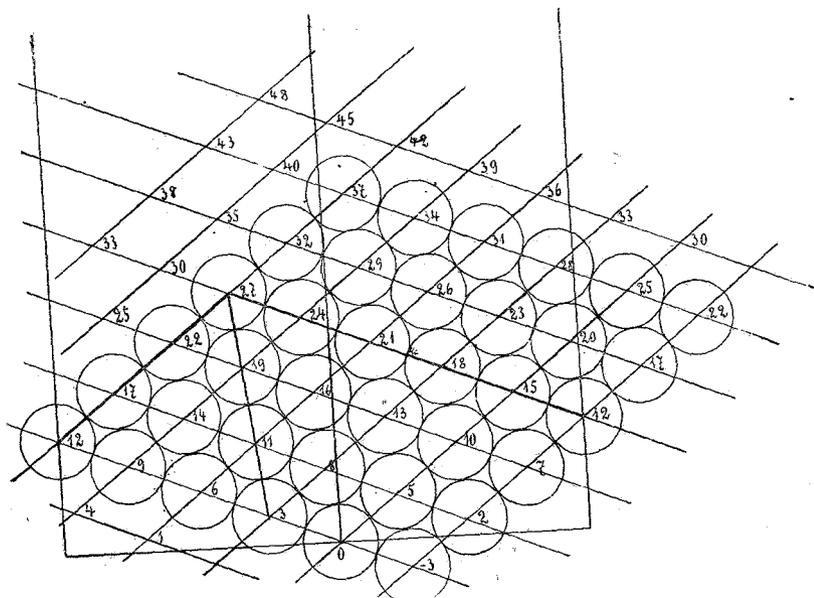


Fig. 11. Construcción esquemática de la posición de los órganos, como resulta de la filotaxis representada en la figura N° 10, debido a una presión longitudinal de arriba, o lo que significa lo mismo, por una extensión (tracción) en la dirección transversal. El ángulo en la punta de la armadura ha llegado a  $120^\circ$ , y los órganos se tocan en la dirección de las líneas de 5, de 5 y de 8. (Copia según Schwendener.)—Pág. 25.

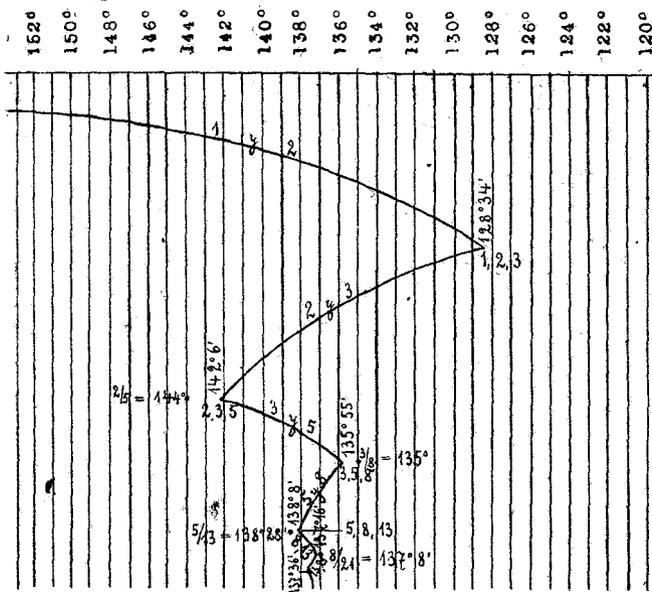


Fig. 12. Construcción matemática de la curva (línea en zig-zag) que corresponde a los movimientos que sufre la punta de la armadura en sus traslaciones originadas por una presión de arriba en sentido longitudinal.—El arco superior de la curva es de imaginar como prolongado hacia la izquierda, hasta 180°. La curva corresponde a las divergencias de la serie principal.—Pág. 25.

