

SOBRE REPRODUCCION SEXUAL Y PARTENOGENESIS EN LAS ALGAS VERDES

POR EL
DR. HANS SECKT

La vida del organismo es temporalmente limitada, la del organismo vegetal tal vez no en igual grado que la del animal (pues conocemos plantas cuya vida se cuenta por centenarios, y quizás hasta por milenarios, mientras que ningún animal posee una duración tal de su existencia ⁽¹⁾, pero también el individuo vegetal tiene su fin natural. Si a pesar de esto no ha desaparecido nunca la vida en la tierra, no buscaremos la causa de este hecho en una formación cada vez nueva de seres vivientes de las materias que constituyen el globo terrestre — tal formación por generación espontánea no se verifica, conforme sabemos — sino en la facultad propia de los organismos, de formar de sí nuevos organismos, iguales en su constitución a sus progenitores. Todas las plantas que hoy habitan el planeta, son descendientes de antepasados, y deben su existencia a la propiedad innata en todos los organismos: la de producir prole.

La reproducción es, pues, una manifestación vital que debe existir en todos los vegetales de naturaleza normal; puede realizarse, como lo observamos en muchas de las formas existentes, por separación de partes vegetativas del cuerpo de la planta, las cuales llegan a ser individuos nuevos e independientes, o por formación de "gérmenes", de los cuales se desarrollan más tarde nuevos organismos. Tanto en uno, como en el otro caso se efectúa una separación entre el ser productor y el descendiente, y además un aumento del número de individuos, resultados en que podremos ver una de las finalidades de la naturaleza.

(1) No vamos a ocuparnos en esta oportunidad de la cuestión de la "inmortalidad" de los protistas o de las células sexuales de los organismos pluricelulares (metazoarios), cuestión más bien filosófica que científica.

La formación de nuevos individuos por separación de partes vegetativas del organismo madre — reproducción vegetativa, asexual o monógena — se hace por procesos de división celular, tanto en el caso de ser el organismo un cuerpo simple, compuesto de una o pocas células, como cuando se trate de un ser de constitución más compleja y pluricelular. El producto de la división celular, en el caso más sencillo será la formación de dos células hijas idénticas. El momento esencial en los procesos de división nuclear y celular deberá verse en que al dividirse el núcleo, por la partición de los cromosomas cada uno de los núcleos nuevos reciba un número de cromosomas exactamente igual al que poseía el núcleo madre, y que estos corpúsculos en las células hijas concuerden también en su estructura interna con los de la célula madre, habiéndose formado por disección de los cromosomas maternos. Cada célula hija recibe de esta manera un núcleo entero el cual en su estructura iguala al núcleo de la célula madre.

En los descendientes producidos por vía vegetativa queda, pues, asegurada y explicada la permanencia de las propiedades del organismo progenitor.

Este modo más sencillo de reproducción, lo encontramos en las Diatomeas, Desmidiáceas, en Protococáceas y numerosas algas verdes unicelulares. En lo que a la cuestión de la multiplicación se refiere, naturalmente es del todo indiferente, si las células hijas después de la división del organismo madre se separan una de otra, como sucede esto generalmente en las formas citadas, o si quedan unidas formando cadenas filiformes, tal como lo observamos por ejemplo en las Zignemáceas, parientas más cercanas de las Desmidiáceas, o en las Clorofíceas filiformes.

Un poco menos primitiva, pero igual en su carácter esencial es la formación de cuerpos de reproducción, esporas o gonidias ⁽¹⁾,

(1) En el sentido exacto, definido por Sachs, con el nombre de "esporas" se designan solamente los corpúsculos de reproducción, móviles o inmóviles, originados por un "esporófito" en procesos de división nuclear en que se efectúa una reducción de los cromosomas, y que llegan a constituir el principio de una nueva generación, haploide, el "gametófito", mientras que todos los demás corpúsculos de reproducción asexual, sean diploides o haploides, provenientes del esporófito o gametófito, se denominan "gonidias". Esta clase de corpúsculos reproductores no da origen a una nueva generación, sino que produce, regenera, siempre la misma generación de la cual la gonidia tomó origen (la generación "homóloga"): una gonidia que nace en un esporófito, produce otro esporófito, una de gametófito, un nuevo gametófito.

Indudablemente esta distinción entre spora y gonidia es del todo correcta, pero no es generalmente usada.

de los cuales tarde o temprano se desarrollan organismos nuevos, modo de reproducción por el cual naturalmente al mismo tiempo de multiplicarse la especie, queda garantida su dispersión. También estos corpúsculos se forman por división celular, proceso en que no es cuestión de importancia, si la división se efectúa una sola vez o repetidas veces, si los corpúsculos nacen en células que en nada se distinguen de células vegetativas ordinarias, o en células especialmente diferenciadas al propósito de la formación de corpúsculos reproductores (esporangios o gonidangios), o, por fin, si nacen exógenamente por estrangulación de una célula aparentemente vegetativa.

El segundo modo de la producción de nuevos seres vivientes por los ya existentes es el de la formación de "gérmenes", de los cuales tarde o temprano, directa o indirectamente, se desarrolla un nuevo organismo. Estos gérmenes nacen por una acción común de dos cuerpos cuyos núcleos se confunden uno con otro. La fusión de los núcleos representa el proceso de la "fecundación", siendo indiferente, si los dos contrayentes, los gametas, son iguales o desiguales, si son isogametas o heterogametas.

La esencia de la fecundación consiste por lo tanto en la reunión de dos células sexuales y de sus núcleos, y tenemos que suponer que cada uno de los dos gametas por sí solo normalmente no es capaz para seguir desarrollándose, habiendo perdido, debido a su diferenciación interna, la facultad de una evolución posterior; y que, para poder dar origen a un nuevo organismo, igual a la planta madre de la cual el gameta mismo proviene, necesita un estímulo que obtiene por la reunión y fusión con un segundo gameta.

