

JUNTA PARA AMPLIACIÓN DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

TRABAJOS DEL MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES

SERIE BOTÁNICA, NÚM. 21.

CONTRIBUCIÓN MORFOLÓGICA Y FILOGENIA
DEL CALÍCULO DE LAS "DIPSACÁCEAS"

POR

SALUSTIO ALVARADO

(Publicado en 20 de diciembre.)

M A D R I D

1 9 2 5



THE UNIVERSITY OF CHICAGO
LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO
LIBRARY



INTRODUCCIÓN

El órgano más característico de las Dipsacáceas y el que las diferencia más claramente de las familias de constitución floral semejante es, indudablemente, el cálculo. Dilucidar su significación morfológica equivale no solamente a conocer la naturaleza y origen de ese órgano, sino también a precisar las relaciones de las Dipsacáceas con otras familias y a determinar su filogenia.

El primer botánico que, según nuestras noticias, ha emitido una teoría, basada en datos de observación sobre la naturaleza del cálculo de las Dipsacáceas, fué Bucheau en 1859. El estudio del desarrollo de la flor de algunas especies de esa familia le reveló que el «cáliz externo» aparece antes que todos los demás órganos florales, iniciándose a expensas de cuatro *primordios* independientes, y que el «cáliz interno», por el contrario, se origina, como ya vió Duchartre, después que la corola y los estambres, y de un modo semejante a como lo hace el vilano de las Compuestas. De esto dedujo Buchenau que en las Dipsacáceas el verdadero cáliz de la flor era el «cáliz externo» (cálculo) y que el «cáliz interno» no era más que un órgano accesorio.

Más tarde (1872) reconoce Buchenau, como consecuencia de un precioso estudio comparado de las Dipsacáceas y familias próximas, que el llamado «cáliz interno» de las Dipsacáceas es el verdadero cáliz de la flor, modificado de una manera especial,

mientras el «cáliz externo» es un órgano formado por bracteolas de la flor soldadas en copa.

Esta opinión ha encontrado la aquiescencia de todos los morfológicos y sistemáticos posteriores. Pero el problema de la constitución del cálculo no quedó con ello resuelto, ya que faltaba determinar *cuántas* bracteolas y *cuáles* intervienen en la constitución de ese órgano. En este punto las opiniones no son ni con mucho concordantes, como tendremos ocasión de ver más adelante.

Antes de continuar nos interesa decir unas palabras preliminares sobre la nomenclatura que vamos a aplicar a las bracteolas del pedúnculo floral. Ya hizo notar muy acertadamente Celakovsky (1893) que el que muchos autores alemanes designen con el nombre de *profilas* (Vorblätter) a todas las *hipsofilas* (Hochblätter) del pedúnculo floral es causa de una cierta dificultad en la interpretación del pensamiento de los autores que tal hacen. En el presente estudio, y con objeto de obviar ese inconveniente, designaremos con el nombre de *profilas* a las dos bracteolas con que se inicia de ordinario el pedúnculo floral en las Dicotiledóneas (ver Eichler, *Blüthendiagramme*, Bd. I). Todas las demás bracteolas de la flor las designaremos con el nombre de *hipsofilas* o *bracteolas supraprofilares*. El nombre de *bracteola*, aislado, lo emplearemos para designar las hojas del pedúnculo floral, sin precisar si se trata de *profilas* o de *hipsofilas supraprofilares*.

DESCRIPCIÓN Y CRÍTICA DE LAS OBSERVACIONES

Los datos en que se funda el presente trabajo, están sacados unos de la observación del desarrollo organogénico del cálculo normal; otros, del estudio de diferentes virescencias observadas en cabezuelas monstruosas de *Scabiosa maritima*.

I. Organogenia del cálculo normal de *Scabiosa*.

La primera señal del cálculo es la aparición de cuatro primordios, de los cuales dos están en el plano mediano de la flor y los otros dos en el transversal, perfectamente cruzados con los primeros. Este modo de desarrollo es común a todas las Scabioseas, sea cual fuere la forma que el cálculo tenga una vez constituido, como ya observaron concordantemente Buchenau y Payer.

Hemos tratado de averiguar con verdadero ahinco si esos cuatro primordios son los esbozos de cuatro bracteolas verticiladas o corresponden a dos verticilos dímeros y decusados de ellas. La observación de muchos cálculos en distintas fases de su formación nos ha mostrado siempre cuatro primordios sensiblemente iguales, incluso en las fases iniciales. Esto nos indica, indudablemente, que en los cálculos de desarrollo normal los cuatro primordios aparecen simultáneamente.

Todos los autores que se han ocupado del cálculo de esas

plantas han partido, como es natural, del dato organogénico que acabamos de reseñar. De juzgar solamente por la organogenia, nos imaginaríamos al cálculo como resultado de la soldadura de cuatro bracteolas situadas en un verticilo.

Un buen número de consideraciones filotáficas y morfológico-comparadas hacen, sin embargo, inadmisibile una constitución tal del cálculo de estas plantas. Así, unos autores (Penzig, Celakovsky) opinan que el cálculo se compone de dos pares de bracteolas cruzadas, mientras otros (Buchenau, Eichler, Höck [hasta 1902], Velenovsky) creen que está formado por un par solamente. Höck (1902) parece adherirse a la opinión de los primeros, cuando admite que la mayoría de las veces el cálculo de las Scabioseas está formado por cuatro bracteolas; pero en ese trabajo no trata dicho autor el problema que nos ocupa con la extensión y precisión que fuera de desear.

Eichler, fundándose en consideraciones filotáficas, cree imposible no ya que el cálculo se componga de un verticilo tetrámero, sino ni tan sólo de dos verticilos dímeros decusados. Un verticilo tetrámero, en efecto, debería estar colocado en diagonal con respecto a la bráctea madre. Si se tratara de dos pares de filomas decusados (de las dos profilas y de dos bracteolas supraprofilares), entonces el cáliz no tendría la posición normal (el segundo sépalo mediano y posterior) que en sentir de Eichler tiene. De aquí deduce este sabio que el cálculo debe estar formado de sólo dos bracteolas transversales, precisamente de las dos profilas de la flor. Para compaginar con esta idea el hecho de que el cálculo se inicie con cuatro primordios equivalentes, aplica Eichler una teoría mecánica por demás ingeniosa. Según ese autor, los dos primordios medianos serían solamente formaciones comisurales de los primordios laterales, congénitamente soldados. Su formación por separado se debería a causas puramente mecánicas, precisamente a la presión que sobre el reborde resultante de esa soldadura de las dos profilas ejercerían las flores vecinas en las apretadas cabezuelas de las Scabio-

seas. Esa presión, según Eichler, empujaría «a la substancia foliar» hacia los espacios libres de presión que dejan entre sí las flores. En apoyo de esta idea aducen Buchenau (1872) y Eichler el caso de *Phyllactis*, una Valerianácea cuyas dos profilas se sueldan formando una especie de cálculo.