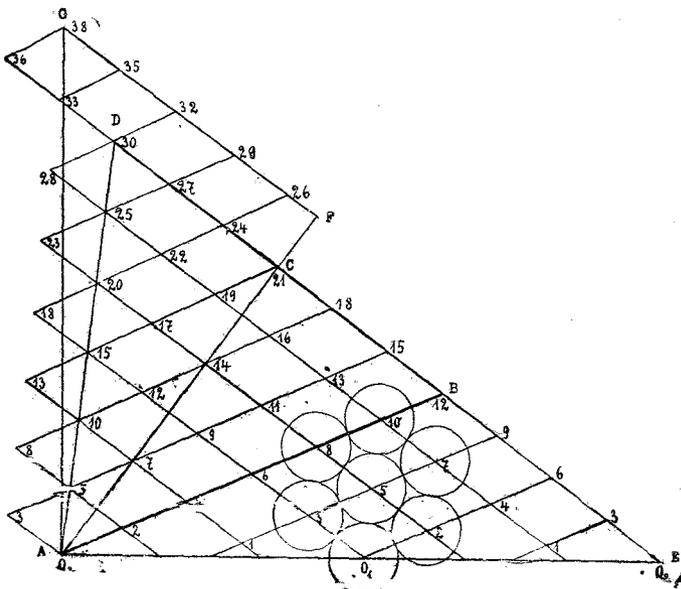


Fig. 15. Construcción geométrica para determinar exactamente la divergencia en el caso de que órganos circulares tengan contacto en las líneas de 2, 3 y de 5, y para probar que en este caso el órgano 38 cae en la ortóstica por O.—Filotaxis según 15|38.—Pág. 28.

Fig. 14. Construcción geométrica para determinar la posición del punto D que está en la misma ortóstica con O. — Filotaxis según 13/54.—Pág. 50.

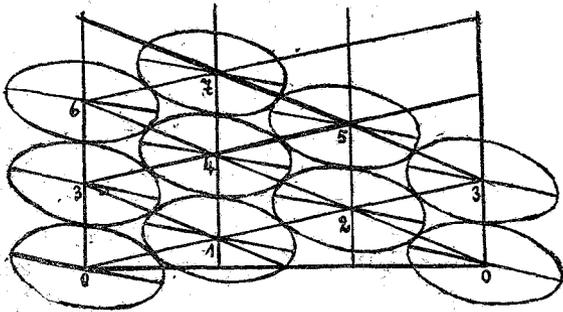
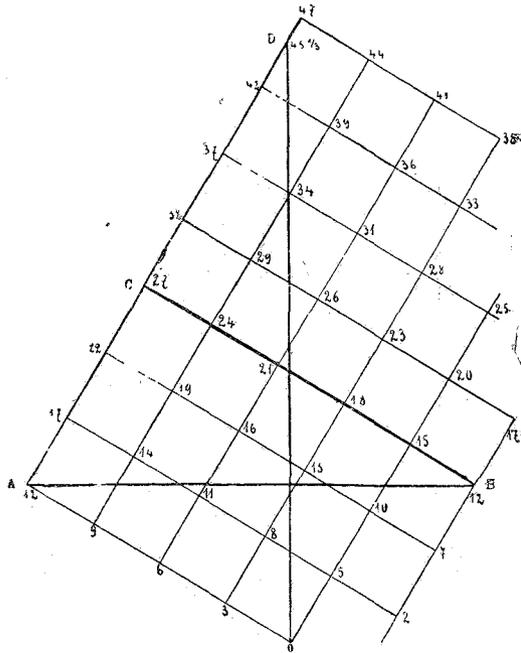


Fig. 15. Construcción esquemática de la posición de órganos elípticos. Filotaxis según 1/5. — Pág. 54.

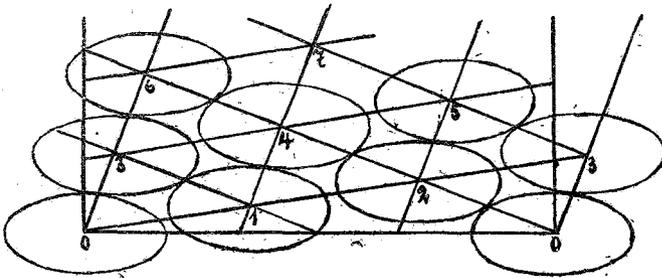


Fig. 16. Modificación de la filotaxis representada en la figura anterior, originada por una presión longitudinal (el tallo ha crecido de preferencia a lo grueso).—Pág. 55.