Especialmente en aquellos casos en que es muy evidente la diferencia de los dos gametas, tanto respecto del tamaño, como de la estructura (macro- y microgameta, óvulo y espermatozoide), salta a la vista esta falta de la facultad de desarrollarse por sí solo: el óvulo de las algas contiene comúnmente clorófila y abundante material de reserva, pero carece por lo general de la energía necesaria para elaborar sus reservas en bien de la formación de un protoplasma activo; el espermatozoide en cambio generalmente no contiene clorófila ni materia de reserva, o a lo menos muy poco de esta, pero probablemente dispone de la energía por la cual le puede ser devuelta al núcleo del óvulo la facultad perdida de entrar de nuevo en una fase de vida más activa.

De los casos excepcionales en que tal recuperación de la actividad y facultad para un desarrollo ulterior puede ser obtenida

por un óvulo, sin que se realizara una fecundación, nos ocuparemos más tarde.

Ya dijimos que la fecundación puede realizarse entre gametas iguales o desiguales, isogametas o heterogametas. Entre la copulación de dos gametas aparentemente iguales, y la de una célula típicamente femenina (óvulo) con una típicamente masculina (espermatozoide o anterozoide), ambas morfológicamente muy diferentes, existen todas las formas de transición, y precisamente en las algas verdes encontramos mucha ocasión de observar tales formas transitorias. En la Clorofícea *Ulothrix* por ejemplo, común en acequias, arroyos y lagunas, vemos, como entran en copulación dos isogametas, ambos biciliados y móviles, entre los cuales no encontramos diferencia alguna de sexo. También en las Zignemáceas, *Spirogyra* y sus parientas, los dos gametas parecen poseer una estructura morfológica completamente igual, y no obstante esto hacemos constancia de una diferente conducta fisiológica entre ambos en el proceso de la conjugación, en tanto que uno de los gametas permanece tranquila y pasivamente en su membrana, esperando el pasaje del otro. Aunque no nos permita por lo tanto el microscopio constatar una diferencia sexual en la estructura de los protoplasmas o núcleos de los dos gametas, la diferencia fisiológica nos obliga a suponer que existirá efectivamente tal distinción de sexos, y es interesante constatar que, dada la costumbre de las células de *Spirogyra* de vivir reunidas en colonias filiformes, siempre estas cadenas son unisexuales, encontrándose reunidos en ellas o solamente individuos masculinos, o exclusivamente femeninos, hecho que también habla en favor de una diferencia de sexo en las células, sólo aparentemente idénticas.

En otras algas la diferencia de los sexos en los gametas es mucho más pronunciada. En muchas de ellas existen macro- y microgametas que copulan (v. gr. *Chaetophora*, *Stigeoclonium*, *Draparnaldia*, etc.), en otras óvulos y anterozooides (*Aphanochaete*, *Coleochaete*, *Oedogonium*, etc.), muy diferentes no solamente en su tamaño, sino también en su estructura, y la diferencia a menudo no se manifiesta solamente en los corpúsculos reproductores mismos, sino también en la forma y organización de las células en que éstos nacen (oogonios y anteridios). Para indicar la diferencia de los gametas que copulando forman una "espora", ésta se designa con diferente término, llamándose "zigóspora" o "zigota", cuando se forma de dos isogametas, "oóspora", cuando debe su origen a la fusión de un óvulo con un anterozoide.

La fecundación, o sea la fusión de dos núcleos sexuales,

naturalmente tiene por consecuencia la reunión de sus cromosomas en el núcleo de copulación, el cual por consiguiente contiene el doble número de cromosomas de un núcleo normal; poseyendo el núcleo de cada uno de los gametas x cromosomas, el producto de la fusión de ambos lógicamente debe poseer $2x$ cromosomas. Por los estudios de los procesos de fusión y de división nucleares en las plantas superiores sabemos que, para evitar un aumento "in infinitum" del número de los cromosomas, los núcleos sexuales en su formación experimentan una "división reductora", por la cual cada uno de los núcleos hijos queda solamente con la mitad de los cromosomas (núcleos "haploides"); por la fusión (fecundación) vuelve a restablecerse el estado "diploide". Esta alternación entre las fases haploide y diploide en la vida de los núcleos es lo que por regla común origina la alternación de dos generaciones diferentes, representando la generación que produce los órganos de reproducción sexual, el "gametófito", la generación haploide, y en cambio la que forma asexualmente esporas, el "esporófito", la generación diploide.

Tal alternación de generaciones, como caracteriza a todos los vegetales superiores, en las algas verdes en forma típica y pronunciada raras veces se observa, porque en la mayor parte de los Talófitos no está desarrollada todavía la sexualidad, y en la mayoría de las relativamente pocas formas en que existe, el esporófito es tan reducido que casi no puede ser considerado como "generación" independiente, quedando limitado a un estado unicelular, la zigóspora u óospora; sólo el hecho de ser diploide el núcleo de esta spora, la caracteriza como esporófito. Tanto mayor valor demostrativo y fuerza probante los tiene la pequeña Clorofícea *Coelochaete* Bréb., alga epifítica sobre plantas acuáticas y otras algas, dispersada en las aguas argentinas, si bien no, como nos parece, con mucha frecuencia. (Fig. 1). El talo, un disco chato o hemisferio de pocos milímetros de diámetro, está formado de hilos celulares, radialmente dispuestos, estando provistas muchas de las células de cerdas bastante largas. Durante el verano la multiplicación del alga se efectúa por medio de gonidias movibles, biciliadas, las cuales nacen en células vegetativas, cada vez una por célula. Germinan directamente y producen nuevas plantitas, sin que se haya realizado previamente una copulación entre dos corpúsculos. Hacia fines de verano vemos que ciertas células marginales del talo experimentan una transformación, adquiriendo algunas la forma de botellitas. Estas son los oogonios, los cuales en su parte basal hinchada producen un óvulo. Otras células marginales se han con-

vertido en anteridios, más chicos y más sencillos que los oogonios; llegan a ser órganos que producen los anterozoides. Atraídos indudablemente por ciertas exhalaciones químicas que se despiden de los oogonios, los corpúsculos masculinos se precipitan sobre éstos, entrando por el cuello de la botellita y efectuando uno de ellos la fecundación del óvulo. El producto de ésta es una oóspora, y al mismo tiempo la formación de una corteza alrededor de la oóspora, compuesta por ramitas entrelazadas que salen de las células vecinas, representando el conjunto un "esporocarpo". En la oóspora más tarde, en la primavera siguiente, se desarrolla un disco, formado de 16-32 celulitas, de las cuales después de reventarse la membrana de la oóspora salen otras tantas zoósporas las que germinan inmediatamente produciendo nuevas plantitas que por su parte al debido tiempo producen órganos sexuales.