La observación de las fases iniciales de la formación del cálculo no permite, sin embargo, sostener semejante opinión. Cuando el cálculo está en las primeras fases de su desarrollo, las flores del capítulo no están aún en contacto, así que no pueden ejercer las recíprocas presiones que Eichler supuso. En esta fase los cálculos muestran ya clarísimamente los cuatro primordios de que se originan.

Como se ve, la idea de Eichler sobre la constitución del cálculo de las Dipsacáceas no se apoya en ningún hecho de observación, sino simplemente en consideraciones teóricas. Ahora bien, como Celakovsky ha puesto de manifiesto, esas consideraciones pueden ponerse de acuerdo con los hechos de observación enfocando el problema de otra manera. En efecto, si con Celakovsky se admite que en las Scabioseas las dos profilas están abortadas y el cálculo resulta formado por dos bracteolas medianas inferiores y dos transversales superiores, éstas harían el papel de las dos profilas de la flor y mediante ellas se establecería la relación filotáxica normal con el cáliz. Ya veremos que aún hay otra manera de explicar la relación filotáxica entre el cálculo y el cáliz de las Scabioseas, sin necesidad de suponer que dos de los filomas con que se esboza el cálculo sean formaciones comisurales.

2. Morfología comparada del cálculo.

La morfología comparada indica que en un buen número de plantas del filum, al que las Dipsacáceas pertenecen, hay una cierta tendencia al desarrollo y soldadura de las bracteolas del

pedúnculo floral. Como para nuestro estudio es absolutamente necesario el conocimiento de estos datos, resumiremos brevemente los que se poseen referentes a las bracteolas de esas plantas.

En las Plectritideas, Valerianeas y Valerianeas preceden a la flor, en general, dos profilas solamente. Estas profilas se sueldan en la base en algunas especies (*Valeriana sanicula* y algunas especies de *Phyllactis* y *Plectritis*). Las profilas son fértiles y a expensas de ellas se ramifica la inflorescencia.

En *Patrinia* hay encima de las profilas unas cuantas hipsofilas estériles, de constitución bastante diferente a las profilas. Mientras éstas tienen solamente un nervio principal y están enteramente aisladas la una de la otra, aquéllas tienen tres nervios principales casi iguales, son trílobas, están algo soldadas entre sí (cuando son dos solamente), envolviendo al ovario y, como son acrescentes, protegen más tarde al fruto.

En *Triplostegia* las formaciones bracteolares del pedúnculo floral son más complicadas todavía. A las dos profilas ordinarias siguen dos cálculos perfectamente desarrollados. El inferior parece formado de un verticilo de cuatro bracteolas débilmente soldadas entre sí; el superior es tubuloso y lleva ocho nervios longitudinales y ocho dientes, de los cuales, según Höck (1882), cuatro son transverso-medianos; los cuatro restantes, diagonales. Las dos profilas poseen yemas axilares.

En *Morina* hay un cálculo especial, comprimido lateralmente, formado de una base tubulosa de la que parten en el plano mediano dos puntas más o menos largas, separadas lateralmente por anchas escotaduras más o menos dentadas. De ordinario faltan en este género las profilas, pero Celakovsky dice haberlas observado a veces. Entonces llevaba cada una de ellas una yema axilar.

En las Scabioseas la flor va precedida nada más que del cálculo, cuya forma, tamaño, configuración, etc., tan grandemente varía.

La comparación de estas formaciones bracteolares permite establecer: 1.º, que las dos profilas de las Valerianáceas típicas son homólogas de las dos profilas de *Patrinia* y *Triplostegia*, y también de las de *Morina* cuando en esta planta aparecen; 2.º, que el cálculo de esta última planta y los dos cálculos de *Triplostegia* están formados por la soldadura de bracteolas suprafilares homólogas de las hipsofilas supraprofilares de *Patrinia*.

Esta comparación, empero, no puede extenderse a las Scabioseas con la misma facilidad. Con los datos sólo de la morfología comparada y de la organogenia (la organogenia de los cálculos de *Triplostegia* y *Morina* se desconoce, según creemos) no puede averiguarse la significación morfológica del cálculo de aquellas plantas. De aquí resulta la diversidad de criterios exteriorizados sobre ese problema. Así, por ejemplo, Buchenau (1872) y Eichler, fundándose en que las dos profilas de algunas Valerianáceas (véase antes) se sueldan en su base una con otra, intentaron, como queda dicho, explicar el cálculo como formado por la soldadura de las dos profilas. Celakovsky, por el contrario, basándose en lo que ocurre en *Morina*, considera que el cálculo de las Scabioseas está formado por bracteolas supraprofilares y que las profilas están abortadas. Penzing (1844), por último, cree que en la formación del cálculo participan las dos profilas y un par de hipsofilas supraprofilares.

3. Organografía y organogenia de cálculos virescentes de *Scabiosa maritima*.

Si la organogenia de los cálculos normales y la morfología comparada no pueden resolver el problema de la significación morfológica del cálculo de las Scabioseas, el estudio detenido de las monstruosidades y virescencias que a veces se presentan en estas plantas, puede, en cambio, aclararlo considerablemente e incluso llegar a resolverlo.

En algunas cabezuelas de *Scabiosa maritima* encontradas en los alrededores de Tarragona el pasado verano, tuvimos ocasión de ver un buen número de flores con caracteres monstruosos más o menos profundos y acusados. Convencidos de que podría tener un cierto interés el análisis de esas flores, emprendimos su estudio.

Las modificaciones observadas en esas cabezuelas monstruosas son de muy diferente índole. Reservaremos para otra ocasión el estudio completo de esas monstruosidades, porque nos es imposible hacerlo hoy a causa del escaso material bibliográfico de que disponemos en la actualidad.

En el presente trabajo solamente nos ocuparemos de las monstruosidades del cálculo que se relacionan, de una manera que juzgamos indudable, con el problema de la constitución morfológica y de la filogenia de ese órgano.

Aunque hemos examinado muchos centenares de pies de *Scabiosa*, el número de anomalías hallado fué muy reducido y de ellas sólo una pequeña parte tenía interés para la cuestión que en el presente estudio tratamos.

El trabajo más importante en que se ha utilizado el estudio de casos teratológicos observados en Dipsacáceas para explicar la constitución del cálculo de esas plantas es, indudablemente, el publicado en 1884 por Penzig. Por desgracia, ese trabajo (que precisamente está basado en las observaciones realizadas en la misma especie—*Scabiosa maritima*—que utilizamos nosotros para el nuestro) no ha llegado a nuestras manos, y las importantes observaciones y reflexiones en él recogidas nos son conocidas únicamente a través de un referate publicado por su autor en el *Bot. Centralblatt*; por la primera edición de su *Pflanzen-teratologie* (Penzig, 1894), y por trabajos de otros autores, principalmente por el de Celakovský (1893). A pesar de esta sensible contrariedad, damos a la imprenta el presente trabajo, porque creemos haber reunido datos de observación suficientes para basar en ellos un estudio relativamente completo.

