

II. — EMBRIOGENIA

GENERALIDADES. — No es tan fácil reducir á términos generales el desenvolvimiento embriogénico de las plantas como lo es el de los animales, y sin embargo en éstos hay una mayor variación de grupo á grupo. Es la organización animal más fija; puede en ella la herencia mucho más que en los vegetales; en cambio, éstos obedecen con prontitud mayor á las variaciones del medio.

La embriogenia en Zoología divide los seres á que se refiere en tres grupos: protozoos, mesozoos y metazoos. En la Botánica la diferenciación celular embrionaria permite hacer división idéntica, y así, autores hay que establecen tres grandes tipos botánicos: el de los *protofitos*, el de los *mesofitos* y el de los *metafitos*.

Podemos admitir que en las plantas superiores se forman tejidos epidérmicos, mesodérmicos y endodérmicos; los primeros son *epitelios*, los dos últimos son *apotelios*, siguiendo la clasificación de Hæckel, que hemos aceptado (pág. 114). En esto se puede ver alguna semejanza con lo que ocurre en los animales con las tres clases de órganos formados á favor de las hojas embrionarias, que son en igual número.

La persistencia de esta disposición en tres series de capas es manifiesta en los vegetales superiores; los meristemos se dividen en las zonas que llevan los nombres de *dermatógeno*, *periblema* y *pleroma*, que son equivalentes al *ectoderma*, *mesoderma* y *endoderma*; las mismas zonas pueden observarse en los embriones.

Un grupo de plantas existe, el de los musgos, que no alcanza la diferenciación en tres zonas; en los tallos de aquellas criptógamas sólo se aperciben dos sistemas de capas, uno central y otro cortical. Del embrión proceden solamente elementos celulares rodeando al eje, formado por un haz rudimentario.

Las talofitas ni siquiera llegan á la diferenciación de los musgos, salvo las superiores, que ya lindan con éstos y se les aproximan algún tanto. El cuerpo de los vegetales más rudimentarios es puramente celular; en ellos puede decirse que todo es epidermis.

Se ve, por lo dicho, que cabe establecer racionalmente la división de las plantas en los tres grupos embriogénicos y que hay

motivo para considerár á las muscíneas como mesofitos, á las talofitas como protofitos y á los demás vegetales como metafitos. Ya en otro lugar (pág. 144), aludiendo al aparato vegetativo de las muscíneas, hemos llegado á la misma deducción.

El desenvolvimiento de los protofitos y mesofitos ha sido ya en parte expuesto al describir la vida del *Agaricus*, del *Fucus* y de la *Funaria*. Por lo mismo que no obedece á un plan determinado y fijo, dada la heterogeneidad de formas que aquellos elementales organismos revisten, nos parece mejor y más oportuno dejar las particularidades del desenvolvimiento para el estudio especial de los grupos.

También hemos hecho alguna indicación acerca de la embriogenia de las abietíneas, familia típica del grupo de las gimnospermas; pero son precisos nuevos detalles para formar idea del desenvolvimiento de estas notables plantas, lazo de unión entre fanerógamas y criptógamas.

De las primeras nos ocuparemos en este capítulo, sin salir del terreno general que es obligado á esta parte de la ciencia; en lo especial sólo podríamos fundar deducciones después de haber estudiado los grupos todos.

Un hecho nos puede ser permitido afirmar aquí, y es el siguiente: *la Ontogenia de las plantas denuncia los lazos que las unen; de tal manera enlaza á los vegetales todos, que es imposible dividirlos en agrupaciones de límites fijos*. Claro que sólo un estudio detallado podrá ser base inquebrantable de esta afirmación; en sus líneas generales ya quedará en este capítulo suficientemente probada; pero aunque así no fuera, no hay que temer que sea desmentida por quien haya estudiado la cuestión.

Los procedimientos variados que las criptógamas siguen al desenvolverse, se enlazan los unos á los otros, ó son accidentes que el medio externo impone; el abismo que se pretendió establecer entre fanerógamas y criptógamas queda salvado por el puente que forman las criptógamas vasculares heterospóreas, de prótalos rudimentarios, y las fanerógamas gimnospermas; de éstas á las angiospermas la transición es insensible. Como conclusión nos es dado decir con Van Tieghem:

«Por una serie no interrumpida de transiciones, se pasa de los

helechos á las criptógamas vasculares heterospóreas, de éstas á las gimnospermas, y por último, de las gimnospermas á las angiospermas.»