Podremos interpretar el talo de la *Coleochaete* que vive como epífito sobre otras plantas, como la generación del gametófito del alga, y el disco de células que se diferencia en el interior de la oóspora, por una "germinación interna" de ésta, como la generación del esporófito. En favor de esta interpretación habla ante todo el hecho probado por observación directa, de que el núcleo de la oóspora y los de las células del disco que en aquélla se forma, son diploides, los núcleos de las zoósporas en cambio haploides, de modo que es evidente que debe tener lugar una división con reducción cromática, antes de producirse las zoósporas.

A raíz de esta observación podremos suponer que también en otras algas, Flageladas, Diatomeas, Zigofíceas y Clorofíceas, el núcleo fusionado de las auxósporas, zigósporas, oósporas, etc., que debe su origen a la copulación de gametas, experimenta una reducción cromática, antes de formarse las células vegetativas de la prole, de modo que en todos estos casos por la fusión de los núcleos no está originado un aumento sino transitorio de los cromosomas, y que los núcleos de las células del descendiente no llevan mayor número de cromosomas que los de las células del progenitor.

El desarrollo de los oogonios y anteridios, limitado a la estación autumnal, y el predominio casi absoluto de la reproducción asexual durante el verano, en *Coleochaete* evidentemente se hacen en dependencia de factores climatéricos, y por lo tanto bajo la influencia de determinadas condiciones exteriores que en sus detalles no conocemos todavía con exactitud. Todo el fenómeno de la reproducción en las algas parece ser en alto grado influido por factores exteriores, físicos y químicos, especialmente por las condiciones de la temperatura y de la nutrición. Así en ciertos casos

por una modificación adecuada del medio nutritivo pudo lograrse la formación de gametas o de esporas asexuales respectivamente. Tales influencias tal vez no serán esencialmente distintas de las que las células vegetativas de un cuerpo ejercen una sobre otra, debido a las cuales una célula llega a ser un rizoide, otra una cerda, una llega a producir ramificaciones, otra no, etc.

Indudablemente también serán influencias exteriores las que a veces conducen una célula sexual, un gameta, a dar origen a una nueva planta o a lo menos a transformarse en oóspora o zigota, sin que experimente antes el estímulo para hacerlo, de parte de otro gameta. Conocemos este caso con el nombre de "partenogénesis", y representa un fenómeno no demasiado raro entre las algas verdes, si bien tampoco muy ordinario, y que también en hongos y plantas superiores se observa de vez en cuando. Desgraciadamente hasta ahora son muy poco conocidos los detalles citológicos que en tales casos de omisión de una fecundación se verifican, especialmente ignoramos del todo la conducta del núcleo de la partenóspora y de los núcleos de las células que de dicha espóra se desarrollan; no sabemos, si se trata de núcleos diploides o haploides, y sólo hipotéticamente y basándonos en procesos análogos en plantas superiores, mejor estudiados, podemos sospechar que en ciertos momentos tendrá lugar una reducción cromática.

Los casos de partenogénesis en algas, mencionados por varios autores en la literatura ficológica, son bastante numerosos, pero no siempre van de acuerdo la descripción y la interpretación del caso observado. En muchas algas la forma de las zoósporas asexuales es tan poco diferente de la de los gametas (isogametas), que los autores se han dejado engañar por la semejanza y han descrito como evolución de un gameta no fecundado, lo que en realidad era el desarrollo de gonidia. De sumo valor para un conocimiento exacto de la cuestión naturalmente son los resultados de los estudios experimentales que debemos ante todo a Klebs (1), en los cuales no puede haber la menor duda, en cuanto al material con que experimentó este autor, criándolo en cultivos aislados, en que expuso los gametas de las algas a la influencia de diferentes condiciones de temperatura y de composición química del líquido nutritivo.

Citaremos a continuación algunos casos de formación partenogénica de esporas en algas verdes, limitándonos a tratar de

(1) *Klebs, G.: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. — Jena (Gustav Fischer), 1896.*

preferencia de formas que con mayor o menor frecuencia se encuentran en las aguas argentinas.

En la clase de *Zigofíceas* (*Conjugadas*) han sido observados varios casos de partenogénesis, entre los cuales algunos tal vez serán dudosos, la mayoría empero puede tomarse como seguros. Así describe Hallas una nueva forma ⁽¹⁾ que considera como perteneciente al género *Zygnema*, pero que probablemente pertenece a las *Mesotenáceas*, y en que nunca pudo observar la formación de zigósporas, sino siempre una producción de partenósporas. El mismo fenómeno se conoce de ciertas especies del género de *Zygnema* y de *Spirogyra*. En cuanto a esta alga, especialmente en la especie *Sp. mirabilis* (Hassall) Kg. (especie que hasta ahora en las aguas argentinas no hemos encontrado) se ha observado siempre una formación de esporas sin copulación. (Fig. 2). Las células en que se forman las partenósporas, se hinchan, contrayéndose al mismo tiempo su protoplasma y rodeándose de una membrana fuerte de color pardo. Más tarde la espora germina y produce una nueva alga, comportándose en la germinación del mismo modo que una cigota.

El mismo fenómeno ha sido observado también en otras *Zygnemáceas*, por ejemplo en especies de *Zygnema* (Ag.) De Bary y de *Mougeotia* (Ag.) Wittr. (= *Gonatonema* Wittr.).