A) DESCRIPCIÓN DE LAS VIRESCENCIAS.—Las virescencias más frecuentes afectan nada más que al limbo del cálculo. La porción tubulosa es normal. En los cálculos normales el limbo es, como se sabe, escarioso, corto y replegado, no siendo posible reconocer en él las partes que soldándose lo forman. En las virescencias a que nos referimos, el limbo calicular mostraba cuatro festones: dos medianos y dos transversales, de tamaño semejante. Unas veces los festones tenían el borde liso; otras, ofrecían un dientecito más o menos saliente a cada lado de la línea media. En otros casos el limbo del cálculo estaba descompuesto, hasta la garganta del tubo, en cuatro porciones lanceoladas de borde entero unas veces, otras con sendos dientes a ambos lados de la línea media y cerca del ápice. A lo largo de la línea media corría un nervio principal que se prolongaba hacia abajo en la porción tubulosa del cálculo y separaba una de otra las dos fositas situadas debajo de cada una de esas dos expansiones. Entre cada dos nervios principales corría a su vez, en el tubo del cálculo, un nervio secundario.

Estos casos, muy poco diferentes de lo normal, vienen simplemente a corroborar los datos suministrados por el estudio de la organogenia del cálculo, a saber: que el cálculo se compone de cuatro bracteolas, dos medianas y dos transversales. Además indican que de los ocho nervios longitudinales del cálculo normal, cuatro, precisamente los dos transversales y los dos medianos, corresponden a los nervios medios de las bracteolas que lo forman, mientras los otros cuatro, alternantes con los anteriores, son simplemente de origen comisural.

Menos numerosos que estos casos son otros en que los cálculos se mostraban profundamente hendidos a lo largo de los nervios comisurales. En estos cálculos la porción tubulosa era reducidísima y en ella faltaban en absoluto las fositas longitudinales características. El resto del cálculo estaba transformado en cuatro hojuelas verdosas bastante alargadas que llevaban en el ápice dos lobulillos laterales triangulares y uno mediano cen-

tral: los tres de tamaño sensiblemente igual. En cada uno de esos lobulillos penetraba un nervio. El del lobulillo mediano era simplemente la prolongación directa del nervio medio de la bracteola correspondiente; los de los laterales eran dos nervios separados del nervio medio. Los dos lóbulos laterales de esas bracteolas son, sencillamente, los resultados del desarrollo de los dos dientes laterales de los festones descritos antes en cálculos poco modificados (fig. 1, 1).

Mucho más interesantes que estas observaciones son otras, por desgracia poco frecuentes (sólo hemos visto cuatro), en que los pedúnculos de la flor no habían alargado bastante, y en los cuales, además de poseer un cálculo virescente como el que acabamos de describir, ofrecían, por encima de él, dos o tres hipsofilas de forma semejante a las caliculares, pero de menor tamaño.

En los cuatro casos observados la distribución de esas bracteolas era diferente. En uno las tres estaban esparcidas, si bien muy aproximadas entre sí, y además su divergencia era distinta. En otro caso las dos inferiores eran muy diferentes una de otra: mientras una era trilobada y bastante desarrollada, la otra, muy pequeña, era lanceolada y no poseía más que un nervio. La tercera bracteola, situada a un nivel superior, era intermedia en forma y tamaño entre las otras dos. Por último, vimos una virescencia en la cual, además del cálculo (desarrollado en la forma que hemos dicho ya), había dos bracteolas superiores pequeñas: una lanceolada; la otra con dos pequeños dientes laterales.

Penzig (1884) ha encontrado en la misma especie que nosotros virescencias del cálculo más notables todavía. En una de ellas había un segundo cálculo igual al primero, pero en alternancia con él; en otra, tres cálculos: el inferior trímero y los dos superiores dímeros.

En tres únicas ocasiones observamos un desarrollo especialmente predominante en las dos hipsofilas laterales del cálculo virescente. Con poca diferencia, en los tres casos, esas dos bracteolas laterales eran trilobadas en el ápice y bastante anchas,

mientras las medianas eran más estrechas, más cortas y apenas tenían señalados los dos lóbulos laterales del ápice. Lo más notable, sin embargo, era el hecho de que cada una de las dos bracteolas laterales llevaban en la axila una diminuta yema (figura 1, 2).

Penzig (1884), según Celakovsky (1893), observó una vez en virescencias, al parecer bastante semejantes a las que acabamos de describir, una yema en la axila de una de las bracteolas me-

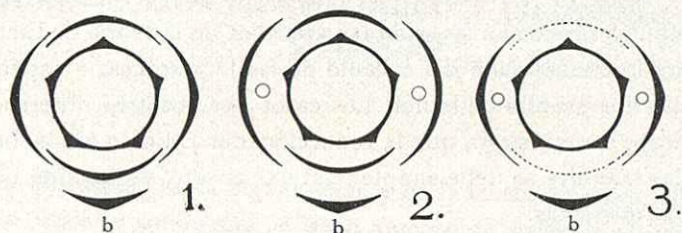


Fig. 1.—Diagramas representando tres casos de virescencias del cálculo de *Scabiosa maritima*. Además del cálculo se ha figurado en el diagrama la bráctea madre (*b*) y el cáliz de la flor.—1, cálculo formado por cuatro bracteolas virescentes (dos medianas y dos transversales); 2, cálculo formado también por cuatro bracteolas virescentes, como el anterior, pero en el cual las bracteolas medianas son más pequeñas que las transversales y éstas llevan sendas yemas axilares; 3, cálculo reducido a dos bracteolas transversales virescentes provistas de yemas axilares. Las dos bracteolas que en los casos anteriores yacen en el plano mediano han abortado. En la figura se han representado por dos líneas de puntos.

dianas. Nosotros hemos procurado ver de encontrar algo semejante, pero no lo hemos conseguido.

Por demás interesantes son aquellos cálculos, más reducidos aún que los que acabamos de describir, en los cuales solamente se habían desarrollado dos bracteolas, precisamente las dos laterales, mientras las otras dos faltaban por completo. Cinco cálculos vimos modificados de esta suerte. En dos de ellos las bracteolas estaban muy poco desarrolladas (medían 3 mm. solamente). En los otros tres casos dichas bracteolas tenían de 4 a 6 mm. Aquéllas eran lanceoladas y de borde entero; éstas,

trilobadas en el ápice como las descritas antes. Lo más notable era que en dos de esos cálculos las bracteolas llevaban sendas yemas axilares claramente desarrolladas (fig. 1, 3).