Y es precisamente el estudio ontogénico el que ha conducido á tan importante resultado, en el cual influye de un modo especial el conocimiento de la embriogenia de las criptógamas vasculares, plantas que un día se enseñorearon de los continentes antes de aparecer las fanerógamas, que dominan en las floras del tiempo presente.

DESENVOLVIMIENTO DE LAS GIMNOSPERMAS. — En general, el de las fanerógamas todas puede dividirse en dos tiempos: el uno comienza en la fecundación y termina cuando la semilla madura; el segundo se inicia en un medio conveniente que rodea á la semilla y recibe el nombre de germinación; en el tiempo primero se forma el embrión, en el segundo el desarrollo de éste da lugar á que se forme una plantita; el tiempo primero, que pudiéramos llamar propiamente *fase embriogénica*, se realiza en la flor de la planta madre; la *germinación* se verifica en el suelo, fuera del influjo de la planta madre.

Como rodean al embrión tejidos especiales y reservas alimenticias á veces, como en su desenvolvimiento le acompañan otras partes de la flor y á la par de la semilla suele madurar el fruto, la embriogenia tiene, aparte sus actos esenciales, otros que no dejan de tener importancia, aun cuando sean de segundo orden. No es aquí donde interesa precisar tales fenómenos, que varían según las circunstancias de los frutos y se refieren á órganos cuyo estudio ha de hacerse en la parte especial de la obra.

En las gimnospermas se observan variaciones de importancia en el desenvolvimiento embriogénico, según los géneros á que nos refiramos. En general, en las abietíneas y en las cupresíneas, el núcleo del huevecillo desciende á la parte inferior, y por división produce otros cuatro situados en el mismo plano; nuevas divisiones dan lugar á que se originen cuatro filas, de á cuatro células cada una, en una masa denominada *proembrión*; las de la fila superior se alargan para constituir el suspensor del embrión; éste procede solamente de las células inferiores, según ya hemos indicado en la página 178.

Las modificaciones que dentro de estos términos generales se observan, aparecen sumariamente descritas por Van Tieghem del modo siguiente, advirtiendo que este autor reconoce tan sólo la existencia de tres filas celulares: «El piso superior y el medio, producen juntos al suspensor. En las abietíneas, las células del primero quedan cortas y en el mismo lugar, mientras que las del segundo se alargan enormemente, su-

fren numerosas divisiones transversales y forman un filamento que penetra en la región superior del endosperma y allí se arrolla en todos los sentidos. En las cupresíneas son por el contrario las células del piso superior las que se alargan, mientras que las del medio quedan cortas; unidas al endosperma por el largo suspensor, las cuatro células inferiores producen el embrión. Las más de las veces quedan unidas, y dividiéndose por tabiques transversales, longitudinales y oblicuos, constituyen todas juntas un solo embrión; el tallito de éste se alarga terminándose por una radícula en la parte alta y abajo por dos cotiledones opuestos (ciprés), ó por un gran número de cotiledones verticilados. A veces las cuatro células se separan completamente y aíslan de alto abajo los suspensores; cada uno de ellos se divide en seguida en dos tabiques en cruz, produciendo en definitiva un embrión distinto. El huevo da nacimiento entonces á cuatro embriones (pino, enebro).»

En las *Araucaria*, los hechos pasan de modo idéntico que en las cupresíneas, pero el piso inferior de células es estéril, y del piso medio nace el cuerpo embrionario. En las gnetáceas, hay géneros en que sólo se forma un embrión y géneros en que se forman hasta ocho (*Ephedra*, fig. 127).

Poco tiempo después de formarse el embrión, sean cualesquiera

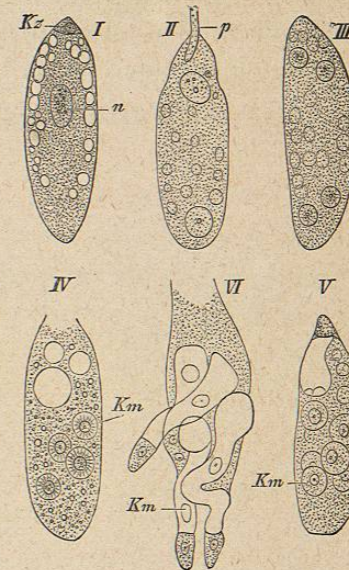


Fig. 127. — Desenvolvimiento del huevo en embrión en la *Ephedra altissima*. I, oosfera antes de la fecundación; II, después de la fecundación por el tubo polínico, *p*; el núcleo está dividido en dos; III, IV y V, formación de ocho células libres; VI, desenvolvimiento de las células en embriones distintos, cada uno con su suspensor.

las circunstancias que le acompañen, comienza á manifestar los caracteres propios de las plantas gimnospermas.