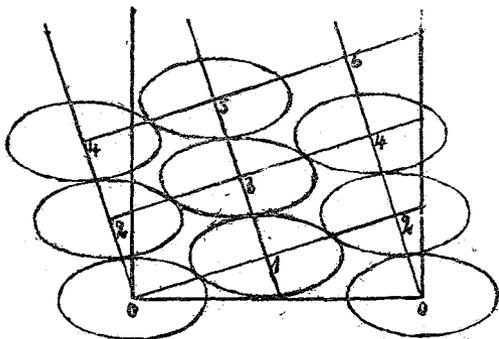


Fig. 17. Modificación de la filotaxis representada en la figura No. 15, causada por una tracción longitudinal (el tallo ha crecido de preferencia a lo largo).—Pág. 55.

Fig. 18. Fotografía de una parte del capítulo del Girasol (*Helianthus annuus*).—Los órganos marcados por 0 y + se encuentran en la misma ortóstica.—Pág. 58. (Fotografía tomada por el Dr. Bruno Leisering.)

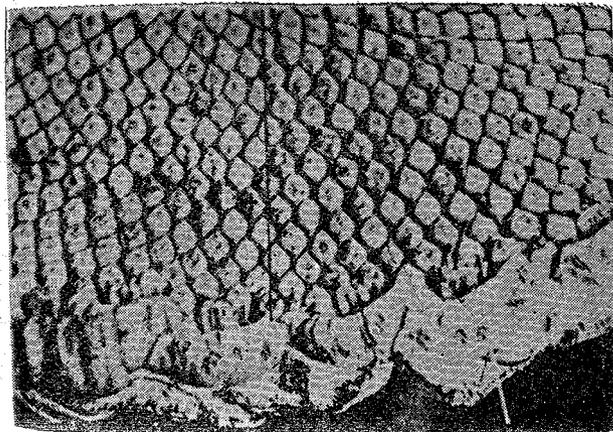
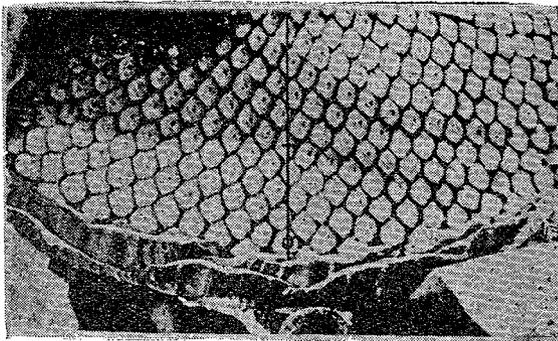


Fig. 19. Fotografía del mismo capítulo que la de la figura anterior, sacada unas 5 semanas más tarde.—

El órgano marcado por + se ha movido hacia el lado izquierdo de la ortóstica por 0.—Pág. 58. (Fotografía tomada por el Dr. Bruno Leisering.)

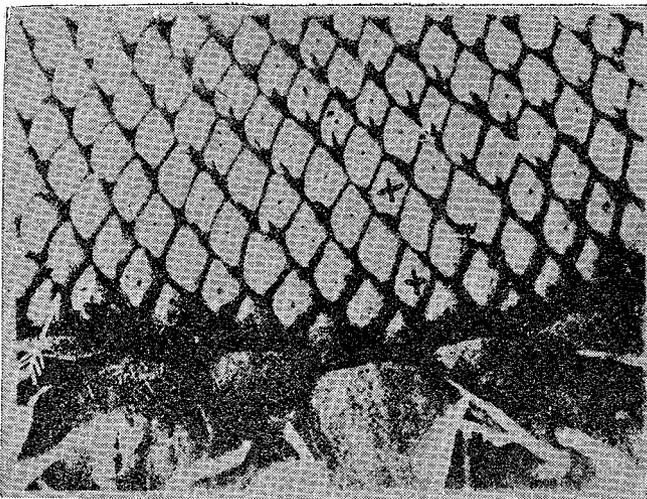


Fig. 20. Fotografía de una parte del capitulo del Girasol.—Los dos órganos marcados por + están separados uno del otro.—Pág. 39.  
(Fotografía tomada por el Dr. Bruno Leisering.)