Steinheil (citado por Penzig (1894) y por Velenovsky) y luego Velenovsky han encontrado virescencias en que el cálculo estaba transformado precisamente en dos bracteolas transversales. Steinheil lo vió en *Scabiosa atropurpurea*; Velenovsky en *Scabiosa caucasica*, primero (1905, I. Bd.), y en *Dipsacus fullo-*
num (1913, IV. Bd.), después. Velenovsky interpreta estos casos como una prueba en favor de la veracidad de la teoría de Eichler sobre la constitución del cálculo de las Dipsacáceas a expensas de las dos profilas de la flor. Los casos por nosotros observados indican, sin embargo, que la reducción del cálculo a dos bracteolas laterales se debe simplemente al aborto de las dos bracteolas medianas.

B) ORGANOGENIA DE LOS CALÍCULOS VIRESCENTES.—Desde un principio concedimos una gran importancia a la observación de los cálculos virescentes en las primeras fases de su desarrollo, pues, como es natural, esto nos debería permitir quizás determinar: 1.º, el orden de aparición de los filomas que lo constituyen, y 2.º, la prefoliación de sus piezas. A este fin disecamos una infinidad de flores de cabezuelas anormales cuando aún se hallaban en el botón. Aunque el trabajo fué muy penoso y estuvo lleno de fracasos, no resultó, por fortuna, del todo infructuoso, ya que nos permitió precisar el segundo de los problemas que nos proponíamos resolver; es decir, el modo de prefoliación de los filomas integrantes de los cálculos virescentes. En todos los casos (que ascendieron a siete), las dos bracteolas laterales cubrían en el botón, con sus bordes, a los bordes de las dos medianas. Esta observación, que concuerda con la de Penzig (1884), tiene, como veremos, una gran importancia, sobre todo teniendo en cuenta que precisamente esas bracteolas son las que en las virescencias se desarrollan más y las únicas, o casi las únicas, en cuya axila se desarrollan yemas (véase fig. 1).

III

INTERPRETACIÓN DE LOS HECHOS DE OBSERVACIÓN.—VALOR MORFOLÓGICO Y FILOGENIA DEL CALÍCULO

El estudio de la organogenia y de la teratología del cálculo de *Scabiosa* suministra un buen número de *datos de observación* que permiten establecer, sólidamente, el problema de la composición, valor morfológico y filogenia de ese interesante órgano. En nuestro sentir, esos hechos de observación son los siguientes:

1.º Esbozo del cálculo a expensas de cuatro primordios equivalentes, situados dos en el plano mediano de la flor; los otros dos, en el plano transversal.

2.º Desarrollo a veces de los cuatro primordios en hojuelas más o menos independientes.

3.º En algunos casos de virescencia del cálculo se observa un desarrollo mayor en las dos bracteolas laterales que en las dos medianas. En ocasiones sólo aquéllas aparecen desarrolladas.

4.º En la prefoliación de estos cálculos virescentes las dos bracteolas laterales cubren con sus bordes los bordes de las dos bracteolas medianas.

5.º En los cálculos virescentes aparecen bastantes veces yemas axilares en las bracteolas laterales, mientras que en las axilas de las medianas solamente se observan yemas en algún que otro caso, y para eso solamente en una de ellas. A veces las dos yemas laterales muestran un principio de alargamiento.

6.º Aparición en las virescencias de nuevas bracteolas por encima de las caliculares, bracteolas que en algunas ocasiones forman uno o más cálculos entre el cálculo ordinario y la flor.

7.º No formación de nuevas bracteolas por debajo del cálculo ordinario.

8.º Alargamiento del pedúnculo floral, en ciertas virescencias, con formación de unos pocos entrenudos entre el cálculo y la flor, y espaciamiento de las bracteolas supernumerarias de que hemos hecho mención en 6.º

I. Constitución morfológica del cálculo.

De estos hechos se deducen, en nuestro sentir, las siguientes consecuencias:

1.º El cálculo resulta de la soldadura de cuatro bracteolas mediano-transversas.

2.º Esas cuatro bracteolas forman realmente dos verticilos dímeros decusados y no un único verticilo tetrámero.

3.º El par lateral de bracteolas está situado debajo del par mediano. Este, por lo tanto, está situado entre el anterior y la flor. Esta conclusión fué ya admitida por Penzig en 1884. Posteriormente (1893) Celakovsky supone que el par inferior de filomas es el mediano, atribuyendo el hecho de que en la prefloración sea cubierto por el par lateral a una metatopía. Esta interpretación es a todas luces gratuita, ya que con ella se trata únicamente de sostener una hipótesis. Más adelante insistiremos sobre este punto.

4.º Las bracteolas laterales tienen la potencia de desarrollarse más fuertemente que las otras y de formar yemas axilares.

5.º Además, aquellos hechos permiten deducir otra serie de consecuencias de gran interés para la fijación de la naturaleza morfológica del cálculo y para precisar su filogenia. Pero estas consecuencias necesitan y merecen ser tratadas *in extenso*.

Potonié (1898) ha hecho notar que los influjos patológicos pueden tener como consecuencia la aparición de fenómenos atávicos; es decir, de manifestaciones que tienden a reproducir, con mayor o menor exactitud, caracteres de la serie de los antepasados.

Si se tiene en cuenta que las Dipsacáceas típicas, las Scabioseas son plantas muy evolucionadas y que sus cabezuelas son el resultado, indudablemente, de la condensación de las inflorescencias flojas, de flores más o menos pedunculadas, propias de sus antepasados, salta a la vista que las virescencias que hemos descrito deben interpretarse como manifestaciones atávicas.

Guiados por esta idea vamos a exponer las consecuencias que de aquellos hechos se deducen.

El problema más importante a resolver es la determinación de las dos profilas de las flores de las Scabioseas.

Para Buchenau (1872), Eichler (1875), Höck (1882, 1891, 1902), Penzig (1884) y Velenovsky (1905-1913) las profilas de las Scabioseas existen, y forman, según unos, la totalidad del cálculo; según otros, una parte de él. Para Celakovsky (1893) están abortadas y no participan en lo más mínimo en la formación de aquel órgano. Aquellos autores no pensaron siquiera en la posibilidad del aborto de las profilas. Únicamente Höck, en su trabajo de 1902, parece admitir la interpretación de Celakovsky; pero como ya indicamos anteriormente, ese autor no precisa lo bastante su opinión.