Obsérvase el hecho importante de que en los géneros de este grupo puede producir el óvulo muchos embriones; sin embargo, ordinariamente sólo uno llega á su completo desarrollo, los demás abortan. La poliembriogenia puede ser debida á existir varios corpúsculos fecundados, y por lo tanto se pueden formar muchos huevecillos; también es posible que cada huevecillo dé nacimiento á muchos embriones. A las gimnospermas se les suele denominar de ordinario por algunos autores *arquispermas*.

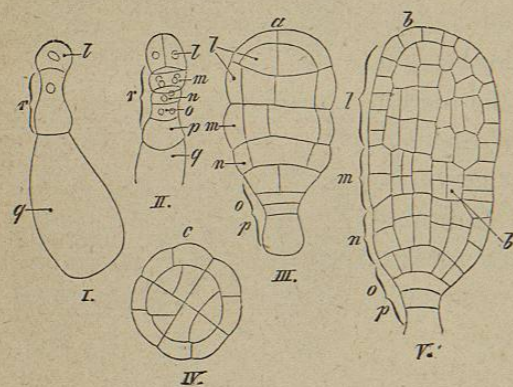


Fig. 128. - Primeras fases del desenvolvimiento embrionario de la *Alisma plantago*, según Famintzin. (La descripción en el texto.)

embrionario de la *Alisma plantago*, según Famintzin y Hanstein; como tipo de las dicotiledóneas elegiremos la *Capsella bursa-pastoris*, estudiada por el último de aquellos autores. Hay también en las angiospermas poliembriogenia, ofreciéndonos de ello un buen ejemplo el género *Hosta*.

En la *Alisma plantago* el huevecillo aparece en el saco embrionario formando una especie de prominencia que recibe el nombre de *proembrión*; la célula colocada en la extremidad libre de ésta da por sí sola nacimiento al verdadero embrión. Para ello comienza por dividirse en dos (fig. 128 l y r) superpuestas; cada una de éstas se subdivide, la l en cuatro por dos tabiques perpendiculares, la r en dos, una superior y otra inferior; la célula inferior p es la que recibe el nombre de *hipofisis*; nuevas divisiones van formando un

DESENVOLVIMIENTO DE LAS ANGIOSPERMAS. — Por otro nombre se les llama *metaspermas*. Las variaciones que la embriogenia de este grupo puede presentar, se refieren á las dos divisiones que comprende de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Como ejemplo de las primeras, indicaremos lo que sucede en el desenvolvimiento em-

cuerpo celular, según aparece en la figura mencionada (I, II, III y V) y puede notarse por la correspondencia de las letras; la IV representa un corte transverso del embrión en el estado que se indica en III; en I, r es la célula originaria del cuerpo embrionario, l da origen á los cotiledones.

El cuerpo embrionario multicelular, manifiesta tres clases de células: las superficiales que forman el dermatógeno, las del centro que forman el pleroma y las intermedias entre unas y otras, que constituyen el periblema. Según Hanstein, toda la parte superior (fig. 129 c) representa el único cotiledón; la parte a de la misma figura es la denominada *hipocotílea*; las células de la masa h son derivadas de la hipofisis.

El proembrión de la bolsa de pastor (*Capsella*) se desenvuelve de un modo análogo al de la *Alisma*

pero ofreciendo algunas particularidades que anotaremos.

