MÁS SOBRE LA TEORÍA DE LOS ESTATOLITOS VEGETALES

por el

P. JAIME PUJIULA S. J.

En el trabajo presentado y leído en el Congreso científico de Madrid (1913) con el título: Observaciones a la teoría de los estatolitos vegetales, pusimos algunos reparos a la concepción de que los granos de fécula obren en los vegetales, para determinar los fenómenos geotrópicos, a la manera que lo hacen los estatolitos (otolitos) animales, destinados éstos a la percepción de la posición del cuerpo en el espacio para mantener el equilibrio. De aquí el nombre de teoría de los estatolitos vegetales. Y aunque algunos reparos fuesen más bien de carácter teórico, todavía su fuerza principal estribaba en la base firme y positiva de la experimentación; en términos que, en su virtud y sin negar la parte que pudieran tener los granos de fécula en la determinación de los fenómenos geotrópicos, nos parecía, cuando menos, exagerada la teoría y que no respondía a todos los hechos. Estudios ulteriores nos han hecho ver que alguno de nuestros experimentos, en el cual poníamos particular fuerza, era susceptible de una explicación que no contrariase a la teoría de los estatolitos de Némec y Haberlandt.

En efecto: en el trabajo de referencia se aducía, como

argumento de valor excepcional, el hecho experimentado, de que una planta ahilada y otra verde (por supuesto, de la misma especie) (1) se comportaron respecto del geotropismo, objeto de nuestro estudio, de tal suerte que la ahilada reaccionó más aprisa que la verde, siendo así que en cantidad o riqueza de fécula estatolítica le era inferior. No hay duda de que este hecho crea una verdadera dificultad a la teoría; pero dificultad que más tarde nos pareció soluble, dejando en pie la teoría. Si tenemos presente, en efecto, que el ser una planta más o menos sensible a los efectos de la gravedad, no depende de la presencia o ausencia, en el órgano baroléptico (perceptor de la gravedad), de granos de fécula o cuerpos pesados, sino de su íntima naturaleza; como tampoco son los cuerpos pesados los que determinan el cambio de geotropismo que experimentan ciertos órganos, sobre todo los pedúnculos de las inflorescencias, según expusimos en el trabajo de Madrid: la teoría puede muy bien responder a la dificultad, diciendo que la planta ahilada sería más sensible a la gravedad que la verde, y pocos granos de fécula serían suficientes para determinar los fenómenos geotrópicos. Por otro lado, una planta ahilada tiene las paredes celulares mucho más delgadas que la verde de contraprueba; y así, solicitadas por la fuerza de gravedad, fácilmente se han de doblar y anunciar pronto el fenómeno geotrópico.

Y si bien no nos consta que la planta ahilada, en que recayó el ensayo, fuese en realidad de verdad más baro-léptica o sensible a la acción de gravedad que la verde, no dejamos, sin embargo, de reconocer el fondo de verdad que pueda tener este raciocinio y a priori disminuye, cuando menos, la fuerza de nuestro argumento experimental.

Por otra parte, el hecho por nosotros observado o ex-

⁽¹⁾ La planta de ensayo era el haba, Faba vulgaris, Moench.

perimentado de que las raíces adventicias o de adherencia de la hiedra (*Hedera helix* L.), carecen de vaina de fécula no menos que de geotropismo, como lo había hecho notar Haberlandt, ha inclinado no poco nuestro ánimo a ver alguna relación particular entre los granos de aquel hidrato de carbono y el fenómeno geotrópico.

Por todas estas razones y en atención a que los experimentos no siempre están libres de falsas o menos exactas apreciaciones, queremos aprovechar la buena oportunidad de esta nota científica, en que damos cuenta de nuevas observaciones y experimentos sobre el geotropismo, para concretar mejor la posición que nos parece deber tomar respecto de la teoría de los estatolitos vegetales.

