

LA NATURALEZA MORFOLOGICA DEL OVULO DE LAS FANEROGAMAS

La reproducción de las plantas superiores, las Fanerógamas, se efectúa, como es sabido, ante todo sexualmente, por formación de órganos especiales, masculinos y femeninos: los granulos de polen y las ovcélulas (oósfemas) respectivamente, los cuales se producen en hojas de organización especial, los estambres y los carpelos. Por estudios comparativos ha sido constatado que en los órganos citados tenemos que ver corpúsculos que son análogos a los esporos de los Pteridófitos, y que, lo mismo que en los representantes superiores de este tipo vegetal, los Pteridófitos heterósporos, se forman como micrósporos y macrósporos respectivamente. Los granulos de polen deben ser interpretados como micrósporos que nacen en esporangios, los sacos polénicos, de una manera completamente idéntica al modo cómo en los Pteridófitos los micrósporos se desarrollan en los microsporangios, mientras que el saco embrionario con la ovcélula se debe considerar como un macrósporo que se origina como espora único en un macrosporangio, el óvulo. Conforme a tal interpretación, tenemos que considerar los estambres y los carpelos como esporófilos, representando dichos órganos hojas análogas a los microsporófilos o macrosporófilos de los Pteridófitos heterósporos.

No entraremos en el presente artículo más detenidamente en la cuestión interesante de estas analogías entre las plantas fanerógamas y las así llamadas Criptógamas superiores; nos limitaremos más bien a dilucidar un poco el problema del carácter morfológico del macrosporangio de aquéllas: del *óvulo*.

El nombre de "óvulo" es una denominación bastante poco adecuada (derivada sólo de la forma externa del órgano), en tanto que en Zoología se llama "óvulo" un órgano que por toda su naturaleza es absolutamente distinto del óvulo de la planta, corres-

poniendo al óvulo animal solamente una pequeña parte del óvulo vegetal: un órgano unicelular que se encuentra situado en el interior del saco embrionario, y en que por la fecundación nace el embrión. Quizás sería más apropiada la denominación de "*prosperma*", en vez de óvulo, tomándose en cuenta que el significado primitivo de la palabra griega "*spérma*" es el de la "semilla" de la planta, y no del "esperma" animal.

En un óvulo completamente desarrollado podemos distinguir tres partes: el cuerpo del óvulo (nucelo), la envoltura simple o doble que lo rodea (tegumentos), y el pedicelo mediante el cual se fija el óvulo sobre la placenta (funículo), llamándose "cálica" el punto de inserción del nucelo con el funículo.

Es una cuestión muy discutida y de gran importancia, qué clase de órganos de la planta representa el óvulo, cuál es por eso su verdadero carácter morfológico. Si suponemos que todas las partes de la flor son de naturaleza foliácea, que todos los órganos florales representan "hojas" metamorfoseadas, lógicamente debemos imaginar que también los óvulos, no son otra cosa que hojas, o a lo menos partes de tales. No hablaría en contra de tal idea, el hecho de que la forma y estructura del óvulo varía tan esencialmente de la forma de las hojas, tomándose en consideración que en los óvulos se trata de órganos cuya estructura se ha modificado fundamentalmente, debido a la función completamente diferente que estas "hojas" tienen que cumplir, y conociéndose además numerosos otros casos de una transformación tan fundamental.

Un apoyo muy importante y eficaz de la suposición de la naturaleza foliácea del óvulo, nos lo suministra la "teratología" (1), o sea el estudio de los casos de una evolución anormal de las partes florales, por el cual ha sido posible en muchos casos, reconocer la naturaleza primitiva y verdadera de los órganos florales. Sea recordado el fenómeno que con frecuencia puede observarse en rosas cultivadas, en que los órganos interiores que en la rosa silvestre se nos presentan como estambres, han adquirido la forma y el color de verdaderas hojas de follaje, como sucede lo mismo muchísimas veces con las hojas del cáliz de la misma rosa, las cuales hasta demuestran la forma pinada característica del rosal. Tales casos de "clorantía" en que por un acto de "atavismo" vuelven los órganos florales a su estado primitivo de "hojas", no dejan duda alguna acerca de la verdadera naturaleza morfológica de las partes florales. No son tan raros estos fenómenos, como ge-

(1) téras = monstruosidad.

neralmente se cree, y no se observan solamente en las flores “dobles” de las plantas cultivadas, sino que tal “anamórfosis” (metamórfosis regresiva) se encuentra de vez en cuando también en plantas silvestres, como lo pueden demostrar los dibujos Nros. 1 y 2 que acompañan estas líneas.