Eichler, al admitir para el cáliz una prefloración normal, es inducido a considerar los dos primordios medianos del cálculo como formaciones comisurales (fig. 2, *A*). Penzig, que reconoce que estos primordios medianos corresponden a un par de bracteolas situadas encima de las otras dos, imagina para el cáliz una prefloración primuloidea (fig. 2, *B*). Celakovsky, por el contrario, supone abortadas las dos profilas de la flor, imagina el cáliz de prefloración normal, y cree, como Penzig, que el cálculo está constituido por $2 + 2$ bracteolas, pero siendo el par mediano

inferior al lateral. Para Celakovsky los casos de virescencia en que los dos filomas laterales cubren con sus bordes a los bordes

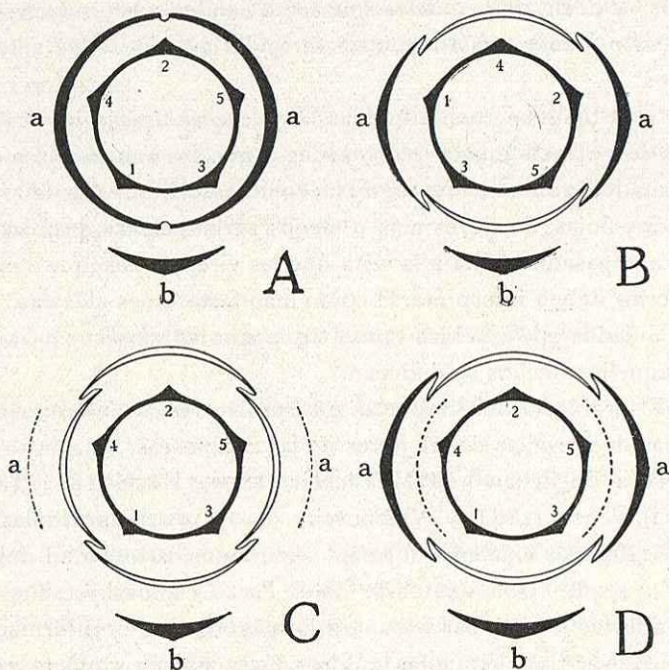


Fig. 2.—Diagramas representando la constitución teórica del cáliz y del cálculo de una *Scabioseae pentamera*; *A*, según la idea de Eichler; *B*, según las conclusiones de Penzig; *C*, según las deducciones de Celakovsky; *D*, según los resultados a que llega el autor del presente trabajo. En las cuatro figuras, *b* representa la bractea madre de la flor; *a a*, las dos perlas; los trazos de doble línea señalan las bracteolas supraprofilares; los de puntos marcan la posición de las bracteolas teóricamente abortadas; por último, los números 1, 2, 3, 4, 5, corresponden a los sépalos e indican el orden teórico de sucesión de ellos.

de los dos filomas medianos (fig. 2, *C*), son simplemente casos de metatopía.

Como vemos, cada uno de esos autores violenta de cierta manera los hechos de observación en beneficio de la idea respectiva. Eichler quita importancia a los primordios medianos del cálculo, porque su existencia es un obstáculo para explicar

la posición normal del cáliz. Penzig achaca al cáliz de las Scabioseas una prefloración harto excepcional—el 4.º sépalo hacia atrás—con objeto de hacer regular el engranaje de sus piezas con las dos bracteolas medianas del cálculo. Celakovsky invierte la posición relativa de los dos verticilos caliculares con el mismo objeto que Penzig invertía la posición relativa de los sépalos. En los tres casos la idea directriz es la misma: engranar el cálculo con el cáliz de una manera filotáxicamente normal.

Nosotros vemos otro camino para relacionar filotáxicamente el cálculo con el cáliz en esas plantas, sin necesidad de violentar lo más mínimo los datos de la observación.

El examen de las plantas de caracteres más primitivos del grupo Valerianáceas-Dipsacáceas nos indica que las flores de los antepasados de esas dos familias iban precedidas de varias hipsofilas supraprofilares. *Patrimia*, *Triplostegia* y *Höckia* las llevan normalmente; también las posee *Linnaea*, de la próxima familia de las Caprifoliáceas. En las mismas Scabioseas aparecen bracteolas supraprofilares cuando los pedúnculos se alargan en las virescencias. Seguramente que en estos casos no se trata de otra cosa que de fenómenos atávicos. Se puede afirmar, con grandes visos de verosimilitud, que los antepasados de las Scabioseas llevaban, entre las bracteolas que forman el cálculo y la flor, un cierto número de hipsofilas, lo que ya supuso Celakovsky. Indudablemente que el aborto de esas hipotéticas bracteolas en las Scabioseas es una consecuencia del acortamiento de los pedúnculos florales para formar las inflorescencias acabezueladas de estas plantas. Por esta razón, tal vez, en algunas virescencias se observa, junto con el alargamiento de los pedúnculos florales, la aparición de bracteolas por encima del cálculo.

En vista de esto, la relación filotáctica del cáliz con el cálculo no debe hacerse con las bracteolas caliculares, sino con la hipsofila superior de las hipotéticamente abortadas. No hay, pues, que esforzarse para relacionar en las Scabioseas el cálculo con el cáliz.

Esta idea que acabamos de exponer es tanto más verosímil cuanto que la influencia mecánica que el par superior de bracteolas caliculares podría ejercer sobre la ordenación de los sépalos, una vez abortadas las bracteolas superiores, queda anulada por el distanciamiento, relativamente grande, que media entre el cálculo y el cáliz. Estos órganos, en efecto, están separados en las Scabioseas, *espacialmente* por la extensión del ovario, *temporalmente* por la aparición tardía del cáliz. La flor de las Scabioseas, por tanto, libre de la influencia de las bracteolas persistentes, puede conservar la disposición primitiva de sus piezas. Así se explica que en las virescencias aquéllas, en las cuales aparecían nuevas bracteolas, el cáliz tuviera la misma orientación que siempre, fuera cual fuese el número y la posición de las bracteolas intercaladas.

Es muy digna de consideración la idea que acabamos de desarrollar, porque ella nos dice que el cáliz de las Dipsacáceas no debe estar influenciado por los fenómenos que tengan lugar en el pedúnculo floral. Por tanto, al interpretar la constitución del cálculo, no necesitamos esforzarnos en hacer que los hechos se pongan, mediante hipótesis *ad hoc*, al servicio de aquella forzada relación filotáxica entre esos dos órganos, como hicieron Eichler, Penzig y Celakovsky.

Por lo tanto, de acuerdo con los hechos de observación, se puede afirmar que el cálculo de las Scabioseas está formado por dos pares decusados de bracteolas. El primer par es transverso e inferior; el segundo, superior y mediano. El cáliz tiene la prefloración normal (el segundo sépalo hacia atrás cuando hay cinco). La relación filotáxica entre el par superior de bracteolas y el primer sépalo se verifica por intermedio de un cierto número de bracteolas (abortadas en las Scabioseas actuales, pero existentes en sus antepasados) que estarían intercaladas entre el cáliz y las bracteolas caliculares. Esta constitución del cálculo hace concordar todos los hechos, tanto normales como teratológicos observados en el cálculo.

En la fig. 2, *D*, ofrecemos un diagrama teórico demostrativo de nuestra idea. En él hemos representado únicamente uno de los pares de esas hipotéticas hipsofilas. Precisamente es el par superior (¿el único?); es decir, el que precedería inmediatamente al cáliz y relacionaría filotáxicamente al complejo bracteolar con el primer sépalo.