- 1.º Conforme dijimos en el trabajo de Madrid, hay que admitir en tesis general que cuerpos pesados han de ser en los vegetales los determinantes de los fenómenos geotrópicos, sobre lo cual apenas si puede subsistir duda alguna desde que Gniht demostró, con sus célebres experimentos, que la gravedad es el agente o determinante general de aquellos fenómenos.
- 2.º Además, los granos de fécula, si reúnen las condiciones que exige la teoría, esto es, de ser grandes, redondos y movibles dentro de la célula baroléptica, son, como decíamos en el trabajo citado, muy a propósito para ejercer la acción estimuladora pedida. Y podemos ahora añadir que, de hecho, deben de ejercer esa acción, ya que de ley ordinaria abundan en órganos geotrópicos. La movilidad de los granos de fécula la habíamos ya antes comprobado en algunas plantas y referido al Congreso de Granada (I).
- 3.º Supuesto lo que acabamos de decir en los párrafos anteriores, se pregunta: ¿son los granos de fécula los *únicos*

⁽¹⁾ J. Pujiula S. J.: «La Psicobiología vegetal y los Tropismos animales». Congreso de Granada, t. V. (1911).

determinantes de los fenómenos geotrópicos? Hasta ahora no sabemos que nadie lo haya demostrado; más aún: creemos que cualquier otro cuerpo pesado puede servir de estímulo a las células barolépticas y provocar en ellas fenómenos geotrópicos. La misma teoría de los estatolitos vegetales lo admite, cuando concede que otros cuerpos pesados pueden hacer las veces de granos de fécula (I). Quizás el mismo protoplasma es suficiente, según el pensamiento del Dr. Carlos Linsbauer.

4.º Admitido que los granos de fécula son determinantes de los fenómenos geotrópicos, con o sin exclusión de otros cuerpos, todavía cabe preguntar hasta qué punto estamos autorizados para ver en ellos un aparato estatolítico, comparable al de los animales. No se puede negar cierta analogía o semejanza entre la disposición y modo de obrar de los granos de fécula, y los estatolitos (otolitos) animales, pero manteniéndonos siempre dentro del dominio puramente fisiológico o de irritabilidad fisiológica (2) y sin entrar en el psíquico. Esta es la mente del mismo Haberlandt, quien en la IV edición de su obra Physiologische Pflanzenanatomie ha protestado contra la interpretación que quieren dar los psicobiólogos a los órganos vegetales que él llama Sinnesorgane, órganos sensitivos, pues toma la palabra en sentido meramente fisiológico. Por lo demás, el aparato estatolítico vegetal no nos parece una formación específica ni típica. Veamos ahora de probar esto con algunos hechos y concretar más nuestro pensamiento.

En primer lugar, decimos que el aparato estatolítico vegetal no se puede considerar como formación de carácter específico, sino más bien general o, para expresarnos mejor, los granos de fécula pueden reunir dentro de las células

⁽¹⁾ G. Haberlandt: Physiologische Pflanzenanatomie, p. 534 (1904).
(2) El concepto de irritabilidad fisiológica lo expusimos en el citado trabajo del Congreso de Granada.

todas las condiciones o aptitudes que exige la teoría para la determinación de fenómenos geotrópicos y, sin embargo, de hecho no determinarlos, ni poderlos determinar, por

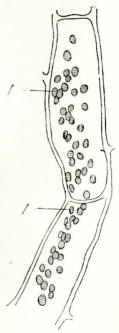


Fig. 1.a — Dos células feculiferas del pistilo de Hemerocalis fulva L. tomadas de la región junto al haz vascular: f, granos de fécula. A: 500 diámetros próximamente. El contorno de las células está dibujado con cámara clara, no así los granos de fécula, los cuales están en el dibujo algo menos unidos y quizás algo mayores de lo que corresponde al natural.

