

UNIVERSIDAD DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
Sección de Naturales



TESIS DOCTORAL

**Temperatura y morfología en los seres vivos : estudios
experimentales en clorofíceas y ensayo de una síntesis
general**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Ramón Margalef

Madrid, 2015



592.1
MAR
ten

TEMPERATURA Y MORFOLOGIA EN LOS SERES VIVOS

=====

**Estudios experimentales en clorofíceas y ensayo de
una síntesis general.**

Memoria doctoral

por

Randa Margalef López



R. 26.886

Julio de 1951.

Amplitud y desarrollo histórico del tema.- Labor propia.- Ayuda recibida.

Capítulo II.- RESUMEN DE LAS OBSERVACIONES PUBLICADAS EN LA LITERATURA BIOLOGICA.

1.- Introducción 6

2.- Variaciones del tamaño de los individuos en dependencia con el clima..... 7

La regla de BERGMANN.- Razas geográficas o locales de animales poiquiloterms.- Caracteres merísticos en los pecés.- Conclusiones.

3.- La ciclomorfofis o variación estacional 14

Datos reunidos.- Coexistencia de formas de tamaño desigual.- Temperatura y ciclomorfofis.-Conclusiones.

4.- El sexo y la temperatura 21

5.- Datos experimentales sobre dimensiones de organismos desarrollados a temperaturas diferentes..... 23

Datos reunidos.- Tamaño y número de células en organismos pluricelulares.- Disarmonías en el crecimiento.- Conclusiones.

6.- Regulación de las dimensiones celulares 36

Generalidades.- Relación cariocitoplasmática.- Velocidad de multiplicación.- Imbibición.- Equilibrio metabólico.- Tamaño de los cromosomas.- Polivalencia somática.- Conclusiones.

7.- Cambios hereditarios en relación con la temperatura 43

"Dauermodifikationen" en protezoos.- Poliploidía.- Conclusiones.

8.- El tamaño de los animales en relación con el metabolismo 47

La regulación de las dimensiones.- La temperatura y el metabolismo.- Las dimensiones del cuerpo y el metabolismo.- La procedencia de los ejemplares y el metabolismo.- Desarrollo de los organismos.- Conclusiones.

9.- Acción de factores externos, distintos de la temperatura, sobre las dimensiones de los organismos..... 50

Salinidad.- Reacción.- Inanición.- Radiaciones.- Diversas substancias químicas.- Conclusiones.

Capítulo III.- OBSERVACIONES PROPIAS EN ORGANISMOS DULCICOLAS 54

1.- Introducción 54

2.- Ciclomorfofis 55

3.-	Diferencias de tamaño entre individuos de una misma especie procedentes de biotopos de temperatura diferente	62
-----	--	----

Generalidades.- Algas, excepto diatomeas.- Diatomeas.- Animales.-

4.-	Proporciones corporales ligadas a las dimensiones absolutas	65
-----	---	----

Generalidades.- Desmidiáceas.- Diatomeas.- Clorofíceas.- Rotíferos.- Copépodos.

5.-	Relaciones entre número de huevos y tamaño del cuerpo en crustáceos	71
-----	---	----

Copépodos.- Anfípodos.- Conclusiones.

Capítulo III.- ESTUDIOS EXPERIMENTALES EN CLOROFÍCEAS.

1.-	Introducción	75
-----	--------------------	----

2.-	Material y métodos	76
-----	--------------------------	----

Organismos.- Medios de cultivo.- Instalación de los cultivos.- Recuento, medición y separación de las células.- Análisis químicos.- Intercambio gaseoso.

3.-	Experiencias realizadas con <u>Chlorococcum infusiformum</u>	88
-----	--	----

Los cultivos.- Relación entre la temperatura y las dimensiones.- Otras características de las células dependientes de la temperatura.

4.-	Experiencias con <u>Scenedesmus obliquus</u> . Marcha general de los cultivos y posibilidades de selección	90
-----	--	----

Características de los cultivos.- Ritmo de división celular.- Discusión de las posibilidades de que se presente una selección.

5.-	Caracteres métricos primarios de <u>Scenedesmus</u> : longitud y diámetro de las células	95
-----	--	----

Datos fundamentales y variabilidad de las dimensiones.- Las dimensiones en relación con la temperatura.- Influencia del nitrato cálcico.- Influencia del ácido indolacético.- Influencia de la reacción del medio.- Influencia de la densidad de población.- Las dimensiones del núcleo.- Conclusiones.

6.-	La morfología de las células de <u>Scenedesmus</u> , expresada por la relación longitud:diámetro	106
-----	--	-----

Variación de las proporciones de las células.- La relación longitud/diámetro y la forma de las células.- Deformación de las células en el curso del desarrollo individual.- Diferencias de la relación longitud/diámetro entre los distintos cultivos.- Conclusiones.

Métodos de cálculo aproximados y exposición de los resultados.- Relación entre superficie absoluta y factores externos.- La relación superficie:volumen y la deformación de las células.- La relación superficie:volumen dentro de una misma población.- La relación superficie:volumen en diferentes cultivos.- Conclusiones.

8.- Composición de las células de Scenedesmus obliquus 125

Cenizas.- Peso seco sin cenizas.- Hidratación de las células.- Relación entre la superficie y el peso seco.- Contenido de nitrógeno.- Contenido relativo de clorofila.- Conclusiones.

9.- Variabilidad en características de Scenedesmus obliquus consideradas como adaptaciones a la vida planctónica133

Generalidades.- Agregación en cenobios.- La suspensión de las células.- Conclusiones.

10.- Metabolismo de las células de Scenedesmus obliquus 139

Planteo del problema y cultivos utilizados.- Intercambio gaseoso.- La respiración y la asimilación en relación con la temperatura y con el tamaño de las células.- El aumento de materia seca.- Comparación de la intensidad metabólica con magnitudes celulares.- La temperatura y el rendimiento de las células.- Conclusiones.

11.- Conclusiones y examen de algunas hipótesis generales..... 150

Dependencia de las características de las células de Scenedesmus con respecto a la temperatura.- Explicación de la dependencia entre forma y dimensiones y temperatura.- Adaptación a la vida planctónica.- Aceleración de la división celular.- Existencia de un equilibrio metabólico.- Acumulación de calcio y efectos deshidratantes del mismo.- Acción de fuerzas de difusión y otras dentro de las células.- Conclusiones.

Capítulo V.- CONCLUSIONES GENERALES..... 156

Ensayo de síntesis.- Morfología y evolución.- Taxonomía.- Ecología y aplicaciones.

B i b l i o g r a f í a163

Publicaciones citadas.

Amplitud y desarrollo histórico del tema.— Los intentos de compen-
diar en unas pocas proposiciones la influencia de la temperatura externa
en la morfogénesis de los organismos han sido muy limitados. A pesar de
lo interesante del tema, los resúmenes publicados (cf. CHAPMAN, 1931;
HESSE & al., 1937; BELEHRADEK, 1935) resultan incompletos y no llegan
a generalizaciones adecuadas para ser utilizadas corrientemente en taxo-
nomía y ecología. La más moderna visión sintética de la ecología ani-
mal (ALLEE & al., 1949) dedica al tema unas pocas páginas que, en varios
aspectos, no utilizan toda la documentación disponible. En el curso de
la presente memoria se enfocará también principalmente desde el punto
de vista de la ecología. Se estudiarán las relaciones entre temperatura
y morfología, dejando totalmente o en lugar secundario el análisis de
la dinámica de los distintos procesos fisiológicos bajo distintas tem-
peraturas.

Es instructivo seguir a grandes rasgos los azares de la investigación
de las relaciones entre temperatura y morfología, tema que ha carecido de
suficiente relieve propio y se ha presentado unido sucesivamente a diver-
sas cuestiones que, unas tras otras, han ido ocupando la atención prefe-
rente de los biólogos.

Vemos formularse la regla de BERGMANN a mediados del siglo pasado,
ligada a los intentos de encontrar una relación sencilla entre el meta-
bolismo y las características de superficie y peso en los animales homeo-
termos. A principios del siglo XX las contribuciones experimentales
más positivas al estudio de nuestro tema, proceden de la escuela de los
HERTWIG y aparecen directamente ligadas a las investigaciones sobre la
constancia aproximada de la relación cariocitoplasmática, entonces en
boga. A partir de 1925 encontramos otras aportaciones experimentales muy
interesantes en conexión con la teoría de la duplicación de las partes
elementales, de HEIDENHAIN, teoría que puede considerarse como una suce-
sora de la de la constancia/cariocitoplasmática.
en la relación

el desarrollo de la investigación de una serie de cuestiones ecológicas y taxonómicas: la adaptación de los organismos al plancton, su ciclo-morfosis, las variaciones de las dimensiones individuales en las líneas filéticas, estudiadas por la paleobiología, la variabilidad de caracteres merísticos en peces, la ampliación y mejor conocimiento de la regla de BERGMANN, etc., permitieron reunir multitud de datos empíricos que demandaban una explicación, o por lo menos un sistema, común.

En el segundo cuarto del presente siglo, la generalización de la noción de crecimiento disarmónico determinó un aumento del interés por los procesos que intervienen en la regulación de las dimensiones absolutas de los organismos, y, al conocerse la distribución geográfica y ecológica de los poliploides, se insistió frecuentemente en el carácter adaptativo de las dimensiones celulares.

Tan complejo sistema de direcciones de investigación tiene un denominador común en el estudio del significado de las dimensiones absolutas, como carácter de adaptación a determinada temperatura exterior, ^{de} y/sus repercusiones sobre otras características de los organismos. La consecución de una relación equivalente, tanto por acomodación directa como a través de una selección génica en el tiempo, es un indicio del profundo sentido que aquella relación tiene en la vida y evolución de los organismos.

La presente memoria constituye una contribución a varios aspectos de este modo de problemas, contribución forzosamente muy limitada en lo que se refiere a la aportación de nuevos datos, ya que las cuestiones pendientes son múltiples. Se ha intentado complementarla con un esbozo a grandes rasgos del estado actual de su investigación, especialmente desde los puntos de mira de la ecología y de las necesidades prácticas de naturalista en su labor cotidiana.

Los diversos capítulos que comprende son bastante heterogéneos. En el segundo se presenta una revisión compendiada de la literatura, que halla un complemento en las observaciones empíricas propias expuestas en el capítulo tercero. El capítulo cuarto expone la labor experimental propia en clorofíceas, encaminada a comprobar ciertas conclusiones a que conducen

En el último capítulo se avanza unas cuantas proposiciones, como generalizaciones de mayor interés. La ligazón entre los diversos hechos que se comprenden en el enunciado del tema solo puede establecerse, naturalmente, dentro del marco de la biología general.

Como consecuencia de la complejidad del tema surgen constantemente problemas secundarios que no pueden dejarse de mencionar, a trueque de dejar poco clara la secuencia de la exposición, mas que tampoco es oportuno o posible desarrollar por extenso, para no perder de vista el tema fijado concretamente: la influencia de la temperatura sobre la morfología de los organismos.

Labor propia.— El estudio taxonómico y ecológico de los organismos de agua dulce condujo, prontamente, a anotar ligeras diferencias morfológicas que los individuos presentaban según las condiciones del medio donde fueron obtenidos. No conociendo más literatura idónea que algunos trabajos sobre ciclomorfosis en seres dulcoacuicolas donde son peñentes alteraciones morfológicas con el transcurso del año, las modificaciones observadas se compararon con la ciclomorfosis. En unas páginas publicadas en 1944 (MARGALEF, 1944, págs. 112-118) aunque redactadas unos años antes (1940) se exponía una primera sistematización del tema, de cuyo texto se extractan libremente, a continuación, unas cuantas líneas: " Un cierto número de especies muestran en el curso del año variaciones del tamaño. La regla general es que sean más pequeñas cuando la temperatura es elevada. Sin duda, la variación anotada es el resultado de una influencia general del ambiente sobre los organismos y no solo una adaptación a la vida planctónica seleccionada por ser ventajosa. Los ejemplares son tanto menores, también, cuanto más eutróficas son las aguas de donde proceden. La constatación de la variabilidad anotada que principalmente afecta a las dimensiones ha dado origen a la creación de variedades y aun de especies sistemáticas, que en la práctica resulta imposible delimitar, por hallarse en medios adecuados, los tipos intermedios que las enlazan. En una región cálida de aguas eutróficas, la mayoría de los representantes de la

que la acción modificadora del tamaño producida por la eutrofia y la temperatura, tanto puede afectar a los individuos de una especie como tener una manifestación en las diferentes especies de un grupo. No escasean ejemplos de formas o especies próximas que se substituyen, siendo más pequeñas las propias de aguas más eutróficas. Es innecesario multiplicar los ejemplos para demostrar la existencia de series ecológicas presumiblemente también filogenéticas. Estos hechos no están aislados en el campo de la biología, recuérdese la ley de BERGMANN. En el agua dulce puede hablarse de una "ecogénesis" con el mismo derecho que en la vegetación emergida de una "corogénesis".

Las líneas transcritas encerraban prácticamente el programa del presente trabajo, si bien esta memoria se limita al estudio de las relaciones entre temperatura y morfología, dejando en un plano secundario la influencia de otros factores, algunos de los cuales se sumaban más atrás en la denominación de "eutrofia". Entre otros temas que iban surgiendo en el curso del estudio biótico y ecológico de muestras aguas dulces, éste apareció siempre como uno de los más interesantes. Numerosos puntos relacionados con él se mostraron de importancia, incluso en la continuación de otros trabajos prácticos. Las primeras conclusiones sirvieron siempre de guía en dificultades sistemáticas. Por ejemplo: en presencia de dos formas semejantes; pero de dimensiones un poco desiguales, si la menor correspondía al medio de temperatura más elevada, no se veía razón para no considerarlas como de una misma especie; caso de ser de mayor tamaño la del ambiente más cálido, se solía insistir en la investigación o se mencionaban aparte. El estudio de los crustáceos, empleando índices, hizo ver cuan general es en ellos la deformación de las proporciones al variar el tamaño, dependiente, a su vez, de la temperatura. La ciclomerfosis de Keratella fué considerada como otro caso de alometría (MARGALEF, 1948). La colaboración y discusiones con ictiólogos amigos, sobre las medias vertebrales de peces, aumentaron el interés por la influencia de la temperatura en la fenogénesis.

El estudio experimental debía comprobar la existencia de una modifi-

1948, se iniciaron cultivos de un alga verde, Chloresococcus, bajo diferentes temperaturas, comprobándose que las modificaciones de diámetro, en relación con cambios en la temperatura, se producían rápidamente, con lo cual el tema era cómodamente asequible. Una estancia en Italia durante el mismo año, en la "Stazione Zoologica" de Nápoles y en el "Istituto Italiano di Idrobiologia" de Pallanza, permitió reunir una amplia documentación bibliográfica. Desde otoño de 1948 se trabajó ininterrumpidamente con Scolecococcus, tropezando al principio con diversos problemas técnicos que fueron vencidos tras múltiples tanteos y frecuentes fracasos, incidencias no reflejadas en la exposición del cuarto capítulo.

Ayuda recibida.— La asistencia del Consejo Superior de Investigaciones Científicas hizo posible dedicar el tiempo necesario a la investigación de este tema y realizar el indicado viaje a Italia. Numerosas son las personas que han contribuido al desarrollo de los estudios, con aportación de material o discusiones diversas. De manera especial deben mencionarse al Dr. D. Florencio Bustinsa, que apadrina esta memoria, al Dr. Don Francisco Pons, cuyas orientaciones han sido importantes en el desarrollo de la sección experimental, que en gran parte se ha elaborado en su Laboratorio de Fisiología animal, al Dr. D. Francisco García del Cid, por su eficaz y continuada ayuda instrumental y bibliográfica, y al Dr. D. A. Caballero, con el que se discutieron diversos temas de fisiología vegetal. El que suscribe expresa un sincero y cordial reconocimiento a todos por la ayuda recibida.

AN DE LIMNIOLOGIA BIOLOGICA.
=====

1.- INTRODUCCION.

Los datos sobre la dependencia de la morfología de los organismos con respecto a la temperatura se encuentran sumamente dispersos en trabajos de tema principal diverso. No se ha publicado jamás una síntesis completa y las recopilaciones que suelen traer los manuales de zoogeografía y ecología son extraordinariamente parciales. Por esto ha parecido podía tener cierto interés intentar el presente resumen de la cuestión que es, ciertamente, incompleto, por la dificultad que presenta una busca exhaustiva de datos en trabajos sobre todos los temas de la biología, circunstancia agravada por la relativa pobreza de nuestras bibliotecas.

La exposición se ha dividido en una serie de apartados y la mayor parte de los datos se han expuesto de manera muy compendiosa; solo algunos extremos de particular interés se han desarrollado con mayor detalle.

Las observaciones empíricas pueden ser distribuidas en dos apartados principales: a) Diferencias existentes entre individuos de una misma especie que viven bajo climas diferentes y b) Especies cuyos individuos tienen una vida muy corta, de modo que se suceden varias generaciones en el curso del año, en las que se reflejan las características del ciclo térmico anual. La distinción entre ambos grupos de hechos tiene profunda significación biológica, porque las especies que pertenecen al primero pueden diferenciarse en razas o subespecies genéticamente diferentes, mientras que en el segundo caso se trata de una sucesión de fenotipos diferentes, que corresponden verosímilmente a un mismo genotipo, aunque en algunos casos se ha comprobado la existencia de cierta deriva genética a lo largo de las estaciones del año (STALKER & CARSON, 1949, Drosophila).

Por otra parte se agrupan los datos experimentales sobre la acción de la temperatura. Para la mejor comprensión del tema se han que tenido que tratar aspectos diversos -alometría, duplicación de estructuras citológicas- que, a primera vista, parecen escapar un poco del problema central, así como tratar brevemente de la acción de otros factores, cuyos

La regla de BERGMANN (1847).- Es perfectamente sabido que los homeotermos forman razas de mayor tamaño en los climas más fríos, sea en latitudes más elevadas, sea en la alta montaña. En todas las obras de zoogeografía y que tratan de materias afines se puede encontrar multitud de ejemplos, que sería ocioso repetir, por estar ya reunidos (HESSE & al., 1937, págs. 385, 502; RENSCH, 1933, 1938, 1939¹⁹⁴⁷; HUXLEY, 1939, 1946; SALOMONSEN, 1933; ALLIE & al., 1949). La regla de BERGMANN puede enunciarse así: "En las especies politípicas de animales homeotermos, las subespecies o razas geográficas tienen el tamaño tanto mayor cuanto más baja sea la temperatura media de su ambiente". De esta manera las subespecies que se suceden siguiendo un meridiano se disponen según orden gradual de tamaños, formando un gradiente de carácter, o una cline en la terminología de HUXLEY (1938). Esta regla vale para la generalidad de las aves y mamíferos y las pocas excepciones parece que encuentran una explicación en circunstancias especiales: por ejemplo, que se trate de subespecies que regulen diferentemente su temperatura propia por poseer distinta cantidad de pelo, hábitos nocturnos o vivir en madrigueras, etc.

Esta regla trasciende más allá de la distribución subespecífica, pues, generalmente, las especies próximamente emparentadas (pingüinos, etc,) que viven bajo diferentes climas, se distribuyen de tal manera que las mayores se hallan en las regiones más frías.

La regla de BERGMANN se refiere a la distribución espacial; otros autores han sugerido una versión temporal de la misma. Según RENSCH (1940) se podría pensar en atribuir el aumento de tamaño de los mamíferos terciarios a enfriamiento del clima. La disminución de las dimensiones en el curso del cuaternario, que ha tenido lugar en muchas especies, podría ponerse en relación con el calentamiento del clima general dentro de este período, aunque hay excepciones que indican la necesidad de una actitud crítica (HOOIJER, 1950).

La regla de BERGMANN es complementada por otras: la más interesante para nosotros es la conocida con el nombre de regla de ALLEN, según la

que se conservan en el cuerpo (patas, cola, orejas) es menor en un clima más frío. Puede refundirse con la de BERGMANN bajo el enunciado general de que en las formas homeotermas la relación entre la superficie y la masa del cuerpo tiende a disminuir al bajar la temperatura exterior (HUXLEY, 1946). Se suele ver en esto una adaptación fisiológica a la regulación térmica. RENSCH (1939) relaciona la regla de ALLEN con la de BERGMANN en una descripción bastante exacta, diciendo que, por el hecho de la alometría, aquí negativa, el aumento de las dimensiones totales va ligado a una reducción de las longitudes relativas de las extremidades, orejas y cola. Tampoco es necesario exponer ejemplos en apoyo de la regla de ALLEN, porque los hay numerosos recogidos en libros generales (obras de HESSE, RENSCH y HUXLEY citadas anteriormente).

Se han formulado otras reglas de menor interés, como la que relaciona el número de huevos en cada puesta de las aves (RENSCH, 1938; SMITH, 1945) y el número de crías en cada parto en los mamíferos (RENSCH, 1939) con la temperatura. Dichos números son más altos bajo una temperatura fría y en latitudes elevadas.

Las diferencias, en todos los casos en que han sido examinadas adecuadamente, tienen valor genético. Pero es digno de notar que la acción directa de la temperatura, cuando se someten hermanos a diferentes temperaturas, actúa de manera análoga, dando una modificación no hereditaria. El tamaño de los pollos y las dimensiones relativas de sus miembros, así como la de la cola de ratas y ratones se comporta de esta manera (apartado 5).

Razas geográficas o locales de animales poiquilotermos.— La información no ha sido totalmente sistematizada y no se ha llegado a formular una regla de validez general como la de BERGMANN. Varios autores han supuesto que se tiene, precisamente, una relación inversa, es decir, que los poiquilotermos serían mayores a temperatura más elevada (PARK, 1949; etc.); pero este punto de vista apenas tiene a su favor más que algunas observaciones en insectos y moluscos. En ciertos grupos (reptiles y, probablemente, otros) se tiene la impresión de como si existiera un medio óptimo en

muación es que, también los animales inferiores y poiquiloterms, son más pequeños a temperatura alta. La explicación fisiológica basada en la termorregulación no es válida en este caso, de manera que si se confirma una tendencia análoga a la que se muestra en los homeotermos, ello se debería a una ley más general.

En los siguientes datos se incluyen también algunas referencias sobre algas. Los peces son estudiados en párrafo aparte.

<u>Especies</u>	<u>Autor</u>	<u>Observaciones</u>
- Algas - Algas en general	GAUTHIER-LIÉVRE (1931)	En el Norte de Africa son de pequeño tamaño (se supone que referidas a material europeo).
<u>Trypanosoma</u>	CALKINS (1933)	Las especies de animales de sangre caliente son más pequeñas.
<u>Phalacrocoma rotundatum</u>	SCHILLER (1933-37)	Las formas de aguas cálidas tienen células menores.
<u>Ceratium</u>	SCHUTT, etc.	En aguas cálidas formas de cuernos más largos.
<u>Ceratium</u>	STEEMAN-NIELSEN (1934)	En el Océano Pacifico hay correlación inversa entre tamaño y temperatura del agua.
<u>Ceratium</u>	PETERS (1929)	La longitud de los cuernos es independiente de la temperatura y se relaciona con la nutrición. Es mayor en aguas oligotróficas.
Diatomeas marinas	WIMPENNY (1941)	No se deduce tendencia clara.
Desmidiáceas	TEILING (1950)	Las formas trirradiadas de especies normalmente birradiadas, se hallan de preferencia en localidades árticas y alpinas.
- Placnton marino, en general -	USSING (1938) WIMPENNY (1941)	Los organismos son, en general, menores en aguas más cálidas.
- Protozoos -		
<u>Tintinnus</u>	JOERGENSEN (1924)	Menores en aguas más cálidas.
Rizópodos	DECLOITRE (1949)	Los ejemplares africanos son generalmente menores que los tipos descritos de latitudes más elevadas.
Foraminíferos	PHLEGER & HAMILTON (1946)	Parece existir cierta relación indirecta entre las dimensiones medias y la temperatura del agua; pero la interpretación es dificultada porque no siempre reaccionan de la misma manera.

den unas 100 μ .

Challengeria SVERDRUP & al. (1942) Mayores en aguas frías, no distinguen si hay variación estacional englobada.

Paramecium bursaria SMARAGDOVA (1941, 44) Al comparar el tamaño en poblaciones de lugares de latitud creciente se ve que su tamaño decrece en dirección al Ecuador.

-Tardigrados-

Tardigrados RODEWALD (1939) Varias especies de los Cárpatos son menores que en otras localidades más septentrionales.

Echiniscus spitzbergensis MARCUS (1929) Los individuos son mayores en las localidades de latitud más elevada.
Macrobotus coronifer
Hypsibius areolatus
Diphascon chilensis
Milnesium tardigradum

Pseudechiniscus suillus MARCUS (1929) Especie cosmopolita, los mayores ejemplares se observaron en El Cabo; excepción al grupo anterior.

-Crustáceos-

Triops (=Apus) WOLFF (ref. SCHWARZ-BACH, 1950) Las formas árticas tienen el caprazón relativamente mayor que las de latitudes más bajas.

Cladóceros de agua dulce VOLTERRA (1933) En Italia central su longitud es menor que la dada para latitudes más septentrionales.

Holopedium gibberum EKMAN (1904), RYLOV (1935) Son menores en latitudes más elevadas.
Botryphemus pediculus

Ancystropus emarginatus DE MARCHI En Italia son menores que en Centroeuropa.
Moina rectirostris

Eucyclops serrulatus BRIAN (1929) En las islas del Egeo es menor, y lleva menos huevos, que en la montaña del Norte de Italia.

Calanus finmarchicus REES (1949) Se sugiere que son dos formas de una misma cline, de las que la menor (helg.) correspondería a las aguas más calientes.
Calanus helgolandicus

Calanus hyperboreus JESPERSEN (1937) En las aguas más frías se encuentran individuos mayores.

Calanus finmarchicus CLARKE (1934) Los ejemplares procedentes de más profundas, más frías, son mayores que los pescados en aguas superficiales.
Metridia lucens

Rhincalamus cornutus SEWELL (1948) Id., id.
Rhincalamus nasutus
Eucalamus pseudattemuatus
Pleuromamma xiphias

Spinocalanus abyssalis FARRAN (1926) Existen dos formas, la mayor sería de aguas más frías.

Acartia, Bucalanus,
Oithona, Oncaea, etc. SVERDRUP & al. (1942) Según datos de varios autores. Las formas mayores son propias de aguas más frías; quizá se incluyen casos de ciclomorfosis.

-Insectos-

Dicaeolus purpuratus PARK (1949) En Nortamérica el tamaño de los adultos aumenta de Norte a Sur.

Colias GEROULD (1924) Las formas nórdicas tienen el cuerpo y la longitud de las alas menor.

Drosophila REED & REED (1948) Las especies que viven en ambiente más frío tienen las alas mayores.

Simulium ^{et al.} DOROGOSTAISKI (1935) Son mayores las que se desarrollan en aguas más frías.

-Moluscos-

Moluscos CHEN-YA-SHIH (1937) El tamaño χ , especialmente el de la concha, aumenta hacia el ecuador.

-Vertebrados-

Ranas ^H PFLUGLER & SMITH (1883), PORTER (1941), MOORE (1949) Las formas de climas fríos parecen ser mayores, con las extremidades posteriores relativamente más breves. Las de latitud más elevada tienen ^{mucho} mayores.

Lagartos FITCH (1938) El tamaño total y la longitud relativa de la cola disminuyen al bajar la temperatura.

Caracteres merísticos en los peces.- Desde los trabajos de JORDAN & EVERMANN (1898) y HEINEKE (1899) se han considerado como características raciales los valores medios de determinados caracteres merísticos (número de vértebras, de escamas, de radios en las aletas) apreciados en lotes de determinada extensión. Los estudios experimentales (apartado 5) han demostrado que, en parte, se trata de una modificación inducida por la temperatura. Pero existe además una diferencia genotípica que se superpone a la anterior variación y que se ha demostrado claramente por la correlación del número de vértebras entre generaciones sucesivas y mediante ensayos de transplatación a diferentes biotopos. Sobre este tema existe abundante literatura, además de la señalada en el apartado 5,

1935; KYLE, 1923; MILLER, 1950; MIQUEL, ; ROLLEFSEN, 1940; SCHMIDT, 1917, 1923, 1930; SMITH, 1921, 1922; VEDEL TANING, 1944; VLADYKOV, 1934. ¹⁵⁰

Parece que los genotipos con mayor número de vértebras poseen valor selectivo positivo en las aguas frías. Si tenemos en cuenta que la fenogénesis en aguas de temperatura baja tiende a aumentar el número de vértebras, la ~~diversa~~ selección sobre los genotipos y la influencia del ambiente se suman para dar individuos con un número de vértebras mayor. En presencia de una media vertebral distinta nunca podemos saber en que grado representa diferencias genéticas y en que grado corresponde a modificaciones determinadas por los factores del ambiente -temperatura y, en un plano secundario, salinidad-. Cuando se añaden otras diferencias, como en el caso de Ammodytes (VEDEL-TANING, 1944), es ya más segura una separación genotípica.

La reducción en el número de vértebras puede corresponder a una disminución de las dimensiones totales. De las especies abisales del género Stomias (EGE, 1918), S. ferox vive en las aguas frías del Atlántico y S. boa -que otros autores consideran mera subespecie del anterior- habita en las más cálidas del Mediterráneo, y su tamaño y el número de sus vértebras es menor. Cyclothone es también mayor en las aguas más frías (SVERDRUP & al., 1942). Un conocimiento más profundo de la literatura ictiológica permitiría, probablemente, aumentar el número de ejemplos.

Nos hallamos en presencia de un cambio que no afecta solo a las dimensiones (totales y celulares), ya que las vértebras y radios, en aguas más cálidas, no son menores, sino menos numerosos.

El método de considerar a las medias vertebrales como características raciales ha sido incorporado a la rutina de las investigaciones ictiológicas; pero debe pensarse que las variaciones observadas engloban una componente genética y una acción variable del ambiente y sin un estudio ponderado de ambas no pueden utilizarse como caracter taxonómico.

Conclusiones.- Cuando una especie forma razas geográficas que viven

do en los océanos y lagos, observamos, generalmente, un gradiente del siguiente tipo: el tamaño total aumenta, las porciones que pueden considerarse como apéndices o salientes del cuerpo disminuyen su longitud relativa, el número de descendientes por parto o puesta aumenta, y algunos caracteres cuantitativos discontinuos varían en sentido de aumentar el número de elementos. Estas reglas se aplican a los homeotermos, a la mayoría de los poiquilotermos y, en lo que son aplicables, a las algas. Las únicas excepciones dignas de consideración se presentan en insectos; pero no bastan para sentar para los poiquilotermos una regla inversa de importancia similar. Los caracteres señalados serán estudiados luego en organismos acuáticos, constituyendo el tema central de este trabajo,

En los pocos casos estudiados suficientemente (véase literatura citada a propósito de la ley de BERGMANN) se ha visto que se trata de diferencias genéticas, indudablemente recogidas por la selección, por lo que se puede concluir que las diversidades en el tamaño poseen un profundo sentido adaptativo. En la misma rúbrica entra la ocurrencia más frecuente de la poliploidia en los climas ~~fríos~~ fríos, tema que será discutido en otro apartado con la extensión que merece.

Acerca del significado y causas directas de la variación de dimensiones en dependencia con la temperatura se han expuesto diversas ideas. Solo en los homeotermos puede considerarse como una adaptación a una regulación térmica más eficaz. En los peces se ha dicho que "la adición de somitos se realiza más rápidamente en condiciones que aceleran el desarrollo; pero termina antes y de manera más brusca" (HUBBS, 1926); la anguila europea se desarrolla más lentamente que la americana y tiene por ello más segmentos; pero esta consecuencia de la temperatura de desarrollo no explica porque hayan de ser seleccionados ciertos genotipos, si no se admite un tamaño óptimo para ciertas funciones fisiológicas. Un retardo en la terminación del crecimiento, como consecuencia del advenimiento retardado de la madurez sexual, se acepta implícitamente para animales. MARCUS (1929) se muestra escéptico con respecto a esta explicación y rechaza, asimismo, la posibilidad de una mejor alimentación en condiciones de temperatura baja.

la sucesión de las estaciones del año solo puede observarse en organismos de vida corta, en los que cada generación puede llevar marcado el efecto de la temperatura propia del período del año en que se ha desarrollado. A continuación se agrupan los datos que se han podido consultar.

<u>Especies</u>	<u>Autores</u>	<u>Observaciones.</u>
-A l g a s-		
<u>Ceratium hirundinella</u> y otras especies de agua dulce	WESENBERG-LUND LIST BACHMANN PEARSALL (1929)	Las formas de verano son pequeñas y la longitud relativa de sus apéndices (en <u>C. hirundinella</u>) es mayor.
<u>Rhizosolenia</u>	WIMPENNY (1936)	Ninguna conclusión clara.
<u>Actinastrum Hantschii</u>	NYGAARD (cit. por HUBER-PESTALOZZI (1938-42)	En estanques daneses, la forma de primavera tiene 25-34 μ de largo y es 3,7 a 10 veces más larga que ancha; en verano, 13-18 μ y 3-4½ veces, respectivamente.
-C i l i a d o s-		
<u>Tintinnus fraknoi</u>	DURAN (1951)	En verano tienen dimensiones inferiores.
<u>Urceolaria mitra</u>	REYNOLDSON (1950)	En verano son menores. La correlación entre tamaño y temperatura vale 0,616, con $P < 0,01$.
-R o t i f e r o s-		
<u>Asplanchna priodonta</u>	WESENBERG-LUND (1929-30), CARLIN (1943)	En verano el cuerpo es relativamente más alargado.
<u>Brachionus caliciflorus</u>	WESENBERG-LUND (1930), SACHSE (1911)	Ciclomorfosis muy compleja.
<u>Brachionus falcatus</u>	HARTMANN (1930)	En verano el cuerpo es menor y los apéndices de la lorica muestran alometría.
<u>Brachionus urceus</u>	SACHSE (1911)	El tamaño se reduce durante el verano.
<u>Filinia longiseta</u>	RYLOV (1935)	Durante el verano, las sedas son relativamente más largas.
<u>Kellicottia longispina</u>	AMMANN (1924), HAEMPEL (1924), CARLIN (1943)	El tamaño de la lorica crece geramente desde enero a mayo, para disminuir luego hasta agosto; las espinas parecen rígidas por fuerte alometría positiva, pues su reducción estival es muy acentuada.
<u>Keratella quadrata</u>	KRAETZSCHMAR (

HARTMANN (1926),
 WESENBERG-LUND (1930),
 RYLOV (1935),
 CARLIN (1943).
 reducidas (alometría positiva).
 La ciclomorfosis se complia
 quizá por la intervención de
 factores internos -sexuales-.

Keratella cochlearis

LAUTERBORN (1898, 1900, 1903),
 En verano formas pequeñas,
 con la espina posterior rela-
 tivamente menor. La alometría
 es visible en las figuras de
 muchos autores (p. ej. ENTZ,
 1946).
 & SEBESTYEN

Keratella hiemalis
Keratella stipitata

CARLIN (1943)
 Dimensiones máximas en invierno
 y primavera, mínimas en ago-
 sto (Suecia). Se deduce de los
 datos que las espinas muestran
 alometría positiva.

Keratella testudo
Keratella valga

CARLIN (1943)
 Las variaciones en el tamaño
 general no resultan tan claras
 como en las precedentes. Al pa-
 recer hay alometría positiva de
 las espinas.

Polyarthra trigla

HARTMANN (1918, 1920)
 RYLOV (1935),
 CARLIN (1943).
 El cuerpo es menor y relativa-
 mente más alargado en verano.
 En conjunto, las aletas parecen
 mostrar alometría con el resto
 del cuerpo; pero no se sabe con
 seguridad si son formas sucesi-
 vas de una misma especie o bien
 especies parecidas que se sub-
 tituyen en el curso del año.

Pompholyx sulcata

HUBER (1906)
 Menor en verano.

NOTHOLCA CAUDATA

CARLIN (1943)
 El tamaño aumenta de enero a
 mayo, luego disminuye durante
 el verano, y hasta entrado el
 invierno.

-Q u e t o g n a t o s -

Sagitta elegans

RUSSEL (1932),
 PIERCE (1941),
 CLARKE, PIERCE &
 BUMPUS (1943).
 En verano son menores. Pero la
 variación en las dimensiones e
 distinta según las localidades,
 sugiriendo una diferenciación
 local genética.

-C r u s t á c e o s -

Bosmina coregoni

LIEDER (1950, 1951)
 Tamaño mínimo en primavera,
 aumenta hasta principio de ju-
 lio y luego decrece. El número
 de huevos está también sujeto
 variaciones.

Bosmina longirostris

RYLOV (1935)
 Es mayor en invierno y, a juz-
 gar por las figuras, se pres-
 ta alometría en el "pico".

Ceriodaphnia pulchella

STINGELIN (1897),
 HUBER (1906),
 HARTMANN (1915).
 Es verano es menor y más red
 deada que en invierno. Las 1
 gitudes respectivas son 2:3.