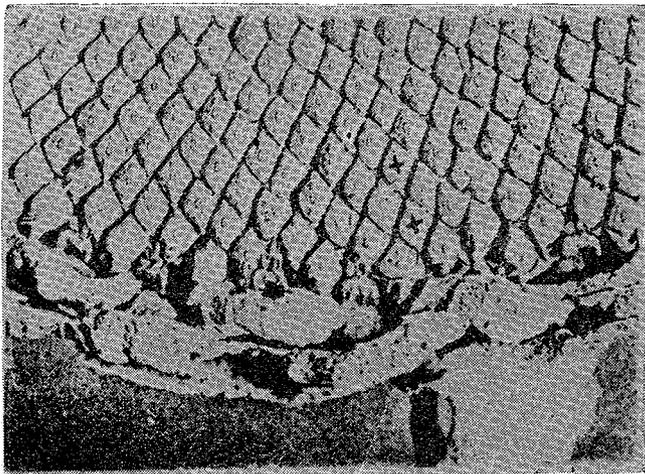


Fig 21. Fotografía del mismo capitulo que la de la figura anterior, sacada 6 semanas más tarde. Los órganos marcados por + han experimentado un cambio en su posición, debido al crecimiento del capitulo, y se han puesto en contacto.—Pág. 39.  
(Fotografía tomada por el Dr. Bruno Leisering.)

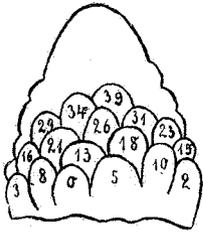


Fig. 22. Preparación de la yema terminal de una rama de *Abies Pinsapo* (aumentada).—El cono vegetativo presenta las prominencias más nuevas y las hojitas más jóvenes, en una filotaxis según  $13/34=137^{\circ}39'$ .—Pág. 39. (Copia según Schwendener, algo modificada).

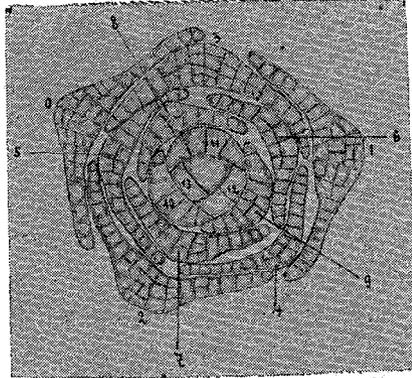


Fig. 25. Corte transversal por el cono vegetativo del musgo *Aulacomnium palustre*, demostrando la célula apical triangular y las hojas más jóvenes.

Fig. 23. Preparación de la misma rama, más abajo de la yema terminal.—Las hojas han sido cortadas, de modo que se ven solamente las cicatrices de sus inserciones, presentándose éstas en una filotaxis según  $5/13=158^{\circ}28'$ .—Pág. 39.



(Copia según Schwendener.)

La filotaxis presenta un estado de transición entre la posición de  $1/3$  y una divergencia más alta (tal vez  $5/13$ ), correspondiente a la filotaxis definitiva.

(Aumento  $500\times$ ) — Pág. 44.

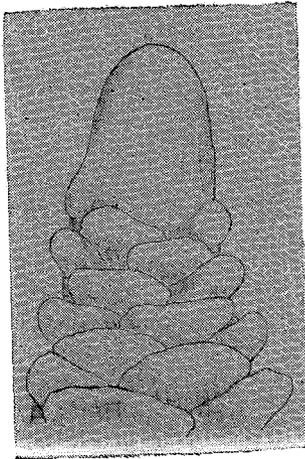


Fig. 24. Cono vegetativo de *Helodea canadensis*. (Aumento  $75\times$ )—Pág. 41.

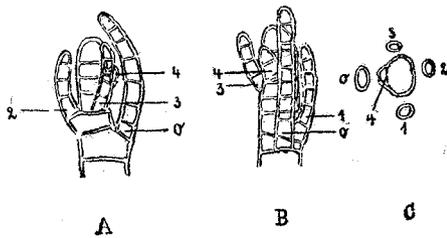


Fig. 26. Terminación del vástago del alga colorada *Polysiphonia sertularioides*.—Pág. 47.

A y B: vistas de frente y del lado (B torcida por  $90^{\circ}$ ); C: vista de arriba.