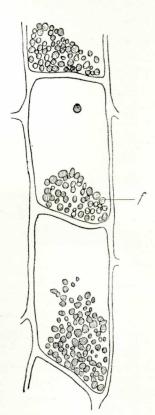


Fig. 2.* — Tres células feculiferas del estambre de Hemerocallis fulva L. correspondientes a la misma región del haz vascular: f, granos de fécula. A: 500-700 diámetros.

faltarle al órgano donde residen la facultad baroléptica. Un argumento en apoyo de esta falta de especificidad nos lo suministrará la liliácea, Hemorocallis fulva L. En efecto: los estambres de sus flores son geotrópicos negativos. En la antesis, o apertura de la flor, los estambres suelen estar en posición horizontal; pero pronto las puntas con sus anteras se doblan o encorvan hacia arriba, viniendo, en su consecuencia, a caer por encima del pistilo: disposición altamente teleológica que tiende a asegurar la fecundación. El pistilo, por el contrario, no es geotrópico; al abrirse la flor queda algo inclinado hacia abajo sin mostrar movimiento geotrópico especial. El examen microscópico sobre los granos de fécula, nos dice que, si bien existen en mayor cantidad en los estambres que en el pistilo; con todo, en éste no sólo no faltan, sino que nos parecieron lo suficientemente típicos y abundantes en orden a determinar los fenómenos geotrópicos, como no le faltase al pistilo la propiedad baroléptica. Las figuras I y 2 ilustran este punto. En la primera se representan dos células de la vaina feculífera (1) del pistilo, y en la segunda, tres células correspondientes del estambre. Confesamos ingenuamente que no vemos qué es lo que les puede faltar a los granos de fécula (f) del pistilo, para pasar por estatolitos fuera de la carencia de geotropismo del órgano. Hay, pues, granos de fécula, próximamente iguales, que aquí obran como estatolitos y allí no. Esto es lo que llamamos falta de especificidad del aparato estatolítico vegetal.

Otra planta de que pasamos a ocuparnos con otro fin, puede quizás confirmarnos en lo mismo; la amarilídea *Amaryllis vittata* L'Her (azucena listada). Al abrirse la flor, estambres y pistilo constituyen un haz próximamente hori-

⁽¹⁾ Llamamos vaina feculífera al conjunto de células parenquimosas, ricas en granos de fécula, que forman parte integrante de la región que exteriormente envuelve al haz vascular. El corte transversal del pistilo ofrece tres haces vasculares, correspondientes a las tres piezas u hojas virtuales, de que está constituído; el del estambre, por el contrario, solamente un haz central.

zontal (fig. 3, h.); pero bien pronto se nota en los primeros un movimiento geotrópico negativo (fig. 4, e) que precede o acompaña la madurez de las anteras. Durante este tiempo, el pistilo parece insensible al geotropismo. Sólo más tarde

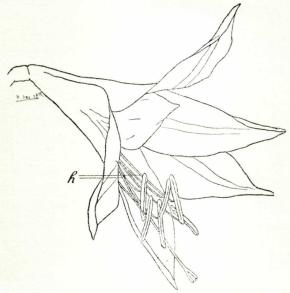


Fig. 3.3 — Flor de Amaryllis vittata L'Her. h, haz formado por estambres y pistilo, sin mostrar aún geotropismo.

y cuando se abre su estigma trífido (fig. 4, s), se encorva e inclina hacia arriba su punta, tiempo en que tiene o va a tener lugar la deshicencia de las anteras. Aquí la teleología de las manifestaciones del organismo está también a la orden del día, ya que el estigma abierto viene a caer debajo de las anteras.

Pero lo que hace a nuestro propósito, es que el examen microscópico nos pone de manifiesto que la fécula se halla en su forma típica de granos, tanto en los estambres como en el pistilo, tanto antes de la reacción geotrópica como después de ella. Tenemos, pues, en conclusión que los granos de fécula típicos existen, tanto si el órgano muestra actual geotropismo, como si lo muestra más tarde. Esto vale particularmente respecto del pistilo, en el cual, entre

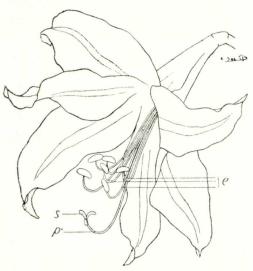


Fig. 4. — Flor de Amaryllis vittata L'Her. e, estambres; p, pistilo; s, estigma. Tanto los estambres como el pistilo muestran geotropismo muy marcado.

el examen de sus granos de fécula antes de la reacción geotrópica y la manifestación de ésta, media un buen espacio de tiempo; de modo que sería algo violento suponer que los granos de fécula comienzan va su influencia desde el principio de su presencia en el órgano, aunque el efecto de su acción se manifieste mucho más tarde.