53100 50042

<u>Daphnia longispina</u>	WAGLER (1923), WOLTERECK (1919), RYLOV (1935), BROOKS (1946), COKER & ADDESTONE (1938, 1948), KIANG (1942)	En general la temperatura tiene importancia en su determinación (COKER & ADD., 1938) y KIANG halla correlación entre dimensiones y temperatura. Pueden actuar otros factores, en parte, internos. Según BROOKS (1947) también influye la turbulencia.
<u>Bosmina</u>		
<u>Evadne</u>	HENSEN (1889)	Menores en verano.
<u>Meina rectirostris lilljeborgi</u>	PAPANICOLAU (1910)	En verano son menores; los huevos son también de tamaño menor y en número más reducido.
<u>Podon</u>	HENSEN (1889), (citado por ADLER & JESPERSEN, 1920)	Menores en verano.
<u>Polyphemus pediculus</u>	ISCHREYT (1935)	Aumenta de talla al pasar de verano a otoño.
<u>Scapholeberis mucronata</u>	GRUBER, RAMNER (cit. en RYLOV, 1935)	Puede presentar en verano formas cornudas y en invierno con la frente lisa.
<u>Simosa vetula</u>	PAPANICOLAU (1910)	En verano son menores, con los huevos más escasos y pequeños.
<u>Acartia, varias espec.</u>	BUSCH (1921)	El tamaño disminuye claramente en las generaciones de verano.
<u>Acartia clausi</u>	DIGBY (1950)	Aumenta el tamaño con cierta brusquedad desde invierno a mayo o junio; luego disminuye lentamente.
<u>Arctodiaptomus wierzejski</u>	GURNEY (1929)	Observa distribuciones bimodales en las dimensiones, atribuibles a variación estacional, o bien a la existencia de una muda suplementaria en una parte de los individuos.
<u>Calanus finmarchicus</u>	GRAN (1902), ADLER & JESPERSEN (1920), RUSSELL (1928), ORR (1934), MARSHALL, NICHOLLS & ORR (1934), GOLIGHTLY & LLOYD (1939)	En general, el tamaño medio en 1 poblaciones aumenta hasta abril o mayo, en que es máximo; luego decrecen en verano hasta un mínimo a fines de julio. Los datos de contenido en grasa y proteínas (MARSCHALL & al.) no indican tendencias claras.
<u>Calanus finmarchicus</u>	BOGOROV (1933, 1934)	Los ejemplares de otoño, desarrollados en verano a 15-16°C. miden 2,8-2,9 mm. y pesan 0,4-0,5 mg. Los de primavera, crecidos en el agua invernal, a 8-9°C., miden 3,6 mm. y pesan 1,1 mg.
<u>Centropages hamatus</u>	BUSCH (1921)	En verano disminuye el tamaño.
<u>Centropages typicus</u>	DIGBY (1950)	Hacia primavera se encuentran los individuos mayores.
<u>Corycaeus anglicus</u>	DIGBY (1950)	El tamaño disminuye de agosto a diciembre.

de desarrollo. A temperatura alta son menores.

<u>Cyclops strenuus</u>	HARTMAN(1917), DEMENTIEVA(1927), RZOSKA(1927,30,32)	En general, en abril-mayo se alcanzan las mayores dimensiones, luego decrecen; en alguna localidad se tiene un segundo máximo de talla en octubre. Varían simultáneamente ciertos caracteres de las patas y de la furca. Existen diferencias de comportamiento según las localidades.
<u>Cyclops vicinus</u>	RZOSKA(1930)	Menores en verano.
<u>Cyclops</u> , varias especies	SEWELL(1934 b)	Dimensiones máximas en diciembre-enero; otro máximo secundario en abril-mayo.
<u>Diaptomus castor</u> <u>Diaptomus denticornis</u> <u>Diaptomus zachariasii</u>	HARTMANN(1917)	Pequeñas variaciones estacionales en la forma de las antenas
<u>Diaptomus</u> , varias especies	SEWELL(1934 b)	Máximo de longitud en diciembre-enero; máximo secundario en abril-mayo.
<u>Eucalanus attenuatus</u> <u>Eucalanus pseudattenuatus</u>	SEWELL (1948)	Varía la talla en el curso del año.
<u>Eudiaptomus gracilis</u>	BREHM & ZEDER-BAUER (1906)	Variaciones estacionales en detalles de las antenas.
<u>Eurytemora affinis</u> <u>Eurytemora hirundoides</u>	van BREEMEN(1905)	Menores en verano.
<u>Mixodiaptomus tatricus</u>	HARTMANN (1917)	Variaciones estacionales en la forma de las antenas.
<u>Oithona similis</u>	DIGBY (1950)	Aumentan de tamaño hasta abril-mayo, luego decrecen.
<u>Paracalanus parvus</u>	KRAEFFT(1910), BUSCH (1921), DIGBY (1950).	Dimensión máxima en las poblaciones de invierno o primavera, en verano disminuye la talla.
<u>Pseudocalanus elongatus</u>	ADLER & JESPERSEN (1920)	Comprueban variaciones estacionales, que atribuyen a la temperatura o a la salinidad.
<u>Pseudocalanus elongatus</u>	DIGBY(1950)	De enero a abril-mayo, las dimensiones aumentan, incluso las de los copepoditos; luego decrecen.
<u>Temora longicornis</u>	BUSCH(1921), ADLER & JESPERSEN (1920), DIGBY (1950).	Aumenta el tamaño de invierno a primavera; luego va disminuyendo

-I n s e c t o s-

Culicidos	MARTINI (1922) ROUBAUD (1929)	Son de dimensiones mayores los criados durante el invierno.
-----------	----------------------------------	---

Simulium erythrocephalum
Simulium ornatum

Drosophila robusta STALNER & CARSON (1949) En verano son menores; se ha comprobado la existencia de una deriva genética intra-anual.

Fannia canicularis KOBAYASHI (1938) En junio-octubre son menores que en el periodo ~~noviembre~~ mayo.

-P e c e s-

Boleosoma nigrum
Percina caprodes MÖNCKHAUS (1895, 1898) Variaciones anuales en el mero de vértebras, según la poca de desarrollo del animal

Coexistencia de formas de tamaño desigual.- Entre los copépodos se han observado, frecuentemente, poblaciones que se distribuyen por sus dimensiones según curvas bimodales (GURNEY, 1929) (DIGBY, 1950). Los diversos autores han avanzado diferentes explicaciones. Se ha atribuido a la posible coexistencia de razas diferentes (STEUER, ¹⁹²⁵1931), a la mezcla de aguas masas de agua diferentes que juntan poblaciones diversas (STOERMER, 1929), a la supervivencia de una generación del año anterior (OTTESTAD, 1932), a la mezcla de formas nacidas o desarrolladas a diferente profundidad (MARSHALL, 1932), a la muda suplementaria de una parte de los ejemplares (GURNEY, 1931) o, seguramente de manera más acertada, a la coexistencia de generaciones que se han desarrollado bajo temperaturas diferentes (COKER, 1934), en el curso de la substitución de una por la otra (DIGBY, 1950). TONOLLI (1949), en el mismo orden de ideas, sugiere que cuando se da mayor variabilidad en las dimensiones es cuando las larvas se han desarrollado en condiciones térmicas cambiantes, de manera que pequeñas diferencias en las fechas de desarrollo representan el estar sometidos, durante las fases más sensibles, a temperaturas considerablemente diferentes. No se ha demostrado que se den casos de verdadero dimorfismo a partir de una misma puesta, o de coexistencia de dos razas que se desarrollen simultánea o sucesivamente.

Temperatura y ciclomorfosis.- Prácticamente todos los autores buscan la determinación de la ciclomorfosis en la temperatura (COKER; LIEDER, etc.)

ocasiones, sería predominante, de la alimentación.

El hecho que en invierno, para determinados organismos, se encuentren ejemplares que no alcanzan las máximas dimensiones de la especie, encuentra una explicación no forzada si se tiene en cuenta que la duración de una generación, entre los crustáceos, puede ser de varios meses, especialmente a temperatura baja, y que los ejemplares que en invierno se encuentran son, casi siempre, los nacidos a fines de veranos y desarrollados en una temperatura relativamente elevada. Esta explicación no es aplicable a los rotíferos, de vida más breve, y que presentan, en general, una doble oscilación anual del tamaño, o sea, la talla disminuye también por acción de un frío excesivo. Quizá éste actúa de una manera desfavorable a través de mecanismos biológicos diferentes.

Conclusiones.- Cuando se suceden varias generaciones de una especie en el curso del año, es general que se presenten ligeras diferencias entre los individuos de un año y los de otros, debidas a que la fenogénesis se realiza bajo condiciones diferentes. La temperatura es el factor al que se ha atribuido mayor importancia en la determinación de las diferencias, puesto que los cambios de forma suelen mostrar clara correlación con la variación térmica. Los individuos cuyo desarrollo se cumple a una temperatura más alta son más pequeños; así es norma general que las generaciones estivales estén formadas por individuos menores que las de invierno. En algunas ocasiones (rotíferos, quizá algunos crustáceos) el tamaño máximo no corresponde exactamente al mes más frío, conforme ya se ha indicado. En Drosophila se ha comprobado que una parte de las diferencias estacionales se deben a una selección genética, que cambia de dirección en el curso del año. Todos los caracteres métricos del cuerpo unidos por relación alométrica con la masa total, cambian, por este hecho, sus dimensiones relativas en el curso del año y esto constituye un elemento muy vistoso en la ciclomorfosis de rotíferos y entomostráceos.

Ya que la respuesta de los organismos a la acción de la temperatura es paralela a las consecuencias de la selección en la formación

Este tema merece una ^{examen} detenida ~~revisión~~; pero no ha sido posible completar la revisión de la bibliografía. Nos bastará señalar algunos datos que sugieren la existencia de relaciones entre sexo y temperatura de desarrollo, paralelas a las que existen entre temperatura de desarrollo y tamaño, de tal modo que cuando resultan favorecidas la aparición de individuos de pequeñas dimensiones (temperatura alta) parece desplazarse la proporción sexual a favor del sexo (ordinariamente masculino) que muestra precisamente los individuos menores, que es de suponer estén mejor adaptados a las condiciones ambientales.

MALSEN (1906) encuentra que Dinophilus apatris presenta relativamente más hembras a temperaturas bajas. En Cyclops los machos predominan en los cultivos a temperaturas altas (COKER, 1929). Se ha visto que entre los diaptómidos y ciclópidos el número de machos excede al de hembras con mayor frecuencia en los lagos de la zona tropical que en los de la templada (RUTTNER, 1930; HARADA, 1935; KIKUCHI, ENODA & TATENO, 1942; MORI, 1945); en algunos casos parece que la proporción de machos aumenta en verano, aunque los hechos conocidos no permiten todavía formular una regla con validez general, ya que se dan excepciones y no se posee un análisis total del comportamiento de las respectivas especies en diferentes medios. STEUER (1931) halló que en Rhicalanus los machos, menores, habitan las aguas más superficiales, como si, por tener el cuerpo más pequeño, estuvieran mejor adaptados a las temperaturas elevadas. Pero en Copilia ocurre al revés y son las hembras, mayores, las que predominan en superficie. NOBOYUKI TAKEDA (1950) en el harpacticóide Tigriopus japonicus halla que a temperatura elevada los individuos son menores y quizá tenga significación una ligera tendencia al aumento del número relativo de machos que se presenta en aquellas condiciones. Se sabe que la aparición de machos en rotíferos y cladóceros -siempre menores que las respectivas hembras- suele darse en verano o a fines de verano, bajo temperaturas relativamente elevadas.

Buscar un denominador común a tan reducido número de datos es aventurado. Aceptando una mayor adaptación de los individuos de cuerpo pequeño a

condiciones de existencia más apropiadas bajo una temperatura elevada.

Esta adaptación diferencial, dé o no apoyo a una selección natural, puede explicar que los machos resulten favorecidos en verano, cuando su tamaño es menor que el de las respectivas hembras.

====

Datos reunidos.- Como en apartados anteriores, para abreviar la exposición, se resumen primero los datos que se han podido encontrar en la literatura biológica, dejando para después hacer algunos comentarios más generales.

<u>Especies</u>	<u>Autores</u>	<u>Observaciones</u>
Levaduras	ZIKES(1920), LEVAN(1947)	Células menores en cultivos a temperatura alta.
-A l g a s-		
<u>Ceratium hirundinella</u>	HARTMANN(1916), HUBER & NIPKOW (1923) PEARSALL(1929), ENTZ(1931)	En general, a temperatura baja, las células y sus núcleos son mayores.
<u>Stichococcus bacillaris</u> <u>Scenedesmus basilensis</u> <u>Coelastrum proboscideum</u>	VISCHER(1927)	Da dibujos de células cultivadas a 7-10°C. y a 17-20°C., por el se ve que las células son menores a temperatura más alta y con mayor tendencia a la disgregación de los cenobios o filamentos en <u>Scenedesmus</u> y <u>Stichococcus</u> .
<u>Spirogyra grevilleana</u> <u>Spirogyra nitida</u> <u>Spirogyra tenuissima</u> <u>Spirogyra varians</u> <u>Mougeotia</u> sp. <u>Zygnema affine</u>	HARTMANN(1918)	A temperatura alta el núcleo es menor; pero las células se alargan por el efecto osmótico de los metabolitos que hacen aumentar el volumen de las vacuolas.
-B r i o f i t a s-		
<u>Riccia</u>	HARTMANN(1918)	Los cloroplastos son de 4,35 micras a 30°C., de 5,45 a 0°C.
-F a n e r ó g a m a s-		
<u>Lemna, Anacharis canadensis</u>	HARTMANN(1918)	Los cloroplastos son bastante menores a 30°C. que a 0°C.
<u>Pisum sativum</u> <u>Helianthus annuus</u> <u>Phaseolus multiflorus</u> <u>Zea mays</u>	HARTMANN(1918), TEISSIER(1939)	Los elementos celulares del pleroma y dermatógeno son menores cuando la temperatura es alta; el tamaño de los núcleos también es menor. Hacia 40°C. vuelve a aumentar el volumen de las células. En muchos casos, al hacer se pequeñas células que no eran isodiamétricas, se observa que la longitud disminuye más que la anchura.
-P r o t o z o o s-		
<u>Arcella dentata</u> <u>Arcella polypera</u>	HEGNER(1919)	Las espinas son relativamente más largas en cultivos a temperatura alta.
<u>Trichomonas keilini</u>	BISHOP (1935)	A 4°C. el tamaño es casi doble que en cultivos a temperatura más alta.

Collops nitus
Spirostomum teres

Colpoda

ADOLPH(1929)

El tamaño es menor en los cultivos a temperatura más elevada. Presenta datos cuantitativos.

Condylostoma arenarium KIESSELBACH(1935) Al aumentar la temperatura del medio disminuye el tamaño, y más en longitud que en anchura.

Dileptus gigas

R. HERTWIG(1903) Son mayores en los cultivos a baja temperatura.

Dileptus gigas
Frontonia leucas
Stentor coeruleus
Stylonychia mytilus

POPOFF(1908, 1909) Ejemplares de cultivos a 14°C. muestran una talla superior que a 25°C. En Frontonia la relación cariocitoplasmática es mayor a temperatura baja. En Stentor disminuye también el número de fajas longitudinales de la película, aunque en menor grado que las dimensiones totales, de manera que, a temperatura más alta, las fajas se hallan más aproximadas.

Paramecium

JOLLOS(1913, 1914) A temperatura baja son mayores que a temperatura alta. La acomodación del tamaño del cuerpo a la temperatura ambiente tarda en producirse una, dos o más semanas. En (421 (p. 95) considera inadecuada esta generalización.

Paramecium bursaria

SMARAGDOVA(1944) La acción de la temperatura crea una modificación no hereditaria que supone sería gradualmente reemplazada por las consecuencias de la selección al sobrevivir los individuos mejor adaptados, por sus dimensiones.

Paramecium caudatum

RAUTMANN(1909)

Datos numéricos de individuos cultivados a 10, 15, 20 y 25°C. Al aumentar la temperatura disminuye el tamaño total y la relación cariocitoplasmática.

Paramecium caudatum
Stylonychia pustulata

ZINGHER(1935)

Son mayores en cultivos a temperatura baja, estando incrementada más la longitud que la anchura. Colocando a 25°C. individuos procedentes de cultivos "fríos" se acelera inmediatamente el ritmo de división y enseguida resultan células más pequeñas.

Stentor coeruleus

ZINGHER & FISIKOW (1931) Observaciones en un biotopo natural y en cultivos experimentales dan resultados dispares. Quizá los mayores ejemplares se presentan bajo temperaturas elevadas.

-N e m á t o d o s-

Ascaris megaloccephala BORING(1909)

Cultivada a diferentes temperaturas no se encuentran diferencias en las dimensiones de los núcleos de individuos de distintos cultivos.

La temperatura elevada y la asexualidad determinan núcleos menores en la blástula; en parcial compensación el número de células es mayor.

Strongylocentrotus lividus MARCUS (1906) Larvas criadas a 9°C. tienen los núcleos mayores que las desarrolladas a más de 22°C.

Strongylocentrotus lividus ERDMANN (1908) A temperatura baja las células y la masa cromática son mayores. El tamaño de los cromosomas decrece al desarrollarse la larva y más rápidamente en las criadas a temperatura elevada.

Strongylocentrotus KOEHLER (1912) En los estados de desarrollo con 2 a 32 células, el volumen nuclear es mayor a baja temperatura; el volumen celular no sufre alteración.

-C r u s t á c e o s-

Bosmina longirostris HARTMANN (1921) Condiciones seminaturales. A temperatura más alta el cuerpo y sus células son menores.

Chydorus sphaericus HARTMANN (1921) El examen de células hipodérmicas de individuos de poblaciones mantenidas a temperaturas distintas por espacio de tres semanas, no arroja resultados demostrativos.

Daphnia longispina
Daphnia obtusa
Daphnia pulex
Sida crystallina HARTMANN (1921) Condiciones seminaturales. Siempre, a temperatura más alta, el tamaño del cuerpo, el volumen de las células y de sus núcleos son menores; la relación cariocitoplasmática disminuye con el crecimiento individual.

Daphnia longispina COKER (1939) La temperatura alta determina cabezas de forma aguda; pero solo en volúmenes de agua considerables. Quizá hay un factor inhibitor soluble que actúa en el agua de las pequeñas vasijas.

Moina rectirostris
Sinosa vetula PAPANICOLAU (1910) A temperatura alta los cladóceros y cada una de sus células (del intestino) son menores. También se reduce la producción de huevos y éstos son más pequeños.

Acanthocyclops vernalis
Eucyclops serrulatus
Megacyclops viridis COKER (1933, 1934) Poblaciones criadas a temperatura alta muestran individuos más pequeños. En A. vernalis la longitud de la furca disminuye más que su anchura.

Acanthocyclops vernalis AYCOCK (1942) A 7,7°C. los individuos son casi un 50% más largos que a 28,1°C. La furca es de forma menos grácil a temperatura alta y, en estas mismas condiciones, hay tendencia a la reducción de las espinas.

trañ de las antenas. (Una generaci
de estos animales necesita 6-11 meses)

Tigriopus japonicus TAKEDA(1950)

Todas las fases del desarrollo son me
nores a 23°C. que a 18°C. La tempera
tura alta tiene tendencia a desplazar
la proporción sexual a favor de los
machos.

-I n s e c t o s-

Insectos, en general UVAROV(1931)

Los criados a temperatura alta son me
nores.

Popillia japonica

LUDWIG(1932,1939) Bajo diferentes temperaturas el ta
maño total y el de las células varían.
A 25°C. las células son menores que
a 20°C. en la primera fase del des
arrollo larvario; pero mayores en las fases segunda y tercera.

Lepidópteros

STANDFUSS(1895) Criándolas a temperatura alta se ob
serva METJEW(1907) tienen mariposas pequeñas.
MERRIFIELD(1905)
etc.

Colias

GEROULD(1924) Las alas son menores a temperatura baj

Ephestia kushnella
Tineola biselliella

TITSCHACK(1925) Al temperatura alta el desarrollo es
más rápido pero el peso que alcanza
el insecto es menor.

Drosophila

ROBERTS(1918) En el mutante "alas vestigiales", el
tamaño de las alas es más afectado
por una diferencia de 4-5°C. en el cul
tivo que por una larga selección.

Drosophila

FLOUGH(1917,1921) La frecuencia del entrecruzamiento
varía según la temperatura.

Drosophila melanogaster

ALPATOV(1930) A temperatura baja las moscas son m
EIGENBRODT(1930) res y sus células alares también lo
son; pero no de manera correlativa,
sino que varía el número de células.

Drosophila melanogaster IMAI(1933,1935)

Resultados como ALPATOV. El dimor
fismo sexual en las dimensiones se
acentúa a temperatura alta; en las
alas la longitud disminuye más que
la anchura; las alas son más afecta
das que los fémures. Los huevos son
menores a temperatura alta.

Drosophila pseudoobscura REED & REED
(1948)

El número de dientes en el peine se
xual del macho es mayor a temperatu
ra baja.

-V e r t e b r a d o s-

Carassius vulgaris
Perca fluviatilis

SCHLICHER(1926) El tamaño de los eritrocitos en menor
en los peces que han permanecido por
10-14 días bajo una temperatura más
elevada.

Cyprinodon, Apetrichrys MILLER(1950)

La temperatura actúa disminuyendo el
número de escamas, de radios, etc.

<u>Gasterosteus aculeatus</u>	HEJTS(1949)	El número de radios de las aletas es determinado en el embrión, en dependencia con la temperatura y y salinidad del medio.
<u>Lebistes reticulatus</u>	SCHMIDT(1917, 1919)	El número de radios de la aleta dorsal depende de la temperatura del acuario en que nacieron.
<u>Pleuronectes platessa</u> x <u>P. kessus</u>	ROLLEFSEN(1940)	El número de vértebras y de radios de las aletas depende de la temperatura ambiente.
<u>Salmo trutta</u>	SCHMIDT(1921) VEDEL TANING (1944)	El número de vértebras es máximo a 6-7°C. y disminuye al apartarse la temperatura de este valor.
<u>Salmo gairdneri</u> <u>Salmo kanihara</u>	MOTTLEY(1917, 1931, 1934, 1936, 1937)	Número de vértebras y de escamas están relacionados con la temperatura de cría.
<u>Salmo irideus</u>	MARTIN(1949)	La forma del cuerpo es distinta según la temperatura ambiente.
<u>Salmo fontinalis</u>	HOFER(según CHAMBERS)	Sus células son mayores que las de otras especies que viven en aguas menos frías (<u>S. fario</u> , <u>S. irideus</u>).
<u>Zoarces viviparus</u>	SCHMIDT(1920)	Parece que el número de vértebras está relacionado con la temperatura y la salinidad.
<u>Rombinator leucis</u> <u>Bufo bufo</u> <u>Triturus alpestris</u>	HARTMANN(1918)	A temperatura alta tienen los elementos histológicos de dimensión menor. La variación se hace perceptible a los pocos días de actuar la temperatura.
<u>Rana</u>	CHAMBERS(1908)	A 10°C. son mayores, con las células más grandes y la relación cariocitoplasmática desplazada a favor del núcleo, en comparación con las a 25°C.
<u>Rana fusca</u>	R.HERTWIG(1942)	A 20-21°C. salen menores y con las células más pequeñas que a 5-6°C., por variar las proporciones entre las distintas "clases" de núcleos.
<u>Rana pipiens</u>	ATLAS(1935)	La longitud relativa de la cola(Ra renacuajos) no varía; las branquias son relativamente más cortas a temperatura baja.
<u>Rana temporaria</u>	VOLEK VOINKA(cit. por LEVI, 1905, 1906)	Larvas sometidas al frío tienen células una mitad y núcleos tres veces mayores que otras criadas a temperatura más alta.
<u>Gallus</u>	ALLEE & LUTHERMANN (1940)	Las aves desarrolladas a temperatura exterior más baja, pesan más, tienen el cuerpo más corto, las patas y la cola menos alargadas y el o son más pesado.

Tamaño y número de células en organismos pluricelulares.- El tamaño de estos seres depende del número de células y de las dimensiones de los elementos celulares. Hay una serie de observaciones que favorecen la creencia en la constancia del número de células y en la variabilidad de sus dimensiones en unos casos, y en la fijez de su tamaño y la fluctuación de su número en otros. Es posible que en la naturaleza se den todas las formas posibles de regulación del tamaño comprendidas entre estos extremos y es verosímil que estos casos intermedios, a los que nos referiremos luego, sean más numerosos que los mismos extremos.

La regla de la constancia celular, postulada por DRIESCH y RABL, atribuí las diferencias de talla entre individuos de la misma especie a distinto número de células, no a variaciones en el tamaño de los elementos celulares. WILSON (1925) y REINSCH (1929) explican también las diferencias de tamaño por un desigual número de elementos celulares. BOVERI (1905) en enanos y gigantes de la especie humana, PAINTER(1928) y CASTLE & GREGORY (1929) en razas diferentes de conejos, CONKLIN (1912) en Crepidula hallan como causa de las diferencias un distinto número de células. Pero la constancia en las dimensiones celulares no es absoluta. Ya LEVI (1905,1906) llega a la conclusión que mientras las dimensiones celulares de ciertos tejidos (epitelial) son independientes del tamaño del individuo, las de otras células (ganglionares, del cristalino) están sometidas a variación en relación con el tamaño del cuerpo. Anteriormente GAULE(1889) había comprobado que las células nerviosas de la rana tenían unas dimensiones proporcionadas a las del animal entero. También el tejido nervioso de Crepidula constituye una excepción frente al resto de las células (CONKLIN, 1912). SIERP (1913) en formas enanas de diferentes plantas encuentra unas veces células del mismo tamaño, en otros grupos (Draba) las dimensiones celulares no son constantes. Los grandes progresos en el estudio de los poliploides vegetales hacen mirar con cierta crítica estos datos.

El tamaño de las células de los metazoos no permanece constante, sino

momento de las dimensiones celulares en el curso del crecimiento., en dipteros, coleópteros, ortópteros, hemípteros y crustáceos (BERGER, 1937, 1938; FRAGER, 1935, 1937; ABERCROMBIE, 1936; LUDWIG & ABERCROMBIE, 1936; BUSHNELL, 1937; BERNARD, 1938; ^{HARTMANN, 1921;} GEITLER, 1939, etc.) , en Salamandra, Ammocoetes y algunos tejidos de Matrix (PLENK, 1911), en pollos y palomas (KAUFMAN, 1929) y en ratas y ratones, exceptuando algunos tejidos (pancreas, lamina pyramidalis, lamina ganglionaris) (HEIBERG, 1907; BEREZOWSKI (1910, 1912), PLENK (1911); GOWELL, 1926; SUGITA & DONALDSON, 1924; NITONO, 1920; WADA, 1923; CHI PING, 1921). La relación cariocitoplasmática se desplaza, con el crecimiento, a favor del citoplasma (BEREZOWSKI, ^{HARTMANN} COWELL).

La constancia o similitud en el tamaño de las células es carácter también de entidades de jerarquía superior a la de la especie; ciertos grupos taxonómicos, que comprenderían precisamente los animales menos ágiles se caracterizarían, por ejemplo, por el gran tamaño de sus células: ortópteros y anfibios.

Un gran número de animales están caracterizados por la presencia de un número constante de células en el cuerpo del adulto. En este caso se hallan nemátodos, Oikopleura, rotíferos (Epiphanes = Hydatina), Temnocephala (turbelarios), tardígrados, acantocéfalos, ciertas porciones del cuerpo de insectos y crustáceos, larvas de ascidia. MARTINI (1924) ha estudiado Oikopleura de distinta procedencia y diferente tamaño total; pero con un mismo número de células, o sea, con células de diferente tamaño. Este autor cree que la constancia en el número de células se da frecuentemente entre los animales, como meta de un desarrollo definido. Las observaciones de PAPANICOLAU (1910) y de HARTMANN (1921) atestiguan que los cladóceros criados a temperatura elevada tienen las células menores, sugiriendo una relativa constancia en el número de elementos celulares. En todos estos casos el volumen celular resulta de dividir el volumen del animal por el número de células y desde el momento que muchos de los citados organismos presentan variaciones en el tamaño en relación con el clima (tardígrados, por ejemplo), son las células las que cambian primariamente de dimensiones.

plares oriados a temperaturas altas, que resultan menores, están compuestos por células también más pequeñas. Pero se superpone otro tipo de regulación, en virtud de la cual el número de células se modifica. En erizos de mar, con el frío, las células son mayores; pero, a la larga, menos numerosas, aunque la masa nuclear de toda la blástula es ligeramente mayor (ERDMANN, 1908; GODLEWSKI, 1908). WOLTERECK (1919) puso de manifiesto que cada celda del retículo poligonal de las valvas de Daphnia corresponde a una célula hipodérmica, dato tan útil como el descubrimiento de DOBZHANSKY que cada pelo de las alas de Drosophila corresponde a una célula, en el rápido estudio de las modificaciones debidas a la acción de la temperatura. Tanto en Daphnia como en Drosophila el tamaño del animal y el de sus células varía con la temperatura; pero el número de células no es constante. En Daphnia a veces se presentan formas (razas ?) diferentes entre sí en las dimensiones y en el número de células de las valvas, que en unas puede ser aproximadamente el doble que en las otras (D. longispina); en otros casos el número de células es prácticamente constante y sus dimensiones diferentes. En Drosophila el número de células de las alas varía bajo la acción de la temperatura, y su dependencia es posiblemente aun más complicada que entre los cladóceros (ALPATOV, 1930). FANKHAUSER (1941) comprueba que Triturus viridescens triploides, con células mayores, tienen un número de elementos celulares inferior a las formas diploides de la misma especie. En Artemia debe ocurrir algo parecido, puesto que la relación entre las dimensiones de los distintos poliploides no es la misma que la existente entre sus respectivas células.

Existe, como se ve, cierta independencia entre la regulación del tamaño de las células y la regulación del tamaño de los organismos enteros, y aun de unos y otros tejidos, ligada a una especie de compensación (FANKHAUSER, 1945). Es como si existiera cierta dimensión dependiente de gradientes organizadores sobre la que la temperatura actúa de manera diferente a sobre las células de que se compone el organismo. En resumen, como ya indicaba POPOFF (1908) el tamaño de un metazoo depende de dos elementos: de las dimensiones y del número de las células que lo forman. Según la

inducida por características del ambiente puede afectar en distinto grado a cada una de las dos bases de la morfología. En los organismos cuyo número de células es constante, las diferencias de tamaño deben ser pasadas a cuenta de las dimensiones celulares. En cambio, las diferencias de talla inducidas por la diversidad del clima en los animales homeotermos, cuyas células disfrutan de una temperatura constante, afectan principalmente al número de células. Pero en un gran número de casos, varían tanto el número como las dimensiones de las células.

Desarmonías en el crecimiento.— Cuando todas las partes de un organismo en desarrollo crecen con la misma intensidad relativa, el organismo va conservando su forma y sus proporciones; pero, salvo el caso de células esféricas, es dudoso que en la realidad se presente aquel ejemplo ideal. Lo general es que unas partes crezcan más aprisa que otras y así el organismo se "deforma" y su deformación es mayor cuanto más avance el crecimiento. De aquí que la forma del organismo puede depender del tamaño total que alcance, como ha probado CHILD (1950) en larvas de equinodermos (cf. también GLASER, 1950). REINSCH (1947, 1949) ha insistido en la importancia de los cambios de dimensiones sobre la morfología general, por razón de las correlaciones orgánicas y del crecimiento diferencial. En este apartado se han dado varios ejemplos de crecimiento diferencial; todos los organismos o partes de organismos cuyo alargamiento relativo es mayor cuando la masa total del cuerpo es más grande entran dentro de esta rúbrica.

El crecimiento diferencial era ya conocido por DURERO y su existencia dentro de géneros de dinátidos (alormorfosis) había sido expuesta por LAMEERE (1904) y GEOFFREY SMITH (1906). HUXLEY (1932), HUXLEY & TEISSIER (1936), TEISSIER (1935, 1948), HERSH (1941) han contribuido a la clara expresión del crecimiento diferencial o alometría. HUXLEY (1932) dió como fórmula aproximada para su descripción $y = b \cdot x^k$, en la que y y x son las dimensiones de los dos órganos cuyo crecimiento diferencial se estudia y b y k son constantes; k es igual a uno en el caso de un crecimiento homogéneo. HUXLEY, NEEDHAM & LERNER (1941) llaman heterauxinosis a la

homólogos a lo largo de una serie filética, por ejemplo los cambios regulares en las proporciones de la cabeza en los équidos. Tales crecimientos desarmónicos localizados son de gran interés en la formación de nuevos tipos (D'ARCY THOMPSON, ed. 1942). La heterauxinosis ontogénica y la alomorfosis filogenética, juntas, constituyen la alometría. Actualmente se ha comprobado la existencia de heterauxinosis en muchos animales (nemátodos, crustáceos, vertebrados) y se han calculado las constantes que permiten relacionar diferentes magnitudes en el curso del crecimiento. Ocurre en apéndices de crustáceos que el valor de k forma un gradiente, a lo largo del apéndice, aumentando hacia su extremo distal, lo cual quiere decir que el crecimiento es más rápido conforme nos aproximamos al extremo de la pata o antena y que, al avanzar la edad o considerar ejemplares mayores, crece la desproporción entre la robustez de la parte terminal y la de la parte proximal. El valor de k puede descender tanto en la base de un apéndice que corresponda a una "inhibición" de crecimiento. La fórmula de HUXLEY es una primera aproximación; generalmente para describir todo el proceso de crecimiento debe recurrirse a cambios de "constantes", lo cual indica que la fórmula es insuficiente para una descripción total, como ha puesto de relieve, por ejemplo, THOMPSON (1942, pág. 207) entre otros.

En un hipotético crecimiento homogéneo, las sucesivas formas por las que va pasando el organismo son figuras geoméricamente semejantes y dos dimensiones cualesquiera del mismo están ligadas por una función lineal, que se expresa por un índice característico, utilizable en la caracterización de la estirpe. Pero este caso teórico constituye más bien la excepción que la regla, de manera que el valor de los índices lineales es más que dudoso. Ya que las proporciones dependen del tamaño y éste, a su vez, de la temperatura, es necesario considerar aquí este tema. HUXLEY (1932, p. 204) dice claramente que los sistemáticos creen que meras diferencias de tamaño no tienen valor taxonómico, porque suelen ser la consecuencia de influencias del ambiente; pero dan generalmente importancia a diferen-

metría demuestran que estas diferencias pueden ser de tan poca importancia como las de dimensiones totales. Este punto tiene especial interés, porque deberemos apoyarnos en él en el próximo capítulo. La advertencia de HUXLEY es oportuna; pero no es la primera, puesto que ya FREIDENFELT (1921) y DROST (1923) habían llamado la atención sobre los peligros que encierra la sistemática de los cladóceros, a base de índices. Incluso RÍOSKA (1930, 1932), a pesar de seguir a KOZMINSKI en el uso de índices para el estudio taxonómico de los copépodos, reconoce las diferencias que en ellos determinan las variaciones temporarias de tamaño, si bien halla que son lo suficientemente pequeñas para no invalidar el procedimiento en el caso concreto a que lo aplica. Sin embargo, forzoso es reconocer que destruyen su base científica.

Es una noción definitivamente adquirida la existencia de un crecimiento desigual en las diferentes partes de un organismo, que pueden relacionarse, en primera aproximación, por medio de la fórmula de HUXLEY. Esto reduce a un esquema general, simplificando su descripción, una parte de los cambios de forma concomitantes con los cambios de tamaño que se han puesto de manifiesto en páginas anteriores. Las variaciones de tamaño de los organismos, inducidas primariamente por la temperatura, afectan de manera desigual a las diferentes magnitudes; de esta manera se pueden describir en términos más generales muchos casos de ciclomorfosis (MARGALEF, 1949).

Conclusiones.- La mayoría de las experiencias efectuadas permiten atribuir una acción morfogenética a la temperatura, en el mismo sentido que sugieren las observaciones empíricas recopiladas en apartados anteriores. Salvo en algunos insectos (Popillia) el caso general es que una temperatura elevada determina una reducción de las dimensiones.

En plantas y poiquilotermos la diferencia en las dimensiones totales se debe, fundamentalmente, al distinto tamaño de las células. Puede estudiarse, pues, el problema, reducido a la influencia de la temperatura sobre las dimensiones celulares. El núcleo es más influenciado por la temperatura que el citoplasma, de manera que la relación cariocitoplasmáti-

~~aproximadamente constante~~. La acción de una temperatura elevada se manifiesta en cloroplastos y cromosomas en el mismo sentido, o sea, determinando un empequeñecimiento. Otros aspectos de la estructura citológica, como por ejemplo el número de vueltas de las espirales cromosómicas (MANTON, 1950) están también relacionados con la temperatura. Sin embargo, esta regla no es rigurosa, y en muchos animales, especialmente en los homeotermos, ~~el número de~~ variaciones en el número de células contribuyen grandemente a los cambios en las dimensiones totales del individuo.

Es general que los organismos unicelulares alargados, o porciones alargadas del cuerpo de los metazoos (furca de copépodos, alas de dípteros) al desarrollarse bajo una temperatura elevada, disminuyan más en longitud que en anchura, de manera que se deforman. En las diatomeas, al hacerse pequeñas, decrece también más la longitud que la anchura (GEITLER, 1932, pág. 175; LUND, 1945) ^{cuando} y la estriación resulta ^{número de} algo más densa en las células cortas (SCHUMANN, 1961; LUND, 1945). Los índices que expresan relaciones métricas entre diferentes partes del cuerpo -por ejemplo, la relación entre la longitud y la anchura de Paramecium- pueden variar de acuerdo con la talla total y, por tanto, en dependencia indirecta con la temperatura. Las diferentes partes del cuerpo de un pluteus tienen diferentes intensidades de crecimiento y según que la larva se haga muy grande o quede chica, como consecuencia de la temperatura exterior, se tendrán proporciones distintas en las diversas partes del cuerpo de larvas criadas en condiciones térmicas diferentes (CHILD, 1950). ^{Sin embargo las constantes alométricas varían con la temperatura en las extremidades de pollo (LERNER & GUNNS, 1938)} La descripción en términos de la fórmula alométrica puede ser aplicable en estos y en otros casos semejantes.