La interpretación que los diferentes autores dan al fenómeno descrito, es distinta. Klebs opina que *Sp. mirabilis* represente el tipo más sencillo de una especie todavía no sexual, de la cual derivarían las especies que tienen conjugación. Otros autores en cambio, entre ellos el eximio ficólogo Oltmanns ⁽²⁾, la consideran como una especie en que se ha perdido la sexualidad (opinión que compartimos), que por consiguiente debe considerarse como apogámica, siendo muy poco probable por muchas razones, que las *Spirogyras* debieran tomarse por las formas inferiores entre las *Conjugadas*.

En otras especies de *Spirogyra* por varios autores ha sido descrita una formación de partenósporas a más de una producción de cigotas normales. Nosotros mismos varias veces hemos tenido ocasión de observar que en *Sp. varians* (Hass.) Kg. y también en *Sp. quadrata* (Hass.) Petit en hilos que copulaban, en algunas células se formaban cigotas normales, en otras partenósporas. En

(1) Hallas, E.: Om en ny Zygnema-Art med Azygosporer. — Botanisk Tidsskrift, 20, 1895.

(2) Oltmanns, Fr.: Morphologie und Biologie der Algen. — Jena (Gustav Fischer), 2a ed., 1922, T. I, p. 106.

aquella hemos observado partenósporas tanto en las células del hilo femenino, como del masculino, en ésta exclusivamente en las células femeninas. (Fig. 3).

Pasando los hilos a soluciones nutritivas adecuadas (salinas o azucaradas), la partenogénesis puede provocarse artificialmente.

Mencionaremos en esta oportunidad también las observaciones de De Bary que este autor ha hecho en *Spirogyra* (no menciona en qué especies) y que describe en la p. 6 de su afamada monografía sobre las Conjugadas (1), donde dice: "... A veces se contrae el utrículo primordial en una de las células copulantes mucho antes de empezar el mismo fenómeno en la otra y antes de perforarse el tabique divisorio. Fórmase entonces a menudo una membrana celular alrededor de tal utrículo que le da el aspecto de una joven zigóspora. La formación de esta membrana hace imposible la reunión con el utrículo de la otra célula. Este puede experimentar las mismas alteraciones dentro de su membrana celular que sufre el primero; el canal transversal en este caso queda a menudo cerrado; siendo así, en cada una de las células copulantes se encuentra un cuerpo esporoide. En otros casos el segundo utrículo primordial pasa a la célula receptora, para disolverse allí, o para rodearse también de una membrana, de modo que ahora se encuentran aparentemente dos esporas en una célula. Una membrana zigospórica completamente desarrollada no la he visto nunca en tales esporas; lo dejo indeciso, si se encuentra a veces, como también, si estos cuerpos son aptos para germinar."

Sin duda alguna en los casos descritos por De Bary se trata de formaciones de partenósporas.

También en los representantes de la familia de las *Desmidiáceas*, parientes más cercanas de las *Zygnemáceas*, de vez en cuando se han constatado casos de partenogénesis; encuéntranse estas, si bien no muy frecuentes, en la literatura (véase por ejemplo Klebahn, (2); nosotros mismos no hemos observado nunca partenósporas en la naturaleza; cultivadas las células en soluciones nutritivas, pueden ser estimuladas para formarlas, como lo ha demostrado Klebs, como primero, en sus estudios experimentales con *Cosmarium botrytis* Menegh. y *Closterium lunula* (Müll.) Nitzsch.

Pasemos a las *Clorofíceas*, entre las cuales mencionamos pri-

(1) De Bary, Anton: Untersuchungen über die Familie der Conjugaten (Zygnemeen und Desmidiéen). — Leipzig (A. Foerster), 1858.

(2) Klebahn, H.: Studien über Zygoten. — Jahrb. f. wiss. Bot., 22, 1890.
— : Ueber die Zygosporen einiger Conjugaten. — Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., 6, 1888.

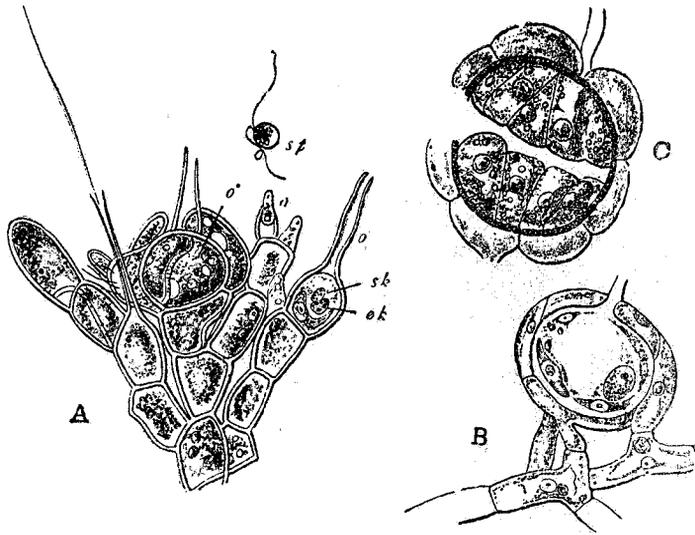


Fig. 1. — *Coleochaete pulvinata* A. Br. (según Eringsheim). — A: Parte del talo con oogonios (o', o'') y anteridios (a); arriba un anterozoide (sp); en el oogonio o' son visibles el núcleo de la óosfera (ek) y el de un anterozoide (sk). B: Oogonio fecundado con ramitas del talo que lo rodean (esporocarpo). — C: Oóspora germinando en cuyo interior ya ha empezado la formación de las células que dan origen a zoósporas.

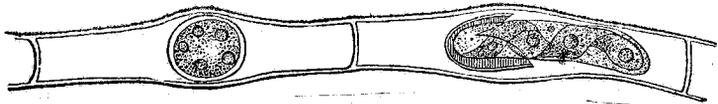


Fig. 2. — *Spirogyra mirabilis* (Hass.) Kg. (según Klebs). — Una célula con partenóspora, en la otra tal espóra germinando.