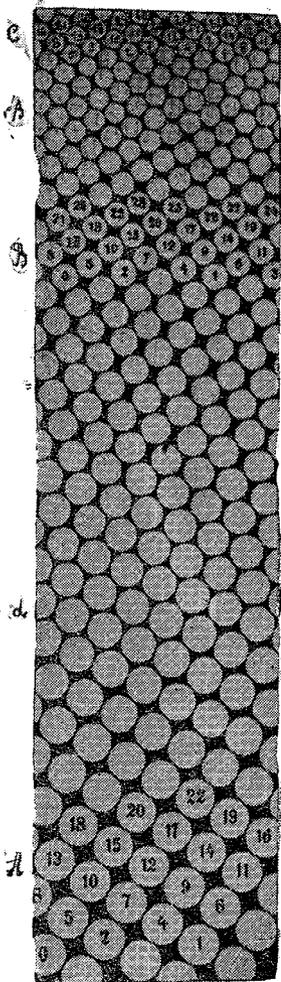


Fig. 27. Construcción esquemática de un sistema de órganos circulares, para demostrar el efecto que ejerce una disminución paulatina de los órganos sobre la filotaxis.

En la región inferior (A) existe contacto entre los miembros de las líneas de 5 y de 5; más arriba (B) entre los de las líneas de 5 y 8; y en la región superior (C) entre los de 8 y de 15. En a y b se observan estados de transición entre los diferentes tipos de filotaxis. Pág. 49. (Copia según Schwendener.)

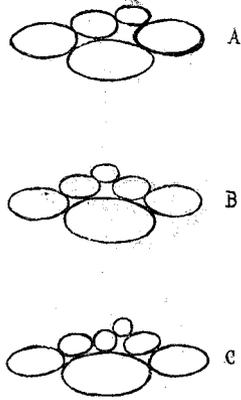


Fig. 28. Tres figuras de transición que resultan por colocarse órganos mucho más chicos al lado de otros más grandes.—Pág. 50.

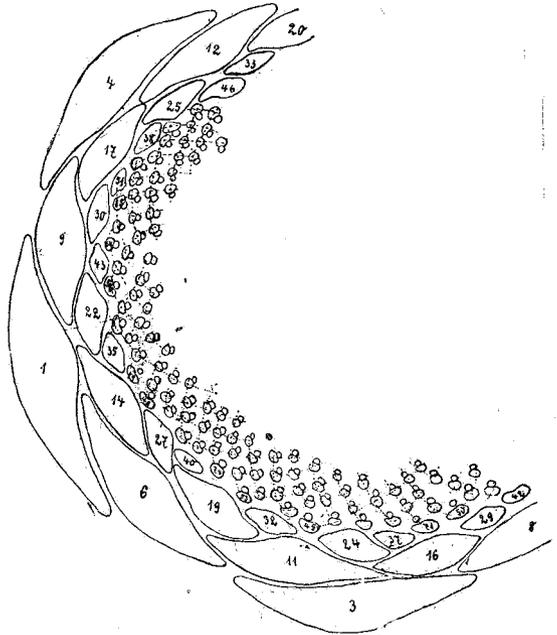


Fig. 29. Corte transversal por un capítulo joven de *Helianthus annuus*, cortado al nivel de las primeras florcitas y dibujado con la cámara clara. — Aumento 50 X. —Pág. 50. (Copia según Schwendener.)

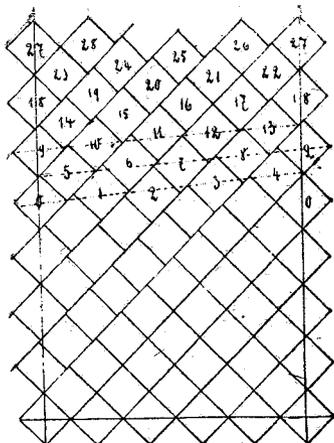


Fig. 30. Construcción geométrica del cambio de una filotaxis verticilada en posición espiralada, observado en un espádice de *Anthurium*.—Abajo hay verticilos pentámeros, arriba una posición según 2/9.—Pág. 52.

(Copia según Schwendener.)

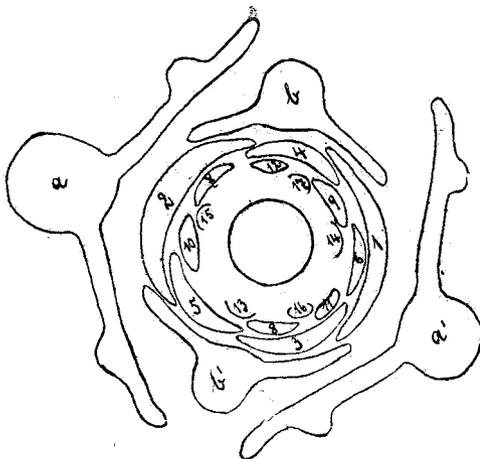


Fig. 31. *Zinnia elegans*: Corte transversal por un capítulo joven.

a a' y b b': los dos últimos pares de hojas de follaje, en posición opuesta ("decurpada").