Precisada así la posición relativa de los dos pares de bracteolas integrantes del cálculo, sólo resta averiguar si el primer par, es decir, el par transversal, es el par de profilas de la flor o bien es un par de bracteolas supraprofilares.

Penzig (1884), fundándose en sus observaciones de virescencias de *Scabiosa maritima*, se decide por la primera de esas hipótesis, Celakovsky (1893), como consecuencia de sus estudios en *Morina*, se inclina por la segunda (véase fig. 2, *B* y *C*).

La resolución de este problema es de la mayor importancia. En efecto: los cálculos de *Triplostegia* (fig. 3, *A*) y el de *Morina* (fig. 3, *B*) están formados exclusivamente por bracteolas supraprofilares. En *Triplostegia*, debajo del primer cálculo, se observan siempre las dos profilas normales provistas de yemas axilares. En *Morina* las profilas faltan de ordinario; pero, según Celakovsky, en ocasiones se desarrollan, y entonces se comportan como las de *Triplostegia*; es decir, llevan yemas axilares. Si en las Scabioseas las profilas formaran parte del cálculo, este órgano no tendría, como reconoció Celakovsky, el mismo origen ni la misma significación que los de aquellas otras plantas. Precisamente Celakovsky hace de esa circunstancia el argumento más poderoso contra la idea de Penzig.

Si nos guiáramos nada más que por la comparación morfológica del cálculo en todas esas plantas, tendríamos que dar la razón al botánico de Praga. Pero ¿los hechos que ofrecen al observador las Scabioseas están de acuerdo con esa idea de la constitución del cálculo?

De antemano debemos hacer notar que aunque el cálculo de las Scabioseas no fuera, en efecto, enteramente igual a los de

las Morineas y Triplostegias, no se rompería por eso el parentesco entre esas plantas. Ya *Triplostegia*, con sus dos cálculos, no permite homologar de una manera exacta los cálculos de todas esas plantas. Lo que une entre sí a todos esos vegetales no es precisamente la composición del cálculo, sino más bien su existencia, y ésta no es más que la manifestación de la tendencia, latente en todo el grupo Valerianáceas-Dipsacáceas, a la soldadura de sus bracteolas. En *Triplostegia* se sueldan un buen número

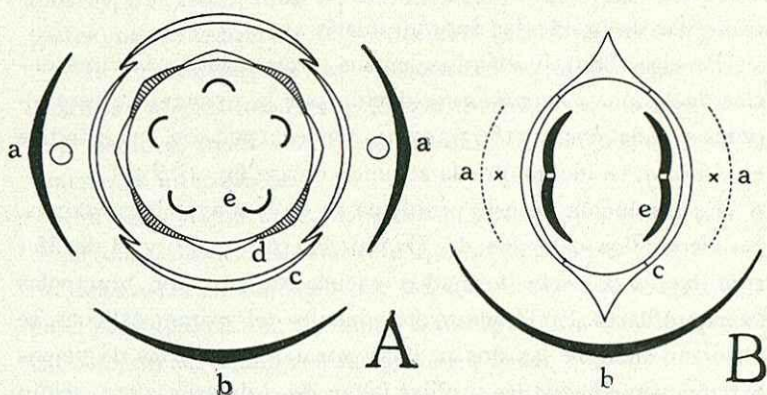


Fig. 3.—A, diagrama de la constitución de los cálculos de *Triplostegia*, según los datos de Höck y de Celakovsky; b, bráctea madre; a a, perfiles con sus yemas axilares; c, cálculo externo; d, cálculo interno; e, cáliz; B, diagrama de la constitución del cálculo de *Morina*, según los datos de Celakovsky; b, bráctea madre; a a, perfiles, con sus yemas axilares abortadas; c, cálculo; e, cáliz.

de bracteolas supraprofilares y forman los dos cálculos característicos de ese género (véase fig. 3, A). En *Morina* ocurre lo propio, pero las bracteolas son menos (véase fig. 3, B). En algunas Valerianáceas, en cambio, las bracteolas que se sueldan son precisamente las dos perfiles (las demás bracteolas faltan con excepción de *Patrinia*). ¿Puede repugnar, en vista de esto, que en las Scabioseas esté formado el cálculo por las dos perfiles y por un par de hipsofilas supraprofilares? Vamos a ver como, en efecto, esa es la constitución del cálculo de las Scabioseas.

Desde luego, es harto chocante que si en las Scabioseas las profilas han abortado, como quiere Celakovsky, no se hayan presentado jamás virescentes ni en nuestro caso ni en los casos observados por Buchenau y por Penzig. Esta circunstancia es tanto más notable cuanto que, como ya hemos visto, la formación de bracteolas en las virescencias es muy frecuente. Todas las bracteolas suplementarias que aparecen en las virescencias se forman siempre entre el cálculo y la flor, nunca por debajo de aquel órgano. Es cierto que, como hace notar Celakovsky, se conocen casos de virescencias en otras plantas, como, por ejemplo, en las Crucíferas (Celakovsky cita el caso de *Barbarea* observado por Engler), en los cuales no se presentan jamás las profilas, a pesar de que, con seguridad, existían primitivamente. No nos parece adecuada al caso de *Scabiosa* la comparación con *Barbarea*. Lo característico, indudablemente, de las virescencias observadas en *Scabiosa* es la tendencia al desarrollo de las bracteolas tanto en número como en tamaño. Así, resultan agrandadas las bracteolas caliculares, y sobre ellas se forman otras nuevas. En ocasiones el número de éstas es tan elevado, que se debe suponer que además de algunas de las existentes en la serie de los antepasados, se forman otras enteramente nuevas. ¿No resulta, en verdad, un tanto chocante un aborto tan absoluto de las profilas que no lleguen a regenerarse ni aun en aquellos casos en los cuales todo el pedúnculo floral tiende a desarrollar bracteolas y llega incluso a formarlas *de nuevo*?

Si a esta observación se añade el hecho de que en esas virescencias del cálculo las dos bracteolas laterales se desarrollan como si fuesen profilas—llevan incluso yemas axilares (véase figura 1, 2 y 3)—, no puede haber duda de que, en realidad, esas dos bracteolas son las dos profilas de la flor (véase fig. 2, *D*).

Celakovsky basa su idea de la constitución del cálculo de las Scabioseas en las observaciones por él realizadas en *Morina*. La composición de las inflorescencias y del cálculo de esa planta ha sido bastante discutida. Como quiera que Celakovsky deduce

de su estudio que el cálculo de las Scabioseas tiene una composición morfológica diferente de la supuesta por Penzig y de la que nosotros acabamos de exponer, importa analizar la constitución del cálculo de esa planta.