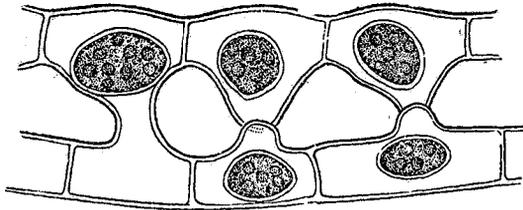


Fig. 3. — *Spirogyra varians* (Hass.) Kg. (según Klebs). — Sólo en una célula una espóra formada por copulación (zigóspora), en las otras partenósporas.

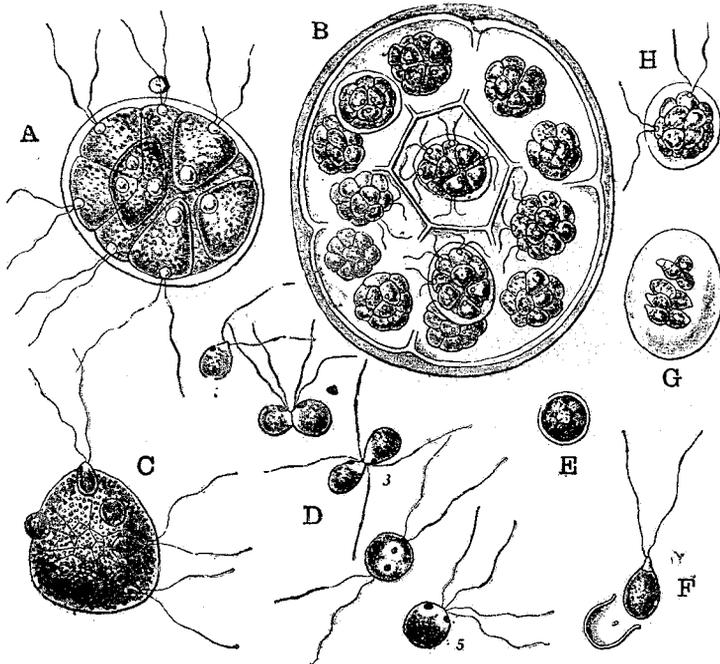


Fig. 4. — *Pandorina morum* Bory (según Pringheim). — A: Colonia vegetativa. B: Colonia en fase de reproducción vegetativa. — C: Célula que forma gametas. D: Gametas en copulación — E: Zigóspora. — F: Zoóspora que nace de una zigóspora. — G: Quiste que se ha formado de una zoóspora, y cuyo contenido ya se ha dividido. — H: Joven colonia producida en la quiste.

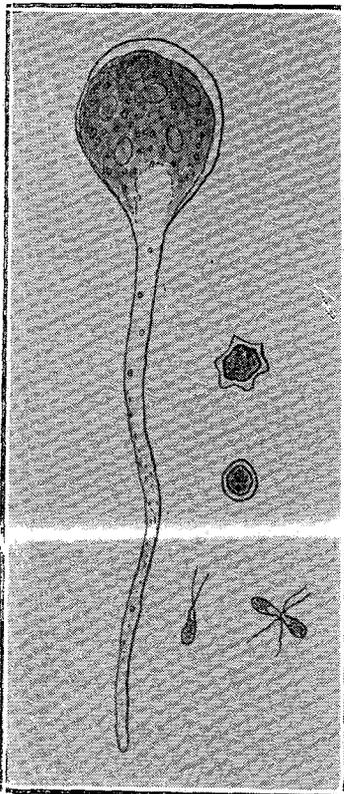


Fig. 5. — *Protosiphon botryoides* (Kg.) Klebs (Orig.) — Cuerpo vegetativo y esporas ciliadas, dos copulando. El producto de la copulación es una zigóspora de forma estrellada, pudiendo formar las esporas móviles partenósporas sin previa copulación, de forma no estrellada.

mero el orden de los *Volvocales*, por haber sido constatados y citados en la literatura varios casos de reproducción partenogenética en diferentes representantes.

Especialmente en la familia de las *Chlamydomonadaceae* la partenogénesis parece ser un fenómeno bastante general: Francé menciona partenogénesis espontánea que ha observado en *Polytoma uvella* Ehrb. (1); Klebs ha obtenido partenogénesis artificial en *Chlamydomonas media* Klebs y otras especies del mismo género, poniendo los gametas en soluciones nutritivas en las que se rodeaban de una nueva membrana dentro de aquélla que encerró el protoplasma, y empezaban pronto a dividirse, formando células vegetativas (2); también en *Haematococcus pluvialis* Flot. fué observada partenogénesis por varios autores.

Del mismo modo entre las *Volvocáceas* se encuentra reproducción partenogenética. Así mencionan Klein (3) y Janet (4), que las ovicélulas pueden desarrollarse sin fecundación, produciendo inmediatamente, es decir sin un período de reposo, nuevas colonias. Interpretando con Bütschli (5) los "partenogonidios" de la colonia como óvulos partenogenéticos (interpretación muy discutida, viendo muchos autores en estos órganos nada más que células vegetativas de las cuales se desarrollan colonias hijas), naturalmente queda fuera de duda, que en las colonias de *Volvox* se encuentra a veces reproducción partenogenética. Mencionaremos de paso que de tales "partenogonidios" en *Volvox globator* Ehrb. existen generalmente 8, en las colonias de *Volvox minor* Stein (= *V. aureus* Ehrb.) un número variable entre 1 y 14, comúnmente 6.

Citamos otra *Volvocácea*: *Pandorina morum* Bory, bastante frecuente en lagunas y aguas de corriente lenta. (Fig. 4). Forma colonias compuestas de 16 células envueltas por una capa gelatinosa, que se mueven nadando, debido a las vibraciones de las cilias, de las cuales cada célula lleva un par. En ciertas épocas cada una de éstas por repetidas divisiones se descompone en 8 células hijas,

(1) Francé, E.: Die Polytomeen, eine morphologisch-entwickelungsgeschichtliche Studie. — Jahrb. f. wiss. Bot., 26, 1894, p. 295-378.