La célula terminal (consúltese fig. 130), que se encuentra de ordinario hinchada, se divide bien pronto en dos células y después la superior de éstas en otras cuatro por medio de los tabiques 1 y 2, que están dispuestos en cruz; de estas cuatro células derivan el tallo y los cotiledones. La célula inferior es la que se denomina *hipofisis* y está indicada por la letra h; se divide por un tabique transversal; más adelantado el embrión, la hipofisis da lugar á que se formen dos filas de células, representadas en la figura por la letra h', quedando sin modificarse apenas la célula h. El cuerpo del embrión, que deriva de la primitiva célula superior, en su desenvolvimiento da lugar á las tres zonas, *dermatógeno*, *periblema* y *pleroma*, y en el ápice se inicia una escotadura (s) que produce dos

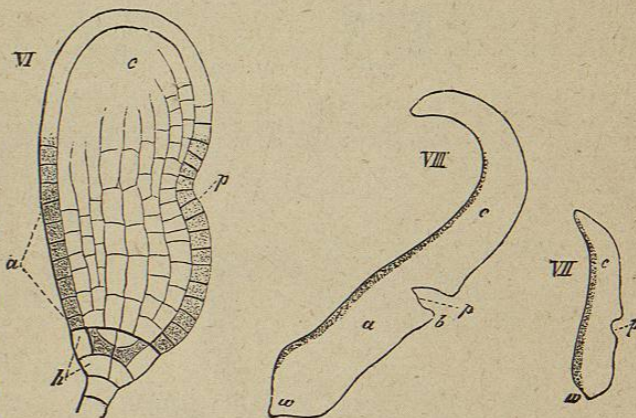


Fig. 129. - Últimas fases del desenvolvimiento embrionario de la *Alisma plantago*, según Hanstein. c, cotiledón; a, región hipocotílea; h, punto terminal del tallo; w, raicilla.

mamelones (*c*), que son los cotiledones; el ápice *s*, situado entre ellos, se desenvuelve formando el cono vegetativo del tallo.

El huevecillo comienza á desenvolverse de ordinario apenas se forma; hay casos, sin embargo, en que atraviesa por una fase de reposo que dura algunas semanas (olmo, nogal, haya, castaño, etc.),

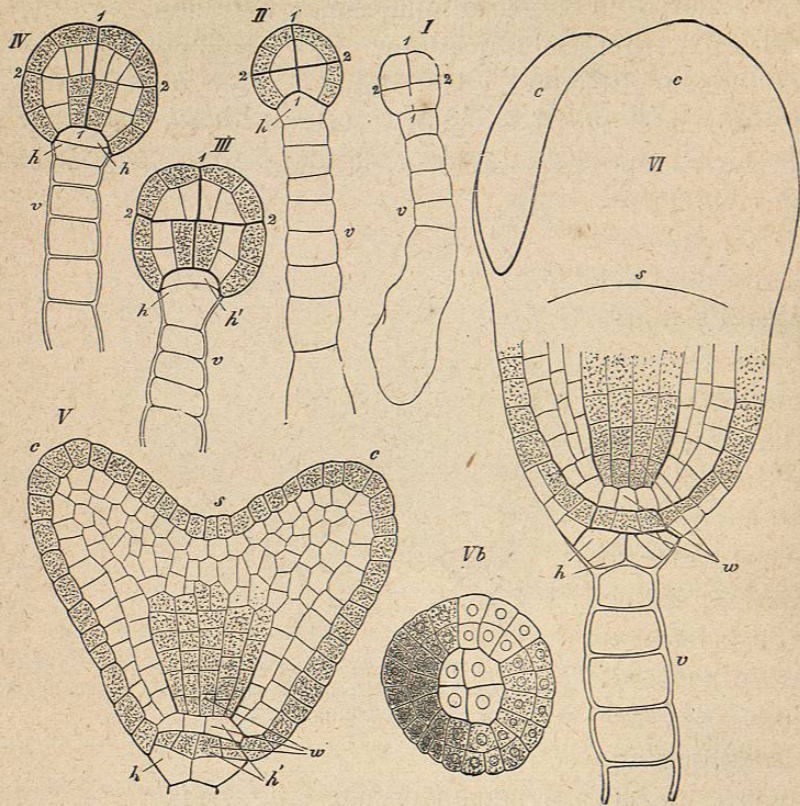


Fig. 130.—Embriogenia de las dicotiledóneas. Desenvolvimiento del embrión en la *Capsella bursa-pastoris*, según Hanstein. I, II, III y IV, fases sucesivas producidas por la segmentación de la célula terminal; 1 y 2, son los primeros tabiques; *v*, el suspensor del proembrión; *h* y *h'*, células derivadas de la hipofisis. V y VI, embrión ya formado con los cotiledones, *c*, el cono vegetativo del tallo *s* y la parte radical *h*; *Vb*, corte transversal del embrión, representado en *V*.

que á veces llega á cinco ó seis meses (cólchico), y aun en ocasiones tarda en madurar uno ó dos años.