La cuestión de la anamórfosis de las partes florales ha sido objeto de muchos estudios, y era muy especialmente el célebre botánico suizo, Carlos Cramer (1831-1901) que se interesaba por tales casos teratológicos, con relación a los óvulos.

Obsérvase a veces en flores deformadas de Leguminosas, Umbelíferas, Ranunculáceas (especialmente en *Delphinium*) y otras, el fenómeno de que los carpelos no forman un pistilo cerrado, quedando más bien abiertos y no desarrollando óvulos perfectos y fértiles.

En tales ovarios incompletos los bordes de los carpelos llevan a menudo apéndices de la forma de folíolos, simétricamente insertados, y siendo estos bordes normalmente los sitios donde se encuentran las placentas, no hay duda de que estos “folíolos” representan óvulos degenerados. Que los óvulos también normalmente pueden corresponder a folíolos, lo prueba el caso de la *Cycas* en cuyos carpelos los folíolos basales están substituídos por verdaderos óvulos. (Fig. 3).

Si es por eso relativamente fácil la interpretación del carácter morfológico de los óvulos en los casos en que éstos nacen en número de varios o de muchos sobre el borde de los carpelos, surge en cambio una dificultad bastante grande para la interpretación de los óvulos, como de folíolos, en todos aquellos casos en que no existe sino un solo óvulo en el ovario, y especialmente cuando ocupa este único óvulo una posición central, como además en los casos en que existen numerosos óvulos en un ovario unilocular, pero que no guardan ninguna relación con los carpelos, sino que nacen en una columela central del ovario, como lo observamos en los Centrospermas o en las Primuláceas. En tal caso ya es más difícil convencerse del carácter foliáceo de los óvulos, y tenían y tienen todavía hoy muchos botánicos la opinión de que los óvulos en tal caso no sean efectivamente órganos foliáceos, sino que representan órganos axiles.

También en tales casos a veces una formación teratológica nos permite emitir un juicio acerca del verdadero carácter de los óvulos. Obsérvase pues en casos raros, en flores de especies de *Primula* y otras, en el interior del ovario una anomalía en el sentido de desarrollarse hojitas, en lugar de óvulos (Fig. 4), caso que natu-

ralmente no deja dudas a la interpretación de la naturaleza morfológica de éstos.

Más difícil resulta la solución del problema, en el caso de ovarios con un solo óvulo de posición central. Así existe por ejemplo, como es sabido, en las Compuestas un solo óvulo, y se creía durante mucho tiempo que el óvulo en estas plantas represente el vértice del eje floral mismo, que se forme por la transformación del cono vegetativo del eje. Por los estudios de Cramer sabemos hoy que no es así; pues sucede en casos teratológicos que el eje floral sigue creciendo al lado del óvulo y hasta produciendo nuevas hojas, de modo que es evidente que también el óvulo debe ser un órgano lateral y anexo al eje, por lo tanto una hoja que sólo secundariamente ha ocupado una posición central o mejor terminal, pero que no representa el eje mismo transformado. Con mayor claridad todavía podía reconocerse este carácter morfológico del óvulo, cuando podía observarse en ciertos casos teratológicos (también estudiados en Compuestas) una transformación directa del óvulo en una hoja, en cuyo lado cóncavo (cara interna) se levantó el nucelo. Llegó Cramer a base de tales observaciones a la conclusión muy importante de que solamente los tegumentos y el funículo del óvulo corresponden a una hoja, mientras que el nucelo debe considerarse como una emergencia de esta hoja.