(2) l. c. p. 437.

(3) Klein, T.: Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. — Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B., 5, 1888.

(4) Janet, Ch.: Le Volvox. — Limoges, 1912.

(5) Bütschli, O.: Protozoa. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. I, Abt. 2, Mastigophora. — 1883-1885.

de modo que se encuentran en total 16 grupos de a 8 individuos implantados en la capa gelatinosa de la colonia. Más tarde ésta se abandona, y las 128 celulitas, cada una provista de 2 cilias, nadan libremente por el agua. Después de algún tiempo cada vez un par se une y se suelda completamente, formando un cuerpo de 4 cilias que se rodea de una envoltura fuerte y permanece algún tiempo en este estado de quiste unicelular. Las células movibles representan, como se ve, gametas. Después del período de reposo salen de estos quistes 16 células biciliadas que se agrupan en forma de una nueva colonia, dentro de la capa gelatinosa habitual.

A pesar del hecho de que por la fusión de dos gametas se forma un quiste del cual más tarde nace una nueva colonia, proceso que evidentemente está en relación con la reproducción, en ésta seguramente no tendremos que ver el rasgo esencial de la copulación. Nos lo prueba el hecho de que el alga en cuestión puede reproducirse también sin copulación. Y efectivamente, por regla común suele reproducirse asexualmente, formando cada una de las 16 células de la colonia, por divisiones cuatro veces repetidas, 16 células hijas que se agrupan del mismo modo que la colonia madre; más tarde todo el conjunto se deshace separándose las 16 colonias hijas. Lo más significativo de la copulación, lo debemos ver en la fusión de la substancia nuclear de dos individuos distintos, siendo el objeto de la reunión sexual evidentemente la incorporación de substancia nuclear ajena, pero no en primer lugar la reproducción.

En cuanto sabemos, partenogénesis en *Pandorina morum* hasta ahora no ha sido descrita. No omitiremos por eso el mencionar que varias veces hemos observado gametas con dos cilias que nos parecían un poco más grandes y gruesos que de ordinario (diferencia a que probablemente no hay que atribuir una importancia mayor, en tanto que ya Pringsheim, el cual como primero en 1869 ha estudiado detenidamente los procesos de la reproducción en *Pandorina* ⁽¹⁾, menciona el hecho del diferente tamaño de los gametas), que poseían una sola mancha de pigmento y un solo núcleo y que por eso probablemente no se habían formado por fusión de dos individuos. Después de algún tiempo los veíamos rodearse de una membrana gruesa y echar las cilias, tomando una coloración rojiza. En este estado no se distinguían en nada de una zigo-

(1) *Pringsheim, N.*: Ueber Paarung von Schwärmsporen. — Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1869.

ta normal. La germinación de estas esporas no la hemos podido observar.

Nos inclinamos a creer que en los procesos descritos se trató de una formación de partenósporas.

En la familia de las *Tetrasporáceas* que Oltmanns coloca entre los *Volvocales*, considerándolas como "Volvocales sentados", se observa, según Wille (1), partenogénesis, rodeándose los gametas a veces sin previa copulación con una membrana. Tal conducta fué observada en los géneros *Tetraspora* y *Mischococcus*.

Del orden de los *Protococcales* citaremos la Protosifonácea *Protosiphon botryoides* (Kg.) Klebs, un alga aérea que a orillas de pantanos, lagunas, etc. vive sobre tierra húmeda, formando cabezuelas verdes que arraigan en el suelo por medio de un apéndice tubuloso bastante largo y no ramificado. (Fig. 5). En esta alga se han observado fenómenos que tal vez deberán ser interpretados como partenogénesis, tanto más, como que Klebs logró provocar experimentalmente una producción de partenósporas en esta alga unicelular, plurinuclear (2). *Protosiphon* forma corpúsculos de reproducción movibles, biciliados, cuya naturaleza queda dudosa, en tanto que, al igual de las zoósporas de otras algas, pueden desarrollarse sin previa copulación, pero que también a menudo se reúnen en pares (en la luz y a temperaturas entre 1° y 23°), y que en este caso producen zigotas de forma estrellada que deben pasar un período de reposo antes de germinar. Cultivándose estos corpúsculos a una temperatura un poco más elevada (25-27°) y en solución nutritiva, la copulación queda suspendida (los experimentos se hicieron tanto en la luz, como en la obscuridad), los corpúsculos pierden pronto su agilidad y forman células esféricas, lisas (no estrelladas), partenósporas, las cuales inmediatamente, es decir, sin período de descanso, germinan formando nuevas plantitas.

Estos experimentos de Klebs son especialmente interesantes e importantes, como que demuestran que *alteraciones de la constitución física y química del medio pueden llevar a una partenogénesis*. Debemos dirigir por eso, cuando observamos fenómenos de reproducción partenogenética en la naturaleza, nuestra atención especial a los posibles cambios del medio ambiente.

Ignoramos, si en las alteraciones del medio serán de impor-

(1) Wille, N.: Chlorophyceae. — Engler u. Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, P. I, Secc. 2a, 1897, p. 46.

(2) l. c. p. 216 y siguientes.

tancia en primer lugar irritaciones químicas, o físicas. Klebs opina que “la entrada de las sales en el cuerpo protoplasmático del gameta, le quita la facultad de copular, volviendo a retribuírsele la salida de estas sustancias” (permaneciendo los corpúsculos sólo por poco tiempo en la solución nutritiva y devolviéndose luego al agua pura y a temperatura más baja, vuelven a recuperar la facultad copuladora). “Las sales han de ejecutar su acción represiva en primer lugar por su propiedad química, en segundo por su fuerza deshidrante”. Pugnan con esta opinión los resultados de los experimentos que sobre evolución partenogenética de huevos animales se han efectuado, y que parecen probar que la irritación osmótica es de mayor importancia que la química. No se comprendería, porqué los gametas vegetales observarían otra conducta que los animales.