Las inflorescencias de *Morina* tienen una gran semejanza con las de las Labiadas, y Wydler (según Eichler) supuso que se compondrían de cincinnus dobles. Por otra parte, las flores de *Morina*, ligeramente pedunculadas, poseen un cálculo y carecen de bracteolas libres, tanto bajo el cálculo como sobre él. Eichler imaginó que el cálculo de esta planta estaría formado por la soldadura de las dos profilas de la flor, y por ello duda que sus inflorescencias tengan la composición imaginada por Wydler. Más tarde Celakovsky resuelve, a nuestro entender correctamente, dicha cuestión. Este autor observa, en efecto, que en *Morina* aparecen excepcionalmente debajo del cálculo, a lo menos en el brote primario, un par de bracteolas, semejantes a las hojas del tallo, que ese autor homologa con las profilas de la flor. De aquí deduce Celakovsky que las profilas de *Morina* están de ordinario abortadas y que el cálculo de esta planta está constituido por bracteolas supraprofilares. Esas profilas de *Morina* se comportan como las de *Triplostegia*; es decir, originan la ramificación diclasial de la inflorescencia (véase fig. 3, B). El aborto que de ordinario padecen las profilas de *Morina* es una consecuencia, según Celakovsky, de la condensación de sus flores en inflorescencias relativamente espesas. Lógicamente supone Celakovsky que en las Scabioseas, cuyas inflorescencias son más condensadas todavía, las profilas han abortado por completo (fig. 2, C). Esta consecuencia, aunque enteramente lógica, no pone en concordancia, como antes hemos visto, todos los hechos observados en las Scabioseas. Mas aún nos parece que el argumento de *Morina* tiene más fuerza en contra que en favor de un aborto de las profilas en las Scabioseas. En efecto: ya hemos hecho notar antes lo extraño que resulta que en las virescencias de *Scabiosa*, antes mencionadas, no se regeneren jamás las hipotéticas profilas

abortadas de Celakovsky, y en cambio aparezcan encima del cálculo nuevas bracteolas, así como que las dos bracteolas laterales de aquel órgano se comporten entonces como verdaderas profilas. No vale decir, como dice Celakovsky, que en las Scabioseas el aborto de las profilas es más profundo que en *Morina*, pues si la causa del aborto es, como supone Celakovsky y nosotros admitimos, el acortamiento de los pedúnculos florales, cuando éstos se alargan bien pueden aquéllas regenerarse. Si lo hacen en *Morina*, ¿por qué no lo hacen en *Scabiosa*, donde precisamente se observa la aparición de bracteolas supernumerarias? Si unimos a esto el hecho, bien sentado, de que el par de bracteolas laterales del cálculo son las inferiores, no tendremos más remedio que admitir para el cálculo de las Scabioseas una composición distinta del de las Morineas. A nuestro juicio, no hay manera, sin violentar los sólidos hechos de observación, de homologar por completo los cálculos de *Morina* y *Scabiosa*.

No es, sin embargo, un abismo el que se levanta entre esas plantas al hacer semejante afirmación. Ya hemos dicho algo sobre este particular más arriba.

Por otra parte, las Morineas difieren lo bastante de las Scabioseas para que no se las pueda considerar como un término de la serie filogenética de estas plantas. Más bien constituyen una línea de evolución diferente.

No podemos detenernos aquí a hacer un análisis de los caracteres florales de *Morina*; esto nos llevaría demasiado lejos. Recordemos únicamente las palabras del propio Celakovsky sobre la flor de esa planta. Según ese autor, en efecto, *Morina* ofrece en su constitución floral, y en su cálculo un estado transitorio de un proceso evolutivo que tiende a hacer de una flor típicamente pentámera una flor dímera por intermedio de la tetrameria. Es decir, hay en *Morina* la tendencia a evolucionar de una manera diferente a las Scabioseas. Por su parte, Höck (1902) hace notar el carácter muy evolucionado de la flor de *Morina*, a pesar de que sus inflorescencias no lo están tanto como las de las Scabioseas.

2. Filogenia del cálculo.

Las observaciones y reflexiones que hemos expuesto nos llevan al siguiente punto de vista sobre la filogenia del cálculo y la evolución de las bracteolas en las plantas del grupo Valerianáceas-Dipsacáceas.

Los antepasados, indudablemente comunes de estas dos familias, tendrían, entre las dos profilas y el cáliz, un cierto número de hipsofilas. Estas hipsofilas se conservan aún en los representantes menos evolucionados, como *Patrinia* y *Triplostegia* (así como también en *Linnaea*, de la próxima familia de las Caprifoliáceas).

Esas bracteolas muestran una cierta tendencia a soldarse, conforme hizo observar Höck. A partir de esas formas, la evolución del complejo bracteolar se verifica en dos direcciones principales diferentes. En las verdaderas Valerianáceas tiene lugar el aborto de esas bracteolas supraprofilares. Un caso intermedio es *Patrinia*, que posee un número variable de ellas. En *Triplostegia*, *Höckia* y las Dipsacáceas, la evolución se manifiesta por la tendencia de las bracteolas a soldarse formando cálculos protectores de la flor. Pero en las Dipsacáceas se combina ese fenómeno con la tendencia, también existente en esta familia, a condensar las inflorescencias hasta lograr la formación de espigas apretadas, o acabezueladas, con el consiguiente acortamiento de los pedúnculos florales. Este acortamiento hace desaparecer los entrenudos que separan las bracteolas, y por ende, reúne en falsos verticilos un cierto número de ellas; otras, las superiores, abortan correlativamente: son las que aparecen en determinadas vivencias de las Scabioseas. En *Triplostegia* se conservan aún esas bracteolas superiores y constituyen el cálculo interno (figura 3, A). En *Morina*, que tiene ya flores cortamente pedunculadas e inflorescencias apretadas, desaparecen junto con las profilas. El cálculo único de esta planta está formado por las cuatro

(2 + 2) hipsofilas que siguen a las dos profilas (fig. 3, B). Finalmente, en las Scabioseas, la mayor condensación de sus inflorescencias y el acortamiento máximo de sus pedúnculos florales trae como consecuencia una mayor reducción del complejo bracteolar: abortan todas las hipsofilas supraprofilares, a excep-