El citado autor resume las ideas que a raíz de todas sus investigaciones y observaciones ha ganado, en las siguientes palabras que del texto original, escrito en alemán, traducimos: “El óvulo o es una hoja metamorfoseada, o la parte metamorfoseada de una hoja. Tomo por una hoja entera el óvulo de las *Primuláceas* y él de la gran familia de las *Compuestas*, y supongo que será posible llegar al mismo resultado por un estudio más exacto en otras plantas, especialmente en todas aquéllas que poseen un óvulo aparentemente terminal, como por ejemplo *Taxus*, *Urtica*, tal vez también las *Dipsacáceas*. El nucelo es en este caso una formación nueva sobre la hoja ovular, el funículo corresponde a la base, los tegumentos a la parte superior de esta hoja, la cual una o dos veces doblada, en forma de cúpula o capota, está colocada por encima del nucelo del óvulo.

“Considero en cambio como meras partes de una hoja — folíolos o emergencias de la superficie de la hoja — todos aquellos óvulos que sueltos o en número de varios nacen en el borde o sobre la superficie de hojas carpelares, como en las *Cicadáceas*, *Abietíneas*, *Liliáceas*, *Umbelíferas*, *Resedáceas*, *Crucíferas*, *Leguminosas*, etc. También en este caso es el nucelo una formación

nueva sobre el lóbulo respectivo, correspondiendo el funículo a la base de la hoja, los tegumentos a su parte superior.

“Sólo en las pocas plantas hasta ahora conocidas con óvulos acamídeos (que carecen de tegumentos) — algunas *Amarilidáceas* y las *Balanoforáceas* — el nucelo, o sea el óvulo en su totalidad, corresponde al lóbulo entero de la hoja carpelar.”

Lo más esencial que resulta de las investigaciones de Cramer, es por lo tanto el hecho de que el óvulo posee carácter foliáceo, y que su nucelo es una excrecencia lateral de una hoja que está representada por el funículo y los tegumentos.

El estudio de la historia de la evolución de las Liliáceas, Comuestas, Primuláceas y de otras plantas más, nos enseña efectivamente que el nucelo no es de manera alguna una prolongación del funículo, sino que se produce lateralmente, del punto donde el funículo pasa a los tegumentos.

Si por eso se puede tomar por seguro, que el óvulo en muchos casos debe interpretarse como una hoja, en otros como un folíolo, quedan todavía algunos casos en que ni en uno ni en otro sentido puede considerarse, pero sí como un órgano anexo a una hoja.

Sea citado el ejemplo de las *Orquídeas*. En ellas nacen los óvulos en gran número sobre listones de los carpelos, de células epidérmicas que cubren la superficie de estos listones. Vasos de conducción no llegan a los óvulos los cuales por consiguiente deben ser consideradas como formaciones análogas a tricomas.

Esta analogía se presenta con evidencia especial en aquellas *Orquídeas* en que en el interior del ovario se forman efectivamente pelos verdaderos, como por ejemplo en *Laelia Perrinii* y en *Coelogyne plantaginea*, que en su ovario unilocular llevan sobre los carpelos seis listones, de los cuales tres producen pelos, los otros tres en cambio óvulos. No puede haber duda de que estos óvulos son órganos tricomáticos metamorfoseados.

En otro caso más debe suponerse idéntico origen de los óvulos. Nos referimos a la pequeña insectívora generalmente conocida, la *Drosera*. En ésta se ha observado ocasionalmente en casos teratólógicos, que no se cierran los carpelos para formar un ovario de forma normal, y que estos carpelos abiertos en su superficie interior llevan pelitos glandulares de la misma estructura que caracteriza las glándulas que cubren la superficie de las hojas de follaje. A veces varios de los pelitos se encuentran reunidos en grupos y soldados, formando cuerpos más o menos encorvados que poseen la forma de óvulos campilótrpos, como son característicos de la *Drosera*.