Cómo se comportan los núcleos, y con especialidad los cromosomas, en la formación de las zigotas y partenósporas, no se sabe todavía. Winkler que es el único quien se exterioriza acerca de esta cuestión ⁽¹⁾, supone que en la germinación de las zigotas se efectúe una reducción cromática, y que no tenga lugar tal reducción en la germinación de las partenósporas. A esto nos parece contradecir el comportamiento completamente igual de las dos esporas en el momento de germinar: ambas dan origen directamente a una nueva plantita, sin formar previamente zoósporas. La admisión de que en las plantitas nacidas de zigotas la reducción de los cromosomas tal vez no se realice al germinar la espora, sino recién cuando la nueva alga llegue a producir zoósporas, no nos quita las dudas. Pues suponiendo esto, tendría que admitirse que los núcleos de las plantitas nacidas de una zigota fueran diploides, los de alga partenogenéticamente nacida, en cambio, haploides, y en consecuencia tal vez sería de esperar que una diferencia tal de los núcleos se documentaría de una u otra manera en un carácter distinto de las plantitas, lo que en verdad no se observa ⁽²⁾. En todo caso es, pues, problemático el comportamiento de los núcleos, y lo único que podemos tomar como seguro, es que queda suprimida la reducción cromática al formarse las zoósporas en la plantita de origen partenogenético.

(1) *Winkler, Hans*: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche.— Jena (Gustav Fischer), 1908, p. 15.

(2) A la diferencia de los núcleos tal vez no se debe atribuir mucha importancia; pues de musgos y helechos se sabe que en ellos las dos generaciones, tanto la del gametófito, como la del esporófito, pueden existir con núcleos haploides tan bien como con núcleos diploides.

En los órdenes de las Clorofíceas filiformes, los *Ulotrichales*, *Oedogoniales* y *Siphonocladiales*, se encuentran descritos en la literatura bastante numerosos casos de reproducción partenogénica, de *Enteromorpha*, *Cylindrocapsa*, *Stigeoclonium*, *Oedogonium*, *Cladophora* y otras, y seguramente el fenómeno es mucho más propagado todavía entre las algas verdes y se conocerá mejor aún con el tiempo. Pero por otro lado, no consta con seguridad en todos los casos hasta ahora descritos, si los fenómenos observados de la formación de esporas sin fecundación representaban realmente casos de partenogénesis; pues a menudo las diferencias entre zoósporas asexuales y gametas son tan exiguas que pueden fácilmente ocurrir equivocaciones, y en muchos casos es imposible establecer una distinción rigurosa entre una simple zoóspora y una gametóspora, por la sencilla razón, porque sobre procesos de copulación en las algas respectivas no existen todavía sino muy pocas o ningunas observaciones exactas.

Un caso de partenogénesis, probado con toda seguridad, se conoce de *Ulothrix zonata* Kg., un alga en que Klebs por cultivo bajo condiciones adecuadas ha podido provocar experimentalmente la producción de esporas partenogénicas (1).

Ulothrix (Fig. 6) es una Clorofícea muy ordinaria cuyos hilos encrespados se encuentran propagados por las lagunas y arroyos. El alga produce tanto corpúsculos asexuales de reproducción, en forma de zoósporas de diferente tamaño, macrósporas y micrósporas, cada una con 4 cilias, como también isogametas biciliados, los cuales se juntan en pares formando zigotas. Pasando los gametas a una solución nutritiva, Klebs logró impedir la copulación de éstos e incitarlos a producir partenósporas que germinaron más tarde.

La germinación se realizó de un modo un poco distinto del de las zigotas: la partenóspora se dividía en 2 células, de las cuales cada una formaba un nuevo hilo, mientras que en las zigotas germinando siempre se producen 4 células que llegan a dar origen a otros tantos hilos. Esta conducta diferente habla tal vez en pro de que en la germinación de la zigota se efectúa una reducción cromática, y que ésta queda suprimida germinando la partenóspora. Suponiendo esto, ciertamente no se podrá comprender muy bien, porqué se divide la espora partenogénica al germinar, en vez de producir un solo hilo, formación que a la zigota naturalmente le sería imposible, poseyendo ella el número diploide de sus

(1) l. c. p. 321.

cromosomas, mientras que las células del hilo del alga se caracterizan por núcleos haploides.

De otras algas filiformes citaremos además la Quetoforácea *Draparnaldia*, una forma muy ramificada que abunda en las acequias y arroyos, fijándose mediante rizoides sobre piedras. (Fig. 7). Característicos son los pelos incoloros en que terminan las ramitas. Cada célula de las ramas, excepción hecha de las células que componen los pelos, puede producir zoósporas, cada una provista de 4 cilias, las cuales nadan algún tiempo libremente en el agua, se fijan luego, germinan y producen directamente una nueva alga. A más de estas zoósporas ordinarias pueden nacer microzoósporas, también con 4 cilias, las cuales de aquéllas, prescindiendo del tamaño menor y de algunas otras diferencias menos importantes, se distinguen por no germinar inmediatamente, sino por pasar primero por un estado de espora estacionaria que germina recién después de un período de reposo. Ahora es interesante que tales esporas estacionarias pueden formarse tanto por una sola microzoóspora, como después de previa copulación de dos de estos corpúsculos. Se comportan, pues, ya como zoósporas asexuales, ya como gametas, y nos parece correcto considerarlo, con Lotsy (1), como "gametas con poca inclinación sexual".

La copulación de estos gametas no se observa nunca en el agua libre, sino exclusivamente envueltos en el mucílago que el alga produce en abundantes cantidades, y recién cuando los gametas han echado sus cilias y presentan movimientos ameboidales. Germinando las esporas estacionarias, las cigotas tanto como las partenósporas, todo el contenido protoplasmático sale de la espora, se rodea de una nueva membrana y forma una plantita nueva.