Ciertos caracteres merísticos (escamas, vértebras, radios de aletas en peces; ^{estrias de diatomeas;} cerdas y dientes en insectos) son más variables en número que en sus distancias mutuas; entonces su número total disminuye a temperatura alta y aumenta con el frío, otra variación que puede ponerse en relación con el cambio de dimensiones inducido por la temperatura. Ya NEEL (1940) llama la atención, con referencia a Drosophila melanogaster, sobre la variación en la expresión de diversos caracteres en función de la temperatura que se atribuirían a la acción directa de ésta y que, en realidad, dependerían de

temperatura. De esta forma, al aumentar las dimensiones totales, crece el número de sedas dorsocentrales, etc. RENSCH en varios de sus escritos ha insistido sobre la repercusión de los cambios de tamaño en los más variados territorios orgánicos. De esta manera la acción de la temperatura puede adquirir una gran amplitud morfogenética. Como un ejemplo más señalaremos la producción de huevos, que depende del tamaño del animal en copépodos, anfípodos (véase capítulo III) y en arañas (PETERSEN, 1950), y que se ha relacionado con la temperatura ambiente en aves y mamíferos, relación que puede ser indirecta y realizada a través de una regulación del tamaño de los individuos.

Generalidades.— Las observaciones empíricas sobre diferencias locales o temporales en las dimensiones de los individuos, conducían a buscar una explicación teleológica de la acción de la temperatura: averiguar cual era el significado que pudiesen tener las variaciones comprobadas en la adaptación de la especie a ambientes de temperatura distinta. Los estudios experimentales han sido, generalmente, emprendidos partiendo de otro punto de vista: conseguir un atisbo del mecanismo a través del cual la distinta temperatura conducía a la formación de organismos de diferentes tamaños.

Podemos estudiar, en un mismo apartado, las modificaciones en los organismos unicelulares y los cambios en las células de los pluricelulares, pues todos son similares, aunque ciertas hechas o determinadas hipótesis se han estudiado o desarrollado de preferencia en relación con unos o con otros, como se verá por los ejemplos aducidos.

Relación cariocitoplasmática.— Los trabajos más sólidos que se poseen sobre el tamaño de las células en relación con la temperatura han sido inspirados por diversas teorías sobre la importancia de la relación entre los volúmenes del núcleo y del citoplasma, florecientes a principios del presente siglo y que fueron, poco a poco, pasando de moda, arrastrando consigo a un olvido relativo el tema de la acción de la temperatura.

No debemos insistir sobre estas cuestiones, bien compendiadas en libros de biología del primer cuarto de siglo. Véase CHAMBERS, LEVI, HERTWIG, WOODRUFF (1913), etc. Un hecho general es que cuando las células se hacen pequeñas por aumentar la temperatura, se reduce más el volumen del núcleo que el del citoplasma. Según R. HERTWIG (1908) el crecimiento cíclico del núcleo y el continuo del citoplasma son diferentes a distinta temperatura, con lo cual la relación cariocitoplasmática variaría. HARTMANN (1918) explica el más intenso crecimiento del citoplasma, relativamente al núcleo, en las células vegetales sometidas a alta temperatura, por vacuolización inducida por la presencia de metabolitos osmóticamente activos que resultan de la intensa desasimilación. Para otros autores, por

cuando la multiplicación es más activa, el tamaño de las células es menor y el núcleo tiende a ser más pequeño. Cuando se colocan a 25°C. Paramecium procedentes de un cultivo frío, el ritmo de división nuclear se acelera inmediatamente y enseguida resultan ya células pequeñas (ZINGHER, 1935).

MARTINI (1924) considera que al tratar de la relación cariocitoplasmática se ha incurrido en exageraciones: el núcleo es un órgano que tiene un tamaño determinado por muchos factores, algunos de los cuales, como la presencia de glucógeno, dependen de la edad y del estado del animal; cree que el aumento general de la relación cariocitoplasmática por la acción de un descenso de la temperatura es una adaptación de superficies y velocidades. ~~Como ya se ha indicado en otro lugar, se ha sugerido una relación lineal entre volumen del citoplasma y superficie del núcleo.~~ Según FAURE-FREMIET (1925) el crecimiento citoplásmico, el crecimiento nuclear y la velocidad de división de la célula varían independientemente. TEISSIER (1927) repite que el crecimiento del citoplasma es diferente y mayor que el del núcleo y, para describirlo, relacionándolos, usa fórmulas alométricas. En conclusión, al estudio de la relación cariocitoplasmática no conduce a una explicación satisfactoria; más que una causa, es la resultante de un crecimiento o aumento de volumen diferencial de las distintas partes de la célula.

Velocidad de multiplicación.- En el primer apartado de este capítulo se ha indicado que un retardo en el advenimiento de la madurez sexual se acepta como causa del aumento de talla en un clima frío. Una opinión parecida ha sido emitida con respecto a las células de los protozoos. ADOLPH (1930) y REYNOLDS (1950) creen que un incremento en el ritmo de división, que conduce a una población más numerosa, ha de ir acompañado de una disminución de las dimensiones individuales. La acción primaria de la temperatura consistiría, pues, en acelerar las divisiones, sin que se incrementase de manera análoga el crecimiento celular.

los eritrocitos de los anfibios cambian de tamaño al ser sometidos los animales a una temperatura diferente. ASCHLICHER (1926), en diversos peces de agua dulce, pone de manifiesto una rápida variación en el diámetro de los glóbulos rojos, cuando se modifica la temperatura. El cambio se produce tan rápidamente que no puede atribuirse a una renovación total de los eritrocitos, sino a variaciones en su imbibición ("Quellung"). Estas observaciones se refieren a elementos celulares de metazoos; pero hacen pensar que algo análogo puede ocurrir en individuos unicelulares, cuanto más que nuestras experiencias en clorofíceas ponen de manifiesto una intensa deshidratación de las células mantenidas en un medio de temperatura más elevada.

Equilibrio metabólico.— Podemos imaginar, con von BÄRTALANFFY (1948), un organismo pequeño en crecimiento: su superficie es grande en relación con el volumen y la asimilación o introducción de sustancias procedentes del medio es elevada en su periferia, mayor que el catabolismo, de manera que la masa aumenta; la superficie aumenta relativamente menos que el volumen y llega un momento en que se alcanza un equilibrio entre la superficie (proporcional al anabolismo) y el volumen (proporcional al catabolismo). Este tipo ideal de organismo unicelular corresponde al A de los tipos de metabolismo del autor citado.

Podría suponerse que existen distintos equilibrios metabólicos bajo diferentes temperaturas, y, por esta razón, las células detienen antes o después su crecimiento y alcanzan dimensiones diversas. Sin embargo, falta la necesaria comprobación experimental.

En relación con este punto deben recordarse las ideas de RASHEWSKY (1936, 1947) sobre la importancia que tiene sobre la morfología celular, las fuerzas generadas por la difusión a través de la periferia de las células. Tampoco existe fundamento experimental; en el tercer capítulo volveremos a ocuparnos de sus hipótesis.

Tamaño de los cromosomas.— El núcleo posee sus mecanismos propios de variación, bajo la acción de la temperatura. Esta afecta, por una parte,

vamente cortos y están ligados a ritmos fisiológicos, como son las variaciones diarias o relacionadas con las horas de las comidas en el volumen de los núcleos de las células hepáticas de ratas, batones y carpas. En algunos de estos casos se ha visto que las variaciones de vol nuclear marchan paralelamente a las oscilaciones en la cantidad de glucógeno presente. (CASPERSSON & HOLMGREN, 1934; SCHROETER, 1937; NICOLAI, 1938, 1940; SCHREIBER & ANGELETTI, 1940). O. HERTWIG (1898) cree que la formación de "nucleinas" va más deprisa a temperatura elevada. GROMOVA (1941) halla que el contenido nuclear en ácido timonucleico aumenta cuando sube la temperatura a 30° C. (en Paramecium caudatum), y disminuye por la temperatura baja, asfixia o hambre. Las observaciones de este p hacen pensar en una posible y relativamente rápida acción de la temperatura sobre el ~~ve~~ la masa nuclear.

Sin embargo, esta acción se ha estudiado preferentemente cuando se puede observar sobre los cromosomas. El tamaño de los cromosomas parece estar regulado por factores externos que actuarían de dos maneras, cambi la masa de substancia seca y variando su grado de imbibición. Según KUWADA & SAKAMURA (1926) la imbibición dependería también del pH.

Los cromosomas serían menores bajo condiciones deficientes de nutrición (GEITLER, 1938); en los cultivos de tejidos, los cromosomas pueden ser mayores que en el organismo de donde proceden las células (en la gallina, HANCE, 1926, ^{cf. GEITLER.} 1927), en larvas haploides de Triturus, los cromosomas son mayores que en los diploides normales (FAMHAUSER, 1934). Estos datos indican la variabilidad de los cromosomas por la acción de agentes externos; pero, entre los animales, no conocemos más datos sobre relaciones entre tamaño de cromosomas y temperatura que los de ERDMANN (1908) en Strongylocentrotus, donde son mayores a temperatura más baja.

Entre los vegetales hay más datos; pero algunas observaciones antiguas sobre la acción de la temperatura sobre las dimensiones de los cromosomas no son de fiar (SCHRAMMEN, 1902, HARTMANN, 1919), pues no se sabe ciertamente si se refieren, en realidad, a simples variaciones en el grado de espiralización, que se sabe está sujeto a la acción de la temperatura.

parecen comportarse a la inversa (HEITZ, 1927). Según SCHRAMMEN (1903) en Vicia faba los cromosomas son menores a temperatura baja, lo cual es compensado entonces por la más fácil formación de núcleos dobles, con reunión de cromosomas que no se acaban de separar. Según RESENDE, de LEMOS-PEREIRA y CABRAL (1944) los cromosomas de Aleo nitroformis, Trillium sessile y Vicia faba se acortan bajo temperaturas excesivas, muy altas o muy bajas, lo que se muestran inclinados a atribuir a deshidratación. DARLINGTON & LACOUR (1938), GEITLER (1938, 1940), WILSON & BOOTHROYD (1944) en diversos vegetales, ponen de manifiesto la aparición de zonas heterocromáticas en los cromosomas sometidos a temperatura baja, de determinación genética; pero cuya realización depende de circunstancias fisiológicas ligadas con la temperatura.

Pelivalencia somática.— Los cambios que representan una duplicación estructural de los materiales genéticos pueden presentarse de dos maneras: o bien se limitan solamente al soma, o bien se hacen transmisibles a través de células germinales. En el segundo caso se tiene la conocida poliploidía, y en el primero la pelivalencia de núcleos somáticos que, como es obvio, jamás puede darse en organismos unicelulares, como causa de fluctuaciones individuales de talla, aunque PIEKARSKI (1941) cree probable que en los núcleos de los ciliados se puede presentar endomitosis.

HEIBERG (1908) en hígado y páncreas de ratones observó que en los más crecidos el volumen nuclear era aproximadamente doble que en los jóvenes entreviendo, por primera vez, la posibilidad de una duplicación del volumen nuclear durante el crecimiento. HEIDENHAIN (1907, 1911, 1912, 1919, 1923) expone su "Teilkörpertheorie", imaginando que las estructuras orgánicas se forman por "polimerización" de sistemas de un orden de dimensiones inferior. Imaginando que, tanto en el núcleo como en el citoplasma, hay un número constante de unidades vitales que se duplican a cada división, se explica la constancia en la relación cariocitoplasmática. Inspirado por HEIDENHAIN para buscar una base experimental a estos puntos de vista especulativos, JACOBET (1925, 1926, 1931, 1935) estudió órganos compuestos

ban en la relación 1:2:4... como postulaba la teoría de la existencia de sistemas de partes discretas que se multiplicaban por duplicaciones sucesivas. En principio parece darse, si bien la duplicación rítmica de volumen nuclear no es tan regular como pretendieron los más entusiastas partidarios de la idea, debido a que el incremento en el número de cromosomas puede estar sujeto a perturbaciones o queda enmascarado por variaciones no correlativas en la cantidad de jugo nuclear. Hoy día existe una literatura bastante extensa sobre este tema. La formación de núcleos con valencia superior es frecuente entre los insectos, aunque parece no es siempre equivalente a la división interna de los vertebrados. Los fascículos cromosómicos de los dípteros constituyen un caso especial de este orden. En Gerris (GEITLER, 1939) la duplicación se realiza a través de una "endomitosis" especial que se inicia de manera semejante a una mitosis. Pero quizá en otros insectos el proceso es más simple. En los vegetales se presenta asimismo división interna, en general más sencilla que la endomitosis de Gerris; pero muy frecuentemente el volumen del núcleo no es exactamente correlativo del grado de poliploidía conseguida, porque el jugo nuclear aumenta de otra manera: en Stauromatium guttatum (GRAFL, 1939) el volumen del núcleo octoploide es dos veces y media, y no solamente dos veces, mayor que el tetraploide.

La poliploidía somática suministra un medio para aumentar el tamaño de las células y a nosotros nos interesa porque se ha demostrado que los factores externos pueden influir en su determinación. WISCH & FLÜGEL (1951) en la planta Kalanchoe blossfeldiana hallan que el estímulo producido por una reducción en las horas de iluminación ("día corto") refuerza las tendencias a la división interna, las células del mesofilo aumentan en consecuencia de tamaño, y la planta se vuelve más suculenta.

Mucho más interesante es el trabajo de G. HEINWIG (1942), que estudia Rana fusca criada a 20-21°C. y a 5-6°C. En las células del hígado y del pronefros se presentan dos tipos de núcleos, cuyos volúmenes están en la relación 1:2. En las ranas desarrolladas bajo temperatura más fría, la proporción de los núcleos de la clase grande es elevada; en las criadas

Los núcleos de la medula y de los ganglios son iguales y su volumen es tal que forman una clase exactamente intermedia entre aquellas (1:1,44:2). Con la edad de los animales crece el tamaño de los núcleos, conforme ya se dijo en otro lugar; pero no por duplicación, sino que se trata de un crecimiento espúreo que es posible se deba a imbibición. Es notable que la temperatura no afecte especialmente a este crecimiento espúreo, sino que actúa determinando las proporciones entre las distintas clases de núcleos. Así se confirma lo que el propio autor había sugerido con anterioridad (G. HERTWIG, 1931).

Estos importantes hallazgos de HERTWIG sería de desear que se confirmasen en el estudio de otros grupos. Sugieren la posibilidad de que la temperatura baja actúa favoreciendo las divisiones internas y aumentando la proporción de células con núcleos de mayor valencia. Sería un medio, a través del cual, la baja temperatura favorecería la producción de individuos de mayor tamaño.

Conclusiones.— La temperatura puede determinar el tamaño de las células a través de diversos mecanismos biológicos. Una temperatura baja puede aumentar la hidratación, puede perturbar las divisiones conduciendo a la formación de núcleos polivalentes, puede, en fin, retardar las divisiones celulares sin disminuir marcadamente el crecimiento. De todas estas maneras se contribuye a la formación de células de dimensiones superiores. Núcleo y citoplasma son afectados en distinto grado, por cuya razón la relación cariocitoplasmática se altera; pero esta es una consecuencia y no la causa de los cambios celulares. Desplazamientos en el equilibrio metabólico y en las corrientes de difusión pueden desempeñar cierto papel; pero se carece de datos experimentales. Añadiremos que PEARSALL (1929) sugiere un rápido endurecimiento de la membrana en agua de temperatura elevada, como determinante del menor tamaño de las células de Ceratium.

La acción de la temperatura sobre las dimensiones de las células, si bien muy simple en sus efectos, nos aparece como extraordinariamente compleja en su detalle. Posiblemente son muy diversos los mecanismos biológicos que coinciden o interfieren con el resultado final que una elevación de la temperatura determina en un ambiente de B célula.

"Dauermodifikationen" en protozoos.- Es aceptable que los cambios inducidos por la temperatura perduren unas cuantas generaciones, aunque los animales se retornen a un ambiente diferente, en aquellos protozoos en los que se transmite una gran masa plásmica a sus descendientes. OLIFAN (1936) que cree en las "Dauermodifikationen" ha estudiado Paramecium caudatum a diferentes temperaturas y observa como un clon criado a temperatura elevada, al colocarlo en un medio más frío, mostraba un retardo de en la división con respecto al criado, ya anteriormente, a baja temperatura. Sin necesidad de recurrir a una inducción determinada por precedentes condiciones de vida, podemos proponer la siguiente explicación: se trata de una consecuencia del menor tamaño de las células criadas a temperatura alta, que debían asimilar un tempo suplementario, para crecer hasta unas dimensiones que estuvieran en equilibrio con el medio frío, perdiendo en ello cierto tiempo y retrasando su división. Parece de MIDDISTON ^{cit. Olif} (1918) había hecho observaciones análogas a las de OLIFAN.

Poliploidía.- Cuando la multiplicación del número de cromosomas tiene lugar en los gametas y en el huevo, nos hallamos ante un nuevo orden de hechos, apareciendo la poliploidía como caracter genotípico. Esta poliploidía hereditaria, bien diferente de la polivalencia somática, ha sido mucho mejor estudiada; que pero nos interesa mucho menos, salvo en algunos aspectos que se refieren a dos extremos: a la más perfecta adaptación de los poliploides a los climas fríos y a la frecuente determinación de la poliploidía por enfriamiento. La acción directa de la temperatura y la selección coinciden una vez más.

GERASSIMOW (1902, 1904) observa que en Spirogyra el tamaño de las células es función del volumen nuclear; tratando células en división por el frío, éter, cloroformo o hidrato de cloral, se perturba la división y se obtienen células de masa nuclear doble. En S. majuscula se ha conseguido su copulación, obteniendo zigotos de los que nacen filamentos poliploides, con núcleos grandes. Según USPENSKY (1935) en los cultivos de Spirogyra se forman poliploides con cierta facilidad; de esta manera se originarían series de especies, como S. condensata-S. porticalis,

antes en Procladia sonchae. También admite la existencia de series poliploides en Spirogyra. ^{KALLIO (1949) ha obtenido células diploides de Micrasterias por enfriamiento} Nos hemos extendido sobre estos casos, por tratarse de algas que nos interesan más especialmente; resumir lo publicado sobre poliploidía de otras plantas y de animales es imposible.

Las alteraciones del aparato cromosómico que conducen a la poliploidía son inducidas por el frío, que inactiva el huso, ^{(Chaetopteryx (HEMLEY & COSTELLO, 1949) y en} en diversos anfibios (FANKHAUSER & HUMPHREY, 1942; GALGANO, 1949; FANKHAUSER, 1942). Coagulantes citoplásmicos (vitamina K, heparina) pueden suprimir la división celular por aumento de la viscosidad, de manera que favorecen la partenogénesis (HALABAN, 1949; HEILBRUNN & WILSON, 1949) y, en ciertas ocasiones, tal vez, la poliploidía. Bien conocida es también la acción de sustancias carioclásticas (colquicina, etc.); pero para nosotros tiene especialmente interés la de la temperatura.

La distribución de los poliploides indica las circunstancias bajo las cuales los poliploides se dan con mayor frecuencia, o donde la poliploidía representa un mayor valor de supervivencia y, cuando se presenta, es recogida y fijada por la selección natural. Entre las plantas los poliploides son más robustos, de crecimiento más lento (a veces los diploides son anuales y sus poliploides, perennes) y en ocasiones viven en condiciones extremadas: lugares salados o muy calizos, etc. Entre las malas hierbas hay muchos poliploides cosmopolitas (Capsella bursapastoris, Solanum nigrum, por ejemplo) derivados de formas diploides de distribución geográfica mucho más limitada. En general, la proporción relativa de poliploides va aumentando hacia el Norte (TISCHLER, 1934, 1942, 1946; LÖVE & LÖVE, 1949) o al ascender en altura (SOKOLOWSKAJA & STRELKOVA, 1940). En los grupos de plantas que ^{tuvieron su máxima expansión} ~~vivieron~~ en tiempos pretéritos, hoy en día hay una mayoría de poliploides (STEBBINS, 1940), como si se hubieran presentado más ocasiones, por el mayor tiempo transcurrido, para dar este paso.

Entre los animales se presentan hechos comparables. Entre los curculidos que presentan poliploidía, los diploides se hallan en antiguos refugios siendo poliploides las formas que se han extendido sobre las porciones glaciadas. Los salmónidos escandinavos forman una serie poliploide, cuyo origen se fija en el pleistoceno (SVÄRDSON, 1945); este extremo se ha dis-

energía de desarrollo y quizá su frecuencia es mayor hacia el Norte. En Trichoniscus la forma triploide vive en ambientes más desfavorables. En los animales la poliploidia va ligada con mucha frecuencia, aunque no siempre, a la partenogénesis (Artemia, ARTOM, 1926; BARIGOZZI, 1934, 1936; GROSS, 1932, 1935; STELLA, 1933. Trichoniscus, VANDEL, 1940. Curculiónidos, SUOMALAIEN, 1947; JAHN, 1941). En diversos crustáceos - cladóceros, Triops, ostrácosos- aparecen formas partenogénicas hacia el Norte, mientras que en el Sur se presentan colonias bisexuales; los datos que se poseen sobre Heterocypris incongruens, que se halla en este caso, indican que tanto las formas partenogénicas como las bisexuadas son diploides (BAUER, 1940). En los animales también el tamaño de los poliploides es mayor que el de los correspondientes diploides en muchos casos. Por ejemplo, el Megacyclops viridis con 12 cromosomas, mide unos 2,2 mm. y es, verosímilmente un poliploide de la variedad americana parous, con solo 6 cromosomas y de 1,2-1,4 mm. de longitud (CHAMBERS, 1912). Pero el número de células puede ser menor en los poliploides (Artemia, Triturus), de manera que el tamaño de los individuos está en relación distinta del de sus células.

La superioridad de los poliploides se ha basado en un efecto cuantitativo de los genes (MELCHERS, 1946) GESSNER, 1948) con mayor verosimilitud que en su capacidad para poder conservar ocultas un mayor número de mutaciones, susceptibles de ser utilizadas en momentos propicios de la vida de la especie. La situación hipergénica hace más difícil la manifestación de las mutaciones (una mutación recesiva tiene que aparecer en dosis cuádruple) de manera que la evolución de los poliploides es más lenta y se descomponen en razas geográficas con más dificultad. El aumento del tamaño puede repercutir favorablemente en el equilibrio metabólico. Según SCHWANITZ (1950) la relación superficie/volumen en el polen de diploides es un 20 % inferior al de células haploides, y se supone una relación análoga entre las células vegetativas; la intensidad metabólica debe ser inferior en los de mayor valencia.

Las mismas ventajas adaptativas que se han puesto de manifiesto al

ción de los diploides con sus haploides, explicándose así el creciente predominio de la fase diploide sobre la haploide en la evolución del reino vegetal. Este proceso se relaciona con la noción de las "polimerizaciones" sucesivas de HEIDENHAIN (BAUTZMAN, 1948). El paso a la diploidia, la fijación de la misma como si fuera haploidia, y volver a duplicar en la reproducción sexual, sería un proceso orgánico, acompañante de la evolución de los vegetales (SCHUSSNIG, 1927, 1934). En relación con la alternancia de generaciones y con la mejor adaptación de los poliploides a las temperaturas bajas, se puede señalar que ^{en} algunas florideas de los mares nórdicos (FRITSCH, 1945, pág. 727), los individuos haploides tienden a presentarse en verano, mientras que los diploides atraviesan el invierno.

Conclusiones.- La existencia de "Dauermodifikationen" en los protozoos, inducidas por la temperatura, no está suficientemente probada.

La temperatura baja, aumentando la viscosidad del plasma, puede favorecer la aparición de la poliploidia hereditaria y esta parece ser la única acción directa de la temperatura sobre el genotipo, si se prescinde de las alteraciones en las probabilidades de entrecruzamiento cromosómico (PLOUGH).

La poliploidia aparece como un medio para obtener formas de mayores dimensiones o con mayor valencia ecológica, que son seleccionadas de preferencia bajo un clima frío. Buen número de invasores nórdicos que se distribuyen sobre las zonas glaciadas o de especies con tendencia expansiva y cosmopolita son poliploides. Interesa insistir una vez más sobre el paralelismo de la acción directa de la temperatura -incluso sobre el genotipo- y su acción indirecta ejercida a través de la selección natural.

La regulación de las dimensiones.— El tamaño de un animal depende del número de células que lo forman y de las dimensiones de éstas, y puede seguir, hasta cierto punto, unas leyes independientes de las que regulan la relación entre temperatura y dimensiones celulares. En los homeotermos, por ejemplo, la relación entre dimensiones totales y temperatura tiene poco que ver con la misma relación entre dimensiones celulares y temperatura, por hallarse las células sometidas a una temperatura equivalente. En un plano superior, la determinante directa de la talla total son los organizadores ontogenéticos, la remota es, por lo menos en una parte de los animales, la adaptación de superficies y volúmenes a determinadas características metabólicas. En el apartado 6 se han examinado algunos aspectos en relación con la células y con los seres unicelulares, aquí debemos ocuparnos solamente de los metazoos.

La temperatura y el metabolismo.— El consumo de energía es relativamente mayor en un animal sometido a una temperatura alta (TITSCHAK, 1925). En Salmo fario la relación entre los tamaños del organismo al final de su vida larvaria y al nacer es menor cuando la temperatura es más elevada, como si, en estas condiciones, hubiera mayor gasto de materia (GRAY, 1928). A la misma causa se atribuye la reducción de las dimensiones al final del desarrollo determinadas por una elevación de la temperatura en Limnaea y en Drosophila (IMAI, 1937). El calor de mantenimiento aumenta a expensas del de síntesis en un organismo criado a temperatura alta (WETZEL, 1936)

Las dimensiones del cuerpo y el metabolismo.— El metabolismo, expresado por el consumo de oxígeno, se ha relacionado con la masa o dimensiones de los animales. Para KITTEL (1941) sería proporcional al peso, para SARRUS & RAMEAUX (1839) a la superficie, y KLEIBER (1947) halla más adecuada una relación intermedia, con la potencia $3/4$ del peso. BARTALANFFY (1948 y trab. anteriores) distingue y separa tres tipos de metabolismo en los metazoos: 1. Consumo de oxígeno proporcional a la superficie (peces, ^{quizá también copépodos (RAYMONT & FAULT, 1951)} mamíferos). 2. Proporcional a la masa (larvas de insectos, ortópteros, helicidos). 3. Sigue una relación intermedia (planórbidos).

un menor consumo de oxígeno en los individuos grandes, aunque in vitro explantados de tejidos homólogos de animales grandes o pequeños muestran la misma intensidad respiratoria (KLEIBER, 1947). De esta manera unas dimensiones grandes se pueden considerar "ventajosas" por disminuir el gasto de energía por unidad de peso. La producción de entropía tiende a disminuir cuando aumenta la talla del organismo (PRIGOGINE & WIAME, 1946).

No ha de perderse de vista que la aceptación de relaciones sencillas entre la intensidad del metabolismo y el volumen y la superficie de los animales es una simplificación. La cuestión es más complicada, porque involucra numerosos aspectos de la regulación de la temperatura, de las superficies absorbentes, de la movilidad, del consumo de energía por las partes móviles, y las implicaciones mecánicas de la organización espacial del ser.

La procedencia de los ejemplares y el metabolismo.— En animales curio-
ros de la misma especie, el metabolismo a la misma temperatura es diferen-
te según la procedencia de los ejemplares. Los que viven en un ambiente
más cálido tienen el consumo de oxígeno algo inferior al que les corres-
pondería en relación el metabolismo de los ejemplares sometidos a un clima
más frío. La diferencia se observa ^{también} en explantados de tejidos de peces ^{imparentados}
^{procedentes} de diferentes localidades o de distintas estaciones del año. Existen,
por tanto, una regulación fisiológica, hereditaria o no, con valor
adaptativo, que es independiente de las dimensiones (SPAROK, 1936; FOX, 1936;
FOX & WINGFIELD, 1937; ZEUTHEN, 1947; PEISS & FIELD, 1950).

Desarrollo de los organismos.— En general, el calor aumenta el número
de divisiones celulares en unidad de tiempo; pero la masa total queda
inferior y en el desarrollo de los huevos, la temperatura elevada acelera
más el desarrollo del polo animal que el del vegetativo (G. & P. HERTWIG,
1930). Una acción diferencial de la temperatura, sea ésta, sea sobre
la madurez sexual y el crecimiento, puede influir sobre las dimensiones
finales del organismo. Muy frecuentemente se achaca el mayor tamaño de los
animales criados en aguas frías a venir retardada la madurez sexual, que es

Es interesante la distinción de tipos de metabolismo de von BÄRTALANFFY porque pueden ponerse en relación con los distintos tipos de crecimiento. La dependencia de la masa (insectos) determina un crecimiento indefinido, según una curva exponencial; la dependencia de la superficie (peces, mamíferos) determina un crecimiento retardado, según una curva sigmoide, tendiéndose a un equilibrio entre superficie y volumen. Las curvas sigmoideas de crecimiento a distintas temperaturas tienen la asíntota superior a diferente altura, más alta cuando la temperatura es más baja. La naturaleza de este equilibrio es comparable al de que se daría en seres unicelulares, discutido en otros lugares.

Conclusiones.- Aparte de la acción directa de la temperatura sobre las células, en los metazoos debe contarse con una regulación de las dimensiones totales relacionada con las exigencias metabólicas del animal y las relaciones de superficies y volúmenes.

A temperatura alta hay un mayor consumo de energía, y los animales pequeños tienen un mayor consumo de oxígeno relativo que los grandes. Por esta coincidencia, los organismos individuales de pequeño tamaño pueden estar mejor adaptados a una temperatura alta. Pero el estudio comparado de individuos de la misma especie, que viven sometidos a temperaturas diferentes, muestra que aquella relación no es necesaria, porque puede existir una regulación fisiológica en otro sentido.

Es verosímil que la temperatura, afectando de manera diferencial a diferentes aspectos del desarrollo, o determinando la relación adecuada entre superficie y volumen del animal, pueda actuar directamente sobre las dimensiones totales, independientemente de la acción directa sobre el tamaño de las células y de sus núcleos.

En general, los organismos de gran tamaño, ^{en un medio frío} se puede considerar ~~en condi-~~ como capaces de un mayor rendimiento, mayor que los de menores dimensiones.

Salinidad.— Para KIESELBACH (1935) un incremento de la salinidad actuaría sobre los infusorios análogamente a la elevación de temperatura. En Paramecium caudatum y P. multimicronucleatum (FRISCH, 1939) al aumentar la salinidad aumenta la viscosidad y disminuye la cicloisis del plasma, disminuye el tamaño, no por pérdida de turgor, sino por causa del menor tamaño de las células hijas que resultan de la división, lo cual atribuye a subalimentación, por escasez de bacterias. Según datos de HERFS (1922), PACKARD (1926) y FINLEY (1930) la adición de agua de mar, hasta un 6%, acelera el ritmo de multiplicación en Paramecium caudatum. Según HAYES (1930) Paramecium consume menos oxígeno cuando aumenta la salinidad. LOEFER (1939) comprueba una disminución del tamaño de Glaucoma pyriformis cuando aumenta la salinidad del medio; pero no cree que se deba a subalimentación. Según MAST & HOPKINS (1941) cuando se pasan individuos de Amoeba nira a una solución de concentración diferente, cambia el tamaño, mas luego retorna lentamente al primitivo; una concentración elevada reduce inmediatamente las dimensiones.

Las observaciones de WIMPENNY (1946) sobre la diatomea Rhizosolenia styliformis no permiten conclusiones claras. Los datos de LUCAS & STUBBINGS (1948) indican que Biddulphia sinensis es mayor en agua menos salina.

Los núcleos de las larvas de erizo de mar serían menores en un medio de salinidad más elevada (DRIESCH, 1893).

Observaciones empíricas en rotíferos (VARGA, 1944, 1945) y en Daphnia (FINDENNEG, 1948) indican que el tamaño es menor en aguas más concentradas, de mayor conductividad. Verosíblemente el medio constituido por el agua del suelo contiene más sales en disolución que el agua de lagos, y en relación con esta diferencia podría ponerse el menor tamaño de las diatomeas (LUND, 1945) y de los rotíferos (DONNER, 1951) del suelo, en comparación con individuos de las mismas especies procedentes de otros tipos de biotopos.

Uno de los animales más estudiados en relación con su adaptación a diferentes salinidades es Artemia salina (GAJEWSKI, 1921; KUENEN, 1939; KRISZ, 1946). Aumentando la salinidad disminuyen las dimensiones totales y

vamente menos alargados. Como que su sangre es hipotónica, los animales que viven en la salmuera más concentrada deben realizar un mayor trabajo de regulación osmótica. Según WEISZ (1946) la velocidad de desarrollo es mayor en el agua más salada; pero el tamaño final no es diferente, en lo que está de acuerdo con BOND (1932) y se aparta de otros investigadores.

En diversos crustáceos de origen marino, como son las bien conocidas reliquias de la región del Báltico, se ha señalado una disminución del tamaño en relación con un descenso de la salinidad. Análogamente se comportan diversos Gammarus del grupo del locusta al penetrar en aguas más desaladas: la longitud disminuye, se reduce el número de artejos en los flagelos de las antenas y aumenta la desigualdad entre las ramas del último urópodo, modificaciones que se pueden considerar como neoténicas.

SCHMIDT (1917, 1919) había sugerido que el número de vértebras de los peces estaba ligado también con la salinidad, y no solamente con la temperatura. Según HUBBS (1926) y MILLER (1950) un aumento de la salinidad actúa como una disminución de la temperatura sobre la segmentación de diversos peces, es decir, aumenta el número de unidades.

Gammarus pulex y Gasterosteus aculeatus resisten mejor una elevación de la temperatura en presencia de mayor cantidad de sales (MERKER, 1939, 1940).

En resumen, un aumento de la salinidad produce una ~~determina~~ disminución de las dimensiones en los seres de origen dulciacuícola; pero su efecto es inverso en los de procedencia marina.

Reacción.— CHALKLEY (1929) observa que el volumen de Amoeba disminuye por pérdida de agua al pasar el pH de 6 a 7. En Amoeba proteus el tamaño es máximo entre pH 7,8 y 8,4 (ELLINGSTON, 1930). El volumen de Paramecium bursaria, según datos de LOEFER (1938) disminuye para la acidez extrema, lo mismo que para la alcalinidad aumentada; pero el máximo se halla del lado ácido. El máximo valor de la relación longitud/anchura se da para pH=5,6 y decrece en ambos sentidos. El número de simbiontes es mayor en los ejemplares cultivados en medio más alcalino. Según WERMEL (1930) las cápsulas

en blástulas de erizo de mar, halla que los medios más ácidos condicionan la formación de núcleos más voluminosos. Entre los crustáceos, las investigaciones de LOWNDES (1928) en Acanthocyclops languidus no pusieron de manifiesto diferencias significativas entre los individuos de poblaciones criadas bajo distinta reacción del medio.

En general, de las observaciones transcritas, se deduce que si algún efecto específico tiene la reacción del medio sobre las dimensiones, éste consiste en un ligero aumento del tamaño a pH más bajo.

Acá Inanición.— En la mayoría de los textos de protozoología se recopilan datos sobre células de rizópodos e infusorios de masa notablemente disminuida, cuya determinación se atribuye a la acción del hambre. Según WOLTERECK (1919) en medios con poco alimento viven razas de Daphnia de pequeño tamaño, cuyas células serían menores por una disminuida presión osmótica de los jugos del cuerpo. WALTER (1922) encuentra que ciertos ciclopidos pueden ser menores si el alimento es escaso, aunque no detalla si trabaja con las mismas estirpes a igual temperatura. Ya se ha hablado en otro lugar de cambios rítmicos en el volumen nuclear de células ^{hepáticas y} pancreáticas de peces, urodelos y mamíferos, relacionados con las horas de las comidas. Todos estos datos indican una posible dependencia del tamaño de las células y de los organismos en relación con las condiciones de nutrición.

Radiaciones.— Numerosas observaciones en bacterias, hongos, algas, otros vegetales, protozoos y tumores muestran que, en general, a continuación de la irradiación, se observa un aumento del tamaño de las células o de sus núcleos (LEA, 1946). En una parte de los casos no se requiere mayor explicación que la inhibición de la división que se sabe provocan las radiaciones ionizantes. Si las células no pueden dividirse, aumenta su tamaño, sin incrementarse su número.

La radiación de onda corta tiene unos efectos totalmente opuestos a la radiación calorífica, porque aquella actúa modificando, al azar de sus efectos energéticos, unidades estructurales de la materia viva, mientras que el

aumento de temperatura influyen en cambio, acelerando los procesos metabólicos de la célula o deshidratándola.

Diversas sustancias químicas.- Es conocida la acción de diversos productos (colquicina, alcanfor, alfa-naftilamina) que favorecen la aparición de poliploides en levaduras, fanerógamas, etc. Pero apenas puede esperarse que intervengan estas sustancias en la naturaleza, y no se han utilizado en nuestras experiencias.