Toda la cuestión de la naturaleza morfológica del óvulo, no obstante de encontrarse resuelto tal vez el problema en algunos casos, como acabamos de exponer, no deja por eso de ser problema en muchos otros casos, y se comprende esto, si se toma en cuenta que en el óvulo tenemos un órgano cuya metamorfosis puede llamarse fundamental, y en que muchas veces es sumamente difícil averiguar con seguridad, cuál será el valor morfológico de sus diferentes partes, como del nucelo, del funículo y de los tegumentos. Otra dificultad se da por la posición muy variada que ocupan los óvulos en el ovario.

La antigua opinión, según la cual el óvulo representara una yema, cuyo eje fuera el nucelo, y los tegumentos serían las hojas de la yema, esta idea puede tomarse por errónea, también en los casos de un óvulo único, de posición central. Debemos considerarlo más bien en todo caso como una hoja, o como la parte de una hoja.

A tal interpretación del óvulo terminal se ha opuesto que no se conoce una posición terminal de una hoja en ningún cono vegetativo de un tallo. Contradice empero a tal opinión el hecho no discutido de que a veces un estambre de cuyo carácter de "hoja" no puede haber la menor duda, puede nacer terminalmente. En las *Euforbiáceas*, en *Casuarina* y en *Najas*, por ejemplo, observamos flores masculinas con un único estambre, que posee posición terminal. Si es primitiva esta posición terminal, o si tal vez secundariamente resulta de una "translocación" sobre el eje, hasta ahora no consta con seguridad, si bien nos parece más probable que sea secundaria; pues creemos que hablan en favor de esta opinión los casos observados por Cramer que mencionamos arriba, de la teratología en flores de Compuestas.

Como seguro tenemos que aceptar que el nucelo y el funículo con los tegumentos poseen un carácter diferente, y que es errónea la opinión antigua de que el nucelo sea la continuación directa del funículo, la parte superior de este órgano; más bien representa el funículo con los tegumentos indudablemente una hoja modificada o la parte de tal, el nucelo en cambio una formación nueva de esta hoja, en cuya superficie nace en forma de una emergencia.

Nos prueba esto la historia de la evolución del óvulo normal, como fué estudiada especialmente por el ilustre botánico danés Eugenio Warming (*1841), y por el maestro de la botánica microscópica, Eduardo Strasburger (1844-1916). Hicieron constancia ambos sabios del hecho de que el principio de la formación de un óvulo se efectúa por procesos de división de células situadas de-

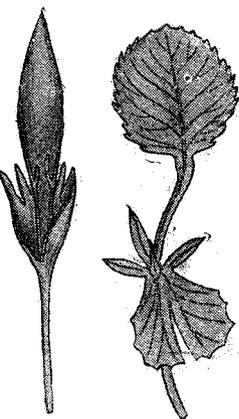


Fig. 1.—Dos casos de «Clorantía» en flores de Trébol (*Trifolium repens*).

En A, el pistilo se ha desarrollado en forma de una hoja, las dos pequeñas prominencias sobre el borde de esta hoja representan dos óvulos rudimentarios.

En B, dos de los sépalos del pistilo están transformados en hojas.

(Copia según CRAMER y ASPARY.)