1 - 17: las bractéolas del involucre del capítulo, en posición espiralada — Pág. 53.

(Copia según Schwendener.)

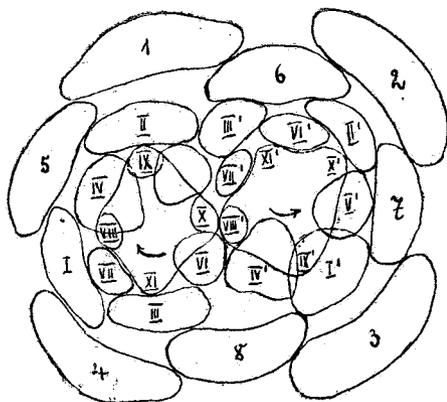


Fig. 32. Corte transversal por la terminación de un vástago de *Lycopodium Selago*, dicotómicamente dividida.—Pág. 57.

(Copia según Cramer, algo modificada.)

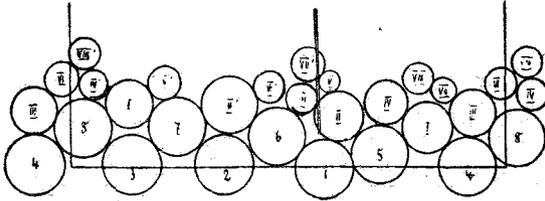


Fig. 53. Construcción esquemática de la filotaxis diseñada en la figura anterior.—El tallo y las dos ramas dicotómicas son dibujados con órganos circulares y sobre el manto extendido de los cilindros respectivos.—Pág. 57.  
(Copia según Schwendener.)

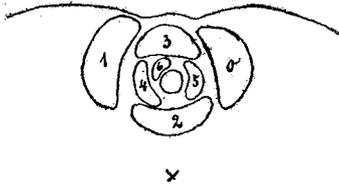


Fig. 54. Corte transversal por una yema axilar de *Baccharis spec.*—La línea ondulada por arriba de la yema indica la posición de la hoja de sostén, la x abajo el tallo.—Aumento 40 x.—Pág. 55.  
(Copia según Schwendener.)

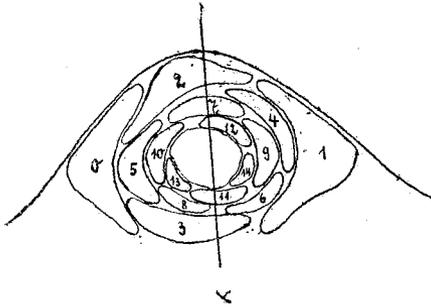


Fig. 55. Corte transversal por una yema axilar de *Solidago canadensis.*—La línea que limita la yema de arriba, indica la hoja de sostén, la x abajo el tallo; la recta representa la línea mediana que pasa por el centro del tallo.—Aumento 45 x.—Pág. 58.  
(Copia según Schwendener.)

dificar su producción de nuevas emergencias, conforme a las fuerzas de presión que de afuera actúan sobre él.

Una ley general sobre los factores que entran en acción para la formación de las hojas y la filotaxis en los vástagos axilares, no la podemos establecer; depende esto de las condiciones individuales, si bien los fenómenos indicados suelen ser constantes en general en los representantes de una misma especie; especies muy parientas en cambio, muy a menudo revelan una conducta completamente distinta.

### 3. *La ramificación adventicia.*

La filotaxis en las ramificaciones que no nacen axilarmente, sino que en completa independencia de las hojas brotan de cualquier punto de un internodio, es especialmente instructiva en lo que se refiere a la cuestión, en qué disposición y orden están colocadas en ellas las primeras hojas que producen. Pues se nos impone con evidencia inequívoca el hecho de que la posición de la primera hoja depende por completo de la forma y consistencia de la superficie del tallo. Si ésta es lisa y plana, las primeras hojas del vástago adventicio pueden ocupar una posición muy variada, no habiendo motivo para una orientación determinada. Si en cambio es áspera y de formación irregular, provista de rugosidades, escamas de ritidoma u otras prominencias, puede ser que actúa sobre un lado del vástago adventicio que acaba de brotar, una presión que falta en el otro lado, cosa que, como es natural, no quedará sin influenciar en la posición de las primeras hojas, que siempre saldrán del punto más bajo de la superficie no tapada y donde haya la menor resistencia. Tenemos, pues, en tal vástago adventicio condiciones que recuerdan bastante las que observamos en el espádice de una *Arácea*, en que, como vimos, la inserción de la espata ancha crea también de un lado una situación diferente de la del otro lado, pudiendo formarse las primeras flores de la

inflorescencia solamente en el lado que no está cubierto por la espata.