En *Stigeoclonium*, género afin a *Draparnaldia* de la misma familia, las gameto-zoósporas muchas veces han perdido por completo la facultad de copular, desarrollándose a menudo partenogénicamente.

También en estos casos de reproducción partenogénica, no sabemos nada con respecto a la conducta de los núcleos de los dos gametas.

No quisiéramos terminar nuestras exposiciones, sin hacer mención del ejemplo clásico de la reproducción partenogénica: la *Chara crinita* Wallr. del mundo antiguo, en la cual la reproducción de los individuos femeninos sin presencia de plantas mas-

(1) *Lotsy, J. P.*: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. — Jena (Gustav Fischer), 1907, T. I, p. 188.

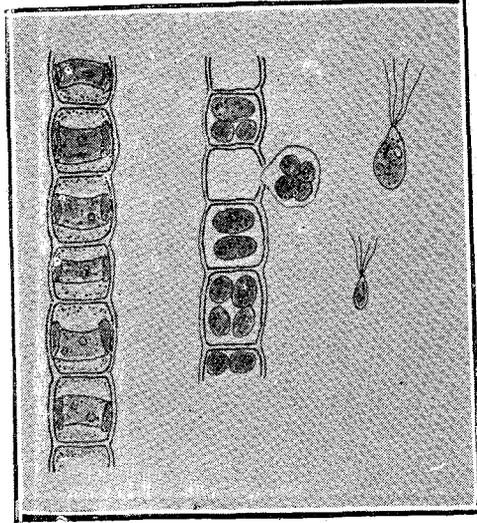


Fig 6 — *Ulothrix zonata* Kg. (Orig.) — Parte vegetativa de un hilo del alga; parte en cuyas células se forman zoósporas que salen de las células, rodeadas por una vesícula que más tarde abandonan; macro- y microzoóspora.

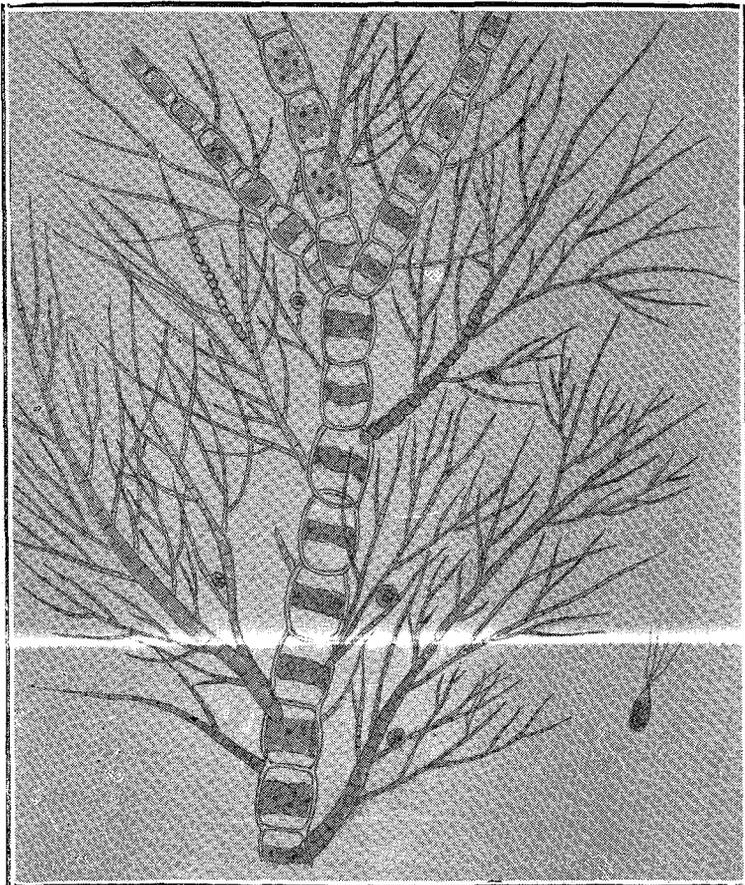


Fig. 7. — *Draparnaldia glomerata* (Vauch.) Ag. (Orig.) — Parte del talo con ramas principales y laterales, en éstas algunos esporangios; al lado una zoóspora.

culinas fué descubierta a principios del siglo próximo pasado y estudiada detenidamente y esclarecida en 1857 por Alejandro Braun ⁽¹⁾. El alga que habita aguas algo saladas (abunda especialmente en las costas del Mar Báltico), es anual y dioica. No produciendo órganos de multiplicación vegetativa de ninguna clase, tiene que propagarse de manera sexual, es decir, por formación de oósporas. Pero ocurre que en casi todas las localidades donde se encuentra *Chara crinita*, el alga existe exclusivamente en ejemplares femeninos. No obstante esto, no deja de formar esporas, de las cuales se desarrollan nuevas algas. Esta esporulación se efectúa partenogénicamente, como fué demostrado por Braun y confirmado experimentalmente más tarde por Migula ⁽²⁾. Las partenósporas se comportan, al germinar, del mismo modo que las oósporas sexualmente producidas de otras especies de *Chara*.

Sobre toda la cuestión de la evolución partenogénica de óvulos o isogametas en las algas queda todavía, como se ve, mucho obscuro, problemático y necesitado de nuevos estudios y experimentos. Un hecho, empero, salta a la vista con bastante claridad: la diferencia entre reproducción sexual y asexual, tan marcada entre las plantas superiores, y hasta entre las algas superiores, en las algas verdes, las Clorofíceas, no es todavía muy pronunciada; la organización de las células sexuales no presenta todavía diferencias tan notables y esenciales de la de los corpúsculos asexuales de reproducción, como en los vegetales más perfeccionados; y ante todo: el proceso de la fecundación en muchos miembros de este grado bajo del reino vegetal evidentemente no ha llegado todavía a ser una condición ineludible del desarrollo de las células sexuales.

(1) Braun, A.: Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. — Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin, Phys.-Math. Kl., 1856, p. 311-376.

(2) Migula, W.: Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. — Rabenhorsts Kryptogamenflora, V, 1897, Leipzig.