Cierto interés, aunque no directo, sino sugerente de otras acciones, tiene la observación de BROWNING (1949) que suministrando oxalato a Drosophila, junto con el alimento, se hace más frecuente el entrecruzamiento cromosómico, especialmente cerca de la región del centrómero, lo cual explica por precipitación del calcio que modifica la viscosidad, precisamente en el lugar indicado, que es el más susceptible a la influencia del calcio y de la temperatura.

Conclusiones.- Las dimensiones de los organismos pueden ser influidas por factores externos diferentes de la temperatura. Aunque su importancia es secundaria, es preciso tenerlos en cuenta al enjuiciar el resultado de observaciones o experiencias en que estos otros factores pueden no ser constantes.

Podríamos transcribir, como conclusión, las palabras de FAUPEL-FRÉMIET (1925): "En resumé, l'accroissement de la pression osmotique, de l'alcalinité ou de la temperature determine un même resultat, l'abaissement de la grandeur cellulaire caractéristique d'un stade déterminé"

Sin embargo, para los animales de origen marino, una disminución de la salinidad determina una reducción de las dimensiones.

1.- INTRODUCCION.

El contenido de este capítulo es bastante heterogéneo, como recopilación que es de una selección de observaciones realizadas al azar de otros estudios. Se había reunido una considerable cantidad de datos, basados en observaciones propias, en los que se manifestaba la influencia de la temperatura sobre el tamaño y el de éste sobre las proporciones; pero muchos de ellos, considerados aisladamente, no tienen valor probatorio, aunque pueden interpretarse a la luz de las ideas sobre las relaciones entre temperatura y morfología que se van exponiendo en este trabajo. Por esto la exposición se ha reducido a una serie de ejemplos demostrativos o sugerentes de nuevos problemas. Una parte de las observaciones habían sido publicadas en trabajos anteriores, aunque no se habían comentado dentro de un marco tan general.

El material va distribuido en tres apartados: 1) Cambios en la morfología que se suceden en una misma población, al compás del ciclo térmico anual. 2) Diferencias observadas en poblaciones de biotopos sujetos a diferente temperatura. 3) Estudio de algunas relaciones entre forma y otros caracteres y tamaño, consideradas independientemente de la acción primaria de la temperatura sobre las dimensiones. Este último aspecto es fácil de estudiar en material conservado, aun cuando no se posean datos exactos de las condiciones ecológicas en sus biotopos, y tiene evidente importancia en sistemática y morfología.

Generalidades.- Los datos que se presentan a continuación tienen el valor de ejemplos generales, casi siempre muy incompletos, porque muchas especies se presentaron o se estudiaron solamente durante una parte del año. En general, la duración de una generación es desconocida y las observaciones no son lo suficientemente seguidas para tener idea del cambio de dimensiones. Parece que las alteraciones de tamaño reposan en una acomodación directa, y no en el resultado de una selección, puesto que, para las algas, tenemos los datos referentes a Scenedesmus que así lo atestiguan, y para los crustáceos, las diferencias son claramente perceptibles de una generación a la siguiente; pero no arriesgaríamos una generalización, quizá en Ceratium o Euplotes existen genotipos distintos que dominan alternativamente. Es un problema que debería ser resuelto en cada caso particular. Es preciso hacer destacar que algunas veces (Closterium danae, Cletoamptus retrogressus) el tamaño máximo no se da en la época ^{fria}, sino más adelante, como si una temperatura muy baja fuera, también, "desfavorable". En el precedente capítulo, apartado 3, se ha hablado de este mismo problema.

Se dan las dimensiones límite de unos cuantos ejemplares medidos de cada recolección, dentro de un mismo año. Es natural que, de esta forma, solo se notan las diferencias en los organismos que las presentan muy grandes y han quedado sin utilizar un gran número de seres en los que, una elaboración estadística meticulosa de series numerosas, hubiera puesto de manifiesto, sin duda, variaciones análogas en las dimensiones.

Flageladas.- Son ~~organismos~~ organismos que ofrecen condiciones favorables para el estudio del cambio de dimensiones. Las ventajas estriban en que no hay una disminución regular y continua de las dimensiones, como parece existir en muchas diatomeas, y que la multiplicación por simple bipartición se presta más a observar las diferencias de talla entre los individuos de diferentes poblaciones que la formación de esporas múltiples. Quizá se añade la menor rigidez de la membrana, en una parte de las especies.

de Barcelona.

Mes	agosto 1939.	julio 1940	agosto 1940
Dimensiones	30-31 x 18-20 μ	32-37 x 20-23 μ	28-34 x 16-22 μ

Lepocinclis texta (Duj.) Lemm.- Observaciones en un estanque de Barcelona. La forma más pequeña (julio) corresponde a la denominada "var. minor" por VORONICHIN.

Mes	abril	julio
Dimensiones	40-44 x 30-33 μ	35-43 x 24-30 μ

Euglena oxyuris Schwarda var. minor Defl. (= var. minor? Prescott, 1944).

En un estanque de Barcelona. Solo varía significativamente la longitud; el diámetro es siempre parecido, comprendido entre 15 y 20 μ . Las células mayores son, por tanto, relativamente más alargadas.

Mes	abril	julio	agosto
Longitud	120-155 μ	150-160 μ	136-152 μ

Trachelomonas intermedia.- Observaciones en un estanque de Barcelona.

Mes	abril	agosto
Dimensiones	18-20,5 x 15-16,5 μ	17-19 x 14-17 μ

Ceratium candelabrum (Ehrenb.) Stein.- Litoral de la Costa Brava. La longitud de los cuernos varía poco, generalmente no se observa diferencia a este respecto entre los ejemplares de distinta época del año.

Epoca del año	verano	invierno
Temperatura aprox.	25°C.	13°C.
Diámetro transversal	81-90 μ	90-115 μ

Ceratium carriense Gouret y su forma o subespecie volans (Cleve).- Mediterráneo. Ambas formas se consideran por algunos autores como representantes de aspectos temporarios de un mismo genotipo. C. carriense se halla en invierno, su diámetro transversal es de 74-80 μ ; volans se presenta en verano, con un diámetro transversal de 63-70 μ .

terium) por la forma del crecimiento de la membrana en la reproducción, quedan eliminadas las rápidas variaciones en el diámetro transversal; es de esperar que en ellas la longitud celular varíe mucho más que el diámetro, como en realidad sucede, y no solo en ellas, sino en todos los organismos.

Closterium acutum (Lyngb.) Bréb.- Estanque del Paraje de La Ciudadela, Barcelona. El diámetro no varía de manera apreciable, permaneciendo siempre comprendido entre 3 y 3,5 μ .

Mes	abril	mayo	julio
Longitud	162-168 μ	130-142 μ	134-140 μ

Closterium diana Ehrenb.- Estanque de Ibars (Prov. Lérida).

Mes	febrero	abril	agosto
Temperatura del agua	6,5°C.	18°C.	29°C.
Longitud	200-220 μ	230-240 μ	201-225 μ
Diámetro	18-20 μ	20-22 μ	19-21 μ

Cosmarium humile (Gay) Nordst.- Estanque de Ibars (Prov. Lérida).

Mes	febrero	abril	agosto
Temperatura del agua	6,5°C.	18°C.	29°C.
Dimensiones	14,5-16 x 16-16,5 μ	14-15 x 15-17 μ	13-13,5 x 14-15 μ

Staurastrum cuspidatum Bréb.- Observaciones en un estanque de Barcelona.

Mes	abril	julio	agosto
Dimensiones	20 x 20 μ	20-21 x 14-16 μ	16-19 x 15-17 μ

Protozoos.-

Centropyxis aculeata Stein.- Estanque de Ibars (Prov. Lérida).

Mes	abril	agosto
Dimensiones (sin apéndices)	130-147 μ	92-110 μ

Euplotes patella (Müller).- Dos formas, a las que dió sendos nombres de variedad en un trabajo anterior (MARGALEF, 1945) pueden presentarse alternativamente en un mismo biotopo, aunque a veces se manifiestan únicas y separadas, lo mismo que en caso de Ceratium carriense-volans. Ignoramos si se trata de razas distintas o de aspectos sucesivos de un mismo genotipo. La

reemplaza (por lo menos en un estanque estudiado asiduamente) por la "variedad" flabellata, de 100-200 μ de largo y células de 1,4 a 2 veces más largas que anchas.

Crustáceos.- En los copépodos, con una vida media de 1 a 4 meses, según las circunstancias, puede asegurarse que no hay selección. Por tratarse de generaciones constantemente bisexuadas, tampoco existen otras complicaciones, como, por ejemplo, en los cladóceros, donde puede interferir el ciclo reproductivo. El número de huevos es carácter ligado al tamaño e, indirectamente, a la temperatura. La duración de la vida en los cladóceros es mucho más breve; como que su fecundidad es, generalmente, muy grande, no se excluyen los efectos de una selección.

Diaphanosoma brachyurum Liévin.- Estanque de Ibars (Prov. Lérida).

Mes	abril	agosto
Temperatura	18°C.	29°C.
Long. hembras	825-900 μ	750-790 μ

Ceriodaphnia vulchella G.O. Sars - Estanque de Ibars (Prov. Lérida).

Mes	abril	agosto
Long. hembras	630 μ	360-400 μ
Nº medio de huevos en la cámara incubadora	3	1

Chydorus sphaericus (O.F. Müller) - En diversos estanques donde la especie es abundante y perenne se comprueban diferencias de talla. Los ejemplares de invierno llegan a alcanzar una longitud como vez y media los de verano. La talla viene además influida por otras características del agua; en las aguas muy eutróficas suelen ser bastante más pequeños que en las más puras. Por esta razón, cuando se comparan individuos de distintos biotopos de características diferentes, se ponen de manifiesto disparidades en las dimensiones, aun en la misma época del año.

(Clot de la Blacuna, Prov. Lérida) se pudo seguir el ciclo de esta especie. En el transcurso de un año se desarrolla una sola generación, de manera que no pudo ponerse de manifiesto un efecto de la temperatura sobre las dimensiones. Aducimos, sin embargo, este caso como demostrativo contraste con los copépodos de vida más breve, que dan 3-5 generaciones anuales y en los cuales es bien patente la ciclomorfosis.

Acanthocyclops vernalis (Fischer) - En esta especie, la dependencia de las dimensiones con respecto a la temperatura fueron ya puestas de manifiesto por COKER y AYCOOK, como se han indicado en el capítulo II, apartado 5. Las siguientes observaciones fueron hechas en ^{al aire libre} acuarios, en Barcelona (1939-42), desconociendo los trabajos ~~citados~~ de los autores citados. Se da la longitud total incluyendo la furca, pero sin contar las sedas furcales

E poca del año	enero a marzo	julio a septiembre
Longitud machos	0,95 - 1,05 mm.	0,79 - 0,93 mm.
Longitud hembras	1,45 - 1,70 mm.	1,10 - 1,45 mm.

Tropocyclops prasinus (Fischer) - En la tabla III-1 figuran las medias y dispersiones "standard", así como la variabilidad, de una serie de dimensiones apreciadas sobre grupos de diez ejemplares del sexo femenino, procedentes del estanque de Ibars (Prov. de Lérida). No es preciso aumentar el número de variantes para tener clara idea de la ciclomorfosis.

Las dimensiones se tomaron siguiendo la pauta de otros autores que han aplicado métodos biométricos al estudio de los ciclopidos (cf. PIROCCHI, 1942), con algunas excepciones: la longitud del cefalotórax y la de los tres últimos segmentos del abdomen se tomó en total, o sea, desde el borde anterior del primer segmento incluido hasta el borde posterior del último, y no sumando las longitudes parciales de los distintos segmentos, a pesar de ser más exacto este último proceder. Además se ha medido la longitud del último artejo de la antena, dato omitido por los otros autores y que resulta bastante variable en el curso del ciclo anual.

La variabilidad aparece mayor en aquellas dimensiones cuya apreciación ofrece dificultades técnicas y, por tanto, da una mayor imprecisión. Aparte

Características biométricas de *Tropocyclops prasinus* en el Estanque de Ibers (Provincia de Lérida) en distintas fechas. Mediciones efectuadas sobre series de 10 hembras ovíferas conservadas en formal al 4%. Se da la media, su error standard, la dispersión standard, en micras, y la variabilidad.

	17 abril 1946				2 agosto 1946				9 febrero 1947				29 junio 1947			
	Mae	σ	V	Mae	σ	V	Mae	σ	V	Mae	σ	V	Mae	σ	V	
Longitud del cefalotórax.....	449,9±5,6	17,7	3,9	389,8±4,8	15,1	3,9	449,1±6,2	19,5	4,3	394,7±7,3	23,0	4,3	394,7±7,3	23,0	4,3	
Long. primer segmento abdomen	80,9±1,2	3,7	4,6	75,9±0,9	3,0	3,9	82,9±2,0	6,3	7,7	76,1±0,9	2,9	7,7	76,1±0,9	2,9	7,7	
Long. 3 segm. abdom. posteriores	119,2±1,6	5,2	4,4	104,6±0,9	2,8	2,7	114,9±1,5	4,6	4,0	106,3±1,3	4,2	4,0	106,3±1,3	4,2	4,0	
Long. cuerpo sin furca (1)....	649,9±5,3	16,8	2,6	570,3±5,4	16,9	3,0	646,9±7,3	23,2	3,9	577,1±8,0	25,2	3,9	577,1±8,0	25,2	3,9	
Long. cuerpo sin furca (2)....	644,1±4,9	15,4	2,4	554,2±3,9	12,5	2,2	630,2±9,3	29,4	4,7	572,3±6,4	20,2	4,7	572,3±6,4	20,2	4,7	
Anchura máxima cefalotórax....	229,5±1,3	4,0	1,7	218,6±1,1	3,4	1,6	228,9±1,8	5,8	2,5	216,2±2,1	6,8	2,5	216,2±2,1	6,8	2,5	
Long. último artejo antenal....	49,2±0,4	1,3	2,6	40,5±0,3	1,1	2,7	47,4±0,6	1,9	4,0	41,5±0,3	0,9	4,0	41,5±0,3	0,9	4,0	
Longitud de la furca.....	50,7±0,4	1,4	2,6	42,8±0,6	2,0	4,7	49,5±0,6	1,8	3,6	42,8±0,5	1,6	3,6	42,8±0,5	1,6	3,6	
Anchura de la furca.....	18,3±0,2	0,5	2,8	17,4±0,1	0,4	2,3	17,7±0,1	0,2	1,1	17,0±0,2	0,5	1,1	17,0±0,2	0,5	1,1	
Base furca a seda presapical....	24,9±0,4	1,3	5,2	22,3±0,8	2,5	11,2	24,5±0,4	1,2	4,7	21,3±0,5	1,7	4,7	21,3±0,5	1,7	4,7	
Seda apical interna furca.....	44,7±1,0	3,0	6,8	35,0±1,1	3,5	10,0	44,3±1,4	4,4	9,9	37,2±0,7	2,2	9,9	37,2±0,7	2,2	9,9	
Seda apic. mediana interna furca.....	232,4±3,3	9,8	4,2	195,6±2,7	8,7	4,7	233,5±3,8	12,0	5,1	185,6±5,5	17,5	5,1	185,6±5,5	17,5	5,1	
Seda apic. mediana externa furca.....	150,5±1,8	5,8	3,9	127,1±1,6	5,2	4,1	155,9±2,2	6,9	4,4	127,7±1,4	4,4	4,4	127,7±1,4	4,4	4,4	
Seda apical externa furca.....	36,5±0,7	2,1	5,7	31,1±0,5	1,7	5,5	37,1±0,4	1,4	3,8	30,3±0,6	2,0	3,8	30,3±0,6	2,0	3,8	
Número de huevos en cada saco.	7,7±0,3	0,8	2,4	6,0±0,2	0,7	11,7	5,4±0,2	0,5	9,3	5,2±0,2	0,6	9,3	5,2±0,2	0,6	9,3	

(1) Medida por adición de las precedentes dimensiones.

(2) Medida directamente. Resulta algo menor por ligeras superposiciones de los segmentos.

dinales que en las transversales; la longitud de ciertas sedas de la furca es, asimismo, bastante variable. Este ejemplo será tomado en consideración en el apartado 4 al criticar los métodos biométricos que se apoyan en el estudio de índices lineales, porque los datos presentados muestran convincentemente que tiene lugar un cambio en las proporciones del cuerpo.

Los ejemplares de febrero y los de abril no difieren significativamente; seguramente nos encontramos en presencia de generaciones equivalentes, es decir, de poblaciones formadas por ejemplares cuya mayor parte han nacido y se han desarrollado bajo temperaturas poco desiguales. Tampoco son muy diferentes entre sí los individuos de junio y los de agosto, que pertenecerían a otra de las cuatro posibles generaciones anuales.

El número reducido de generaciones permite atribuir sin dudas las diferencias morfológicas a la reacción de un mismo genotipo bajo diferentes temperaturas. No es posible pensar que tenga lugar una notable ^{desviación} ~~deriva~~ genética por selección, como ocurre en otros artrópodos de generaciones más cortas (Drosophila). La relativa discontinuidad entre fenotipos sucesivos se explica porque cada generación cubre varios meses, tiempo suficiente para cambios ambientales notables.

Cletocamptus retrogressus Schrank.- Ejemplares del "Clot de la Llacuna" (Prov. Lérida), el mismo biotopo del que se estudió Arctodiatomus salinar sin encontrar ciclomorfois. Esta especie es de vida más breve que el citado diatómido y manifiesta claramente un ciclo temporal, aunque permanece indecisa la determinante ecológica, pues la salinidad varía también intensamente en el curso del año. Es sabido que la salinidad, en Artemia, actúa en el sentido que una concentración más elevada determina una fenogénesis cuyo resultado es un tamaño disminuido, hecho comprobado, por otra parte, en las razas españolas del mismo eufalópodo (MARGALEF, 1951). El ciclo de Cletocamptus es como sigue:

Mes	febrero	abril	junio	agosto
Temperatura	6,5°C.	23°C. (sol)	13°C.	31°C.
Clorinidad (g. Cl ¹ /l.)	4,24	5,92	10,70	8,25
Long. hembras (mm.)	0,65-0,69	0,69-0,78	0,55-0,60	0,60-0,66
Número de huevos por saco	14-15	13-30	9	8-10

Generalidades.-- El estudio de este aspecto es mucho más arriesgado, porque es segura la existencia de numerosas diferencias ecológicas, junto a la térmica, entre los biotopos que se comparan y ya sabemos con que intensidad estos factores pueden influir también sobre las dimensiones de los individuos. Aguas más ricas en sales, más eutróficas, albergan, en general, individuos de talla más reducida, y este efecto no es siempre separable del de la temperatura, porque suelen marchar paralelamente, es decir, es corriente que las aguas de temperatura más elevada sean, asimismo, más eutróficas. Por otra parte, al comparar poblaciones de localidades alejadas, siempre debemos contar con una posible diferenciación genética.

En otros trabajos nos hemos referido varias veces a que nuestras formas son de dimensiones relativamente pequeñas, cuando se comparan con los datos publicados sobre ejemplares centroeuropeos (MARGALEF, 1944, págs. 111-113).

Algas, excepto diatomeas.-- Se han registrado, con gran frecuencia, datos sobre el hallazgo de individuos de dimensiones menores en biotopos de temperatura más elevada; pero al carecer de observaciones exactas sobre la temperatura en el momento de la recolección y en tiempos que la precedieron, así como de información sobre otras posibles diferencias ecológicas, aquellos datos solo tienen el valor de una impresión general.

Las observaciones más seguras se refieren a numerosos organismos y siempre indican una reducción del tamaño cuando la temperatura es más elevada. Esto ocurre con seguridad en cianofíceas (Spirulina maior, Chroococcus), euglenales (Euglena oxyuris minor, Lepocinclis texta, Phacus acuminata, Phacus triquetra), clorofíceas (Oocystis solitaria, Tetraedron minimum, Nephrocytium limneticum), y desmidiáceas (Closterium acutum, Closterium moniliferum, Closterium parvulum, Staurastrum polymorphum, Staurastrum punctulatum).

En un trabajo sobre los Pirineos (MARGALEF, 1943, tabla 14) se incluye una lista de 53 especies de desmidiáceas del Pirineo catalán (géneros Closterium, Pleurotaenium, Totmemorus, Micrasterias, Euastrum, Cosmarium, Staurastrum, Hyalotheca, Cylindrocystis y Netrium) comparadas con datos de las

riores en el Canadá, aunque no es seguro que ello deba atribuirse exclusivamente a una temperatura media inferior. Además, en todas las especies de forma alargada, la relación longitud/anchura es tanto más elevada cuanto mayores son las dimensiones totales (MARGALEF, 1948, págs. 63-64).

Diatomeas.— En estos organismos existe, por lo menos en muchas especies, un ciclo determinado de disminución gradual de las dimensiones entre dos auposporulaciones sucesivas, de manera que las dimensiones de los individuos de una población están regidas por una doble determinante; por una parte la fase del ciclo indicado; por la otra las condiciones ecológicas, como en todos los organismos.

El medio influye ciertamente, son varios los autores que se han fijado en las dimensiones especialmente pequeñas de los ejemplares que forman parte de la flora del suelo (BOYE PETERSEN, 1915; FRITSCH, 1922; BRISTOL, 1920; LUND, 1945), aunque sin mostrarse de acuerdo en la causa determinante. SCHUMANN (1867) cree que la densidad de las estrias depende de factores externos y que se puede relacionar con la altitud del biotopo y con su temperatura. HERIBAUD y BRUN también han hecho consideraciones parecidas. Según SCHUMANN además, la estriación se haría más densa al disminuir la longitud de las algas. LUND (1945) en sus diatomeas del suelo, más pequeñas que las de las mismas especies procedentes de biotopos acuáticos, halla también las estrias más apretadas.

Pero la densidad de la estriación jamás varía en grado tan considerable como la dimensión longitudinal total, y, tal vez, las dimensiones totales vienen influidas por el ciclo vital y por la temperatura u otros factores externos, mientras que la densidad de la estriación, como más fiel reflejo de la estructura de la materia viva, estaría quizá mayormente influida por los factores ecológicos solamente, por ejemplo, por la temperatura que, al aumentar, podría determinar una deshidratación —como en otros organismos— con la consiguiente aproximación de las estrias. Estas líneas son, desde luego, mera sugerencia.

Las consideraciones que anteceden obligan a recoger muy críticamente las observaciones propias sobre el hallazgo de diatomeas menores y con la es-

vaciones de este tipo en Fragilaria leptostauron, Navicula cuspidata media y Synedra acus, en las cuales parece más segura dicha relación.

Fragilaria leptostauron es, actualmente, en nuestro país, menor y con la estriación más densa que en Centroeuropa; sin embargo, en yacimientos del mioceno (Libros, Teruel, cf. MARGALEF, 1946) se presentan células mayores y con la escultura más laxa que las centroeuropeas actuales.

Animales.- Comparando rizópodos testáceos de los Pirineos con ejempl de las mismas especies de la parte baja de Cataluña (MARGALEF, 1948, tabla 15) de 7 especies, la mitad son mayores en la montaña, y el resto no muestra diferencias manifiestas.

Entre los crustáceos se registra frecuentemente longitudes medias diferentes para las poblaciones de distintos biotopos apartados, de manera que los ejemplares más pequeños proceden normalmente de ambientes con la temperatura más elevada. Poblaciones o "razas" de Arctodiptomus salinus, Eucyclops serrulatus, Tropocyclops prasinus, Branchinecta ferax s. lat., parecen conformarse a la regla de una reducción de las dimensiones bajo los efectos de una temperatura elevada; pero debe contarse con influencias ambientales distintas de la temperatura y con la posibilidad de una diferenciación genética; aunque, ante lo general de la regla relación entre dimensiones y temperatura, no repugna en absoluto atribuir la parte más importante de las diferencias a los solos efectos de la tempera

De esta manera la relación superficie / volumen varía mucho menos que si la célula se modificase ^{su} de tamaño conservando su forma. En el caso particular de las desmidiáceas podría pensarse en una consecuencia natural del crecimiento de la membrana, pues cada célula hereda media membrana de su célula madre, cuyo diámetro no varía o varía poco, y produce otra mitad, que puede alargarse con las cinturas de crecimiento, tan claras en algunos Closterium. El resultado sería que la célula solo podría regular su volumen modificando su longitud. Sin embargo el hecho que células de diámetro diferente muestran la misma ley general en su alargamiento, indica más bien que no debe atribuirse el mayor alargamiento de las células grandes a la forma de crecimiento de la membrana tan solo.

Diatomeas.— Basta contemplar las láminas de cualquier publicación diatomológica para darse cuenta que dentro de una misma especie, las células menores son también relativamente más cortas. Al hacerse pequeñas las células, el eje apical disminuye más que los otros; este hecho ha sido puesto de manifiesto por diversos autores (GEITLER, 1932, p. 175; LUND, 1945, ilustrándolo con numerosos ejemplos. También LUND (1945, pág. 217) señala que por esta deformación la razón superficie:volumen varía mucho menos de lo que si las células conservasen una forma semejante. Como en el caso de las desmidiáceas, damos en la tabla III-3 un ejemplo sacado de los apuntes propios.

TABLA III-3

Longitudes y diámetros, y de los ejes apical y transapical, en micras, relación entre ambos y densidad de la escultura (costillas en 10 micras) para una serie de ejemplares de Synirella robusta y de su var. splendida, de Cataluña. Dentro de la var. splendida se consideran incluidos los ejemplares de relación long. apical/transapical mayor y con la escultura más densa.

Eje apical	130	130	144	144	155	162	175	179	182	186	187	189	200
Eje transap.	36	37	37	30	48	45	52	46	65	47	49	50	50
Relac. ap/tr.	3,6	3,6	3,8	4,8	3,2	3,6	3,4	3,9	2,8	3,9	3,8	3,8	4,0
Escultura			1,5	2,2	1,6	1,5	1,3	1,6	1,1	1,5	1,3	1,2	
					200	200	213	275					
					30	48	47	51					
					4,9	4,0	4,5	5,4					
					1,0	2,0	1,3	1,2					

lación fija con la longitud, aunque la tendencia general es que las costillas estén más juntas en las células más breves.

Clerofíceas.— Las desmidiáceas y las diatomeas, por comprender numerosas especies de forma alargada se prestan fácilmente a servir de ejemplo de las modificaciones que experimenta el índice longitud/anchura cuando varía el tamaño total. En las clerofíceas de forma fusiforme: Actinastrum, Ankistrodesmus, Scenedesmus, es aparente una deformación análoga.

En las especies filamentosas, dentro de una misma población, se da un fenómeno que podría suponerse diametralmente opuesto al que acabamos de indicar. Las porciones de los filamentos en los que las células son más delgadas, suelen tener, al mismo tiempo, las células de mayor longitud, no más cortas, de manera que la tendencia parece ser hacia una constancia de volumen. Este hecho se observa continuamente en Oedogonium y parece darse también en conyugadas. Quede registrado como un indicio de posibles excepciones a la regla general. Quizá la excepción es aparente porque puede tratarse de células de volumen constante, cuyo diámetro y longitud fluctúan de manera irregular, siendo posible que, de hacerse más pequeñas, quedara más afectada la longitud que el diámetro, como ocurre en la generalidad de los organismos.

Retíferos.— El estudio de la "deformación" que acompaña al cambio de dimensiones nos condujo, en el capítulo anterior, a hablar de la relación de alometría. Pasando a un gráfico a escala logarítmica las longitudes y las anchuras de las algas usadas como ejemplos en los párrafos precedentes, se obtiene una serie de puntos no muy alejados de una recta.

El mismo procedimiento se usó en un artículo anterior (MARGALEF, 1948) en la comparación de la longitud de las espinas posteriores del retífero Keratella quadrata con la longitud de la lorica. En esta especie las formas de gran tamaño se caracterizan por unas espinas enormemente largas, siendo, en cambio, muy reducidas las que adornan a los individuos pequeños. La relación de alometría que pone en función de la longitud de la lorica (x) a dichas espinas (y) es, en primera aproximación:

$$y = 18,6(x/100)^5$$

Sin embargo, es posible que en los rotíferos la cuestión sea algo más complicada, por confusión entre formas genéticamente diferentes y por la existencia de un ciclo reproductivo con posibles efectos sobre la morfología. Están sujetos a crítica todos los trabajos sobre ciclo-morfosis de los rotíferos sin riguroso control de la temperatura. No es raro, al criarlos en acuarios experimentales, que las dimensiones totales y, especialmente las de la ~~larga~~ espina, disminuyan rápidamente (RUTNER-KOLISKO, 1949) y este hecho, que había motivado manifestaciones eufémicas con respecto a la ciclo-morfosis, podría probablemente ser explicado por una mayor temperatura del agua de los acuarios con respecto a las aguas del lago. La misma estratificación térmica en los lagos con la parcial localización de los individuos en unas u otras capas puede dar razón de la aparición de curvas bimodales en la distribución de ~~las~~ ~~espe~~ los individuos por sus tamaños.

Copépodos.— En las dimensiones de Tropocyclops prasinus presentadas en la tabla III-1 resultan muy claras "deformaciones" del mismo tipo que las comentadas en algas y rotíferos. El cambio de proporciones en el cuerpo de los ciclo-podos, como manifestación de una ciclo-morfosis y en inmediata dependencia de las dimensiones absolutas de los animales, engendra desconfianza hacia los métodos biométricos que utilizan índices lineales en la separación de las diferentes estirpes de crustáceos. Si las distintas dimensiones se relacionan unas con otras más según fórmulas alométricas que según simples expresiones lineales, es claro que los índices lineales representativos de sencillas proporciones del cuerpo variarán con las dimensiones absolutas del mismo. Comparando los índices lineales de poblaciones que no han sido criadas bajo las mismas condiciones ecológicas y cuyos ejemplares presentan dimensiones diferentes, se puede llegar a resultados totalmente equivocados en lo que concierne a sus afinidades respectivas.

A base de los mismos ejemplares de Tropocyclops prasinus de Ibars , estudiados en un apartado anterior, se calcularon índices como los usados

TABLA III - 4

Diversos índices calculados sobre tres colecciones de *Tropocyclops prasinus* obtenidas en distintas fechas el estanque de Ibers (Prov. de Lérida). Para cada índice se da el valor medio y la dispersión "standard" una serie de diez hembras vigílicas. La comparación entre los índices de distintas poblaciones se hace ap cuando el método de HEINEMANN-ROZMIJANSKI.

	Medias y dispersiones "standard" de los índices		Diferencias entre Cuadrados medios partidas por tres o semisuma de "sigma" precedida						
	9-II-47(A)	17-VI-46(B)	2-VIII-46(C)	A/B A/C B/C A/B A/C					
Ancho cefalotórax x 1000 / longitud del cuerpo	371,7	11,4	382,2	12,3	0,01	2,48	2,29	0,00	5,70
Long. furca x 1000 / longitud del cuerpo (1)	76,5	4,1	75,0	4,6	0,06	0,35	0,44	0,00	0,12
Long. seda apic. interna x 1000 / longitud del cuerpo	68,4	5,3	61,1	5,9	0,07	1,30	1,37	0,00	0,69
Long. seda apic. mediana interna x 1000 / long. cuerpo	360,6	14,6	358,0	16,4	0,16	1,87	1,48	0,02	3,50
Long. seda apic. mediana externa x 1000 / long. cuerpo	239,8	9,6	231,5	12,4	0,75	1,86	0,87	0,56	3,46
Long. seda apical externa x 1000 / long. del cuerpo	57,3	1,4	54,3	3,0	0,50	1,36	0,63	0,25	1,85
Long. abdomen x 100 / long. del cefalotórax	44,0	2,3	46,3	2,1	0,20	1,05	0,82	0,04	1,10
Espacio furcal II(2) x 100 / longitud de la furca	49,5	0,9	50,8	4,7	0,08	0,48	0,18	0,00	0,23
Long. 3 últimos segm. abdomen x 100 / longitud furca	231,7	8,7	244,6	13,6	0,70	1,16	0,65	0,50	1,34
Anchura furca x 1000 / longitud furca	35,7	1,4	40,9	2,8	0,60	2,48	2,25	0,36	6,15
Long. último artejo antena x 1000 / longitud cuerpo	73,2	4,2	70,9	1,9	0,70	0,75	2,04	0,49	0,59
Seda apical interna x 1000 / seda apical externa	119,3	9,7	113,6	11,4	0,30	0,54	0,75	0,09	0,29
Seda apic. mediana externa, x 100 / seda apic. mediana int.	66,4	4,0	68,6	4,1	0,60	0,54	1,26	0,36	0,29

$$\sum \left(\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{(s_1^2 + s_2^2)}} \right)^2 =$$

2,67 26,21

- (1) Longitud del cuerpo sin la furca.
- (2) Espacio furcal II es la distancia entre la base de la furca y la inserción de la seda preapical.

y dispersiones "standard" de cada serie de diez índices figuran en la tabla III-4. A estos datos se les ha aplicado el método de HEINCKE-KOZMINSKI (cf. PIROCCHI, 1942) cuyo desarrollo queda de manifiesto en la tabla expresada. En el caso de la comparación de 18 índices, se ha aceptado que valores de $\sum \left(\frac{M_1 - M_2}{\sigma_1 + \sigma_2} \right)^2$ comprendidos entre 3 y 30 indican diferentes "formas locales". En nuestro caso, entre las poblaciones de agosto y las de abril o enero, existen diferencias "significativas", es decir, el uso de índices lineales nos conduce al absurdo de tener que considerarlas con el valor de "razas locales" diferentes. Este hecho es, a la vez, una clara demostración de la "deformación" del cuerpo, por modificación desigual de las dimensiones y de la improcedencia de emplear índices lineales en la sistemática.

En la misma tabla III-4 puede verse que, cuando los ejemplares se hacen pequeños (verane) aumenta la anchura relativa del cuerpo (índices Ancho cefalotórax x 1000/long. cuerpo y Anchura furca x 100/long. furca). En el estudio de varias poblaciones de Cyclops strenuus, Eucyclops serrulatus, Tropocyclops prasinus y Acanthocyclops vernalis, obteniendo, para cada población, el valor medio para ciertas dimensiones del cuerpo, se pone de manifiesto la misma dependencia general de las proporciones del cuerpo con respecto a las dimensiones absolutas, que parece podría expresarse por medio de una fórmula alométrica, en primera aproximación, si bien los datos son demasiado reducidos para pretender calcular sus constantes.

Cepépodos.— El número de huevos por saco ovigero es, en las hembras de los ciclópodos, un caracter cuantitativo que puede ponerse en relación algebraica con la longitud del animal. En la tabla III-5 figuran las relaciones halladas, por el método de mínimos cuadrados, que dan el número de huevos en relación con la longitud del animal, para cuatro especies de ciclópodos.

Los valores de los exponentes (2,88, 2,97, 3,11, 3,47; media 3,1) se apartan poco de 3, lo cual es comprensible, puesto que el número de huevos se relaciona con el volumen del animal y, en primera aproximación, con la tercera potencia de su dimensión longitudinal. Los coeficientes muestran asimismo cierta regularidad y, de manera sorprendente, se ha visto que se relacionan con el número de cromosomas; la introducción del número básico n , de una manera que parece excluir la casualidad, es desconcertante y nos dimos cuenta por azar, teniendo a la vista las fórmulas algebraicas calculadas para cada especie y el trabajo de BRAUN (1909). BRAUN, por cierto, imaginaba cierta relación entre el número de cromosomas y caracteres de los apéndices del crustáceo, en el sentido de que cuando los cromosomas eran pocos, antenas y patas constaban de menos artejos; de esta manera intuye el interés taxonómico de la dotación cromosómica. STELLA (1932) cree que esta suposición es infundada.

Podemos substituir cada una de las fórmulas halladas para las distintas especies por una fórmula general, en la que el número de huevos por saco (H) viene dado en función de la longitud en milímetros de la hembra (l) y del número haploide de cromosomas (n):

$$H = (15 l/n)^3$$

Aplicando esta fórmula a cada una de las poblaciones estudiadas y hallando el χ^2 se comprueba una notable aproximación entre valores calculados y observados. Solamente en Acanthocyclops vernalis resulta demasiado baja la probabilidad de un ajuste igual o peor.

Las dimensiones de los huevos en las diferentes especies están relacionadas con las dimensiones el número de cromosomas, siendo mayores cuando

Expresión del número de huevos por saco en las hembras de cuatro especies de ciclopídeos, en función de la longitud del cuerpo y del número de huevos haploide de cromosomas. Cada línea se refiere a una población distinta y los valores son medias de 3 a 9 ejemplares. El tamaño de los huevos se indica para todas las poblaciones de una misma especie, en general, porque no se encontraron diferencias significativas; debe indicarse que se midieron relativamente pocos huevos. Es de advertir que el material estuvo conservado durante periodos de tiempo diferentes, lo cual puede ser factor de heterogeneidad. Se da, para cada especie, la fórmula calculada a partir de sus propios datos; pero el número de huevos "calculados" le ha sido siempre empleando la misma fórmula para las cuatro especies ($H = (15 l/n)^3$, Número haploide de cromosomas según BRAUN (1909). La longitud de la hembra incluye la furca,; pero no las sedas furcales. Se da en milímetros.

Acanthocyclops vernalis

Long. hembra Nº huevos Nº huevos
observado calculado

n = 5

Huevos esferoidales, de
50 - 80 µ.