El tiempo, necesario para provocar la reacción, nos parece, en esta hipótesis, excesivo. Por lo que atañe a los estambres, la cosa no está tan clara; y podría admitirse sin gran dificultad que los granos de fécula actúan desde un principio, ya que relativamente pronto se nota la reacción.

La razón inmediata de esa falta de especificidad de que nos parece adolecer el aparato estatolítico vegetal, debe buscarse, sin duda, en la circunstancia de que la fécula tiene además otra significación fisiológica, primordial de suyo (1), que es la de servir de substancia de reserva al vegetal: la razón última y que entra ya en dominio filosófico-especulativo, es que la planta rara vez necesita de este aparato; pues si prescindimos de los fenómenos geotrópicos, inherentes a la evolución del vegetal e indispensables para la obtención del fin o función a que se ordena cada órgano, apenas si funciona el aparato estatolítico más que en casos que podríamos llamar excepcionales, o sea cuando se desvían violentamente los órganos de su posición normal, cosa que naturalmente es poco frecuente.

Por el contrario, el aparato estatolítico (otolítico de los antiguos) de los animales es una formación específica, destinada desde un principio a un fin determinado y probablemente único y exclusivo, y cuyo funcionamiento ha de ser, por decirlo así, continuo durante toda la vida como parte integrante para las manifestaciones psíquicas: razón que justifica plenamente la denominación de órganos sensitivos.

Si en nuestro pensamiento no falta un fundamento de verdad, podremos sacar de él, sin violencia, otro carácter en que el aparato estatolítico vegetal difiere notablemente del aparato animal del mismo nombre: hablo de su carácter difuso, lo cual viene a confirmar lo disceptado sobre su falta de especificidad. Está representado, en efecto, por células feculíferas (estatocistos), que unas veces serán más, otras serán menos; ya más ricas en fécula, ya menos; ora (en unos vegetales) las ponemos en un punto, ora (en otros vegetales), en otro punto muy distinto quizás ontogénica y funcionalmente. Y aun en el punto donde nos parece

⁽¹⁾ Decimos primordial de suyo, esto es, atendida su naturaleza química; aunque, cuando se presenta en la forma típica de granos estatolíticos, la determinación de fenómenos geotrópicos sería, según Haberlandt, su función primaria; y el servir de substancia de reserva, su función secundaria.

que reside, difícilmente se podrá fijar los límites entre las células que *de hecho* son barolépticas y las que no lo son, aunque tampoco negaremos que la forma de las células y los granos de fécula en ellas contenidos pueden servir de

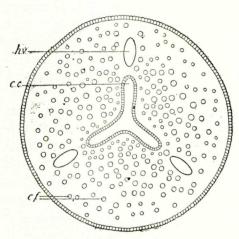


Fig. 5.* — Corte transversal del pistilo de Amaryllis vittata L'Her. muy esquemático: c. c, cavidad central; c. f, y todos los círculos representan células feculiferas; h. y, haz vascular. A: 20-25 diámetros.

criterio, cuando se aproximan al tipo que pide la teoría. Y para tocar aquí de pasada algo más concreto, según Némec el aparato estatolítico vegetal del eje descendente o raíz (para el geotropismo negativo) residiría generalmente en la pilorriza y, concretando más, en la columela o parte central de la pilorriza; pero, aunque la columela se discierne fácil-

mente algunas veces del tejido restante (como en algunas coníferas y crucíferas), otras, no: y aun hay casos en que la piloriza carece de fécula, como en Selaginella Martensii. En este último caso hay que buscar el aparato en otra parte, y lo encuentran en la región del periblema o capas meristemáticas del cuerpo de la raíz.

Lo mismo sucede respecto del eje ascendente del vegetal. Haberlandt considera, como aparato estatolítico del tallo y pecíolos, la vaina de fécula que envuelve en parte o en todo los haces vasculares, ya que allí aparecen las células, provistas de los granos de fécula típicos, para obrar como estatolitos. Con todo, en *Thalictrum flavum*, lo halla en los radios medulares primarios (1).