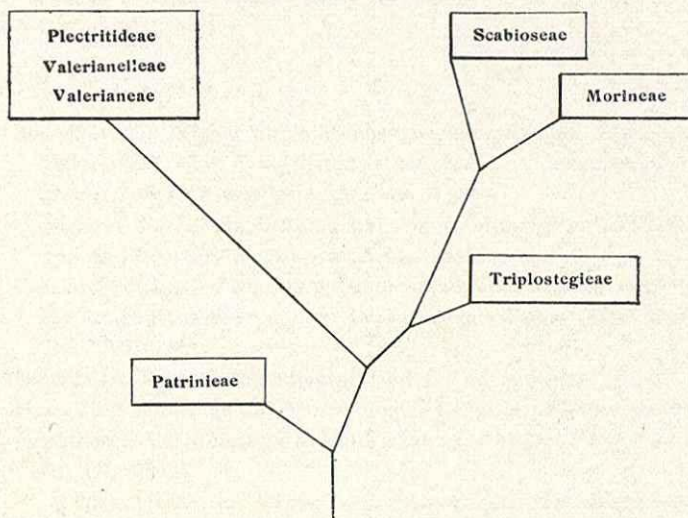
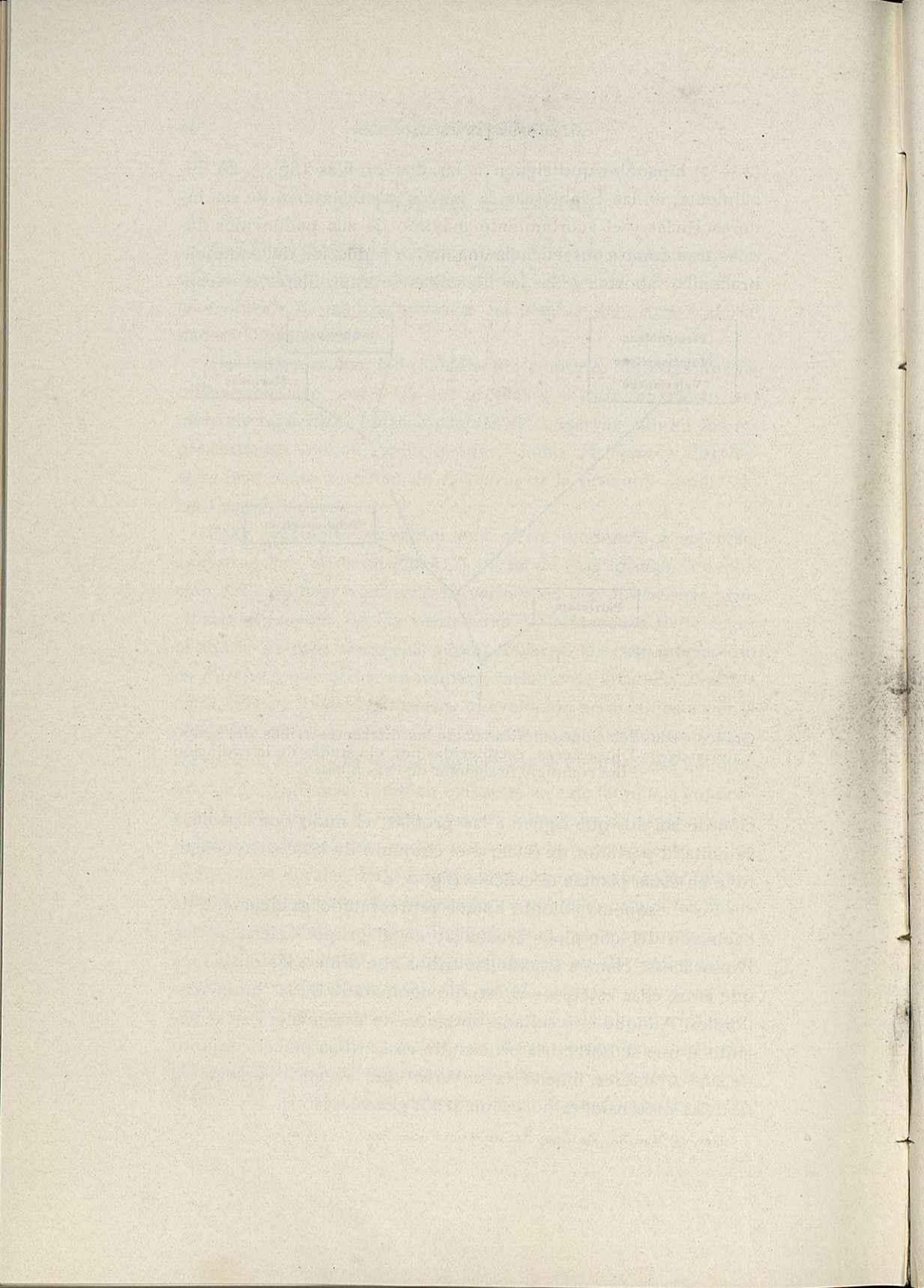


Gráfico de las relaciones filéticas entre las diferentes tribus del grupo Valerianáceas-Dipsacáceas, establecidas por el estudio de la evolución del complejo bracteolar de esas plantas.

ción de las dos que siguen a las profilas; el nudo que las lleva se junta al portador de éstas, y el conjunto de las cuatro constituye en estas plantas el cálculo (fig. 2, D).

En el esquema adjunto hemos representado gráficamente la evolución del complejo bracteolar en el grupo Valerianáceas-Dipsacáceas. Hemos situado las tribus conforme a las relaciones que entre ellas establece el estudio comparado de las bracteolas florales. Aunque el resultado obtenido de esa manera es semejante al que se obtendría ordenando esas tribus por el conjunto de sus caracteres, bueno es advertir que nuestro esquema *no tiene* las pretensiones de ser un árbol genealógico.



LITERATURA CITADA *

1. BUCHENAU (F.): «Ueber die Blütenentwicklung einiger Dipsaceen, Valerianeen und Compositen.» *Abhandl. der Senkenbergischen Gesellschaft zu Frankfurt a. M.*, vol. I, 1859.
2. — «Ueber Blütenentwicklung bei den Compositen. (Beobachtungen und Erörterungen.)» *Bot. Zeitg.*, 1872.
3. ČELAKOVSKY (L.): «Ueber den Blütenstand von *Morina* und den Hüllkelch (Aussenkelch) der Dipsacaceen.» *Engler's Bot. Jahrb.*, Bd. XVII, 1893.
4. EICHLER (A. W.): «Blüthendiagramme.» I. Teil, 1875.
5. HÖKH (F.): «Beiträge zur Morphologie, Gruppierung und geographischen Verbreitung der Valerianaceen.» *Engler's Bot. Jahrb.*, Bd. III, 1882.
6. — «Dipsacaceen» in *Engler und Prantl: Nat. Pflanzenfamilien*, 1891.
7. — «Verwandschaftsbeziehungen der Valerianaceen und Dipsaceen.» *Engler's Bot. Jahrb.*, Bd. XXXI, 1902.
- 8*. PAYER: «Traité d'organogénie de la fleur.» Paris, 1857.
- 9*. PENZIG (O.): «Studi sopra una virescenza osservata nei fiori della *Scabiosa maritima* L.» *Atti della Soc. dei naturalisti di Modena*, ser. III, vol. III, 1884.
10. — «Pflanzen-teratologie.» Bd. II, Genua, 1894.
11. POTONIE (H.): «Palaeophytologische Notizen.—V. Pathologische Erscheinungen mit atavische Momenten.» *Naturwiss. Wochenschr.*, 1898.
12. VELENOVSKY (J.): «Vergleichende Morphologie der Pflanzen.» Prag, 1904-1913.

(*) Los trabajos cuya cita va precedida de un asterisco, nos son conocidos únicamente o referates y a través de otros trabajos.