1,10	34	36	$\chi^2 = 18,6$ P < 0,001
1,45	43	82	
1,55	100	100	

H = 22,08 l^{2,88}

Tropocyclops prasinus

Long. hembra Nº huevos Nº huevos
observado calculado

n = 6

Huevos ovalados, de
70 - 100 µ

0,60	2,7	3,3	$\chi^2 = 5,46$ P de 0,8 a 0,9
0,66	5	4,7	
0,72	7,5	5,7	
0,75	9	6,6	
0,753	8	6,8	
0,80	10	8	
0,80	12	8	
0,81	11	8,4	
0,82	10	8,7	
0,88	10	10,5	
0,94	14,5	13	

H = 20,73 l^{3,47}

Eucyclops serrulatus

Long. hembra Nº huevos Nº huevos
observado calculado

n = 7

Huevos ovalados, de
65-70 x 95-100 µ

0,96	10	8,8	$\chi^2 = 0,73$ P = 0,7
1,10	15	13,1	
1,11	12	14	

H = 11,30 l^{2,97}

Cyclops strenuus

Long. hembra Nº huevos Nº huevos
observado calculado

n = 11

Huevos esferoidales, de
130 - 137 µ

1,24	3,3	4,8	$\chi^2 = 3,74$ P de 0,5 a 0,
1,34	7	6,1	
1,60	12	10,5	
1,60	15,5	10,5	
1,67	12,4	12	
*2,32	27,5	31	

H = 2,49 l^{3,11}

(*) Corresponde a C. furcatus especie muy afín a C. strenuus, con la que antiguamente se confundía y que se ha incluido en la misma serie porque parece comportarse del mismo modo que C. strenuus. Ignoro la dotación cromosómica de C. furcifer.

establecer una comparación segura.

Lo más interesante de estas relaciones, que puede constituir la base de ulteriores investigaciones, es que, si los crustáceos son menores, no se reduce el tamaño de los huevos sino su número. En cambio es probable que los crustáceos sean menores por tener las células más pequeñas, como se ha comprobado ocurre en los cladóceros, lo cuales también, dicho sea de paso, dan en verano menos huevos; pero no huevos mucho más pequeños, aunque sería deseable una comprobación experimental. Esto indicaría, de comprobarse, que los efectos de la temperatura disminuyen el tamaño de las células máticas; pero ^{además} el número de células en las germinales (huevos), lo cual sugiere que la temperatura actúa a través de procesos metabólicos, es decir en el curso del desarrollo individual. De otra manera; el metabolismo de los huevos puede estar influido por la temperatura de manera diferente a como lo están las células somáticas, por esto aquellos no cambian tan marcadamente de dimensiones como éstas.

Anfípodos. - En Gammarus se observa una relación análoga entre número de huevos en la cámara incubadora y longitud de la hembra ovígera. A partir de datos de SPOONER (1947) y propios se han calculado las fórmulas de la tabla III-6.

TABLA III-6

Relación entre número de huevos y longitud de la hembra, en milímetros en varios Gammarus. Observaciones propias en G. locusta sequicauda. Los valores para las otras formas han sido calculados sobre datos de SPOONER.

<u>Especie</u>	<u>Número de huevos</u>	<u>Volúmen medio de un huevo</u> (1)
<u>Gammarus locusta locusta</u>	$H = 0,033 l^3$	$0,036 \text{ mm}^3$
<u>Gammarus locusta sequicauda</u>	$H = 0,026 l^3$	$0,041 \text{ mm}^3$
<u>Gammarus zaddachi salinus</u>	$H = 0,028 l^3$	$0,070 \text{ mm}^3$

(1) Huevos en las primeras fases de desarrollo.

TABLA III-7

Gammarus locusta sequicauda, de "Estany de ses Gombes" (Mallorca). Número de huevos en una serie de hembras ovigeras. Valores calculados según la fórmula $H = 0,026 L^3$. Long. del tórax a la base del telson, en mm.

<u>Longitud</u>	<u>Nº huevos observado</u>	<u>Nº huevos calculado</u>
8,2	12	14
8,5	22	16
9	13	19
9	18	19
9,5	28	22
10	29	26
10,5	31	30
10,5	36	30
12	40	45

Conclusiones.- El número de huevos puede ser puesto en relación con las dimensiones totales del animal, como otro carácter cuantitativo cualquiera, por medio de una fórmula alométrica. En general es proporcional al cubo de la longitud en los copépodos y anfípodos, es decir, proporcional al volumen del animal. Es notable que sea el número de huevos y no las dimensiones de los huevos lo que muestren esta relación, como si las dimensiones de los huevos gozasen de una excepcional fijeza de dimensiones. Quizá deba atribuirse a que el metabolismo de las células germinales, por lo menos de la femenina, es tal, que no tiene acción sobre ellas la temperatura, o actúa de manera diferente a como lo hace sobre las células somáticas.

1.- INTRODUCCION

Las observaciones transcritas en los capítulos anteriores sugieren la existencia de una regla biológica de validez general que relaciona el tamaño del cuerpo y sus proporciones con la temperatura. Para una comprobación experimental de esta regla empírica se escogieron algas clorofíceas, en virtud de una serie de consideraciones: el tratarse de organismos unicelulares permite una mayor sencillez interpretativa, la temperatura modifica en ellas las dimensiones y la forma, son fáciles de cultivar y existen bastantes datos publicados sobre diversos aspectos de su fisiología, aunque no relativos al que aquí interesa de manera especial.

Las experiencias se plantearon para ver si, cultivando las algas bajo diferentes temperaturas, se observaban las diferencias morfológicas que hacían esperar las conclusiones de los capítulos anteriores. Siendo afirmativa la respuesta, tuvo que examinarse si esta dependencia era simple o existían otros factores actuantes, a la vez que analizar de la manera más completa posible las diferencias entre células cultivadas a distintas temperaturas. No pudo prestarse la misma atención a todos estos problemas secundarios, aunque los datos obtenidos permiten circunscribir mucho mejor la cuestión central de la dependencia entre tamaño y forma y temperatura. El ligero análisis de la variación en caracteres no simplemente morfológicos de las células y de la acción de factores externos distintos de la temperatura puede ayudar a buscar una explicación de las relaciones que ligam a la morfología con la temperatura. Al final se discute la aplicabilidad de varias hipótesis en la resolución de este problema.

Después de un apartado sobre la técnica seguida, se exponen varias observaciones sobre Chlorococcum infusionum, de carácter orientador y que fueron pronto interrumpidas; la mayoría de las experiencias se hicieron con Scenedesmus, al que se refieren los restantes apartados, examinando sucesivamente las diferencias en su morfología, en su composición química y en algunos puntos de su fisiología, bajo el influjo de diferentes temperaturas, con la inclusión incidental y complementaria de posibles influencias -siempre de menor importancia- de otros factores del ambiente.

Organismos.— Se usaron dos especies, aisladas de aguas de Barcelona: Chlorococcum infusioinum (Schrank) Menegh. (familia Chlorococcaceae, cloroficea) y Scenedesmus "obliquus" (Turp.) Kuetz. (familia Coelastraceae, cloroficea). CHODAT (1913, 1926) realizó importantes estudios sobre el género Scenedesmus a base de cultivos puros y describió un gran número de nuevas especies, muchas de ellas fundamentadas en mínimas diferencias en el crecimiento y aspecto de las colonias sobre agar. Abundan particularmente las descripciones de nuevas formas, probablemente simples clones distinguibles por mínimos caracteres hereditarios, dentro del grupo del S. obliquus. Será más cómodo designar a nuestro Scenedesmus con el nombre específico de obliquus, usado en sentido amplio (incluyendo en él como sinónimo a S. acutus Meyen), sin tratar de identificarlo con alguna de las formas de CHODAT; las características de nuestra forma, que disgrega sus cenobios con gran facilidad, como ocurre también en diversas razas (MARGALEF, 1949, p.247), quedarán de manifiesto en el curso de estas páginas.

Scenedesmus obliquus es una cloroficea que ha sido muy usada en estudios de fisiología, siguiendo en importancia, bajo este aspecto, a Chlorella vulgaris y Chl. pyrenoidosa. Scenedesmus es totalmente asexual. En Chlorococcum infusioinum tampoco se ha observado la anfimixis (BOLD, 1930; GUARRERA, 1945), sin embargo, en una especie próxima (Chl. humicolum) se ha comprobado la copulación de gametas, de manera que, Scenedesmus presenta mayores garantías de ser totalmente asexual, lo cual puede tener sus ventajas en el estudio de la acción morfogenética de la temperatura, que requiere emplear individuos genéticamente homogéneos.

Chlorococcum tiene la ventaja de crecer bien en medio ácido, de manera que se presta poco a la contaminación bacteriana, aunque pueden aparecer hongos en los cultivos; en cambio presenta el inconveniente de que las células se aglutinan y adhieren a los recipientes, de manera que no es posible obtener una suspensión homogénea ni contar las células; además el crecimiento en tamaño, a lo largo de la vida individual, es muy grande y se presentan zoósporas. En Scenedesmus las células pueden ser suspendidas de manera prácticamente homogénea en el líquido de cultivo gracias a una sim-

Organismos. Se usaron dos especies, aisladas de aguas de Barcelona: Chlorococcum infusioinum (Schrank) Menegh. (familia Chlorococcaceae, cloroficea) y Scenedesmus "obliquus" (Turp.) Kuetz. (familia Coelastraceae, cloroficea). CHODAT (1913, 1926) realizó importantes estudios sobre el género Scenedesmus a base de cultivos puros y describió un gran número de nuevas especies, muchas de ellas fundamentadas en mínimas diferencias en el crecimiento y aspecto de las colonias sobre agar. Abundan particularmente las descripciones de nuevas formas, probablemente simples clones distinguibles por mínimos caracteres hereditarios, dentro del grupo del S. obliquus. Será más cómodo designar a nuestro Scenedesmus con el nombre específico de obliquus, usado en sentido amplio (incluyendo en él como sinónimo a S. acutus Meyen), sin tratar de identificarlo con alguna de las formas de CHODAT; las características de nuestra forma, que disgrega sus cenobios con gran facilidad, como ocurre también en diversas razas (MARGALEF, 1949, p.247), quedarán de manifiesto en el curso de estas páginas.

Scenedesmus obliquus es una cloroficea que ha sido muy usada en estudios de fisiología, siguiendo en importancia, bajo este aspecto, a Chlorella vulgaris y Chl. pyrenoidosa. Scenedesmus es totalmente asexual. En Chlorococcum infusioinum tampoco se ha observado la anfimixis (BOLD, 1930; GUARRERA, 1945), sin embargo, en una especie próxima (Chl. humicolum) se ha comprobado la copulación de gametas, de manera que, Scenedesmus presenta mayores garantías de ser totalmente asexual, lo cual puede tener sus ventajas en el estudio de la acción morfogenética de la temperatura, que requiere emplear individuos genéticamente homogéneos.

Chlorococcum tiene la ventaja de crecer bien en medio ácido, de manera que se presta poco a la contaminación bacteriana, aunque pueden aparecer hongos en los cultivos; en cambio presenta el inconveniente de que las células se aglutinan y adhieren a los recipientes, de manera que no es posible obtener una suspensión homogénea ni contar las células; además el crecimiento en tamaño, a lo largo de la vida individual, es muy grande y se presentan zoósporas. En Scenedesmus las células pueden ser suspendidas de manera prácticamente homogénea en el líquido de cultivo gracias a una sim-

empleo de la primera especie para el estudio de la deformación de la célula y, por esta razón, Scenedesmus fué usado en casi todas las experiencias, aunque el estudio del problema había dado principio con una serie de cultivos de Chlorecocum.

Ambas especies se mantuvieron largo tiempo en cultivo, antes de emprender las experiencias, en diversos medios, líquidos o sólidos. La repetición de las siembras sobre agar, a partir de colonias aisladas, hace muy probable la unidad de origen de todas las células utilizadas, que pertenecerían a un mismo clon. Sin embargo, la seguridad de que las poblaciones usadas descendieran todas de una sola célula para cada especie, no es completa, porque nunca se usaron métodos que permitieran seleccionar una sola célula como origen de una línea pura. Todos los cultivos experimentales en Scenedesmus se iniciaron con células cultivadas en agar, excepto los nº 2,3,9 y 10 que derivaron del cultivo líquido nº 6; tres resiembras sucesivas en placas dieron origen a todos los Scenedesmus empleados en los cultivos.

Las siembras se hicieron cuantitativamente copiosas, de manera que los cultivos experimentales se iniciaban con un número de células comprendido entre 10 y 30 por milímetro cúbico. La dimensión de la siembra tiene poca importancia si las poblaciones se estudian cuando ya ha transcurrido el periodo de rápido crecimiento exponencial. Se estudiaron los cultivos en plena vitalidad, sin síntomas de degeneración en las células ni de agotamiento de la capacidad nutritiva del medio.

El cultivo era unialgal, aunque nunca puro, pues no pudo evitarse cierta contaminación bacteriana, generalmente de poca importancia, puesto que las mismas algas tienen acción bacteriostática. Los cultivos más contaminados se desecharon. En los cultivos 13 y 14 de Scenedesmus apareció, en número muy pequeño, sin afectar aparentemente a la normalidad de las experiencias, un flagelado que fué estudiado en otros cultivos fuera de serie, resultando tratarse de una forma muy próxima a Oicomonas beauchampi (HOVASSE, 1943), aunque de células ligeramente menores (7-10 μ); este organismo ataca a las células pequeñas de Scenedesmus.

precaución porque, por cultivos previos, se había observado una cierta inhibición del crecimiento bajo la acción de medios preparados sencillamente con agua destilada comercial, que se pensó podía ser debida a contener indicios de metales. Sin embargo, ciertos suministros comerciales de agua destilada permiten un excelente desarrollo de los cultivos.

Para Chlorococcum se usó solución de MOLISCH al 1:2, cuya composición final era:

$(\text{NH}_4)\text{HPO}_4$	0,4 g.
K_2HPO_4	0,2 g.
$\text{MgSO}_4 + 7\text{H}_2\text{O}$	0,2 g.
CaSO_4	0,2 g.
$\text{FeSO}_4 + 7\text{H}_2\text{O}$	5 gotas de una solución al 1%
H_2O	hasta un litro

El pH resulta comprendido entre 5,1 y 5,8 (determinado con potenciómetro) y, probablemente, depende del agua destilada usada.

Scenedesmus obliquus se cultivó en solución DETMER, compuesta de

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1,0 g.
MgSO_4	0,25 g.
KCl	0,25 g.
KH_2PO_4	0,25 g.
FeCl_3	0,01 g.
H_2O	hasta un litro

A la solución así dispuesta se le añadía de 25 a 50 ml. de extracto de suelo, obtenido de la siguiente manera. Un exceso de tierra de jardín, cogida siempre en el mismo lugar, entre vegetación tupida, se dejaba en infusión en agua destilada por espacio de 2 a 4 horas, luego se calienta suavemente para iniciar la ebullición y se filtra, pasando un líquido amarillento. El pH del medio preparado resulta comprendido entre 4,8 y 5,1, excesivamente ácido para el desarrollo de Scenedesmus. El medio DETMER preparado por SCOTT (1945) para Chlorella tenía un pH 5,5 -6,4. En nuestro caso se neutralizaba, hasta un pH de 7 aproximadamente, con la cantidad necesaria (alrededor de 10 - 15 ml. por litro) de una solución que contenía 1 g. de KOH y 1 g. de citrato sódico (para estabilizar el hierro, cf. HOPKINS & WANN, 1925) en 100 ml. de líquido; en los cultivos 37 a 45 se usó con el mismo fin una solución normal de NaOH en lugar de aquella.

En un medio como el anteriormente descrito se hizo la mayoría de los cultivos. Scenedesmus crece muy bien y se alcanza una densa población a los

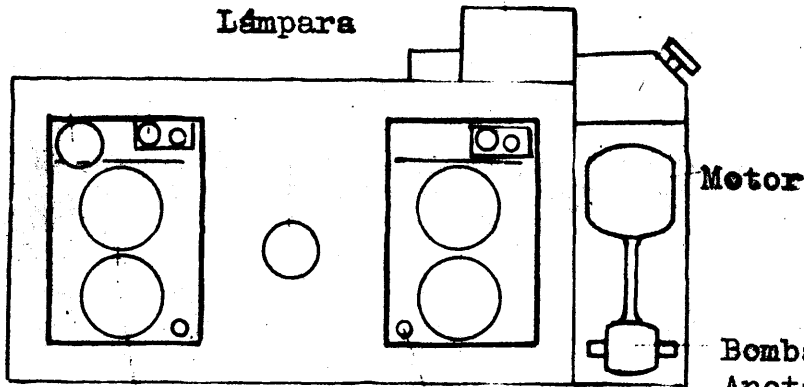
Calentador

Termorregulador "Relais" Reostato

Bornas

Lámpara

Contacto móvil



Cultivos

Termómetro
Cierre hidráulico

Motor

Bomba
Anotaciones

Eter de
petróleo

Tubos de
ventilación

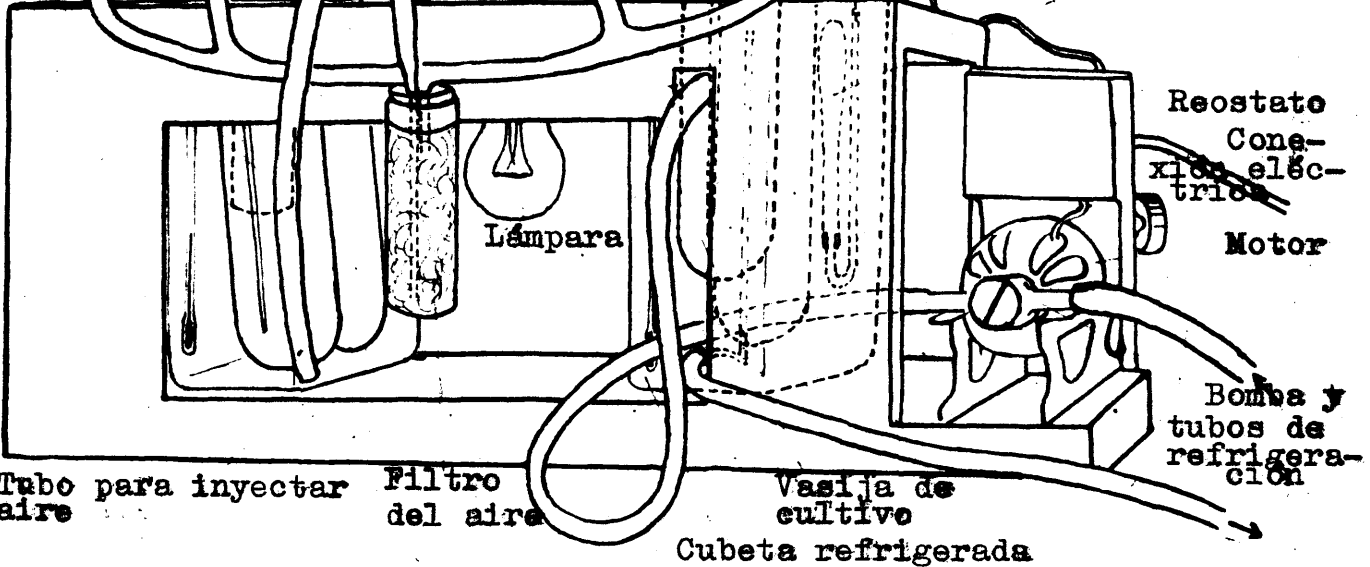
Termómetro

Calentador

Termorregulador

Mercurio

TERMORREGU-
LADOR



Reostato

Conexión eléctrica

Motor

Bomba y
tubos de
refrigeración

Tubo para inyectar
aire

Filtro
del aire

Vasija de
cultivo

Cubeta refrigerada

Figura 1.- Esquema del dispositivo usado para los cultivos de Scenedesmus. Reproducido de una fotografía.

Consiste en una montura de madera con dos cubetas rectangulares de vidrio, paralelas y equidistantes de una lámpara central, continuamente encendida. La temperatura del agua de las cubetas era regulada mediante termostatos de

ca sumergida) para una de las cubetas, la destinada a albergar los cultivos a temperatura superior a la ambiente, o hacia circular agua fría en la cubeta donde se hallaban sumergidos los cultivos que se deseaba mantener a temperatura más baja de la ambiente. La precisión del aparato no era muy grande, por lo relativamente tosco de su construcción y por la deficiente agitación del agua de las cubetas (conseguida insuflando aire periódicamente), de manera que las oscilaciones de la temperatura alcanzan uno o dos grados. Un cristal de sulfato de cobre evitaba el desarrollo de algas en el agua de las cubetas.

Cada cubeta recibía dos tubos de cultivo, de 50-52 mm. de diámetro y unos 300 ml. de capacidad útil. Cada recipiente iba cerrado por un tapón de goma parafinado, atravesado por dos tubos de vidrio, uno con cierre hidráulico (fig. 1) y otro que llegaba hasta cerca del fondo del cultivo, donde se abría por un orificio muy estrecho, a través del cual se podía inyectar aire, con el objeto de agitar y ventilar periódicamente el cultivo. Se encontró práctico insuflar aliento, después de filtrado a través de algodón, para suministrar una tensión de CO_2 algo más elevada que la atmosférica, exactamente igual a los cuatro cultivos simultáneos. Cada unas seis horas se soplaba un rato a través de este dispositivo, hasta uniformizar el cultivo. A partir de una semana de iniciado, la abundancia de células era grande y siempre se formaba un sedimento de las mismas hacia el fondo, que se deshacía rápidamente al soplar.

Recuento, medición y separación de las células.— Los tubos se separaban del termostato y se estudiaban las células inmediatamente o, a lo más, una hora después; si algún análisis tenía que demorarse se conservaban en un frigorífico.

Para contar las células se tomaban, por lo menos, tres muestras diferentes, después de agitar bien el cultivo cada vez. Se usaba un hematocitómetro y se apreciaban las células en un número no inferior a diez campos de $1/200 \text{ mm}^3$. para cada una de las muestras. Cada campo equivale a una fila de cuadrículos del hematocitómetro. Se usaba un cubreobjetos relativamente grueso para evitar cualquier flexión que redujera ~~el~~ la capacidad del

cuadrada del número total de células contadas. Estas eran de 600 a 3.000, de manera que el error se podría apreciar, aproximadamente, en un 2 a 3 % del número de células. Para los 20 primeros cultivos se calculó el error sobre la dispersión de los valores en los distintos campos medidos, que resultó estar comprendido entre el 2,1 y el 5,2 % de la media. En conclusión, puede considerarse que las cifras que dan el número medio de células por unidad de volumen de cultivo, vienen afectadas por un error "standard" del 2 al 3 %.

Se midieron 50-70 células de cada cultivo, con un micrómetro ocular que permitía una precisión aceptable hasta media micra; para evitar una selección inconsciente se escogían al azar, siguiendo, por ejemplo, una faja o midiendo todas las comprendidas en un área definida. En Chlorococcum solo se midieron células vegetativas, prescindiendo de las zoósporas; en las esféricas se tomó una sola dimensión, en las elipsoidales se ^{midieron} tomaron dos diámetros extremos y se consideró el medio. En Scenedesmus se midieron toda clase de células, sin distinción de edades, tomándose directamente dos dimensiones: la longitud entre los extremos y el diámetro central.

La apreciación de superficies y volúmenes se hizo a partir de estos datos, por cálculo; en las operaciones siempre se llevaron centésimas de micra, si aparecían; pero en la exposición que sigue los resultados aparecen redondeados. El volumen obtenido en el sedimento centrifugado es muy superior al que resulta de multiplicar el número de células por el volumen de cada una de ellas, corrientemente de 3 a 5 veces. Evidentemente, las células, rígidas, no se aplican íntimamente, y entre unas y otras quedan resquicios relativamente grandes, así como membranas vacías; por esto se desistió de emplear el desplazamiento por centrifugación como expresión directa del volumen, a pesar de que este procedimiento es seguido por otros autores (SCOTT, 1943; KETCHUM & REDFIELD, 1949), aunque es de suponer que realizan la operación en otras condiciones, que no detallan expresamente.

Las células se midieron y observaron en vivo; solo para determinados propósitos se emplearon colorantes vitales (rojo neutro, azul de metileno).

De cada cultivo se tomaban 250 ml. para el análisis de las células. Al principio esta suspensión se acidificaba ligeramente (hasta pH de 5-6,8)

un exceso de material inorgánico en y sobre las membranas y, al desistir de apreciar el peso de las cenizas, ya no se varió el pH del cultivo antes de centrifugar (segunda mitad de las series).

Se empleó una centrífuga radial, con tubos de 15 ml. de capacidad, en los que se había ~~acumulada~~ iba acumulando el sedimento hasta haber centrifugado todo el líquido. Las centrífugas angulares, ensayadas, presentan el inconveniente de que las células contraen fácilmente adherencia con la pared del tubo, a lo largo de la generatriz externa y resulta más incómodo el decantar. Se contaban las células en el medio de cultivo, después de centrifugado, para deducirlas del primer recuento y conocer el número de células presentes realmente en el sedimento. El sedimento se lavaba dos veces con agua destilada, se desecaba 2-6 horas a 102-105°C. en un crisol de cuarzo, se pesaba, se calcinaba en crisol tapado, a la llama de gas, y se volvía a pesar. En algún caso fué necesario humedecer las cenizas con solución de NH_4NO_3 y volver a calcinar, cuando el residuo era muy compacto. Es de advertir que en la calcinación se pierde, además de la materia orgánica, una pequeña proporción del CO_2 procedente de los carbonatos de las cenizas - relativamente abundantes por los precipitados de las membranas-, lo cual constituye un elemento de error que aumenta el "peso seco sin cenizas".

Las pesadas se hicieron con balanza amortiguada de 1/10 mg. de precisión. El resultado de muchos análisis se ha referido, frecuentemente, a un litro de cultivo.

Análisis químicos.- Para el calcio en el medio se partía de 5 ml. del líquido de cultivo filtrado; para su determinación en el sedimento del centrifugado de los cultivos, se disolvían las cenizas en ClH concentrado y caliente, con una gota de NO_3H , completando ~~con~~ hasta unos 5-7 cm. de líquido, incluyendo el de enjuague, luego se alcalinizaba con amoníaco y se dividía el problema en dos porciones. Colocado el líquido problema en un tubo de centrífuga, se añadían 5 ml. de solución saturada de oxalato amónico, después de 30 minutos de reposo se centrifugaba, decantaba y el precipitado se lavaba con amoníaco al 2%, agitando; después de centrifugar y decantar de nuevo, el precipitado limpio se recogía en 2 ml. de SO_4H_2 nor-

dades del orden de los 15 mg. de algas secas, generalmente por duplicado. La digestión se hacía con 0,5 g. de K_2SO_4 , 2 ml. de H_2SO_4 concentrado y una gota de una solución de $CuSO_4$ al 5%. Se recibía en solución de ácido bórico al 2%, con verde de bromocresol como indicador, valorándose con ácido sulfúrico 0,2 normal.

Para la determinación de la clorofila se siguió a RODHE (1948). Se centrifugan 5-15 ml. del cultivo homogeneizado, se decanta el líquido sobrante y, al mismo tubo de la centrifuga, se añaden una perla de vidrio y 5 ml. de metanol. Se sumerge con cuidado en un baño de agua a unos 80-90° C, introduciendo o retirando el tubo para conseguir que el metanol hierva durante un minuto exactamente. Se filtra a succión en filtro de porcelana porosa, de manera que el filtrado caiga en un tubito dispuesto dentro del Kitasato. En la práctica resulta cómodo usar un tubo del colorímetro, sujeto al tapón que lleva el filtro, por medio de unas tiras metálicas elásticas convenientemente dobladas^y clavadas en la goma. Se enjuaga con más metanol hasta completar un volumen de unos 8 ml. para todo el problema. Solamente se obtuvieron valores relativos, entre unos y otros cultivos, comparando al colorímetro fotoeléctrico, con filtro rojo. Se desistió compararlos con la solución patrón de HARVEY, preparada a base de ingredientes inorgánicos, por diversos factores de inexactitud: la tonalidad no es exactamente la misma y al disponer solamente de un colorímetro de tubos cilíndricos con el eje perpendicular al haz luminoso, no podían compararse bien soluciones en líquidos de diferente índice de refracción, agua y metanol en este caso.

Intercambio gaseoso.— Varias determinaciones previas se llevaron a cabo en frascos paralelepípedicos, conteniendo 200 ml. de cultivo y 37-41 ml. de aire. Los frascos se disponían horizontalmente dentro de un baño a temperatura constante, iluminados por una lámpara de 40 o de 100 wattios dispuesta a 15 cm., y unidos a un dispositivo que les comunicaba un movimiento de oscilación. Un tubo acodado, dirigido hacia arriba, en comunicación con el líquido del frasco y con la atmósfera

cando los cálculos. Los resultados muestran unos valores relativos parecidos a los obtenidos con los manómetros de WARBURG, y dada la mayor precisión de las últimas experiencias se ha prescindido de dar los resultados de las primeras.

Todas las experiencias presentadas en el apartado 10 se realizaron, pues, en aparato de WARBURG. El contenido de los matracitos era de 15-17 ml. y la cantidad de la suspensión de células usada era de 5 o de 10 ml. Los manómetros daban de 40 a 50 oscilaciones completas de unos 7 cm. de excursión por minuto. El baño empleado no regulaba muy correctamente la temperatura ($\pm 0,5$ ° C.), de manera que las indicaciones del termobarómetro -duplicado- fueron indispensables. En algunas experiencias se utilizaron termobarómetros con suspensión de algas fijadas con alcohol o con sublimado. Sus variaciones de volumen gaseoso no difirieron de los termobarómetros que contenían sencillamente solución de DETMER. Conviene vigilar, con especial cuidado, el ajuste de la llave de la parte superior de los manómetros.

Las lecturas se hacían cada 10 minutos y solo se aprovechó la parte de las experiencias que mostraba una variación regular en la absorción o desprendimiento de gas, en función lineal del tiempo. Se descartaban los 20-30 primeros minutos y se aprovechaban, como regla general, 50-60 minutos - 6 o 7 lecturas. Una parte de los datos representa la media de dos experiencias en las mismas condiciones, que dieron resultados casi iguales.

La fotosíntesis aparente se apreció en las condiciones similares a las de los cultivos de que procedían las algas. Se utilizó el mismo medio de cultivo de las algas, sin lavarlas, y, cuando se quiso diluirlo se empleó solución de la misma concentración - DETMER con extracto de suelo, neutralizada con sosa-. La iluminación se mantuvo uniforme: una lámpara de 40 vatios a 8-10 cm. de los matracitos en posición de reposo. Desde WARBURG, la fotosíntesis de las algas se suele determinar en soluciones que contienen una elevada proporción de bicarbonato. Se hicieron varias experiencias añadiendo NaCO_3H a la suspensión de células hasta

fotosíntesis, como era de esperar, que pasaba a ser dos o tres veces mayor que en las suspensiones sin bicarbonato. Los valores están en buena relación con lo hallado por otros autores. ALLEN (1947) en Scenedesmus obliquus suspendido en bicarbonato decinormal, halla valores de 0,03 mm³. oxígeno/minuto/gamma de N; nuestras determinaciones en células "pequeñas" a una 32° C. dan una media de 0,01 sin bicarbonato -en las mismas unidades- y valores alrededor de 0,02 con bicarbonato decinormal; para células "grandes" se tienen valores dobles, de manera que el valor de ALLEN queda entre los propios (0,02 y 0,04). Según OSTERLIND (1948) Scenedesmus quadricauda crece 25 veces mejor en bicarbonato que en simple solución de CO₂; pero la diferencia no es tan acusada en nuestras experiencias, porque el líquido de cultivo siempre contiene una pequeña cantidad de bicarbonato, en equilibrio.

Pensando que la adición de bicarbonato daba al medio características que no existían en el cultivo originario y tras observar que el desprendimiento de oxígeno en presencia de bicarbonato no se distinguía por su regularidad, se pensó en hacer las determinaciones sin añadir bicarbonato. Se sacaba la suspensión del recipiente de cultivo, se equilibraba con la concentración de CO₂ del aire espirado y se pasaba al aparato de WARBURG, en las mismas condiciones de intensidad de iluminación. Que las células asimilan de manera normal lo prueba lo rectilíneo de las curvas obtenidas (fig. 2); tan solo pasada más de hora y media se perdía la regularidad, probablemente por deficiencia de carbónico. De manera que pareció oportuno utilizar las suspensiones de células sin añadir bicarbonato; pero aprovechando solamente las lecturas del tramo rectilíneo de la curva de desprendimiento.

Para las determinaciones de la respiración, las algas deben permanecer a la obscuridad completa desde un par de horas antes de iniciar las experiencias; si se omite esta precaución se tiene un desprendimiento irregular de gas durante un tiempo excesivo. Para las determinaciones las vasijas de los manómetros se envolvían cuidadosamente con papel de estaño. Se colocaba 0,1 ml. de NaOH al 10 % en el pocillo de

quido y la solubilidad del CO_2 y pequeña la actividad metabólica de las algas.

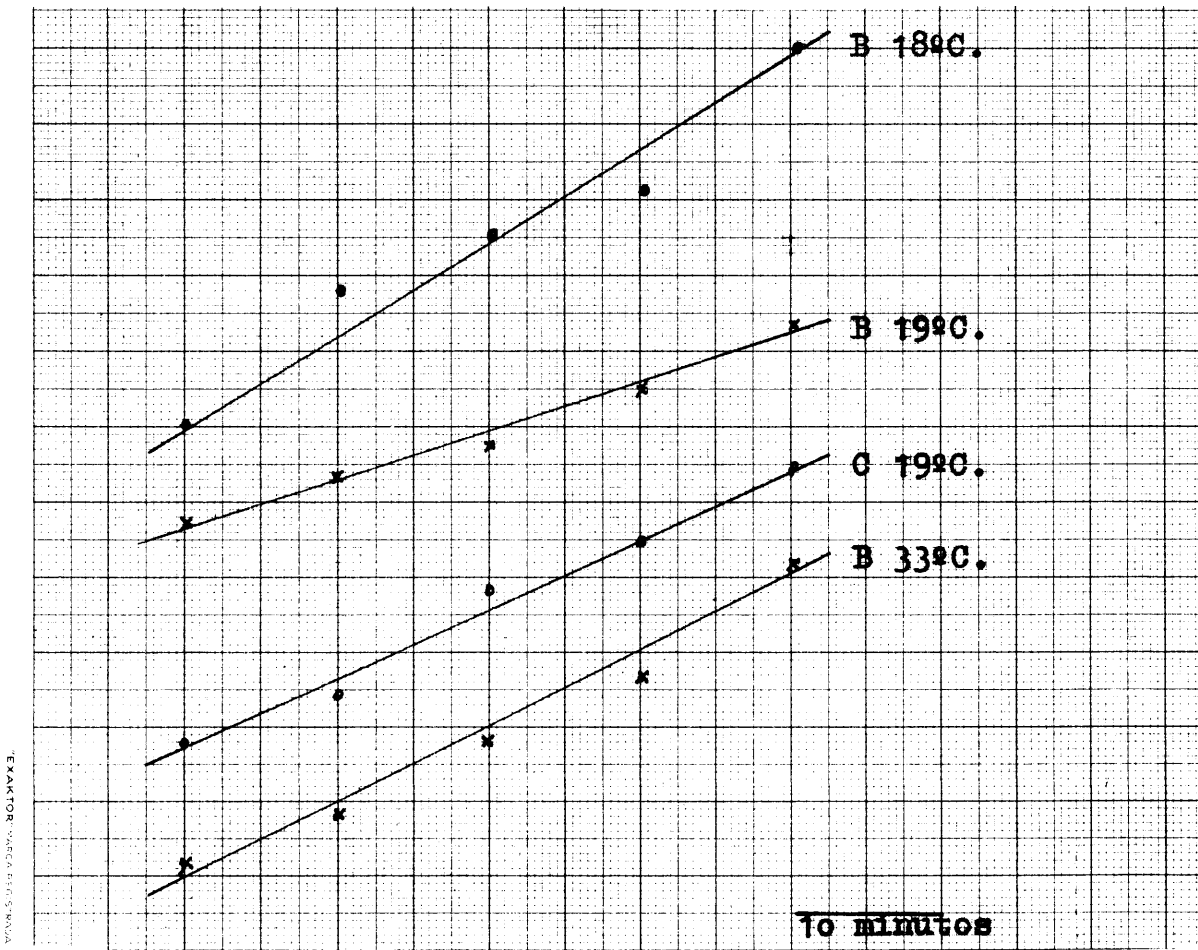


Fig. 2.- Curvas de desprendimiento de oxígeno en varias experiencias de fotosíntesis. La parte utilizada es la limitada por las líneas verticales de trazos. Lecturas de los manómetros.

Los cultivos.— Esta especie fué usada en experiencias previas; las razones para abandonarla se han dado en un apartado anterior. Aquí se presentan los resultados de una serie de cultivos, como comprobación experimental de la dependencia del tamaño con respecto a la temperatura dentro de esta especie. El medio de cultivo fué siempre el mismo —MOLISCH al 1:2—; es digno de anotar que aumentara su acidez con el desarrollo del alga y que resultara el pH más bajo, al fin, en los tubos sometidos a temperatura elevada —véanse los datos en la tabla IV-1—. Las células son esféricas o ligeramente elipsoides, de manera que no procede hacer un análisis de la variación de la forma. En la tabla IV-1 se exponen los resultados obtenidos.

TABLA IV - 1.

Cultivo de Chlorococcum infusiforme. Luz continua. Sol^o Molisch al 1:2. A las 120 horas se varió la temperatura de los cultivos, de manera que todos aparecen registrados dos veces, en cada una de sus dos etapas. Una misma letra designa las dos fases del mismo cultivo y las cifras entre paréntesis indican el tiempo transcurrido desde el principio del cultivo, incluyendo la etapa en que estuvo sometido a temperatura diferente. Se da la temperatura media y las extremas.