Las células inferiores, que no sufren tan grandes modificaciones como la terminal, constituyen una especie de pedículo del embrión que se denomina suspensor, que fija al embrión desenvuelto en su extremidad y á veces hace el papel de una reserva alimenticia, pues sus células contienen materias albuminóideas, almidón, azúcar, etc.

La célula terminal, denominada *madre del embrión*, es la que se divide primero por tabiques longitudinales y después transversales y oblicuos; en ella se forma el cuerpo del embrión, llamado *tallito*, los *cotiledones*, que ya hemos mencionado, el *cono terminal del tallo* y la *radícula*, situada junto al suspensor y procedente de la célula inferior de la hipofisis, por lo menos en su mayor parte.

En su fase definitiva, el embrión tiene diferente tamaño según las plantas, y consta del tallito, la radícula y uno ó dos cotiledones, según el vegetal sea mono ó dicotiledóneo. El cono terminal se desenvuelve á veces y es capaz de producir diferentes hojuelas, que aplicadas las unas contra las otras, constituyen una verdadera *yemecilla* (gramíneas, judía, haba, almendro, etc.); también hay casos en que la raíz terminal produce raicillas laterales.

Interiormente, el tallito continúa diferenciándose algún tanto sin llegar nunca al estado definitivo. En esto hay muchas variaciones en las fanerógamas, puesto que mientras en unas el embrión se detiene en una fase muy rudimentaria, como, por ejemplo, en las orquídeas, en la *Cuscuta*, etc., hay plantas (nogal, *Viscum*) cuyo embrión, muy grueso, contiene hasta vasos en la región leñosa y tubos cribosos en la liberiana.

Hay relación determinada entre la posición de los embriones y el tegumento del óvulo, entre la planta nueva y la planta madre. En su desenvolvimiento normal, guarda el embrión una orientación fija que se determina por las dos condiciones siguientes (Van Tieghem): primera, la línea de simetría del tallo y de la raíz coincide con el eje del saco embrionario y resulta contenida en el plano de simetría del óvulo, dirigiéndose el polo de la yemecilla hacia el

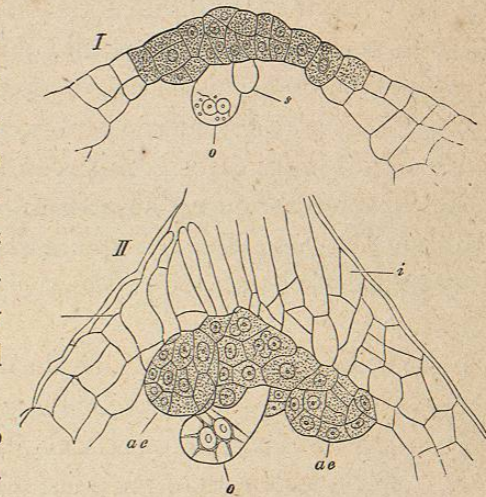


Fig. 131.—Producción de embriones adventicios en la *Hosta cerulea* Andr. I, principio de la división en las células epidérmicas; *s*, sinérgida; *o*, huevecillo; II, desenvolvimiento de los embriones adventicios; *o*, embrión normal; *ae*, embriones adventicios; *i*, tegumento del saco embrionario.

limbo del foliolo ovular y su polo radicular en sentido opuesto; segunda, si se llama plano medio del embrión al medio común de sus dos primeras hojas, ó al plano medio de la hoja primera, éste unas veces coincide con el de simetría del óvulo (monocotiledóneas, umbellíferas, labiadas, cariofileas, etc.), otras veces es perpendicular (rosáceas, leguminosas, cucurbitáceas, cupulíferas). Ambos casos pueden hallarse en una misma familia (crucíferas), ó en un mismo género (*Polygonum*).

No todos los embriones tienen suspensor; los hay sin este órgano, procedentes de la totalidad del óvulo, cuyas dos células se segmentan de la misma manera y contribuyen de un modo análogo á la formación del cuerpo embrionario (mimóseas, algunas orquídeas, etc.). Hay casos también en los que tarda en formarse el pedículo del embrión y sólo aparece después de producirse un proembrión homogéneo, en que todavía no están diferenciados el suspensor y el embrión (*Cytisus* y algunas otras leguminosas análogas).