Que para la formación de hojas en un vástago adventicio, tal dependencia de los contornos del mismo no es una suposición arbitraria, sino que corresponde a los hechos, lo prueban los resultados de investigaciones experimentales que se han hecho con estacas de Sauce. Puestas éstas en tierra y habiendo echado raíces y producido vástagos axilares, éstos se cortaron; de los puntos de la operación solían nacer muy pronto vástagos adventicios. Dándoles a los bordes de las heridas una forma variada, lo que por el corte de la operación muy bien pudo hacerse, las condiciones para la producción de vástagos adventicios y el lugar de donde éstos podían brotar, podían ser influenciadas de diferente modo, pudiendo estudiarse así experimentalmente la influencia de la base de que se levanta un vástago adventicio, en el modo de diferenciación ulterior de éste, quiere decir ante todo en la producción de sus primeras hojas.

Enseñan tales experimentos que la posición de las primeras hojas depende del todo de la existencia o falta de una resistencia que se podría oponer a su brotación, y por consiguiente de factores mecánicos: existiendo en un lado una resistencia, aunque sea exigua, que no se encuentra en el otro, la primera hoja indefectiblemente brotará de este lado; pero encontrándose resistencias en todos los lados, pero de magnitud desigual, la primera hoja siempre saldrá del lado por donde encuentre la menor resistencia. En cuanto a las hojas siguientes, éstas a menudo se producen desordenadamente, en posición irregular, y sin que conociéramos las leyes de su formación y posición, y recién paulatinamente se desarrolla una sucesión espiralada regular.

Sea observado especialmente que la filotaxis en los vástagos adventicios de ninguna manera es siempre idéntica a la que caracteriza los vástagos axilares de la planta respectiva, fenómeno del que podemos sacar la conclusión de que la filotaxis como tal

no debe considerarse como un carácter heredado de la especie, sino mucho más como el producto de las condiciones especiales bajo que tienen que formarse las hojas en el vástago adventicio.

### BIBLIOGRAFIA

- BRAUN, Alexander: *Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen.* — Berlin, Akademie der Wissenschaften, 1830.
- BRAVAIS, L. et A.: *Essai sur la disposition des feuilles curvisériées.* — Paris, Annales des Sciences Naturelles, 2me. Série VII, Botanique, 1837.
- CHURCH, A. H.: *On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws.* — London, Oxford, 1902.
- DE CANDOLLE, C.: *Considérations sur l'étude de la phyllotaxie.* — Ginebra, 1881.
- HOFMEISTER, Wilhelm: *Allgemeine Morphologie der Gewächse.* — Leipzig, 1868.
- JOST, L.: *Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck.* I, II. — Leipzig, Botanische Zeitung, 1899, 1902.
- ITERSON, G. van: *Mathematische und mikroskopisch - anatomische Untersuchungen über Blattstellungen.* — Jena, 1907.
- KNY, Leopold: *Ueber Axillarknospen bei Florideen* — Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, 1873.

LEISERING, Bruno:

1. *Die Verschiebungen an Helianthusköpfen im Verlaufe ihrer Entwicklung vom Aufblühen bis zur Reife.* — München, Flora, XC, 1902.
2. *Zur Frage nach den Verschiebungen an Helianthusköpfen.* — Berlin, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, XX, 1902.
3. *Winklers Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen.* — Leipzig, Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, XXXVII, 1902.

NAEGELI und CRAMER: *Pflanzenphysiologische Untersuchungen.* — Zürich, 1855.

NEMEC, Bohumil: *Ueber den Einfluss der mechanischen Faktoren auf die Blattstellung.* — Prague, Bulletin International de l'Académie des Sciences de Bohême, 1903.