Nº	Temperatura	pH final	Tiempo transcurrido (horas)	Diámetro de las células Media y error "standard"
1 a	(18-18,7(-19,5)) ^o	5,8	120	12,5 ± 0,5 μ
2 b	(18-18,7(-19,5)) ^o	5,6	120	12 (aproxim.) μ
3 c	(18-18,7(-19,5)) ^o	5,5	120	14,2 ± 0,4 μ
4 d	(19-20(-21)) ^o C.	4,3	216 (336)	11,5 ± 0,3 μ
5 e	(19-20(-21)) ^o C.	4,3	216 (336)	11,7 ± 0,3 μ
6 f	(19-20(-21)) ^o C.	5,1	216 (336)	12,8 ± 0,5 μ
7 d	(25-26(-27)) ^o C.	5,1	120	10,3 ± 0,5 μ
8 e	(25-26(-27)) ^o C.	5,2	120	10,1 ± 0,4 μ
9 f	(25-26(-27)) ^o C.	5,2	120	12,6 ± 0,4 μ
10 a	(29-31(-34)) ^o C.	5,5	216 (336)	8,5 ± 0,3 μ
11 b	(29-31(-34)) ^o C.	3,8	216 (336)	10,3 ± 0,6 μ
12 c	(29-31(-34)) ^o C.	4,4	216 (336)	9,9 ± 0,3 μ

Relación entre la temperatura y las dimensiones.— La dependencia del diámetro con respecto a la temperatura es clara. En la tabla IV-2 resulta más visible, al agrupar las células cultivadas bajo la misma temperatura en un colectivo común. La fácil reactividad de las células se pone de manifiesto en la tabla IV-1; al aumentar la temperatura en los cultivos a, b y c, el diámetro se reduce, al disminuirla en los d, e y

análogas en Scenedesmus, lo cual puede atribuirse a que los cultivos de esta clorofícea crecen con mucha mayor lentitud que los de Scenedesmus, de manera que no se alcanzan densidades tan grandes. Ya se ha indicado que la adherencia de las células impide su recuento.

TABLA IV - 2

Chlorococcum infusionum. Diámetro, superficie y volumen de las células, en relación con la temperatura del cultivo. Superficie y volumen calculados suponiendo una forma esférica. La superficie deducida ha sido calculada a partir de la temperatura.

Temperatura	Diámetro (μ)	Superficie (μ ²)		Volumen (μ ³)	Relación Sup./Vol.
		Calc.	Deducida		
18,7°C.	12,5	490	485	1020	0,48
20 °C.	12	452	439	904	9,50
26 ² C.	10,2	326	345	554	0,58
31 °C.	9,5	283	272	448	0,63

El volumen varía del simple al doble con una diferencia de 10 °C. La relación superficie: volumen (S/V) está, obviamente, ligada al diámetro, según la expresión $S/V = 6/d$. Su valor absoluto es muy inferior al hallado para Scenedesmus. La superficie puede ponerse en función de la temperatura absoluta, según la fórmula

$$S (\text{cm}^2) = 7,709 e^{3893/T} \cdot 10^{-18}$$

mediante la cual se han calculado las cifras que figuran en la columna encabezada "superficie deducida".

Otras características de las células dependientes de la temperatura.-

En los tubos mantenidos a una temperatura inferior a 21° C. las células producían más mucílago y su forma era más perfectamente esférica. Se observaron zoósporas con cierta frecuencia.

En los cultivos a temperatura superior a los 25°C. era mayor la proporción de células irregulares, ligeramente elipsoides, aunque de ejes poco desiguales; o más o menos poliédricas por compresión mutua en las aglomeraciones. La cantidad de mucílago era menor y no se vieron zoósporas.

No se realizaron análisis químicos del contenido celular.

Características de los cultivos.- Chlorococccum sirvió para probar que la acción de la temperatura sobre las dimensiones de los organismos se podía estudiar experimentalmente y con facilidad en algas verdes. Una serie de consideraciones condujo a escoger un Scenedesmus para un estudio más intenso.

En la tabla IV - 3 se reúnen una serie de datos básicos sobre los cultivos de Scenedesmus obliquus. Cada población estudiada va designada con un número correlativo, del 1 al 45, con el que será designada en el texto. En algunos casos, distintos números corresponden a etapas sucesivas de un mismo cultivo, lo que se indica añadiendo una letra, la misma para las distintas fases de un cultivo.

Ritmo de división celular.- Observaciones de diversos autores (REED, 1932; ALGEUS, 1948) han mostrado que el aumento del número de células en un cultivo de Scenedesmus se ajusta bastante bien a una curva logística o autocatalítica, tan general en toda suerte de poblaciones (PARK, 1939, 1949 -en ALLIE & al.-; GAUSE, 1934). Ciertas características de las células muestran relación con la densidad de la población -en los cultivos viejos y densos, las dimensiones tienden a decrecer-, de aquí el interés complementario que puede tener un conocimiento exacto de la dinámica de los cultivos; pero aquella relación no fué descubierta mas que al tratar de explicar ciertas irregularidades observadas al estudiar la dependencia de las dimensiones con respecto a la temperatura, o sea, en una fase final de la investigación, cuando se había prescindido sistemáticamente de reunir datos sobre la marcha cuantitativa de todos los cultivos. De aquí que la información disponible sea muy limitada.

En la tabla IV-9 se dan recuentos de células en cuatro fases sucesivas para cuatro distintos cultivos. A través de ellos se puede tener una idea del ritmo de división en nuestro ~~cien~~ de Scenedesmus bajo la influencia de diversos factores, en particular de la temperatura y de la edad del cultivo, que puede designarse también como resistencia del ambiente o grado de ocupación del medio disponible. A una temperatura rela-

retarda su ritmo, hasta el punto que entre divisiones sucesivas transcurren tiempos del orden de los cuatro días. Si la temperatura es más baja (13,5°C.) el ritmo de división es relativamente más lento y así se mantiene por mucho tiempo, porque tarda más en alcanzarse una gran densidad de población. En ambos casos el ácido indolacético retarda ligeramente las divisiones al principio, mas luego acelera el ritmo de división, determinando un rápido aumento del número de células.

Estos datos son insuficientes para calcular los parámetros de las correspondientes curvas logísticas. Entre unos y otros cultivos la posición de la asíntota superior varía entre amplios límites. En la tabla IV-8 puede verse que el retardo en el ritmo de división en el cultivo 10/12, con solamente 3.000 células por mm³., es superior al del 11/15, con densidades del orden de las 10.000. No puede, pues, buscarse una descripción general válida para todos los cultivos.

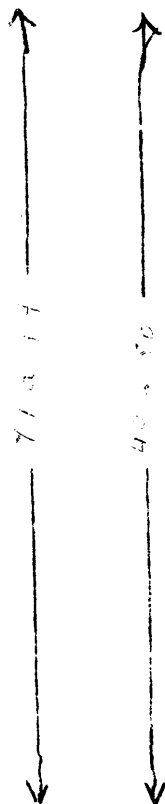
Una orientación primera puede sacarse de la tabla IV-3. Si dividimos el tiempo total, en horas, por el número de divisiones celulares, obtenemos la duración media de una "generación", que corresponde a un periodo durante el cual las primeras se han sucedido rápidamente y las últimas a un ritmo mucho más lento. El gran retardo en las divisiones al final del cultivo, se pone de manifiesto en la relación existente entre su duración y el periodo medio entre dos divisiones, calculada para los cultivos nº 1 a 20:

<u>Edad del cultivo</u>	<u>Horas entre dos divisiones, media global</u>
282-325 horas	39 horas
354-450 horas	50 horas
528-576 horas	77 horas

Para cuatro cultivos de este grupo que fueron examinados dos veces, la primera 306-354 horas después de la siembra, la segunda 450-532 horas después del comienzo del cultivo, el ritmo de división medio para el lapso de tiempo comprendido entre las dos observaciones, resulta de 143 horas. Aquí solo hemos prestado consideración a la densidad de la población; por otra parte el ritmo de división está muy directamente relacionado con la temperatura, como ya se ha indicado a propósito de la tabla IV-9.

media y -entre paréntesis- sus oscilaciones extremas. El pH y el contenido en calcio son los valores correspondientes al término de las horas indicadas. Fases sucesivas de un mismo cultivo van señaladas con una misma letra; en estos casos los valores entre paréntesis dan el tiempo y, respectivamente, el número de divisiones a partir del momento de la siembra y no solo durante el segundo periodo. Para el cálculo del número de generaciones celulares se ha supuesto una siembra uniforme de 30 células por mm³.; los valores reales se apartan poco de este promedio. Iluminación continua, excepte los n^o 18, 19 y 20, ia. = con indolacético.

Número	Temperatura, °C.	pH	Calcio mg./l.	Duración en horas	Células por mm ³	Número de divisiones
1	(15-)16(-17)	-	47	325	6.576	7,8
2a	(14,5-)16(-17)	-	42,8	306	3.426	6,8
3a	(17-)17,5(-18)	-	42,8	226(532)	9.832	1,5 (8,3)
4	(17-)18(-19)	7,2	96	289	3.785	7
5	(17-)18(-19)	7,0	212	289	3.438	6,9
6	(20-)21(-22)	-	50	325	15.000	9
7	(21-)22(-23)	7,9	54	354	6.332	7,7
8b	(21-)22(-23)	-	50,8	354	9.280	8,3
9	(23-)24(-25)	-	43,3	306	14.763	9
10c	16 ^a y 2 días a 25 ^a	-	-	354	1.070	5,2
11d	(23-)24(-25)	-	48,8	96(450)	12.386	0,9(8,7)
12c	(23-)24(-27)	-	40,8	178(532)	3.032	1,5(6,6)
13	(25-)26(-28)	6,9	200	282	6.226	7,7
14	(25-)26(-28)	7,0	56	282	5.000	7,3
15d	(26-)27(-28)	7,5	48,8	354	6.726	7,8
16	(26-)27(-28)	-	40	354	7.600	8
17b	(28-)28,5(-29)	7,4	50,8	96(450)	14.506	0,6(8,9)
18	sin termostato	7,6	77	576	2.754	6,5
19	sin termostato	8	216	576	3.800	7
20	sin termostato	-	-	528	4.946	7,4
21e ia.	(22-)23(-24)			118	780	4,7
22e ia.	(22-)23(-24)			72(190)	3.030	2 (6,7)
23e ia.	(22-)23(-24)			122(312)	7.050	1,2(7,9)
24e ia.	(22-)23(-24)			76(388)	13.010	0,9(8,8)
25f	(22-)23(-24)			118	990	5
26f	(22-)23(-24)			72(190)	3.690	1,9(6,9)
27f	(22-)23(-24)			122(312)	6.680	0,9(7,8)
28f	(22-)23(-24)			76(388)	11.850	0,8(8,6)
29g ia.	13-13,5(-14)			121	160	2,2
30g ia.	13-13,5(-14)			71(192)	575	1,9(4,1)
31g ia.	13-13,5(-14)			122(314)	2.870	2,3(6,4)
32g ia.	13-13,5(-14)			74(388)	7.230	1,4(7,8)
33h	13-13,5(-14)			122	190	2,2
34h	13-13,5(-14)			69(191)	591	1,7(3,9)
35h	13-13,5(-14)			122(313)	1.549	1,4(5,3)
36h	13-13,5(-14)			76(388)	4.530	1,5(6,8)
37	(25-)25,5(-26)			1.416	40.240	10,4
38 ia.	(25-)25,5(-26)			381	21.570	9,4
39	(14-)15(-16)			1.416	13.200	9
40 ia.	(14-)15(-16)			382	11.670	8,6
41	20			238	1.090	5,2
42 ia.	20			239	1.880	6
43 ia.	20			238	5.730	7,7
44 ia.	20			238	800	4,8
45 ia.	20			239	4.870	7



5 divisiones, en nuestros cultivos, se suceden con un ritmo inferior a las 50 horas, mientras que a partir de la séptima división, cuando se ha multiplicado por 128 el número inicial de células, se tienen tiempos de unas 100 horas y aun más entre dos divisiones consecutivas. Estas variaciones vendrían expresadas por la curva logística a que nos hemos referido.

Se ha considerado que una duplicación del número de células corresponde a una división, haciendo caso omiso de las "muertes accidentales" que son sumamente raras, puesto que jamás se ponen de manifiesto células muertas y en descomposición. Si el alga forma cuatro autósporas, como es frecuente, el tiempo de una "generación" corresponde al doble del de una división o generación celular.

El retardo en el ritmo de división se debe probablemente, más que a un agotamiento del medio, a una acumulación de catabolitos, alguno de los cuales puede ser específicamente inhibidor, como ocurre con la "clorelina" de Chlorella (PRATT & FONG, 1940, 1942, 1944). En Scenedesmus se ha puesto de manifiesto también un bacteriostático que inhibe, asimismo, el desarrollo de otras algas ("scenedesmina", LEFÈVRE y colaboradores, 1932-49). Inversamente, en Nitzschia closterium (diatomea) las células producirían, en todo caso, una substancia de efectos estimulantes (HARVEY, 1933).

Discusión de las posibilidades de que se presente una selección.-

En el estudio de los efectos de la temperatura sobre la morfología de las células debe, en principio, contarse con los efectos de la selección. Aunque existiese total seguridad de que se parte de un clon, no quedaría eliminada la posibilidad de una selección que actuase sobre mutaciones de posible aparición -no debe olvidarse que se trabaja con millones de células-. La existencia de posibles mutaciones en cultivos de Ankistrodesmus braunii, clorofícea de organización afín a Scenedesmus ha sido señalada por OETTLI (1927). Teóricamente, la selección, bajo una temperatura elevada, favorecería a las células menores; en circunstancias opuestas -temperatura baja- a las células grandes. Realmente la revisión de muchos datos (Capítulos II y III) sugiere que la selección interviene

favoreciendo la reproducción de los genotipos que "tienden" a dar formas mayores, en los medios más fríos, y viceversa.

Se ha tenido especial interés en conocer el intervalo entre dos divisiones, aunque solo fuera de manera aproximada, para poder valorar la importancia de la selección, si se presentara, en nuestras experiencias. Puesto que los cambios en las dimensiones, al variar la temperatura, se reconocen claramente después de una sola división celular, o aun sin haberse dividido todas las células, es evidente que no puede nunca hablarse de selección, sino que estamos en presencia de una simple acomodación, aunque del mismo signo morfogénico que la selección que posiblemente se da en otros casos discutidos en capítulos anteriores.

Por otra parte, jamás se hallaron distribuciones bimodales de las dimensiones que hicieran pensar en una selección en marcha sobre una población pluriclinal, ni variaciones sugerentes de lo mismo en los valores de las dispersiones.

Datos fundamentales y variabilidad de las dimensiones.- Damos principio al estudio de las características de Scenedesmus obliquus en relación con las condiciones ecológicas del ambiente, por el análisis de las dimensiones medidas directamente, porque son los datos que vienen afectados por el error experimental más pequeño, de manera que estos resultados serán los más sólidos de entre los que podemos disponer.

En la tabla IV-4 se presentan los datos fundamentales: amplitud de variación, media aritmética y dispersión "standard" para la longitud y para el diámetro central de las células.

Las curvas de distribución de las dimensiones celulares no son perfectamente simétricas -en la tabla IV-4 puede verse que el punto medio de la amplitud de variación es a menudo superior a la media aritmética- de manera que el uso de parámetros correspondientes a una curva normal representa una descripción aproximada.

La variabilidad de la longitud en las células grandes es menor que la variabilidad de la anchura; en las células pequeñas (de menos de 10 micras de largo) ocurre precisamente al revés. En general, puede decirse que la variabilidad dentro de los cultivos es considerable (tabla IV-6), lo cual se explica por la multiplicación de las células, mediante la formación de, generalmente cuatro, autósporas.

Las dimensiones en relación con la temperatura.- El examen superficial de la tabla IV-4 pone de manifiesto el menor tamaño de las células cultivadas a temperatura más elevada, relación que es claramente significativa, por lo menos por encima de los 13° C. Como orientación general podemos fijarnos en la tabla IV-5, donde se han distribuido los 17 primeros cultivos, según la temperatura y la concentración de nitrato cálcico del medio; en ella se dan los valores medios de las células en el conjunto de los cultivos agrupados en una misma casilla, cuyos números se indican en la parte alta de las mismas.

datos relativos a las mismas poblaciones en IV-3. T = temperatura; = número de células medidas; V = variabilidad. Dimensiones en micras.

n	T	n	on: trd entre extremos.				Diámetro en el centro				Relación long/diám	
			Limites	Media	σ	V	Limites	Media	σ	V		
1	16	50	10-20	14,0±0,3	2,2±0,2	16	2-5	3,6±0,1	0,8±0,1	22	3,9	
2	16	50	8-18	13,2±0,3	2,2±0,2	16	2-6 $\frac{1}{2}$	4,2±0,2	1,3±0,1	32	3,1	
3	17 $\frac{1}{2}$	50	7-16	11,5±0,3	2,0±0,2	17	2-5	3,2±0,1	0,7±0,1	23	3,6	
4	18	60	10-16	13,7±0,2	1,9±0,2	14	3-7	4,4±0,1	1,2±0,1	27	3,1	
5	18	60	10-18	14,3±0,2	1,8±0,2	13	2-7	4,6±0,1	1,2±0,1	26	3,1	
6	21	50	5-15	9,2±0,3	2,4±0,2	26	2-4 $\frac{1}{2}$	2,8±0,1	0,5±0,0	19	3,2	
7	22	60	4-15	9,2±0,4	2,8±0,2	31	2-6	3,3±0,1	0,9±0,1	27	2,8	
8	22	50	5-13	8,3±0,3	2,0±0,2	25	2-5	3,2±0,1	0,9±0,1	27	2,6	
9	24	61	5-13	7,6±0,2	1,6±0,1	21	2-4 $\frac{1}{2}$	3,0±0,1	0,7±0,1	24	2,5	
0	16/25	50	6-13	8,6±0,3	2,3±0,2	27	2-4	3,3±0,1	0,7±0,1	21	2,6	
1	24	60	4-11	6,8±0,3	2,2±0,2	32	2-4	2,8±0,1	0,6±0,1	20	2,4	
2	25	50	5-10	6,8±0,2	1,6±0,2	23	2-5	3,0±0,1	0,7±0,1	22	2,3	
3	26	61	5-13	8,8±0,3	2,3±0,2	26	2-4	2,9±0,1	0,6±0,0	20	3,05	
4	26	60	3-11	7,1±0,3	2,3±0,2	33	2-4	2,7±0,1	0,7±0,1	26	2,6	
5	27	50	4-13	8,2±0,3	2,3±0,3	28	2-4	3,0±0,1	0,5±0,0	17	2,7	
6	27	60	4-10	5,4±0,2	1,4±0,1	26	2-5	2,9±0,1	0,7±0,1	24	1,9	
7	28 $\frac{1}{2}$	60	4-12	6,4±0,3	2,2±0,2	34	2-4	2,9±0,1	0,6±0,1	20	2,2	
8	---	70	8-18	13,5±0,4	3,7±0,3	27	2-5 $\frac{1}{2}$	3,2±0,1	0,7±0,1	23	4,3	
9	---	70	8-17	13,2±0,3	2,6±0,2	20	2-5	2,9±0,1	0,7±0,0	23	4,5	
	---	60	6-14	10,2±0,3	2,6±0,2	26	2-4	2,6±0,1	0,5±0,0	19	3,9	
1	23	50	6-15	10,3±0,3	2,3±0,2	22	2-5	3,8±0,1	1,0±0,1	26	2,7	
2	23	50	5-13	10,0±0,3	1,8±0,2	17	2-6	3,7±0,1	0,9±0,1	24	2,8	
3	23	50	5-13	9,0±0,4	2,5±0,3	29	2-6	3,5±0,2	1,0±0,1	29	2,6	
4	23	50	5-12	8,1±0,4	1,9±0,2	24	2-6	3,6±0,2	0,9±0,1	25	2,2	
5	23	50	6-13	9,6±0,3	1,9±0,2	20	2-5	3,7±0,1	0,8±0,1	22	2,6	
6	23	50	5-14	9,9±0,4	2,5±0,2	25	2-5	3,4±0,1	0,8±0,1	22	2,9	
7	23	50	4-14	9,9±0,3	2,2±0,2	23	2-5	3,3±0,2	1,1±0,1	33	3,0	
8	23	50	4-14	8,4±0,4	2,9±0,3	34	2-5	3,2±0,1	0,9±0,1	29	2,6	
9	13 $\frac{1}{2}$	50	6-17	11,4±0,3	2,3±0,2	20	2-5	4,2±0,1	0,6±0,1	15	2,7	
0	13 $\frac{1}{2}$	50	5-17	10,9±0,4	2,9±0,3	26	2-7	4,6±0,3	1,8±0,2	40	2,4	
1	13 $\frac{1}{2}$	50	6-18	11,9±0,4	2,8±0,3	24	2-7 $\frac{1}{2}$	4,4±0,2	1,1±0,1	25	2,7	
2	13 $\frac{1}{2}$	50	5-15	10,6±0,4	2,7±0,3	25	2-6	3,8±0,2	1,0±0,1	25	2,8	
3	13 $\frac{1}{2}$	30	6-13	9,9±0,5	2,4±0,4	24	2-6	3,8±0,2	0,8±0,1	22	2,6	
4	13 $\frac{1}{2}$	50	7-14	10,9±0,3	2,4±0,2	22	2-7	5,0±0,2	1,5±0,2	30	2,2	
5	13 $\frac{1}{2}$	50	6-20	12,0±0,5	3,7±0,4	30	2-7	4,6±0,2	1,5±0,2	33	2,6	
6	13 $\frac{1}{2}$	50	6-16	11,3±0,3	2,4±0,2	21	2-7	3,7±0,2	1,2±0,1	31	3,0	
7	25 $\frac{1}{2}$	50	3-13	7,8±0,4	2,7±0,3	35	2-5	3,1±0,1	0,8±0,1	25	2,6	
8	25 $\frac{1}{2}$	50	5-13	8,2±0,2	1,8±0,2	21	2-5	3,4±0,1	0,7±0,1	21	2,4	
9	15	50	7-17	12,7±0,4	2,8±0,3	22	2-4	3,1±0,1	0,7±0,1	23	4,1	
0	15	50	9-20	13,5±0,3	2,1±0,2	16	3-7	4,2±0,2	1,3±0,1	30	3,2	
1	20	50	3-13	7,3±0,3	2,3±0,2	32	2-5	2,7±0,1	0,6±0,1	23	2,7	
2	20	50	5-14	10,2±0,3	2,0±0,2	20	2-7 $\frac{1}{2}$	4,2±0,2	1,2±0,1	28	2,4	
3	20	50	5-15	10,9±0,3	2,5±0,2	23	2-7	3,0±0,1	1,0±0,1	22	3,6	
4	20	50	5-15	10,4±0,3	2,3±0,2	22	2-7	3,6±0,1	1,0±0,1	27	2,9	
5	20	50	5-15	11,4±0,3	2,2±0,2	19	2-5	3,4±0,1	0,8±0,1	23	3,4	

Dimensiones de las células en función de la temperatura y de la concentración de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -expresado en mg. Ca /l.-. Cultivos nº 1 a 17.

Temperatura	16-18°C.	21-23°C.	24-25°C.	26-29°C.
Ca, mg./l.	1,2,3	6,7,8	9,10,11,12	14,15,16,17
40-56	12,9 x 3,6 μ	8,9 x 3,1 _K	7,4 x 3,0 μ	6,8 x 2,9 μ
96	4 13,7 x 4,4 μ	—	—	—
200-206	5 14,3 x 4,6 μ	—	—	13 8,8 x 2,9 μ

La significación de estos datos queda probada mediante el análisis de la tabla IV-6, que permite varios comentarios. Se percibe en él que la variación es muy grande dentro de un mismo cultivo, hasta el punto que, para las dimensiones transversales, excede a la variación entre cultivos, lo cual es una consecuencia de la reproducción celular, como más adelante se indicará. No es de extrañar, después de esto, que la longitud aparezca mucho más ligada a la temperatura que el diámetro, según resulta de las respectivas probabilidades diferenciales, ambas ampliamente significativas.

Los resultados de los cultivos posteriores, numerados del 21 al 45 confirman la dependencia de las dimensiones con respecto a la temperatura. En la bibliografía no se encuentran datos experimentales significativos como los presentados en estas páginas, sin embargo, en las figuras publicadas por VISCHER (1927) se percibe el menor tamaño de Scenedesmus basilensis y Coelastrum proboscideum cuando los cultivos se hacían a temperatura elevada, aunque dicho autor no desarrolla el estudio de esta variación. Interesa señalar que la mayoría de los investigadores de algas en cultivo puro han dado muy poca importancia a la temperatura, cuando en realidad ella es capaz de cambiar profundamente el tamaño, forma y fisiología de metabolismo de las células.

Análisis de la variancia de las dimensiones en los cultivos 1-17 de Scenedesmus obliquus.

Longitud de las células

<u>Variancia</u>	<u>Suma de cuadrados</u>	<u>Grados de libertad</u>	<u>Cuadrado medio</u>	<u>Razón de variancia</u>	<u>Probabilidad</u>
Entre temperaturas	114,5	3	38,2	} 29,4	inferior a 0,00
Restante entre cultivos	16,9	13	1,3		
Total entre cultivos	131,4	16	8,2	} 1,8	inferior a 0,01
Total dentro cultivos	4.135,6	925	4,5		

Diámetro central de las células

<u>Variancia</u>	<u>Suma de cuadrados</u>	<u>Grados de libertad</u>	<u>Cuadrado medio</u>	<u>Razón de variancia</u>	<u>Probabilidad</u>
Entre temperaturas	3,6	3	1,2	} 8,5	inferior a 0,01
Restante entre cultivos	1,8	13	0,14		
Total entre cultivos	5,4	16	0,34		
Total dentro cultivos	604,2	925	0,65		

Influencia del nitrato cálcico.- De la tabla IV-5 se deduce que las células cultivadas en un medio más rico en nitrato cálcico adquieren dimensiones mayores. Las diferencias son significativas, aunque la influencia cuantitativa de este factor es considerablemente inferior a la de la temperatura. Se desconoce si el efecto se debe especialmente al anión o al catión de la sal. OETTLI (1927) examinó las influencias de diversas sales de calcio sobre Ankistrodesmus, observando un considerable aumento de la dimensión transversal de las células; de sus estudios parece que el catión Ca tiene una esencial importancia en la morfología de las algas, aunque el estudio de la interacción entre iones resulta un tema muy complejo. En nuestro caso fué abordado solamente como un ejemplo para ver si la composición química del medio era susceptible de producir variaciones del orden de las debidas a diferencias de la temperatura.

Influencia del ácido indolacético.- Fué estudiada en una serie de

cidas condiciones de temperatura y composición del medio.

TABLA IV - 7

Influencia del ácido indolacético sobre las dimensiones de las células de Scenedesmus obliquus. (I= cultivos contaminados).

Temperatura	Cultivos con indolacético			Cultivos sin indolacético	
	Nº	Concentración	Dimensiones	Nº	Dimensiones
13,5°C.	32	1:100.000	10,6 x 3,8 µ	36	11,2 x 3,7 µ
15,5°C.	40	1:50.000	13,5 x 4,2 µ	1	14,0 x 3,6 µ
20°C.	42	1:10.000 (I)	10,2 x 4,2 µ	-	-
20°C.	43	1:100.000	10,9 x 3,0 µ	6	9,1 x 2,8 µ
20°C.	44	1:1.000.000(I)	10,4 x 3,6 µ	-	-
20°C.	45	1:10.000.000	11,4 x 3,4 µ	-	-
23°C.	24	1:100.000	8,1 x 3,6 µ	28	8,4 x 3,2 µ
25,5°C.	38	1:50.000	8,2 x 3,4 µ	14	7,1 x 2,7 µ

Un análisis de la variancia no da resultados significativos en lo que se refiere a la acción de la ^{auxina} temperatura. Las dimensiones siguen siendo dependientes de la temperatura, siendo de notar las dimensiones ligeramente inferiores de las células cultivadas a una temperatura que puede considerarse como baja, en relación con la propia de los biotopos habituales de la especie (13,5°C.).

El único efecto sistemático del indolacético es un ligero incremento del diámetro, frecuentemente correlativo de una disminución de la longitud, de manera que los cultivos en la solución de auxina tienen las células menos esbeltas. La diferencia entre las medias del diámetro solo es significativa cuando alcanza valores del orden de 0,4-0,5, lo que no siempre ocurre. En otro párrafo se habla de otra acción, ésta indirecta, del ácido indolacético sobre las dimensiones celulares.

BRANNON (1937) encuentra ciertos indicios para suponer que el indolacético aumenta el tamaño de las células en Chlorella y Scenedesmus Ocycystis, aunque sus argumentos no son demostrativos.

Influencia de la reacción del medio.- La reacción ~~entre unos y otros~~ cultivos de los cultivos oscilaba entre 6,94 y 7,85 y no se ha manifes-

tivos 1 a 17) después de una hora de transporte a oscuras, sin garantía de que las condiciones fisiológicas de las algas fuesen siempre idénticas. Es sabido que la acción de los seres vivos es capaz de determinar considerables ~~alteraciones~~ ^{de reacción} en la reacción, tanto más en los cultivos muy densos, de manera que no puede atribuirse importancia a las pequeñas diferencias observadas entre unos y otros cultivos.

Influencia de la densidad de población.— Algunas experiencias fueron destinadas a averiguar si, además de los factores ambientales de naturaleza físico-química, existían también otros ligados a la historia del cultivo y que tuvieran repercusión sobre las dimensiones celulares.

Las más simples consistieron en variar la temperatura a que estaba sometido el cultivo, viendo si se producían las variaciones en el tamaño de las células que cabía esperar. En la tabla IV-8 se presentan varios casos; en los tres primeros ejemplos se cumple la esperada disminución del tamaño cuando aumenta la temperatura del cultivo, disminución

TABLA IV - 8

Alteración de las dimensiones celulares de Scenedesmus obliquus al variar la temperatura del cultivo. El cultivo se ha desarrollado en dos etapas a las temperaturas indicadas, las dimensiones de las células y su número corresponden al final de cada uno de los dos períodos. Se da el número de divisiones celulares entre las dos observaciones.

Nº	Temperatura	Horas	Células por mm ³ .	Dimensiones celulares	Número de divisiones	Horas entre dos divisi
2	16°C.	306	3.426	13,2±0,3x 4,2±0,2 μ	1,5	173
3	17,5°C.	226(532)	9.832	11,5±0,3x 3,2±0,1 μ		
8	22°C.	354	9.280	8,2±0,3x 3,2±0,1 μ	0,7	152
17	28,5°C.	96(450)	14.506	6,4±0,3x 2,9±0,1 μ		
10	16/25°C. (1)	354	1.070	8,6±0,3x 3,3±0,1 μ	1,5	129
12	25°C.	178(532)	3.032	6,8±0,2x 3,0±0,1 μ		
15	27°C.	354	6.726	8,2±0,3x 3,0±0,1 μ	0,8	116
11	24°C.	96(450)	12.386	6,8±0,3x 2,8±0,1 μ		

(1) A 16° y dos días a 25° C.

en el periodo comprendido entre las dos observaciones. Es decir, se nota la disminución de tamaño al término de un periodo tal que el número de células no ha llegado a duplicarse, ^(ejemplo 8/17) lo cual excluye por completo, como ya se ha indicado en otro lugar (apartado IV-3), la posibilidad de una selección.

En la última experiencia, de las cuatro reseñadas en la tabla IV-8, una disminución de la temperatura no tenía como consecuencia un aumento del tamaño de las células, sino un decrecimiento de sus dimensiones; aunque menos importante que en los ejemplos precedentes. Esta observación puso en guardia ante la idea de formular de manera demasiado sencilla la disminución de la talla como consecuencia directa de una elevación de la temperatura, ya que sugirió la siguiente sospecha. Es posible que, al hacerse viejos los cultivos o aumentar la densidad de la población, el tamaño de las células disminuya como consecuencia de ciertas condiciones desfavorables; ya que los cultivos mantenidos bajo temperaturas relativamente elevadas, por una mayor rapidez en la sucesión de las divisiones, alcanzan antes una mayor densidad de población, podría tal vez ser ésta y no otra la causa de que dichos cultivos a temperatura alta albergaran células de dimensiones más reducidas.

Un simple examen de los datos de la tabla IV-4 destruye la base de esta hipótesis. Si se comparan poblaciones con parecido número de células; pero cultivadas a temperaturas diferentes, se comprueba la real consistencia de la conclusión deducida del análisis de la variancia de las dimensiones, en relación con la temperatura del cultivo. Sin embargo, la observación citada que condujo a esta posición crítica, apuntó la influencia de la densidad de población, como un factor más a tener en cuenta. Este hecho no fué descubierto hasta una etapa muy avanzada del desarrollo de los trabajos; de haberlo sido antes, se hubieran introducido ciertas modificaciones en el planteo de las experiencias, quizá empleando cultivos a concentración constante ^{modo de} (véase MYERS & CLARK, 1944).

Las experiencias detalladas en la tabla IV-9 se encaminaron a conocer la dinámica del cambio de dimensiones celulares. Se partió de un mismo

luego en cuatro porciones, que se cultivaron bajo dos distintas tempe-
raturas. A un par de cultivos se añadió ácido indolacético en la
proporción de 1:100.000.

TABLA IV - 9

Alteración de las dimensiones celulares de Scenedesmus obliquus en cuatro
momentos sucesivos de cuatro cultivos, sembrados de manera uniforme.

Iluminación continua. pH = 7,1 - 7,4. Ca⁺⁺ = 40-50 mg./l. ia.=indolacético.