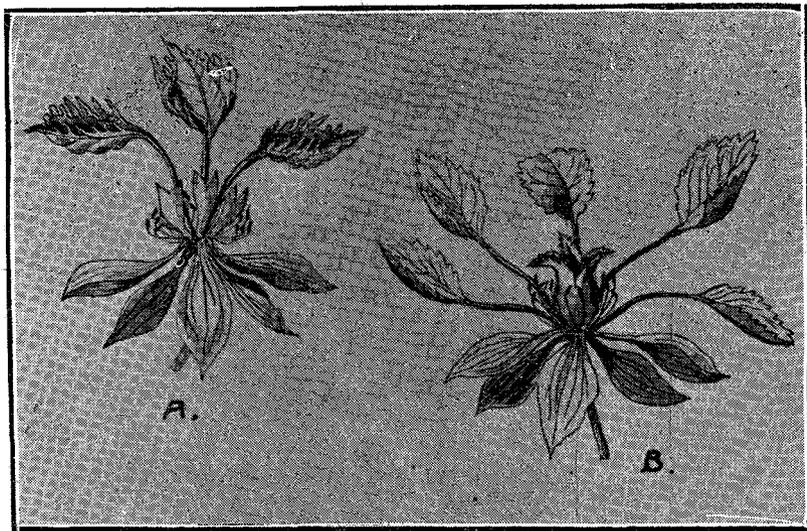
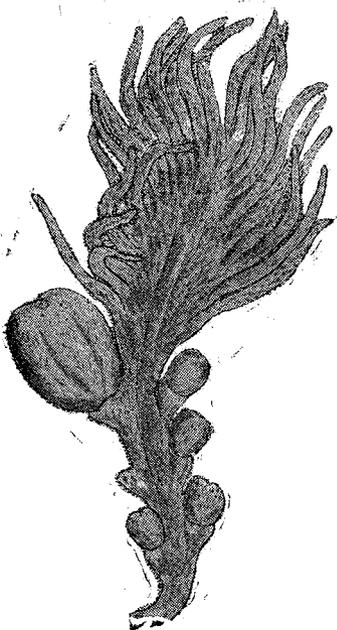


Fig. 2.—Dos casos de «Clorantía» en flores de una especie de «Espuela de caballero». (*Delphinium caschmirianum*).

En A, los carpelos presentan carácter de hojas verdes; en B, los pétalos se encuentran transformados en hojas de follaje, y los carpelos muestran un desarrollo anormal.—(Según KERNER.)



Carpelo de *Cycas revoluta*

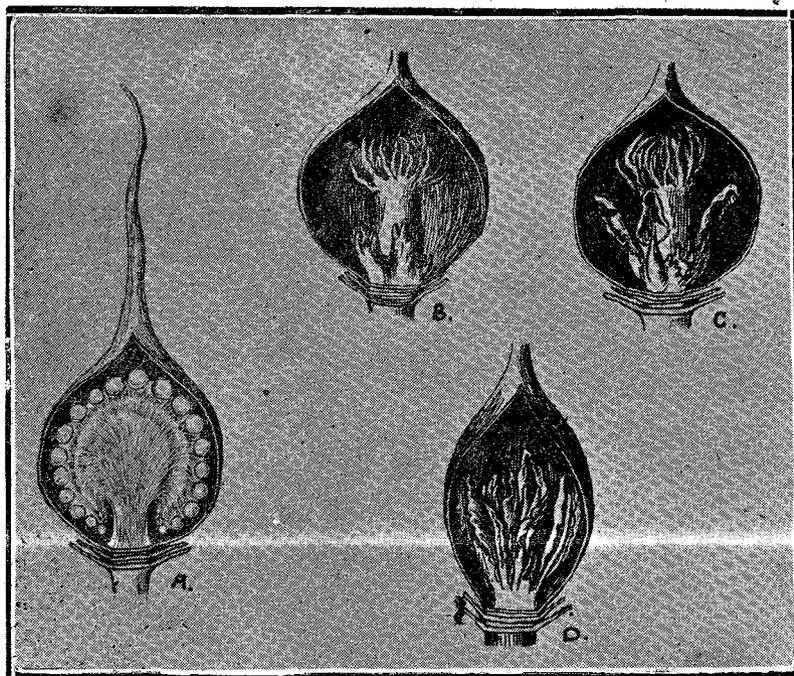


Fig. 4.—Casos de «Clorantía» en el interior del ovario de *Primula japonica*.

En A, la placenta y los óvulos están normalmente desarrollados; el estilo y el estigma son degenerados. — En B, C y D, se presentan diferentes formas de metamorfosis y de los óvulos sobre la columela en hojas. — (Según KERNER.)

bajo de las dos capas superficiales del carpelo, el dermatógeno y la capa subepidérmica, formándose por divisiones tangenciales un grupo de células, por el cual se evaginan las dos citadas capas, elevándose en forma de una pequeña prominencia, la así llamada "tuberosidad ovular primitiva", que significa el principio del óvulo en evolución. En este montoncito de células se forma el nucelo por divisiones tangenciales de las células subepidérmicas (más tarde también de las células dermatógenas), representado el nucelo por lo tanto evidentemente una formación nueva y secundaria sobre la hoja carpelar. Debajo de esta emergencia, en las células primitivas del carpelo, se desarrolla por divisiones ulteriores la cálaza y el funículo, mientras que los tegumentos nacen del dermatógeno (en algunas plantas al mismo tiempo de la capa subepidérmica), como se vé, lo mismo que el funículo, de células primitivas del carpelo.