Nosotros llamaremos aquí la atención sobre los cortes transversales (fig. 5 y 6), uno del pistilo y otro de un estambre de la mencionada amarilídea, Amaryllis vittata L'Her., en los cuales representamos de un modo muy esquemático la distribución de células feculíferas de dichos órganos (c. f.) puestas de manifiesto por el cloroyoduro de zinc que tiñe de negro los granos de fécula. En general aparecen dichas células diseminadas casi por todo el corte sin formar vainas, por lo menos, bien definidas, al rededor de los haces vasculares (h. v.) Difícil nos sería señalar qué células obran como aparato estatolítico, ya que estambres y pistilo son geotrópicos, como hemos visto más arriba. Alguna vez hemos dado con alguna cavidad celular estrecha casi ce-

rrada por un solo grano de fécula, pero de extraordinarias dimensiones y redondo, a juzgar por el corte óptico. ¿Sería la célula un estatocisto y su estatolito el grano dicho? Nosotros nos llevamos la impresión. al estudiar estos cortes, de que el aparato estatolítico tenía en todo caso forma muy difusa.

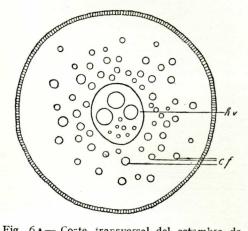


Fig. 6.4 — Corte transversal del estambre de Amaryllis vittata L'Her. muy esquemático: c. f, y demás circulitos representan células feculíferas: h. v, único haz vascular (central). A: 18-20 diámetros.

⁽¹⁾ G. Haberlandt: Obra citada, p. 530.

No así en los animales. Su aparato estatotilico (otolítico), así como es específico, así goza también de condiciones muy concretas y bien definidas cuanto a su forma, ubicación, etc. Además, reviste de ley ordinaria mucho

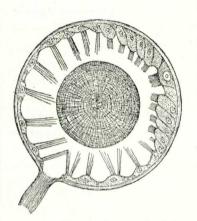


Fig. 7.ª—Estatoscito (otocisto) de Pterotrachea (caracel) con su estatolito (otolito) en el interior, según Claus. Temada del libro de Francé: Sinnesleben der Pflanzen.

mayor complicación y diferenciación. Compárese, si no, el aparato en cuestión de Pterotrachea (fig. 7), donde la cavidad del otocisto está revestida de epitelio vibrátil y de células sensitivas, a donde va a terminar el nervio. Es verdad que en animales inferiores como en Ectenóforos (Beroë) y Escifomedusas (Rhizostoma) el aparato que nos ocupa es más sencillo y el estatocisto está formado por una sola célula.

No se puede negar que aquí la simplicidad del apa-

rato es mucha y constituye el único punto comparable con el estatocisto vegetal. Pero así y todo, las circuncripción y definición del aparato es, aun en estos casos, quizás mayor que en el reino vegetal, y desde luego reviste siempre mayor complicación por razón del sistema nervioso con el que está en íntima relación, toda vez que su funcionamiento se encamina a la producción de fenómenos de orden superior, de orden psíquico.

Concretando y expresando en breves palabras nuestro pensamiento, podemos decir que, dado que los granos de fécula sean en los vegetales los determinantes de los fenómenos geotrópicos y por razón de su modo de obrar, para

determinarlos, pueden ser comparados a los estatolitos animales, todavía se ha de tener presente: 1.º, que la comparación entre el aparato estatolítico vegetal y animal subsiste sólo en el terreno meramente fisiológico; 2.º, que aun así, el aparato estatolítico vegetal no presenta ni la especificidad, ni grado de diferenciación que ordinariamente vemos en el aparato estatolítico animal. Y la razón es, a nuestro juicio, que ni le es tan necesario al vegetal este aparato como al animal, ni tiene que servir como de pedestal a otros fenómenos de orden superior a los fenómenos psíquicos. Esto debe fundamentar, 3.º, que el aparato estatolítico animal obra rápidamente, al paso que el vegetal lo hace muy lentamente.

Laboratorio Biológico del Ebro.