Nº	Temperatura y auxina.	Horas desde la siembra	Células por mm ³	Dimensiones de las células	Número de divisiones	Horas en dos div.
21	23°C. ia.	118	780	10,3±0,3x3,8±0,1μ	4,7	36
22	" "	190	3.030	10,0±0,3x3,7±0,1μ	2	36
23	" "	312	7.050	9,0±0,4x3,5±0,2μ	1,2	102
24	" "	388	13.010	8,1±0,4x3,6±0,1μ	0,9	85
25	23°C.	118	990	9,6±0,3x3,7±0,1μ	5	24
26	" "	190	3.690	9,9±0,4x3,4±0,1μ	1,9	38
27	" "	312	6.680	9,9±0,3x3,3±0,2μ	0,9	136
28	" "	388	11.850	8,4±0,4x3,2±0,1μ	0,8	95
29	13,5°C. ia.	121	160	11,4±0,3x4,2±0,1μ	2,2	55
30	" "	192	575	10,9±0,4x4,6±0,3μ	1,9	37
31	" "	314	2.870	11,9±0,4x4,4±0,2μ	2,3	53
32	" "	388	7.230	10,6±0,4x3,8±0,2μ	1,4	53
33	13,5°C.	122	190	9,9±0,5x3,8±0,2μ	2,2	55
34	" "	191	591	10,9±0,3x5,0±0,2μ	1,7	40
35	" "	313	1.545	12,0±0,5x4,6±0,2μ	1,4	87
36	" "	388	4.530	11,2±0,3x3,7±0,2μ	1,5	50

Este cuadro, cuyos resultados se representan gráficamente en la fi-
gura 3, es bastante instructivo. Se muestran de manera muy clara las
diferencias en el ritmo de división bajo diferentes temperaturas y se
comprueba, otra vez, cómo basta una simple bipartición para que el tama-
ño de las células de la población aparezca significativamente cambiado.
El efecto de la temperatura se percibe claramente, comparando poblacio-
nes con la misma densidad - o bien con menos células el sometido a tem-
peratura más elevada-, por ejemplo, la 36 con la 26 y la 32 con la 23.
A partir de las dimensiones uniformes con que se iniciaron los cuatro
cultivos, el tamaño de las células diverge en éstos, en sentido de decre-
cimiento en los mantenidos a temperatura elevada y en el de ligero au-

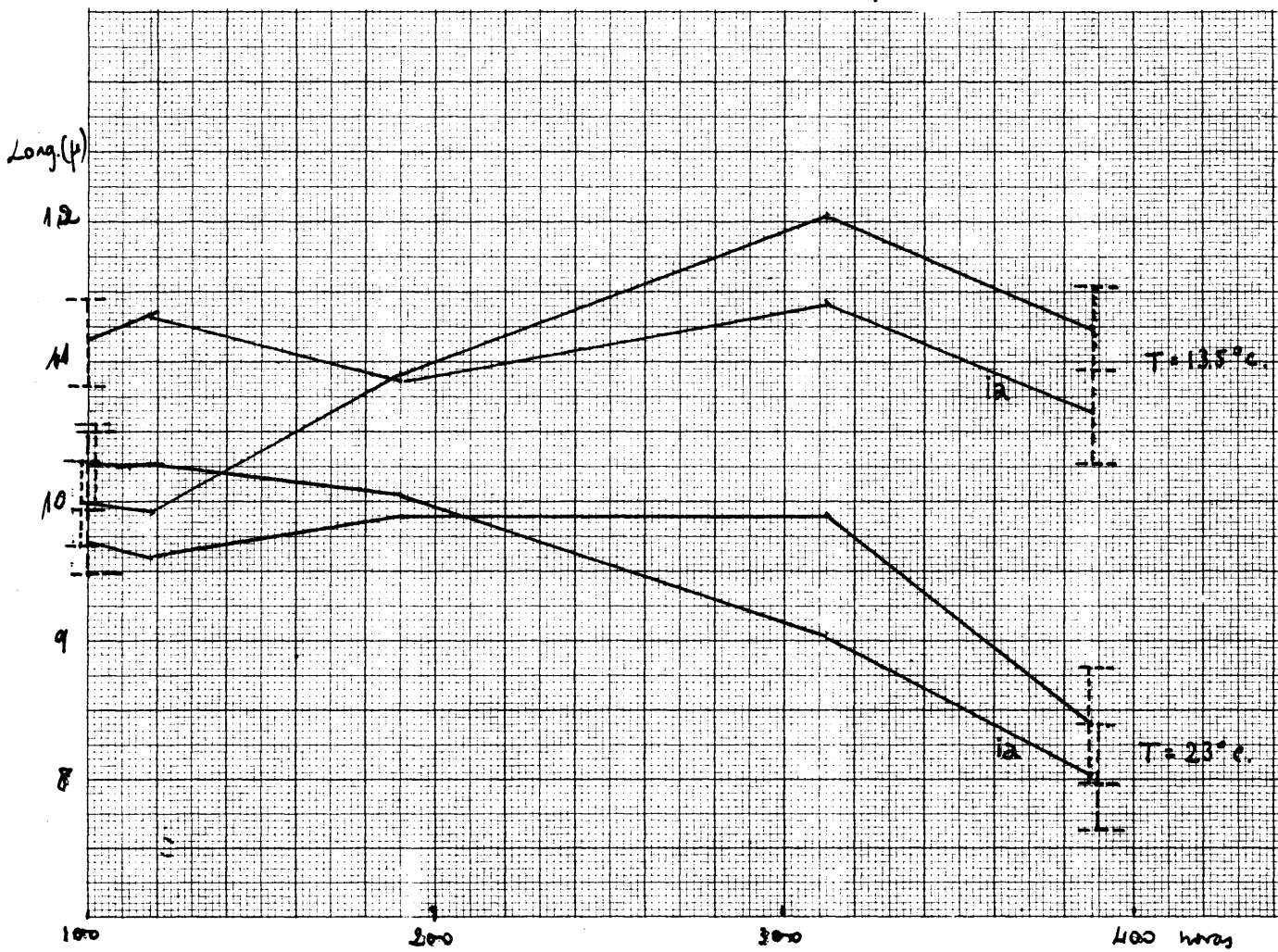


Fig. 3.- Modificación de las células en los cultivos e, f, g y h. En abscisas, tiempo en horas; en ordenadas, longitud de las células, el error "standard" de la media va señalado por una línea de trazos. Datos de la tabla V - 9. Scenedesmus obliquus. T = temperatura; ia. = con indolacético.

bra procedían de cultivos mantenidos a la temperatura de invierno en el laboratorio (unos 15°C.). En los cultivos a 13,5°C. las células parecen en equilibrio hacia las 300 horas de iniciado el cultivo, a partir de este momento disminuyen de tamaño, hecho que ha de atribuirse a la densidad creciente de la población, puesto que la temperatura permanece constante. Las células de los cultivos a 23° C. decrecen durante toda la experiencia, superponiéndose en ellos la acción de la temperatura elevada sobre unas células iniciales de 10-11 μ de largo y, a continuación, el efecto de la "sobrepoblación". La reducción del tamaño como consecuencia de una gran densidad de población parece ir acompañada de un retardo en el ritmo de división; en los casos de indudables efectos de sobrepoblación (tablas IV-8 y IV-9) transcurren más de 100 horas entre dos divisiones sucesivas. KNIGHT-JONES (1951) pone de manifiesto en *Cryptomonas acuta* una reducción del tamaño celular de 15-20 μ a 10-15 μ al aumentar la edad del cultivo.

En la misma tabla IV-8 se pone de manifiesto que el ácido indolacético parece retardar ligeramente las divisiones al principio; pero luego acelera el ritmo de división, como ya comprobara en esta especie ALGEUS (1946) y en otras clorofíceas BRANNON (1937), siendo una consecuencia de este hecho que las células sometidas a la acción de la auxina quedan ligeramente más pequeñas, por mostrar acentuados los efectos de la densidad de la población, al ser ésta más elevada.

Las dimensiones del núcleo.— Se intentaron llevar a cabo observaciones sobre las dimensiones del núcleo celular bajo diferentes temperaturas. El objeto es tan pequeño que las mediciones carecen de la necesaria precisión; por otra parte deben usarse métodos de tinción, que implican deformaciones artificiosas, aparte de que a menudo se colorea la membrana tan intensamente que no permite ver el núcleo. Por todo ello se desistió de incluir el núcleo en el estudio de la morfología celular.

Conclusiones.— 1) Las dimensiones de las células de *Scenedesmus obliquus* están relacionadas de manera principal con la temperatura. Por encima de los 14-15°C., temperaturas altas dan células menores y relativamente más cortas, puesto que la longitud es más influida que

2) Existen otros factores de importancia secundaria: una concentración más elevada de nitrato cálcico determina células algo mayores; aquí también la longitud es más afectada que el diámetro. El pH parece carecer de influencia dentro de los límites de su variación en los cultivos .

3) El tamaño de las células está también influido por la densidad de la población; si ésta es muy elevada, las dimensiones resultan disminuidas, tanto en longitud como en anchura.

4) La presencia del ácido indolacético en los cultivos determina un ligero aumento del diámetro, con la consiguiente disminución de la esbeltez de las células. Indirectamente, por aumentar la densidad de la población, determina un empequeñecimiento general de las células.

5) El cambio de las dimensiones celulares en respuesta a una alteración de la temperatura es rápido; basta una sola división celular para que se manifieste en los cultivos, de manera que se trata de una acomodación directa.

Variación de las proporciones de las células.- La amplitud de variación en longitud es considerablemente mayor que en anchura y la simple consideración de los datos de la tabla IV-4 demuestra que la especie es mucho más variable en longitud que en diámetro. Los valores medios de poblaciones están comprendidos entre 5,4 y 14 μ para la longitud y entre 2,6 y 5 μ para el diámetro, los valores extremos oscilan, respectivamente, entre 3 y 20 μ y entre 1,7 y 7,5 μ . Las células mayores son, siempre, proporcionalmente más alargadas que las pequeñas. La relación longitud/diámetro -indicada abreviadamente como $r = l/d$ - es considerablemente variable y tanto más elevada cuanto mayores son las células y más baja la temperatura del cultivo. La variabilidad en la forma de las células era ya conocida en esta especie y en otras del género Ankistrodesmus, como respuesta a distintas características químicas del medio de cultivo (CHODAT & MALINESCO, 1893; DANGEARD, 1921; GRINTZESCO, 1902; VISCHER, 1920, 1926; OETTLI, 1927).

La variación del índice r es correlativa del tamaño absoluto de las células, tanto entre las de un mismo cultivo como tomando en consideración las medias de diferentes poblaciones. Una primera idea aproximada, que deberá ser modificada más adelante, es considerar esta relación como un simple hecho morfológico: las proporciones de la célula irían ligadas a sus dimensiones. En un cultivo a baja temperatura, las células son considerablemente alargadas por el hecho de ser mayores; entre ellas, las células jóvenes, más pequeñas, son menos alargadas que las que han llegado al término de su desarrollo, y aquellas células jóvenes pueden mostrar un índice r comparable al de células "adultas" de otro cultivo mantenido a temperatura más elevada. Las células, al principio de su vida, son siempre menos alargadas que hacia el final de ella.

La relación longitud/diámetro y la forma de las células.- Las células de Scenedesmus obliquus son elipsoidales o fusiformes; en las

en nuestros cultivos, hallándose también en ellos algunos cenobios cuadrícelulares. La forma de las células varía considerablemente según los cultivos (fig. 4), hasta el punto que, siguiendo criterios morfológicos que prevalecen en la sistemática de algunos grupos, las crearíamos de especies distintas.

Las células pequeñas son más cortas, elípticas, relativamente anchas y de extremos redondeados; las células mayores tienen los extremos agu-

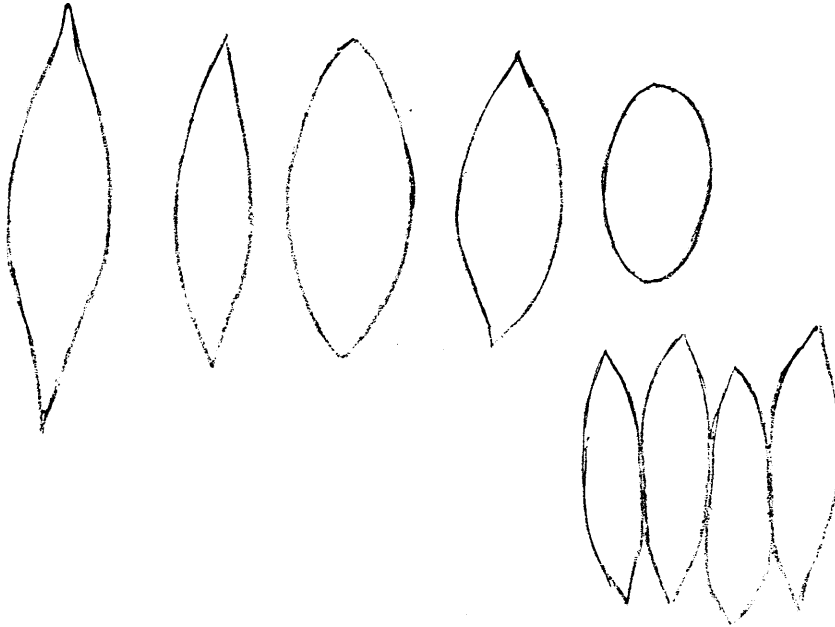


Fig. 4.- Diversas células de Scenedesmus obliquus, procedentes de diversos cultivos. Se ha representado también algunos cenobios cuadrícelulares. Obsérvese la forma distinta de las células según su tamaño.

zados y hasta aciculares, en ellas la relación r es, naturalmente, mayor. Una descripción minuciosa de los caracteres de las células de cada cultivo se ajustaría perfectamente a este marco general, sin añadir datos de interés.

Podemos describir y estudiar las variaciones morfológicas por medio del índice r , que es caracter más fácil de manejar, por ser cuantitativo, e íntimamente relacionado con la forma. Pero no se excluye la posibilidad de ligeras diferencias de forma entre células que muestren

lizaciones y las diferencias son, en todo caso, ligerísimas y, como ejemplo, del tipo de las siguientes: células fusiformes con valores de r iguales y elevados pueden ser, en unos cultivos, con los extremos cónicos, mientras que una parte de las células en otro cultivo mostrará las puntas como estiradas, de manera que el contorno queda ligeramente cóncavo cerca de los extremos. Se llama la atención sobre estas particularidades porque, en tales pequeñas diferencias, se halla un elemento de error, cuando se aplica, sin discriminación, una de las fórmulas empíricas usadas para determinar la superficie o el volumen, que no tienen en cuenta más que el índice r .

En general las células pueden compararse a un elipsoide de revolución cuando $r=2$; cuando aumenta el valor de este índice, las células son fusiformes y para valores superiores a 5, los lados se vuelven cóncavos hacia las puntas. Como se ha insinuado, esta correspondencia entre tipo de superficie envolvente y valor de r se utilizará en el cálculo de la superficie y del volumen de las células. En algunas células el eje longitudinal presenta una pequeña curvatura; en tales casos la dimensión longitudinal medida ha sido siempre la línea recta entre las puntas de la célula.

El índice r ha de estudiarse separadamente para cada población y para el conjunto de la especie.

Deformación de las células en el curso del desarrollo individual.

En una población en multiplicación activa, sin indicios de una reproducción rítmica —otras algas se dividen con cierto sincronismo, por generalmente de noche— puesto que siempre se observan algunas células en multiplicación, la proporción de células que pertenecen a una clase de dimensiones está relacionada con la duración de la fase correspondiente en el proceso de desarrollo individual del alga. De esta manera se puede describir el crecimiento partiendo de las curvas que dan la distribución de las células en clases dimensionales, inscribiendo sobre un gráfico en ordenadas las dimensiones y en abscisas el número acumulativo de individuos, proporcional al tiempo (fig. 5). La descripción

siones para células de un mismo cultivo y la formación de distinto número de autósporas, los datos conseguidos por este procedimiento son promedios que tienen solamente un valor informativo general; esta crítica ha de tenerse presente al considerar los gráficos preparados sobre datos de varios cultivos, como ejemplos de la siguiente descripción aproximada (fig. 5).

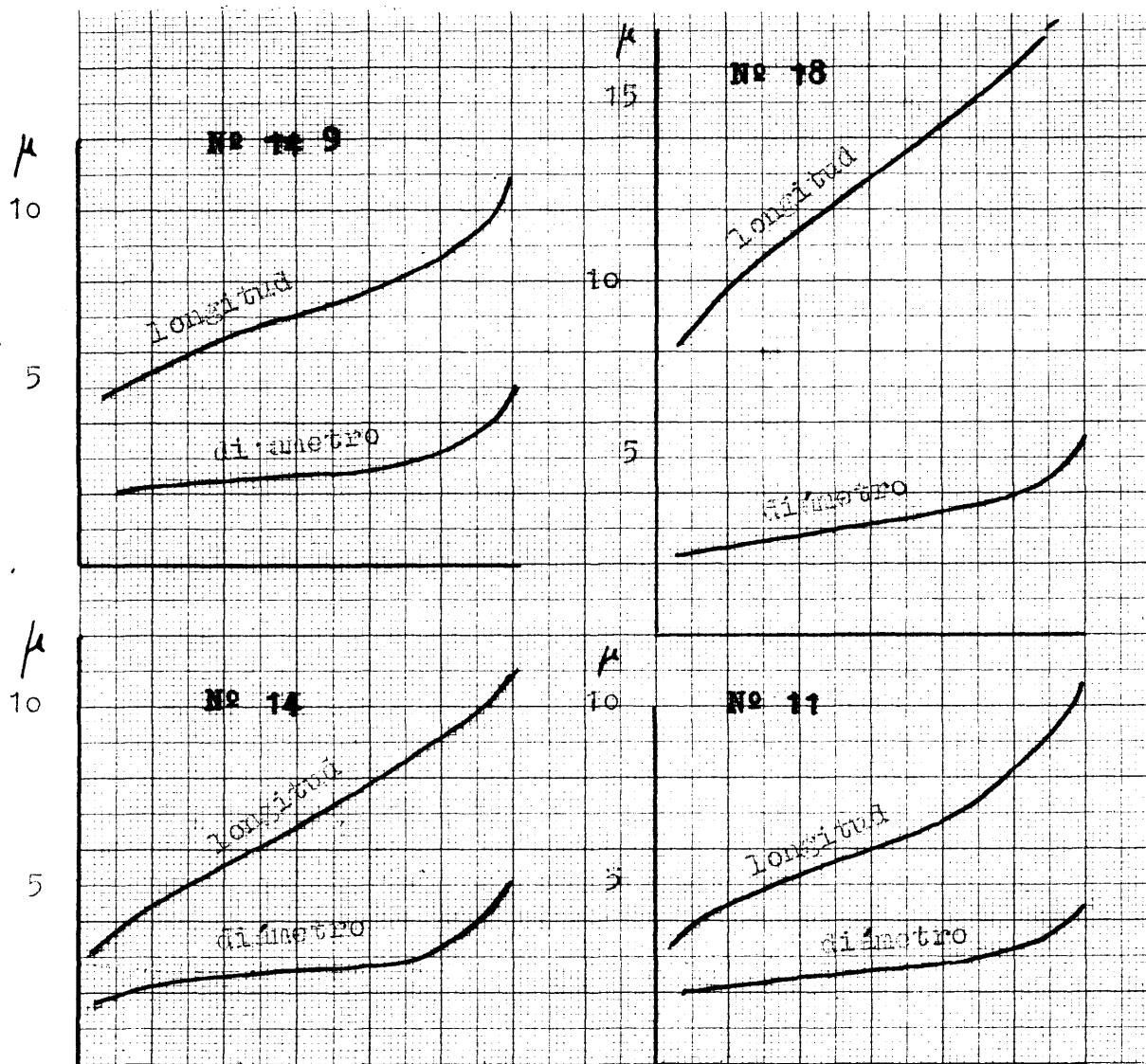


Fig. 5.- Crecimiento en longitud (l) y diámetro (d) de las células de *Scenedesmus obliquus* en cultivos diferentes, referidas a una "duración media de una generación". Basado en la distribución de las células por tamaños dentro de cada población.

El crecimiento en longitud empieza siendo relativamente rápido, luego se hace lento, para volver a acelerarse al final de la vida individual. El crecimiento en anchura es muy lento durante la mayor parte

la célula se deforma, variando constantemente el valor de r en el curso del desarrollo, en sentido de un aumento continuo que, a veces, cesa hacia el final. Al nacer, la célula se alarga rápidamente, a continuación prosigue deformándose de manera más moderada, hasta que, al aproximarse al término de la vida individual, el crecimiento en anchura se hace más intenso y, por lo menos en muchas poblaciones, ya no se puede decir que el crecimiento en longitud mantenga su primacía. Es este el típico desarrollo de la morfología celular.

Sería interesante obtener una descripción matemática del crecimiento y deformación de las células, en forma de una función que ligase la longitud y el diámetro. Puede pensarse en la fórmula alométrica $-l = Cd^k -$, quedando resultados aproximados para situaciones comparables en otros organismos. De cumplirse, un gráfico que relacionara los logaritmos de las longitudes con los logaritmos de los diámetros, debería mostrar puntos dispuestos a lo largo de una recta. Esta relación dista de cumplirse; especialmente se observan notables desviaciones hacia el final, por la rápida deformación transversal de las células que precede a la autosporulación; el ciclo reproductivo interfiere y perturba el proceso de crecimiento. En casos análogos, con otro material biológico, se considera frecuentemente que se suceden cambios de la "constante" k , lo cual es reconocer la insuficiencia de la descripción matemática sencilla. La naturaleza del material de estudio no se presta a continuar este camino; basta añadir que para una serie de poblaciones se calculó el valor de k , suponiendo que se ajustasen a la fórmula de la heterauxinosis, hallando para el mismo cifras comprendidas entre 1,5 y 2,5, que, en todo caso, confirman que la longitud crece más rápidamente que el diámetro.

Diferencias de la relación longitud/diámetro entre los distintos cultivos.- La última columna de la tabla IV-4 da los valores de la relación r para las longitudes y diámetros medios de los distintos cultivos. En la tabla IV-10 se reagrupan las células de las poblaciones

Distribución de las células de *Stereosorus obliquus* (poblaciones 1 a 20) por los diámetros reales en clases.

Diámetro	2-3	3½	5-6	6½	8-9	9½	11-12	12½	14-1	17-8	1	Totales	
7	1	1	1	4	7	
6½	2	2	5	2	4	
6	10	10	5	5	22	
5½	2	2	2	1	6	
5	.	.	.	2	3	5	3	21	29	2	3	68	
4½	.	.	.	2	2	5	3	11	8	1	1	28	
4	.	.	12	14	15	12	21	30	16	4	10	136	
3½	.	2	5	17	16	28	27	31	17	4	5	153	
3	.	5	30	37	20	29	19	34	16	8	2	196	
2½	3	18	124	69	47	69	44	40	15	2	4	435	
2	1	10	42	14	15	7	2	1	.	.	.	92	
Totales	4	35	213	155	118	150	119	171	117	25	37	3	1147
lám. medio	2,4	2,5	2,6	2,9		3,0	3,2	3,6	4,1	4,4	4,6	3,8	
d = r	1	1,6	2,1	2,4	,	3,4	3,6	3,6	3,5	3,7	3,8	-	

a 20 por sus dimensiones. La última línea de dicha tabla permite darse cuenta el aumento del valor de r en relación con el incremento de las dimensiones lineales. Imaginando una relación de tipo alométrico entre longitud (l) y diámetro (d), los datos de la tabla IV-10 permiten calcular las siguientes expresiones:

$$l = 0,50 d^{2,46} \quad d = 1,53 l^{0,34}$$

Efectuando los cálculos sobre la serie formada por las longitudes y diámetros medios de las 20 primeras poblaciones, resulta

$$l = 0,41 d^{2,76} \quad d = 1,38 l^{0,36}$$

Estas fórmulas nos indican que, en general, la longitud aumenta unas dos veces y media más rápidamente que la anchura. El ser este valor superior a los valores obtenidos para cada una de las poblaciones comprendidas en el conjunto, que se escalonan entre 1,5 y raramente pasan de 2,5, indica que la relación entre longitud y anchura entre cultivos se ajusta a una regla diferente que la misma relación dentro cultivos, como si dentro de una misma población la desproporción entre el crecimiento en longitud y el crecimiento en anchura estuviera algo disminuida: la alometría entre cultivos no es una simple extrapolación de la heterauxinosis dentro de un cultivo.

Valor de la relación longitud/diámetro para las distintas clases de longitud celular en los cultivos de *Scenedesmus*. A la izquierda, valores medios de las clases en que, por su longitud, se han distribuido las células; en la parte superior, número de las poblaciones. A la derecha se da el valor medio de la relación longitud/diámetro, calculado a todas las células de diferentes poblaciones que pertenecen a la misma clase de longitud, cuyo número de células indica al lado, entre paréntesis. Los valores obtenidos sobre 1-2 células solamente van encerrados en paréntesis.

Cultivos sin indolacético; luz continua.

Long.	16	14	37	11	15	8	7	27	28	10	41	17	25	9	26	12	13	1	33	36	35	34	3	39	2	4	6	5		
2,5 μ	1,1	1,2	1,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
4,0 μ	1,5	1,9	1,3	1,7	1,5	1,8	(2,0)	1,6	1,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5,5 μ	2,0	2,4	2,0	2,3	2,0	2,1	2,2	2,2	2,0	2,0	2,0	2,2	1,6	2,2	2,0	2,2	2,5	2,0	(1,6)	2,2	1,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7,0 μ	1,8	2,3	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4
8,5 μ	2,1	2,9	2,8	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7
10,0 μ	-	3,5	3,4	3,2	3,0	3,2	3,1	3,8	2,6	2,7	3,4	3,1	2,7	3,0	3,3	3,2	3,5	3,6	3,6	3,1	2,5	3,2	2,0	3,9	4,1	3,0	3,9	3,7	4,0	
11,5 μ	-	3,5	(4,2)	3,4	3,3	3,5	3,6	3,5	4,0	-	3,4	3,2	3,0	-	3,1	2,9	3,6	3,6	3,6	3,2	2,4	3,0	2,3	4,7	4,1	3,4	3,4	4,0	3,1	
13,0 μ	-	-	3,2	-	-	-	-	2,8	3,7	-	(4,7)	-	-	-	3,3	2,9	3,6	3,6	3,2	2,4	3,0	2,3	4,7	4,1	3,4	3,4	4,0	3,1	3,1	
14,5 μ	-	-	-	-	-	-	-	(2,2)	(3,5)	-	-	-	-	-	3,6	-	-	-	(2,9)	3,5	3,2	2,6	4,5	4,3	3,4	2,8	3,6	3,0	3,0	
16,0 μ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,8	(4,0)	-	(5,3)	2,7	3,0	4,0	3,5	3,5	
17,5 μ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,0	(5,0)	-	4,4	2,9	2,9	4,6	3,0	-	
19,0 μ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,2	(3,2)	-	-	-	-	-	-	-	

Cultivos con indolacético; luz continua.

Long.	24	23	22	42	21	44	45	43	38	32	31	30	29	40	z	z	20	18	19	z	
4,0 μ	1,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(1,3)	(2)	(2,0)	-	-	(2,0)	(1)
5,5 μ	1,9	2,1	2,0	1,6	1,8	1,8	1,6	2,4	2,0	1,8	1,8	2,3	(1,4)	-	1,94	(58)	2,6	-	-	2,62	(5)
7,0 μ	2,2	1,9	2,1	2,8	2,3	2,1	2,0	3,2	2,5	2,4	2,3	2,5	2,8	-	2,40	(59)	3,0	-	-	2,62	(6)
8,5 μ	2,4	2,9	2,6	2,8	2,8	2,6	2,4	3,2	2,7	2,7	2,6	2,9	2,2	(2,1)	2,52	(108)	4,0	(2,8)	3,5	3,12	(5)
10,0 μ	2,6	2,6	2,6	2,6	2,9	2,8	3,1	3,5	2,7	2,6	2,9	2,7	2,5	3,7	2,78	(155)	3,8	4,1	3,7	3,73	(18)
11,5 μ	2,9	2,7	3,3	2,6	3,2	3,1	3,9	4,8	(2,3)	2,6	2,9	2,2	2,9	3,1	3,00	(102)	4,1	4,0	3,7	3,88	(24)
13,0 μ	-	2,9	2,9	2,5	3,0	3,5	3,6	3,8	3,4	3,1	2,7	2,3	3,2	3,0	2,62	(161)	4,8	4,2	4,3	4,00	(28)
14,5 μ	-	-	-	2,9	2,9	2,9	4,3	3,7	-	3,1	3,2	2,1	3,4	3,0	3,12	(51)	4,5	4,3	5,0	4,41	(51)
16,0 μ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(3,2)	3,2	(5,3)	3,76	(8)	-	-	-	4,61	(38)
17,5 μ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(2,7)	3,5	4,0	3,36	(9)	-	-	-	5,08	(10)
19,0 μ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(3,2)	(3,16)	(1)	-	-	-	5,37	(17)
															(5,4)	(4,6)				(5,07)	(2)

Cultivos sin indolacético; luz intermitente.

nos hemos referido, se ha prescindiendo de comparar los valores de k dentro de cada cultivo y en grupos de cultivos o en todos los cultivos. Una comparación que escapa a la rigidez de una fórmula matemática y permite ulteriores consideraciones se ha llevado a cabo en la tabla IV-11.

En ella se dan, separadamente para cada cultivo, los valores de r para cada una de las clases en que se distribuyen las células, según su longitud. Este valor aumenta dentro de una misma población, a medida que las células crecen, solo al término del crecimiento puede estabilizarse o incluso decrecer, por la consabida dilatación transversal.

Recorriendo con la vista las líneas horizontales, que corresponden a células de igual longitud; pero procedentes de diversos cultivos, se observan notables diferencias en los valores de r . En primer lugar se pone de manifiesto que este valor es mayor en aquellos cultivos cuyas células son, por término medio, más grandes y más largas, es decir, bajo temperaturas poco elevadas. Una explicación, que no se puede decir si es total o parcial, la suministra el hecho, repetidamente señalado, del aumento del diámetro de las células al final de su vida individual, por el que las células viejas de cultivos mantenidos a temperatura alta son más anchas, por encontrarse al final de su vida individual, que las células jóvenes de cultivos sometidos a una temperatura más baja; pero de igual longitud. En este mismo sentido debe interpretarse la diferencia entre el valor de k para el conjunto de las poblaciones, y sus valores para cada una de ellas.

La relación longitud:diámetro está influida, en menor grado, por otros factores del ambiente. Una serie de cultivos mantenidos a la temperatura del laboratorio y a la intermitencia de la iluminación natural, junto a una ventana, dieron células significativamente más alargadas (nº 18-20, tabla IV-11).

En los cultivos que contienen indolacético la relación longitud:anchura es inferior a la normal en células de la misma longitud, procedentes de otros cultivos sin la auxina. La diferencia es pequeña; pero claramente asegurada (tablas IV-7 y IV-11).

No se nota influencia alguna de la concentración de nitrato de calcio. Las poblaciones 33-36, que corresponden a fases sucesivas de un mismo cul-

En Ankistrodesmus, según datos de OETTLI (1927) y VISCHER (1929), la presencia de glucosa o de peptona en el medio determina un aumento del diámetro transversal de las células; mientras que un medio nutritivo más pobre hace aumentar su superficie relativa.

Conclusiones.- 1) La relación entre la longitud y el diámetro de las células de Scenedesmus obliquus no es constante. Aumenta progresivamente con el crecimiento de las células, como consecuencia de aumentar éstas más rápidamente en longitud que en diámetro. La relación entre longitud y diámetro no es muy correctamente descrita por la fórmula alométrica, ya que hacia el final de la vida individual el diámetro crece con más intensidad.

2) Las variaciones en la relación longitud/diámetro entre diferentes cultivos no pueden considerarse como una simple extrapolación de la variabilidad dentro de los cultivos, aunque son del mismo orden.

3) Las células "viejas" son relativamente más anchas que otras células "jóvenes" de la misma dimensión absoluta; pero pertenecientes a cultivos en los que las dimensiones medias son superiores.

4) No parece existir más influencia de la temperatura que la indirecta señalada. La concentración de nitrato de calcio en el medio tampoco influye.

5) La substitución de la luz continua por luz intermitente determina una mayor esbeltez de las células.

6) La presencia de ácido indolacético en el cultivo da a las células una forma relativamente más ancha.

valor de la superficie y ^{el} del volumen son de esencial importancia en el estudio de la fisiología de las células, lo mismo que la relación entre ambos. Lamentablemente se trata de magnitudes que no pueden medirse directamente; las determinaciones del volumen por sedimentación conducen a valores exagerados. Ha sido preciso, por tanto, recurrir al cálculo, partiendo de las dimensiones lineales. Como la fórmula de las células varía, tanto dentro de un mismo cultivo como entre unos y otros, se ha de tener en cuenta esta deformación, para aplicar las fórmulas más convenientes. Huelga indicar que todos los valores deben considerarse como aproximaciones, afectadas de numerosos errores.

Si consideramos una célula bicónica, su volumen es igual a $V = \frac{\pi}{12} .ld^2$ y, si fuera un elipsoide de revolución, $V = \frac{\pi}{6} .ld^2$. La primera fórmula da un volumen igual a la mitad del que se obtiene al aplicar la segunda. Las células pequeñas, dos veces más largas que anchas, son, corrientemente, de sección elíptica; las cinco veces más largas que anchas son bicónicas; las de $r=3,5$ son de forma intermedia y las extraordinariamente alargadas con las puntas aguzadas tienen el volumen inferior al que corresponde a un doble cono de su longitud y su diámetro. Podemos preparar la siguiente fórmula aproximada, haciendo tomar al denominador el valor de $2(r+1)$, que vale 6 para $r=2$ y 12 cuando $r=5$. Resulta

$$V = \frac{\pi}{2(r+1)} .ld^2 \quad (1)$$

En el cálculo de la superficie se ha presentado la misma dificultad y se ha intentado resolver de manera parecida. En el caso de un doble cono, la superficie vale, $S = \frac{\pi}{2} .ld . \left(\frac{\sqrt{l^2+d^2}}{l} \right)$ y, de tratarse de un elipsoide de revolución

$$S = 2\pi b^2 + 2\pi ab/e . \operatorname{sen}^{-1} e, \quad a = l/2, \quad b = d/2, \quad e = 1 - d/l.$$

desarrollándola y despreciando algunos términos resulta, aproximadamente,

$S = \frac{\pi}{2} . ld (1,24 + 0,337/r)$. El valor real ha de estar comprendido entre las dos expresiones anteriores; en la práctica se ha usado la siguiente fórmula

$$S = \frac{\pi}{2} . ld . (1,24 + \frac{0,337}{r} + 0,1(r-2)) \quad (2)$$

mente para cada célula, obteniéndose después las correspondientes medias. Estas diferían solamente en un 2 al 3 % de los productos ld y ld^2 calculados directamente, de las longitudes y diámetros medios. En las series siguientes la superficie y el volumen se basaron sobre la longitud y diámetro medio de las células de cada población. Ya que las células varían de forma en el curso de su desarrollo y el valor de r interviene en las fórmulas adoptadas, lo ⁶correcto hubiera sido calcular la superficie y el volumen separadamente para cada célula; pero no se hizo así sino que se usó solamente el valor de r que resulta de dividir la longitud media por el diámetro medio de las células de cada población. El pequeño aumento de precisión logrado no compensaría la labor necesaria. Ya se ha dicho en otro lugar que existen pequeñas diferencias en la forma de células que, por otra parte, muestran igual relación longitud:diámetro; esto y los errores considerables derivados de los procedimientos de cálculo determinan que las cifras presentadas en la tabla IV-12 deban considerarse como aproximadas, posiblemente en el orden de un 10 %.

Relación entre la superficie absoluta y factores externos.— Los mismos factores que influyen sobre la longitud y el diámetro celulares se reflejan, naturalmente, en los valores absolutos de la superficie y del volumen. ~~Por~~ combinar estas magnitudes las dos dimensiones lineales medidas, parece que su comparación con los factores indicados permitiría ver las relaciones de manera más simple y mejor. Pero se ha preferido utilizar las dimensiones medidas directamente, dada la notable imprecisión de las cifras que reflejan la superficie y el volumen de las células. Sin embargo, la superficie es insustituible para desarrollar algunas otras comparaciones.

Se trató de poner a la superficie en función de la temperatura, ensayándose fórmulas lineales, potenciales y exponenciales. Los dos últimos grupos dan ajustes ^{mejores y} sensiblemente equivalentes, prefiriéndose la forma exponencial, por ser de uso más general en biología.

Se calculó una fórmula para los cultivos 1 a 20, viéndose que las diferencias entre los valores calculados y los observados eran muy

superficie y volumen medio de las células de *Scenedesmus obliquus*.
 1a. = con indolacético; st., sin termostato, luz intermitente, las
 restantes series iluminación continua. Cifras aproximadas

Nº	Temperatura	Superficie micras ²	Volumen micras ³	Relación S/V	
1	16º	89	62	1,4	
2	16º	114	101	1,1	
3	17½º	68	42	1,6	
4	18º	123	114	1,1	
5	18º	129	129	1,0	
6	21º	51	29	1,7	
7	22º	64	47	1,4	
8	22º	56	38	1,5	
9	24º	48	34	1,4	
10	16/25º	59	41	1,4	
11	24º	42	28	1,5	
12	25º	44	31	1,4	
13	26º	51	27	1,9	
14	26º	41	26	1,6	
15	27º	51	34	1,5	
16	27º	36	27	1,3	
17	28½º	42	31	1,4	
18	st	77	44	1,7	
19	st	67	36	1,9	
20	st	50	24	2,1	
21	23º 1a	79	62	1,3	
22	23º 1a	75	57	1,3	
23	23º 1a	65	45	1,4	
24	23º 1a	62	53	1,2	
25	23º	73	58	1,3	
26	23º	67	47	1,4	
27	23º	64	42	1,5	
28	23º	55	37	1,5	
29	13½º 1a	81	82	1,0	
30	13½º 1a	106	107	1,0	
31	13½º 1a	106	96	1,1	
32	13½º 1a	82	66	1,2	
33	13½º	78	64	1,2	
34	13½º	114	134	0,9	
35	13½º	114	112	1,0	
36	13½º	81	61	1,3	
37	26º	49	32	1,5	
38	26º 1a	57	43	1,3	
39	15º	66	39	1,7	
40	15º 1a	112	91	1,2	
41	20º	40	23	1,8	
42	20º 1a	88	82	1,2	contaminado
43	20º 1a	61	34	1,8	
44	20º 1a	75	55	1,4	contaminado
45	20º 1a	73	47	1,6	

=====

siones. Se omitió también la población nº 15 que también presentaba una desviación anormal entre cálculo y observación. Las expresiones usadas y la comparación entre valores empíricos y calculados figuran en la tabla IV-13.

TABLA IV - 13

Superficie de las células de Scenedesmus obliquus en función de la temperatura absoluta, S = superficie.

Cultivos con 40-70 mg. Ca/l.

$$T(\log_e S (\mu^2) + 23,6052) = 8,155$$

$$S(\text{cm}^2.) = 0,00944 e^{8155/T} \cdot 10^{-16}$$

Cultivos con 92-250 mg. Ca/l.

$$T(\log_e S (\mu^2) + 25,7141) = 8,923$$

$$S(\text{cm}^2.) = 0,00895 e^{8923/T} \cdot 10^{-16}$$

Serie	Superficie (μ^2)	
	observada	calculada
1	89	99
2	114	99
3	68	82
4	51	61
7	63	57
8	56	57
9	48	45
10	44	45
12	44	41
14	41	37
16	36	33

Serie	Superficie (μ^2)	
	observada	calculada
4	123	122
5	129	122
13	51	50

La superficie de las células cultivadas en solución de indolacético son es del orden de la deducida en la primera fórmula, quizá ligeramente mayor; pero menos extensa de la que tendríamos de aplicar la segunda expresión. En cambio, las células cultivadas a 13,5°C. tienen una superficie considerablemente más reducida de lo que resulta (135 μ^2) al aplicar la primera fórmula. Estas diferencias eran de prever, después de lo dicho en el apartado nº 5.

En los cultivos muy densos la superficie y el volumen de las células se reduce. Es evidente que la marcha de un cultivo puede ser descrita empleando magnitudes diferentes: 1) el número de células, 2) la masa de materia viva, 3) el volumen celular, 4) la superficie absorbente total -número de células x superficie media de cada una-. Es de presumir que

la logística. Ahora bien, las distintas curvas no son superponibles y algunos de sus parámetros serán distintos. El ritmo con que se incrementa el número de células se mantiene más alto que el ritmo de aumento de su superficie total o de su volumen, a partir de cierto momento, lo cual también podría describirse diciendo que la acción inhibitoria de la densidad de población se ejerce de manera diferencial (en intensidad o en tiempo) sobre la velocidad de división y sobre el aumento de superficie asimiladora. La consecuencia es que se produce un desequilibrio y el tamaño individual disminuye cuando la población va envejeciendo, tal como puede verse en la figura 6.