Ha sido confirmada del todo, como es evidente, la opinión de Cramer arriba citada sobre la naturaleza del óvulo, por los resultados de los estudios de Warming y Strasburger.

Warming que antes de ocuparse de los óvulos había estudiado detenidamente la historia de la evolución de las anteras y del polen en ellas, ha podido constatar una analogía sorprendente que existe en la manera de desarrollarse los dos "esporangios" y sus productos, los micró- y macrósporos, o sean los gránulos de polen y el saco embrionario, y no dejaremos de citar en algunas palabras las conclusiones tan interesantes a que ha llegado el eximio investigador por sus estudios comparativos.

Los dos esporangios, los sacos polénicos de la antera y el óvulo, empiezan a formarse como "tuberosidades" sobre sus esporófitos respectivos; en ambas tuberosidades la capa subepidérmica representa la zona, de la cual se forman los esporangios, y en ambas se inicia esta formación por divisiones tangenciales de las células respectivas. Estas divisiones dan origen a células-hijas exteriores e interiores. En la antera, las células exteriores son las que forman la pared de la misma, mientras que las interiores, cuyo volumen aumenta considerablemente, representan las células-madres de los gránulos de polen (los microsporangios). En la tuberosidad ovular se efectúa, como acabamos de exponerlo, un proceso en sus rasgos esenciales análogo o idéntico: por división tangencial de la capa subepidérmica nacen dos filas de células-hijas; las exteriores originan las partes exteriores del macrosporangio (del nucelo), correspondiendo por lo tanto a la pared del microsporangio (de la antera), mientras que de las interiores una se agranda mucho,

transformándose en el saco embrionario, el cual por consiguiente representa una célula análoga a una célula-madre de polen.

La única diferencia esencial que existiría entre los dos esporangios (prescindiendo del diferente número de las células esporógenas), sería la presencia de una envoltura en el macrosporangio (los tegumentos), órgano que falta al microsporangio.

No dejaremos de mencionar al final de nuestras exposiciones, el juicio absolutamente contrario a toda interpretación "filogenética" del carácter de los óvulos, a base de observaciones de fenómenos teratológicos, como fué pronunciado por el excelente organógrafo Carlos Goebel (*1855), el "padre de la morfología experimental" de las plantas. Para Goebel, una anomalía teratológica siempre es una deformación del todo patológica, de la cual no se puede sacar conclusión alguna, ni, ante todo, se puede interpretar nunca como fenómeno de atavismo.

HANS SECKT

BIBLIOGRAFIA

1. *Karl von Nägeli*: Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens. — Zurich 1842.
2. *Hermann Schacht*: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. — Berlín 1856.
3. *Wilhelm Hofmeister*: Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. — Abhdl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig 1861.
4. *Karl Cramer*: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien, und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies.—Zurich 1864.
5. *Eugen Warming*: Untersuchungen über pollenbildende Phylome und Caulome. — Hansteins Botan. Abhandlungen, T. II, 1873.
6. *Eugen Warming*: Bemerkungen über das Eichen. — Botanische Zeitung 1874.
7. *Eugen Warming*: De l' ovule. — Ann. des sciences naturelles, 1874.
8. *Adolf Engler*: Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. — Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1877.
9. *Eduard Strasburger*: Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena 1879.

10. *J. Peyritsch*: Zur Aethiologie der Chloranthien einiger Arabis-Arten. — Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, XIII, 1887.
11. *Karl Goebel*: Organographie der Pflanzen. — Jena 1898, p. 158.
12. *Kerner-Hansen*: Pflanzenleben. — T. II, 2ª Edición, Leipzig 1921.