ROSENVINGE, Kolderup:

1. *Sur la disposition des feuilles chez les Polysiphonia.* — Copenhagen, 1888.
2. *Ueber die Spiralstellungen der Rhodomelaceen.* — Leipzig, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, XXXVII, 1902.

SCHIMPER, Karl: *Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung.* — München, Flora, 1835.

SCHUMANN, Karl: *Morphologische Studien.* I, II. — Leipzig, 1892, 1899.

SCHWENDENER, Simon:

1. *Ueber die Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck.* — Basel, Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft, IV, 1875.

2. *Mechanische Theorie der Blattstellungen.* — Leipzig, 1878.
3. *Ueber den Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von Pinus.* — Berlin, Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, 1879.
4. *Ueber Spiralstellungen bei Florideen.* — Berlin, Akademie der Wissenschaften, 1880.
5. *Zur Theorie der Blattstellungen.* — Berlin, ibidem, 1883.
6. *Ueber Scheitelwachstum und Blattstellungen.* — Berlin, ibidem, 1885.
7. *Zur Kenntnis der Blattstellungen in gewundenen Zeilen.* — Berlin, ibidem, 1894.
8. *Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene.* — Berlin, ibidem, 1895.
9. *Ueber die Kontaktverhältnisse der jüngsten Blattanlagen bei Linaria spuria.* — Berlin, ibidem, 1899.
10. *Die Schumannschen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellungen.* — Berlin, ibidem, 1899.
11. *Die Divergenzänderungen an den Blütenköpfen der Sonnenblumen im Verlaufe ihrer Entwicklung.* — Berlin, ibidem, 1900.
12. *Zur Theorie der Blattstellungen.* — Berlin, ibidem, 1901.
13. *Die Divergenzen kreisförmiger Organe in Spiralsystemen mit rechtwinkelig gekreuzten Kontaktlinien und deren Grenzwerte.* — Berlin, ibidem, 1901.
14. *Die neuesten Einwände Josts gegen meine Blattstellungstheorie.* — Berlin, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, XX, 1902.
15. *Ueber Spiralstellungen bei den Florideen.* — Berlin, ibidem, 1902.

SECKT, Hans:

1. *Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen.* — Botanisches Centralblatt, Beihefte, Band X, 1901.
2. *Mechanische Theorie der Blattstellungen.* — Berlin, Naturwissenschaftliche Wochenschrift, XVI, 1901.

VOECHTING, Hermann: *Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen.* — *Zur Theorie der Blattstellungen.* — Leipzig, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, XXVI, 1894.

WEISSE, Arthur:

1. *Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen der Koniferen.* — München, Flora, LXXVII, 1889.
2. *Ueber die Wendung der Blattspirale und die bedingenden Druckverhältnisse an den Axillarknospen der Koniferen.* — München, Flora, LXXIX, 1891.
3. *Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre.* — Leipzig, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, XXVI, 1894.
4. *Die Zahl der Randblüten an Kompositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung.* — Leipzig, *ibidem*, XXX, 1897.
5. *Grundzüge der mechanischen Blattstellungslehre.* — Jena, Goebels Organographie der Pflanzen, 1898.
6. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Onagraceen-Blüte, mit besonderer Berücksichtigung des unterständigen Fruchtknotens.* — Berlin, Festschrift für Schwendener, 1899.
7. *Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen.* — Berlin, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, XVII, 1899.

8. *Ueber die Blattstellung von Liriodendron tulipifera.*  
Berlin, ibidem, XX, 1902.

9. *Ueber die Blattstellung an einigen Triebspitzen-Gallen.*  
—Leipzig, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik,  
XXXVII, 1902.

10. *Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen  
und anderen Stammsukkulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen  
über die Anschlussverhältnisse am Scheitel.* —  
Leipzig, ibidem, XXXIX, 1903.

11. *Blattstellungsstudien an Populus tremula.* — Ber-  
lin, Festschrift zu P. Aschersons 70. Geburtstage, 1904.

WIESNER, Julius: *Zur Biologie der Blattstellung.* — Biologisches  
Zentralblatt, XXIII, 1903.

WINKLER, Hans:

1. *Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen.* —  
Leipzig, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, XXVI,  
1894.

2. *Zur Theorie der Blattstellungen.* — *Erwiderung an  
Schwendener.*—Leipzig, Botanische Zeitung, LIX, 1901.

DR. HANS SECKT.

---