Hemos dicho al comienzo de este párrafo que podían ofrecer las angiospermas el fenómeno de la producción de muchos embriones y que este caso le ofrecía el género *Hosta* (fig. 131). Después de la fecundación, determinadas células epidérmicas del saco embrionario aumentan de tamaño, se dividen por tabiques oblicuos y forman embriones adventicios rodeando al embrión normal. De un modo idéntico tiene lugar el hecho en el bonetero, en el *Nothoscordum fragrans*, etc.

Puede también darse el caso de que se produzcan dos óvulos; aunque accidentalmente, esto se ha observado en algunas orquídeas, y de un modo regular en el género *Santalum*. En ciertas mimosas, la *poliembrionía* resulta por fecundarse además del huevecillo una de las sinérgidas ó las dos.

Una planta que se hizo célebre porque los individuos que en Europa viven sólo producen pies femeninos, caso idéntico al de la partenogénesis de los pulgones, la *Cælebogyne* (*Alchornea*) *ilicifolia*, euforbiácea de Australia, presenta la particularidad de no producir sino embriones adventicios, pues no verificándose la fecundación, la oosfera y las sinérgidas se reabsorben y las semillas sólo producen individuos idénticos al primitivo. El fenómeno está

representado en la figura 132, y es muy análogo al de poliembriónía del género *Hosta*.

Una vez formado el embrión, el protoplasma y el núcleo del saco embrionario sufren modificaciones que dan lugar á la formación de un tejido especial que se denomina *albumen*. El fenómeno ocurre de modo distinto cuando el saco embrionario es ancho, caso

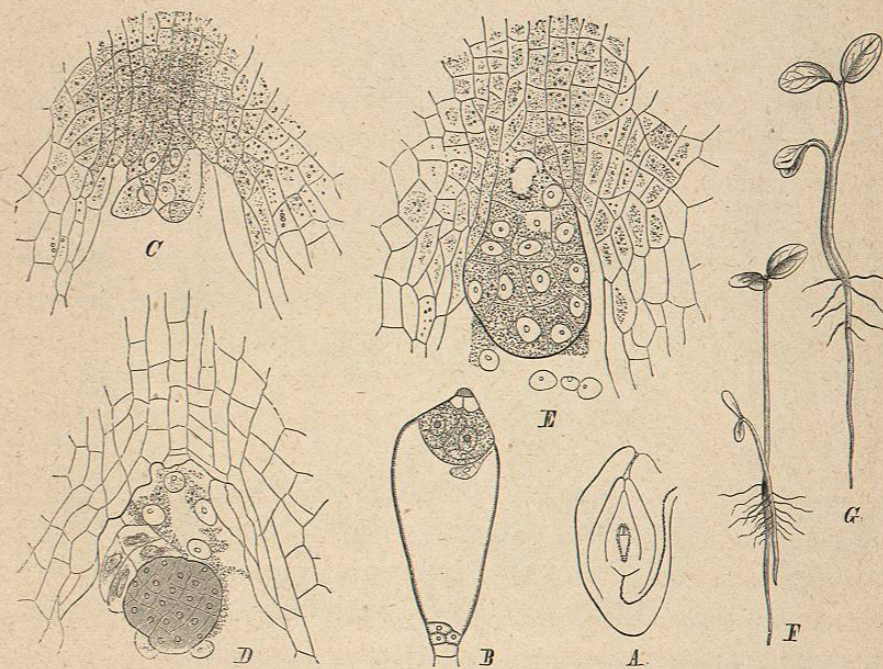


Fig. 132. - Producción de embriones adventicios en la *Alchornea* (*Cælebogyne*) *ilicifolia*. A, corte de la semilla; B, saco embrionario; C, D, E, producción de los embriones adventicios; F, G, jóvenes plantitas.

el más frecuente, que cuando es alargado y tubiforme; pero la división ésta ofrece escasa importancia, puesto que en familias muy próximas se encuentran ambos procedimientos. La figura 133 muestra la manera como se forma el albumen en el *Myosurus minimus*; el núcleo del saco embrionario se divide, produciendo núcleos numerosos que se disponen á distancias iguales en la capa parietal del protoplasma. Esta, por tabiques simultáneos, produce numerosas células poligonales que crecen hacia el interior, rellenan el saco embrionario y el embrión aparece en un magma de tejido celular. Hay casos en que no se forman tabiques y el saco embrionario es