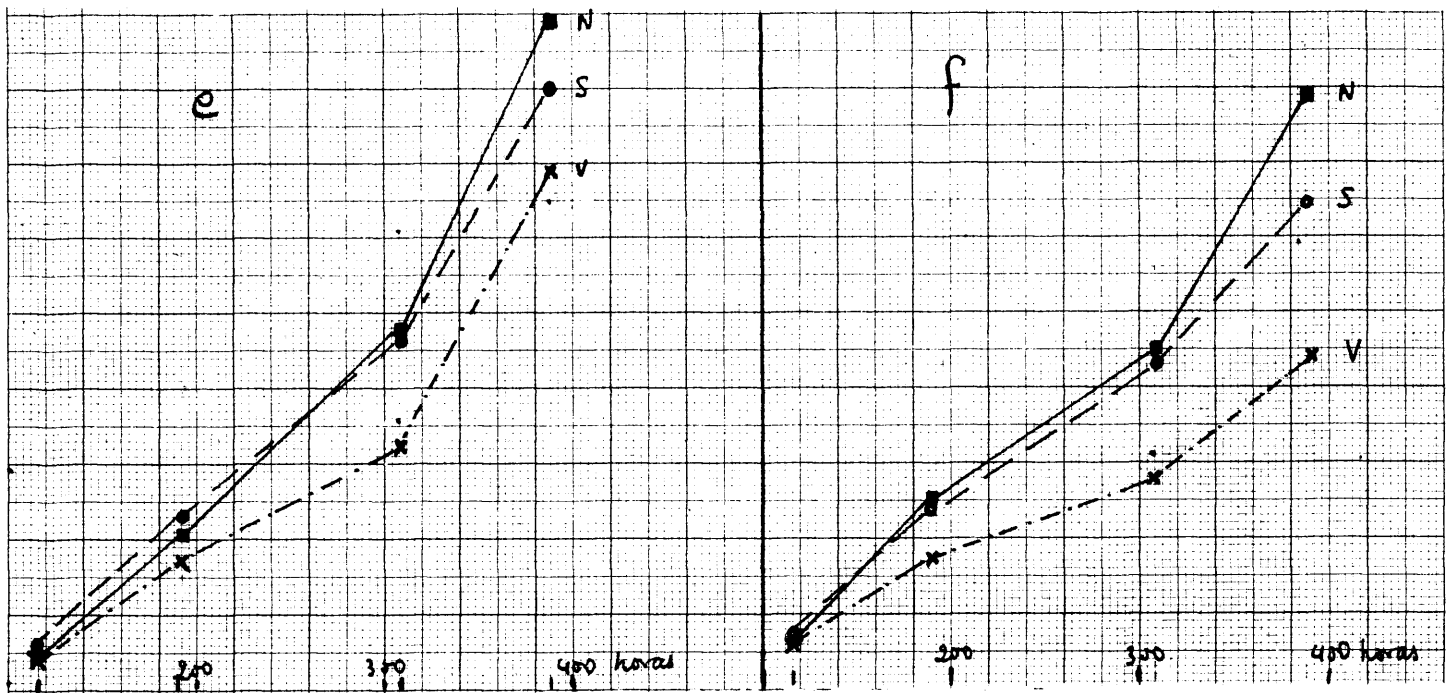


Fig. 6.- Crecimiento de dos cultivos de Scenedesmus quadricauda obliquus, a 23°C. N = número de células; S = superficie total; V = volumen total. Cultivos e (21-24), con indolacético, y f (25-28), sin adición de la auxina.

Efectuados los cálculos correspondientes sobre la base de lo observado en las series 2/3, 10/12, 11/15, 23/24, 31/32, 35/36, resulta que, en los cultivos relativamente densos, la superficie celular se reduce casi en 20% por cada división, es decir, que una bipartición celular representa un aumento total de superficie de 1:1,6 y no de 1:2. Este hecho nos indica que no podremos encontrar una relación sencilla entre

tancias ectocrinas.

La relación superficie:volumen y la deformación de las células.--

Diversas hipótesis expuestas para dar razón del cambio de dimensiones en dependencia con la temperatura, tienen en cuenta o presuponen alteraciones en la relación superficie:volumen (S/V). Por esto tiene particular interés conocerla. En la tabla IV-12 figuran los valores del cociente superficie por volumen, calculados sobre los datos de la misma tabla, antes de redondear sus cifras.

También puede ser calculada directamente dividiendo la fórmula (2) por la (1), resultando

$$S/V = \frac{0,337 \cdot \cancel{r}}{1} + \frac{1,77 + r(1,34 - 0,1 r)}{d} \quad (3)$$

fórmula que se presta a los siguientes comentarios. Estando la longitud de las células comprendida habitualmente entre 6 y 13 micras, el primer término vale solo 0,05-0,025 y resulta prácticamente despreciable. Por tanto la relación S/V está mucho más ligada al diámetro de las células que a su longitud. Como el diámetro varía menos que la longitud, tanto en el crecimiento de las células de una misma población, como entre cultivos a distinta temperatura, resulta que la relación S/V es más invariable de lo que sería si las dimensiones de la célula variaran de manera aproximadamente semejante. A esto se añade, en la fórmula (3), el valor de r que, cuando es grande -células muy largas-, aumenta la relación S/V, contribuyendo a atenuar las variaciones que implicaría un cambio general de dimensiones.

En un ejemplo quedará claro. Consideremos células de 6 y de 12 μ de largo; si su forma fuera semejante, medirían, por ejemplo, 6 x 3,5 μ y 12 x 7 μ , sus dimensiones lineales estarían en la relación de 1:2, sus superficies en la de 1:4 y sus volúmenes según 1:8. Al comparar la relación S/V de ambas, veríamos que la de la ~~segunda~~ pequeña sería exactamente doble que en la mayor, la superficie relativa de aquella sería dos veces más grande. Por la deformación celular, discutida en el apartado anterior, en realidad medirán, por ejemplo, 6 x 3 μ y 12 x 4 μ ,

la superficie relativa de la menor (S/V) es solamente 1,12 veces mayor que en la célula de dimensiones superiores. La deformación de las células contribuye a hacer menos amplias las oscilaciones en la relación entre superficie y volumen, que cualquier cambio de tamaño celular ~~de-~~ terminaría. Algo parecido ocurre entre diatomeas y LUNN (1945, p.217) lo ha expresado claramente.

Este hecho de observación, suficientemente asegurado, crea dificultades graves para las teorías que veían precisamente en la variación de la relación S/V la razón de ser de los cambios de tamaño inducidos por diferencias de temperatura. Sería precisamente más razonable y estaría más de acuerdo con los datos experimentales ir en sentido contrario, preguntándose si existe alguna tendencia a mantener constante la relación S/V y si en este sentido actuaría la deformación celular. Si la longitud no está en función lineal con el diámetro y S/V fuera constante, se podría calcular una función $l = f(d)$ tal que, teniendo en cuenta el cambio de forma de las células, mantuviera el valor S/V . Sugerimos el problema, porque quizá conduciría a un tipo de función más adecuada que la alométrica, para relacionar l y d .

La relación superficie:volumen dentro de una misma población.-

Dentro de un mismo cultivo hay células grandes y células pequeñas; si se considera que la relación S/V está muy relacionada con el metabolismo ~~de~~ de las células y todas aquellas se hallan en similares condiciones, podríamos suponer que dicha relación permaneciera bastante uniforme. Véanse los ejemplos de la tabla IV-14, representativos de lo que ocurre, correspondiendo los nº 16 y 2 al caso más general.

La rápida disminución de la relación S/V que se presenta regularmente al final de la vida individual, ha de ponerse en relación con el aumento de diámetro que precede a la autosporulación, simultáneo quizá de ciertas alteraciones metabólicas determinadas por la interferencia del ciclo reproductivo: la superficie se dilataría llegado este momento. Los valores hallados para la relación S/V durante el resto de la vida de la célula, no permiten asegurar su variación, si se tiene en cuenta el consi-

que se han utilizado en los cálculos.

TABLA IV - 14

Variaciones en el valor de la relación S/V en las células de Scenedesmus obliquus a lo largo de su crecimiento. Tres ejemplos representativos.

Serie nº 16, t=27°C.

Long.	S/V
2,5 µ	1,48
4 µ	1,45
5,5 µ	1,51
7 µ	1,08
8,5 µ	1,08

Serie nº 11, t=24°C.

Long.	S/V
4 µ	1,71
5,5 µ	1,86
7 µ	1,57
8,5 µ	1,62
10 µ	1,63
11,5 µ	1,57

Serie nº 2, t=16°C.

Long.	S/V
8,5 µ	1,43
10 µ	1,51
11,5 µ	1,36
13 µ	1,36
14,5 µ	1,23
16 µ	0,77
17,5 µ	0,82

La relación superficie volumen en diferentes cultivos.- De los ejem-

plos presentados en la tabla precedente y de otros no publicados, se desprende que la relación S/V varía muy poco dentro de un mismo cultivo, si se prescinde de su alteración final. Mayores parecen ser las diferencias entre los diversos cultivos (tabla IV-12) y es posible que la variación de S/V en tal caso no sea de la misma naturaleza que la intracultural. Este índice recordaría al r, con el que está íntimamente relacionado.

Los valores del índice S/V se distribuyen alrededor de una media de 1,4, siendo algo inferiores para las células grandes; no se nota influencia del nitrato cálcico, en cambio sí la tiene el indolacético, que determina células de superficie relativa algo menor, y la sustitución de la iluminación intermitente por la continua, cuyos efectos son precisamente opuestos. Teniendo en cuenta los errores que afectan a todas estas cifras no pueden aplicarse a ellas métodos estadísticos, para precisar la significación de las diferencias. Se analizó, sin embargo, la variación de la relación S/V, con el resultado de ser significativa la diferencia entre los cultivos fuera de termostato y bajo luz intermitente y los restantes (P = 1%), sin embargo, dentro de los últimos, las diferencias que se observan entre los diversos grupos de la tabla IV-15 carecen de significación.

Valores del índice S/V en distintas poblaciones de Scenedesmus obliquus. Se han agrupado de acuerdo con las condiciones del cultivo. Luz continua, excepto el último grupo. Valores de la tabla IV-12. Los promedios que se dan para cada grupo no tienen más fin que el de orientación

Temperatura	Indolacético	Valores para distintas poblaciones							Promedio	
13,5°C.	sin	0,9	1,0	1,2	1,3				1,2	
13,5°C.	con	1,0	1,0	1,0	1,2				1,1	
15 a 18°C.	sin	1,0	1,1	1,1	1,4	1,6	1,7		1,3	
15 a 18°C.	con	1,2							1,2	
20-23°C.	sin	1,3	1,4	1,4	1,5	1,5	1,5	1,7	1,8	1,5
20 a 23°C.	con	1,2	1,2	1,3	1,3	1,4	1,5	1,6	1,8	1,4
24 a 25°C.	sin	1,4	1,4	1,4	1,5					1,4
26 a 29°C.	sin	1,3	1,4	1,5	1,5	1,6	1,9			1,5
26 a 29°C.	con	1,3								1,3
sin termostato, aprox. 16°C. Luz intermitente	sin	1,7	1,9	2,1						1,9

Conclusiones.- 1) La superficie y el volumen, consideradas aisladamente, muestran con respecto a los factores del medio, y, de modo principal en relación con la temperatura, una dependencia paralela a la que liga a las dimensiones lineales.

2) La superficie celular puede ponerse en relación con la temperatura absoluta mediante una fórmula exponencial aproximada, cuyos parámetros varían para distintas concentraciones de nitrato cálcico.

3) Como respuesta a la sobrepoblación, la superficie de la célula puede llegar a reducirse un 20 % en cada división. El efecto de la sobrepoblación puede ser descrito como una heterogeneidad de las curvas que expresan el crecimiento de la población bajo dos aspectos: como número de individuos y como masa o extensión de materia viva.

4) ~~Dentre~~ Como consecuencia de la deformación que sufren las células, al variar la relación entre su longitud y su diámetro, las variaciones en la relación superficie:volumen son mucho menores de lo que serían si la forma de las células permaneciese semejante.

5) Dentro de un mismo cultivo la relación superficie:volumen es poco variable; solamente disminuye al final de la vida individual de las células.

6) Entre distintos cultivos se observan diferencias en la relación

del termostato, dicha relación es significativamente mayor. Las otras diferencias necesitan comprobación y son: a temperatura alta la superficie relativa parece sistemáticamente aumentada, en presencia de indolacético la superficie relativa parece ser ligeramente menor.

- + + +

Cenizas.- Se habia pensado en el calcio, tan importante en la permeabilidad y en la hidratación, para explicar la reducción del tamaño y deshidratación de las células que ocurre a temperatura alta. El fundamento para aceptar esta hipótesis se hallaba en la posición especial del Ca y el Mg en los vegetales, para los cuales las células tienen limitada capacidad de regulación. Según contribuciones de diversos autores (especialmente según WADLEIGH & BOWMER (1950) en leguminosas, MITCHELL (1939) en Pinus strobus, SCOTT (1944, 1945) en Chlorella) el contenido celular de calcio depende mucho de la concentración de dicho elemento en el medio. Según SCOTT (1945), además, Chlorella bajo un pH más alto acumula más cenizas y una mayor proporción de ellas está constituida por calcio. Era patente, pues, una gran labilidad en el contenido de calcio y una estrecha dependencia con condiciones del ambiente.

Sin embargo los datos que se fueron acumulando sobre contenido de cenizas y de calcio de las células de Scenedesmus obliquus, en distintas condiciones de cultivo, resultan desprovistos totalmente de interés, porque no permiten distinguir entre calcio citoplasmático, calcio contenido en el espesor de la membrana y calcio depositado sobre ella. El contenido inicial de calcio en el medio DETMER es de más de 200 mg. por litro, una parte precipita como fosfato, otra va a parar a las células o se deposita sobre sus membranas, de manera que al final, al analizar los cultivos, quedan en el medio unos 50 mg./l. Lavando con ácido acético muy diluido el residuo de las algas, se eliminan precipitados minerales más groseros; pero, haciendo lavados sucesivos, no puede decirse en que momento se han eliminado los depósitos de sales extracelulares y se principia a hacer perder bases a las mismas células.

Como ejemplo típico se puede presentar el de un cultivo -fuera de serie- dividido en cuatro partes alícuotas, que fueron sometidas respectivamente a 1, 2, 3, y 4 lavados sucesivos con ácido acético al 5% en el tubo de la centrífuga, de cinco minutos cada uno -en' Scenedesmus ^{los cultivos 1-20 de} se usaba ácido más diluido-. El ácido acético hace perder una pequeña parte de materia orgánica, elimina una notable proporción de cenizas, y el calcio sufre una

<u>Número de lavados</u>	<u>Peso cenizas</u>	<u>Tanto % de calcio</u>
1	9,5 mg.	15,6%
2	6,7 mg.	11,3%
3	4,0 mg.	2,8%
4	3,8 mg.	4,8%

Es seguro que en el residuo que se obtiene por centrifugación del líquido de cultivo, aunque se haga bajar previamente el pH hacia 6 ó 5, hay un exceso de componentes minerales y, entre ellos, de calcio, depositados en y sobre las membranas o en pequeñas masas independientes de precipitados, que no se eliminan por el simple lavado. Por esta razón se ha trabajado solamente con el peso seco, descontadas las cenizas, y se prescinde de presentar los datos obtenidos sobre cenizas y calcio.

Peso seco sin cenizas.- Esta magnitud puede considerarse afectada por las siguientes causas de error: 1) Las membranas viejas y abandonadas de las células que se han dividido persisten en el líquido de cultivo, no se cuentan, naturalmente, como células; pero contribuyen a aumentar el peso seco que dan los análisis. La proporción de membranas vacías es, teóricamente, igual en todos los cultivos. 2) La desecación se hizo a menos de 106°C. y como que el residuo es casi siempre muy compacto y trabado y no escaso, pudiera suceder que, en el centro de la masa, la pérdida de agua no hubiera sido total. 3) Los cultivos contaminados intensamente, que fueron descartados, mostraban un peso seco muy aumentado, por las bacterias presentes. Como que prácticamente siempre se desarrolla alguna bacteria, aunque escasas, pueden contribuir a elevar ligeramente el peso seco. 4) La pérdida de CO₂ de los carbonatos de las células y de precipitados externos, durante la calcinación, aumenta también las cifras de "materia seca sin las cenizas".

Todas estas causas contribuyen a que los valores del peso seco sin cenizas, tal como figuran en la tabla IV - 16, estén, en realidad, por encima de los verdaderos, aunque es posible sean proporcionales a ellos, ya que los elementos de error influyen de manera similar en todos los cultivos. Los valores se escalonan entre 12 y 50 (excepcionalmente 80) mg 10⁻⁹ mg. por célula. ~~SCOTT (1943) halla pesos~~

Los resultados de la tabla IV - 16 pueden agruparse según las condiciones del cultivo (tabla IV -17) facilitando así su comparación.

Peso seco, sin cenizas, de las células de Scenedesmus obliquus.
 ia = indolacético; st = sin termostato, iluminación intermitente, en el
 resto, iluminación continua.

Nº	Temperatura	Peso seco sin cenizas		
		Por litro de cultivo (mg.)	Por célula (10^{-9} mg.)	Por volumen (g/cm ³)
1	16°C.	114	17	0,3
3	17½°C.	139	14	0,4
4	18°C.	162	43	0,4
5	18°C.	143	42	0,3
6	21°C.	173	12	0,4
7	22°C.	109	17	0,4
9	24°C.	183	12	0,4
11	24°C.	234	19	0,7
12	25°C.	61	20	0,6
13	26°C.	168	27	1,0
14	26°C.	146	29	1,1
16 _r	27°C.	284	37	1,4
17	28½°C.	244	17	0,6
18	st	94	34	0,8
19	st	147	38	1,0
20	st	123	25	1,0
24	23°C. ia	354	25	0,5
28	23°C.	159	13	0,4
32	13½°C. ia	585	80	1,2
36	13½°C.	131	29	0,5
38	26°C. ia	505	24	0,6
40	15°C. ia	354	30	0,3
43	20°C. ia	328	57	1,6
45	20°C. ia	240	51	1,1

TABLA IV - 17

Peso seco sin cenizas, expresados por 10^{-9} mg. por célula, en distintos cultivos de Scenedesmus obliquus. Se han agrupado de acuerdo con las condiciones del cultivo. Luz continua, excepto el último grupo. Los promedios que se dan para cada grupo no tienen más fin que el de orientación.

Temperatura	Indolacético	Valores para distintos cultivos				Promedio	
13½ a 18°C.	sin	14	17	29	42	43	29
13½ a 18°C.	con	42	43	30	80		55
20 a 23°C.	sin	12	13	17			14
20 a 23°C.	con	25	51	57			44
24 a 25°C.	sin	12	19	20			21
26 a 29°C.	sin	17	27	29	37		28
26 a 29°C.	con	24					24
sin termostato aprox. 16°C. luz intermitente	sin	25	34	39			33

tivadas en presencia de indolacético. BRANNON & SELL (1945) han encontrado un mayor rendimiento, en peso seco, de los cultivos de Chlorella pyrenoidosa, bajo la acción de indolacético; pero no precisan la parte de este aumento que corresponde al incremento en el número de células y la que se refiere al aumento de peso de cada una de ellas.

Hidratación de las células.- Muy interesante es la relación peso seco sin cenizas/volumen, porque da idea del grado de hidratación y densidad celulares. Los datos de la tabla IV-16 se han reagrupado en la IV-18, para facilitar su comparación.

TABLA IV - 18

Peso seco sin cenizas en Scenedesmus obliquus, expresado en relación con el volumen celular, en gramos/centímetros cúbicos. Se han agrupado de acuerdo con las condiciones de cultivo. Los promedios que se dan para cada grupo no tienen más fin que el de orientación. Valores de la tabla IV -16. Luz continua, excepto el último grupo.

Temperatura	Indolacético	Valores para distintos cultivos	Promedio
13½ a 18°C.	sin	0,3 0,4 0,3 0,4 0,5	0,37
13½ a 18°C.	con	0,3 1,2	0,78
20 a 23°C.	sin	0,4 0,4 0,4	0,37
20 a 23°C.	con	0,5 1,1 1,6	1,04
24 a 25°C.	sin	0,4 0,6 0,7	0,56
26 a 29°C.	sin	0,6 1,0 1,1 1,4	1,00
26 a 29°C.	con	0,6	0,55
sin termostato aprox. 16°C. luz intermitente	sin	0,8 1,0 1,1	0,95

Estas cifras deben ser consideradas como aproximadas y superiores a los valores verdaderos, por las razones ya expuestas; pero es probable que, consideradas como valores relativos, correspondan a la realidad. Estadísticamente las diferencias de los cultivos con indolacético son significativas (P inferior a 0,01).

GAFFRON (1937, 1939) para esta misma especie halla una relación entre peso seco y volumen húmedo del orden de 0,18. KETCHUM & REDFIELD (1949), también para Scenedesmus obliquus, obtienen valores de

orden de $6 - 15 \times 10^{-10}$ mg. para células de 30 a 60 micras cúbicas, o sea, cerca de $0,2 - 0,25 \text{ g/cm}^3$. Estos autores miden el volumen por desplazamiento y no indican tener en cuenta la corrección necesaria para las membranas vacías, ni tan solo que se les haya presentado esta dificultad. Estas ~~hechas~~ diferencias de método y los errores propios ya indicados explican porque nuestros valores son dos o tres veces superiores.

Las conclusiones provisionales que permite la tabla IV-18 son dos: 1) Las células cultivadas bajo una temperatura elevada, menores, tienen una mayor proporción de materia seca; lo cual puede expresarse también diciendo que las células mayores están más hidratadas. Los datos de KETCHUM & REDFIELD (1949) indican también valores más elevados de la relación g/cm^3 para las células menores, aunque dichos autores no se ocupan de la influencia de la temperatura. Sería interesante conocer si existen diferencias de hidratación a lo largo de la vida individual de cada célula; pero la resolución de este problema no ha podido ser abordada. 2) En los cultivos con indolacético el peso de la materia seca es relativamente mayor. La dependencia con respecto al calcio no es manifiesta y no se ha tenido en cuenta al esbozar las comparaciones anteriores. Añadiremos que PEARSALL & LOOSE (1937) hallan variaciones en el peso seco relativo a lo largo del desarrollo de cultivos de Chlorella; sería mínimo en el curso del crecimiento exponencial o inmediatamente después; este aspecto tampoco ha sido tomado en consideración.

La cantidad de materia seca por célula es menos desigual de lo que su tamaño haría sospechar, de manera que las células grandes lo son, en buena parte, por el mero hecho de contener más agua. En las células de Scenedesmus, así como en las de Ankistrodesmus, no son perceptibles grandes vacuolas (cf. DANNEARD, 1921; DANNEARD & DANNEARD, 1924; ONTTLI, 1927) aunque, según DANNEARD el vacuoma está en Scenedesmus algo más desarrollado que en Chlorella. Lo que pueden interpretarse como elementos del vacuoma no son, en nuestro caso, distintamente más abundantes en un cultivo que en otro, o, por lo menos, no muestran rela-

no se refleja directamente en el desarrollo del vacuoma. De todas ^{estas} este tema de estudio no fué abordado con la deseable continuidad.

Suponiendo una densidad media de la materia seca de 1,5 y despreciando las cenizas, resulta que la densidad de las células estaría comprendida entre 1,1 y 1,39, las más densas serían las de pequeño tamaño y las cultivadas en presencia del ácido indolacético. Sin embargo, puede asegurarse que estos valores son considerablemente superiores a los reales, si se tienen en cuenta las causas de error que incrementan el peso seco.

Relación entre la superficie y el peso seco.- El índice superficie/peso seco sin cenizas puede ser utilizado en desarrollos sucesivos. En la tabla IV-19 se presentan sus valores, que son particularmente bajos en las células pequeñas, cultivadas a temperatura alta y en las desarrolladas en presencia del ácido indolacético.

TABLA IV - 19

Relación superficie/peso seco sin cenizas, en células de Scenedesmus obliquus, expresada en cm^2/mg . Valores de diferentes cultivos, agrupados de acuerdo con las condiciones del ambiente. Los promedios que se dan para cada grupo no tienen más fin que el de orientación. Luz continua, excepto el último grupo.

Temperatura	Indolacético	Valores para distintos cultivos	Promedio
13½ a 18°C.	sin	0,3 0,3 0,3 0,5 0,5	0,37
13½ a 18°C.	con	0,1 0,4	0,20
20 a 23°C.	sin	0,4 0,4 0,4	0,41
20 a 23°C.	con	0,1 0,1 0,2	0,16
24 a 25°C.	sin	0,2 0,2 0,4	0,28
26 a 29°C.	sin	0,1 0,1 0,2 0,3	0,17
26 a 29°C.	con	0,2	0,24
sin termostato aprox. 16°C.	sin	0,2 0,2 0,2	0,20

Contenido de nitrógeno.- Las determinaciones de nitrógeno fueron muy poco numerosas, todas en cultivos con la concentración de Ca^{++} (nitrato) comprendida entre 40 y 77 mg./l. y, en cuatro de los cinco, entre 40 y 54 mg./l. Los resultados se exponen en la tabla IV-20.

Contenido de nitrógeno en las células de Scenedesmus obliquus.

Nº	Temperatura	N por célula 10^{-10} mg.	N peso seco sin ceniz.	N /volumen, mg/ cm ³
7	22°C.	14,4	0,083	31
11	24°C.	15,7	0,083	57
16	27°C.	20,5	0,055	75
17	28½°C.	11,1	0,066	36
18	sin termostato aprox. 16°C.	28,0	0,082	63

ALGHEUS (1950) en esta misma especie encuentra valores de 6 a 30 x 10^{-10} mg. de N por célula, según el medio de cultivo usado; los nuestros están comprendidos entre estos extremos. La relación entre nitrógeno y cantidad total de materia perdida por calcinación es, en promedio, de 0,074; la proporción media de prótidos vendrá a ser, pues, del 45% o quizá superior, si se tiene en cuenta lo exageradas que están las cifras del peso seco, por causas de error que no influyen en igual grado en la determinación del nitrógeno.

La proporción de nitrógeno - y de prótidos- en relación con el peso total de la materia orgánica, es algo superior en las células grandes, cultivadas a temperatura baja. Aunque sería necesaria una confirmación con mayor número de datos, los presentados sugieren que el mayor peso seco de las células pequeñas se debe principalmente a la acumulación de otras sustancias, verosíblemente glúcidos, en la membrana o en el interior de la célula. El espesor relativo de la membrana en células grandes y en células pequeñas no ha podido ser determinado, aunque es un dato que sería interesante conocer. Ciertamente, no son más delgadas en las células pequeñas.

Contenido relativo de clorofila.- En la mayoría de los cultivos se hicieron rutinariamente determinaciones por comparación con el patrón HARVEY; luego se vió que los resultados carecían de la suficiente precisión. Con mayor cuidado se efectuó la comparación de dos tipos de células de distinto tamaño. Se hicieron, a partir de sus respectivos

caliente- de manera relativa, haciendo la de una serie igual a 100 y y dando a la otra valores relativos. Los resultados van en la tabla IV -21.

TABLA IV - 21

Contenido relativo de clorofila en células de dos cultivos de Scenedesmus obliquus. Se da el valor medio y, entre paréntesis, los extremos obtenidos en cuatro determinaciones a concentraciones celulares diferentes

Nº	Temp.	Células/mm ³	Superficie μ ²	Volumen μ ³	Cantidad relativa de clorofila			
					Por volumen de cultivo	Por célula	Por S (μ ²)	Por V (μ ³)
37	25°C.	40.240	49	32	100	100	100	100
39	16°C.	13.200	66	39	(72,5-74,4 (-76,7))	228	188	167

El volumen es la magnitud con la que la cantidad de clorofila guarda relación menos dispar. Aunque no se determinó el peso seco de estas células, puede asegurarse que tampoco guarda relación con él. Quizá la gran densidad de población del cultivo 37 determina una anormal presencia de clorofila en sus células.

Conclusiones.- 1) La relación peso seco/volumen muestra valores más elevados para las células pequeñas, cultivadas bajo una temperatura elevada, y para las desarrolladas en medios que contienen indolacético.

2) Una gran parte de las diferencias de tamaño que se presentan entre las células de diferentes cultivos se deben, sencillamente, a una variable hidratación: las células difieren más por sus dimensiones que por su contenido en materia seca.

3) Por término medio, el 7,4 % de la materia orgánica sin cenizas está constituido por nitrógeno. Su proporción es poco variable; parece mayor en las células grandes, cultivadas a temperatura baja.

4) La cantidad de clorofila no está necesariamente en relación con las otras magnitudes celulares estudiadas.

Generalidades.- Una de las pocas teorías propuestas para "explicar" las modificaciones de las algas y otros organismos de agua dulce bajo los efectos del paso de las estaciones, al cambiar la temperatura del agua, era considerarlos como adaptaciones a la suspensión, al régimen de vida plnctónico. Deben examinarse dos aspectos de las células de Scenedesmus con algún interés desde este punto de vista.

Agregación en cenobios.- La agregación de células en colonias de forma determinada se ha considerado por muchos autores, aunque sin suficientes argumentos, como una adaptación a la vida planctónica, y esta opinión consta ~~est es considerada~~ en la mayoría de los manuales sobre limnología y ecología general.

Los Scenedesmus del grupo Obliquus pueden formar colonias o bien mostrar sus células disgregadas; la tendencia a presentarse preferentemente de una o de otra forma, depende de las condiciones de ambiente; pero también varía de unos a otros clones. La forma de células sueltas se denominó Dactylococcus infusionum por NAEGELI y varias generaciones de algólogos han discutido la identidad de los "Dactylococcus" con los Scenedesmus (véase CHODAT, 1926, y lugares allí citados). Las formas con células sueltas se hallan generalmente en pequeñas colecciones de agua muy eutrófica; en cambio las propias de ríos o de aguas más pobres en sales nutritivas suelen presentar cenobios cuadri- u octocelulares típicamente constituidos.

En los cultivos de nuestro Scenedesmus las células acostumbraban a presentarse disgregadas, característica que influyó favorablemente al escoger el alga. Sin embargo, no es raro encontrar cenobios cuadrícelulares; los formados por ocho células son ya extremadamente escasos. Aunque no se tomaron sistemáticamente datos exactos, las notas de impresión general que acompañan a los protocolos de los cultivos, permiten indicar que los cenobios son más frecuentes en los cultivos a temperatura relativamente baja, mientras que en los mantenidos a temperaturas más elevadas, de células pequeñas, estas suelen perder toda conexión entre

texto y dibujos se desprende que Scenedesmus basilensis, bajo una temperatura más elevada, presenta células menores y más frecuentemente disgregadas; en Coccolastrum, asimismo, la temperatura baja facilita la cohesión de los cenobios.

Según VISCHER (1926) los cenobios de Scenedesmus basilensis (perteneció al grupo "obliquus") se disgregan con más facilidad en presencia de maltosa y gelosa, que con sacarosa o lactosa. TIFFANY (1924) en Coccolastrum observó que la presencia de sales de calcio en una proporción del 0,25 a 1,75 % favorece la formación de cenobios; si el contenido es inferior, se facilita la desarticulación celular. En general, todo agente que determine un ~~lento~~ retardo en la gelificación de la membrana, ha de facilitar la cohesión de las células.

La suspensión de las células.- Es conocida la expresión de OSTWALD (1902):

$$\text{Velocidad de sedimentación} = \frac{\text{Exceso de densidad (Peso aparente)}}{\text{Rozamiento relativo debido a la superficie} \times \text{Viscosidad del medio}}$$

Uno de los postulados de la planctología clásica es la existencia de una relación entre la superficie relativa (superficie/volumen) de un organismo y su capacidad para permanecer en suspensión. Precisamente los cambios de tamaño, según variara la temperatura ambiente, se habían interpretado como adaptaciones para variar aquella relación S/V y mantenerla en adaptación continua con la viscosidad del ambiente.

Podemos escribir la fórmula anterior de la siguiente manera

$$\text{Velocidad de sedimentación} = \frac{\text{Peso aparente}}{S/V \times \text{Viscosidad del agua}}$$

Aunque nuestros valores de densidad de las células sean infudablemente exagerados, conservan su valor relativo y, como que solo interesan valores aproximados y comparativos, nos permiten calcular las cifras de la tabla IV- 22.

Para apreciar mejor los resultados de esta tabla, podemos construir otra parecida para un organismo hipotético, de forma esférica y cuya densidad sea siempre la misma, independientemente del tamaño de las células.

temperatura, con el consiguiente desplazamiento de la relación S/V, compensaría la viscosidad del agua y representaría una adaptación perfecta a la suspensión(tabla IX-23).

TABLA IV - 22

Velocidades de sedimentación teóricas y relativas para las células de *Scenedesmus obliquus* de diversos cultivos. Se indican también las velocidades teóricas supuestas inmersas en un medio de viscosidad invariable. La viscosidad se representa haciendo igual a la unidad la que corresponde a 0°C. Se desprecian las variaciones de la densidad del agua debidas a la temperatura, por afectar a la tercera cifra decimal. El aumento de densidad debido a las sales en disolución afecta por un igual a toda la serie y tampoco se toma en consideración.

Temperatura	Densidad células	Peso aparente	Relación S/V	Viscosidad del agua	Velocidad de sedimentación (1)	x 100 (2)
14 a 18°C	1,14	0,14	1,3	0,64	17	11
20 a 23°C.	1,14	0,14	1,5	0,56	17	9
24 a 25°C.	1,19	0,19	1,44	0,50	26	13
26 a 29°C.	1,34	0,34	1,52	0,45	49	22

(1) A la viscosidad del agua.- (2) Viscosidad supuesta siempre igual a 1.

TABLA IV - 23

Velocidades de sedimentación teóricas para un organismo imaginario, de células esféricas y densidad invariable para las distintas temperaturas. Solo se supone que las células son menores a temperatura alta.

Temperatura	Densidad células	Peso aparente	Diámetro (micras)	Relación S/V	Viscosidad del agua	Velocidad de sediment x 100
14 a 18°C.	1,14	0,14	14	0,43	0,64	50
20 a 23°C.	1,14	0,14	12	0,50	0,56	50
24 a 25°C.	1,14	0,14	10,7	0,56	0,50	50
26 a 29°C.	1,14	0,14	9,6	0,62	0,45	50

Scenedesmus, en cambio, no corresponde a este modelo, por dos características indudablemente ciertas: 1) La deformación de las células amortigua las variaciones en la relación S/V, y 2) Las células grandes están más hidratadas y son menos densas. ~~Aun~~ Imaginando a las células colocadas a la misma temperatura, aunque procedentes de cultivos desarrollados en diferentes condiciones térmicas, se elimina el factor constituido por la variable viscosidad del agua y resultan los valores de la última columna de la tabla 22. También resulta incrementada la velo-

puede objetarse que Scenedesmus obliquus no es, precisamente, un típico representante del plancton lacustre y que, por tanto, no es forzoso hallar en él una correcta adaptación a la vida en suspensión. Sin embargo, otros organismos genuinamente planctónicos (Closterium, Ankistrodesmus) muestran variaciones morfológicas análogas a las de Scenedesmus y parece lógico que los mecanismos biológicos a que se deben las deformaciones sean los mismos en todos los casos. No puede imaginarse como el pequeño tamaño de las células pueda favorecer su suspensión en un medio a temperatura elevada, más bien su pequeñez, por ir asociada a determinadas características de forma y densidad, debería aumentar la velocidad de sedimentación.

Al centrifugar los cultivos para analizar las células, se tuvo cuidado en emplear siempre la misma velocidad (aproximadamente, porque una misma posición de la palanca del reostato no excluye los cambios de tensión en la línea) y centrifugar durante un tiempo parecido -5 minutos. Como después se contaba el número de células que quedaban en suspensión, el tanto por ciento que éstas representan sobre el total primitivo puede ser considerado como una medida de la facilidad de las células para permanecer en suspensión. La centrifugación se realizaba en el medio de cultivo a la temperatura del laboratorio, de manera que la viscosidad era poco variable. Los resultados, considerados aisladamente, son bastante dispares, agrupados con arreglo al tamaño de las células y a la densidad de la población (tabla IV-24) sugieren que el número de células que permanecen en suspensión es relativamente menor en los casos de poblaciones más densas; la influencia del tamaño de las células no es segura.

En la figura 7 se representa la distribución vertical de las células en dos suspensiones, 37 minutos después de su homogeneización; la sedimentación se relaciona más con la densidad del cultivo que con el tamaño de las células. BENESOVA (1948) ha estudiado por medio del electrofotómetro el proceso de la sedimentación en diversas algas. Scenedesmus obliquus es el tipo de las que muestran una sedimentación lenta y regular, como se deduce también de nuestra fig. 7.

trifugar un cultivo de Scenedesmus obliquus durante 5 minutos. Se indican valores individuales y el promedio de cada grupo. No se han tomado en consideración los cultivos que se centrifugaron durante más tiempo o a velocidad diferente.

	Número de células por milímetro cúbico								
	2.000 - 10.000			10.000 - 21.000					
Longitud media de las células: 6 - 9,5 μ	12,7	17,1	17,5	32,6	4,7	4,8	5,8	6,7	15,9
	Promedio : 20 %				Promedio : 7,5 %				
Longitud media de las células: 10-15 μ	8,6	13,4	13,9	14	16,5	5			
	19	28	32	Promedio : 18 %		Unico valor : 5 %			

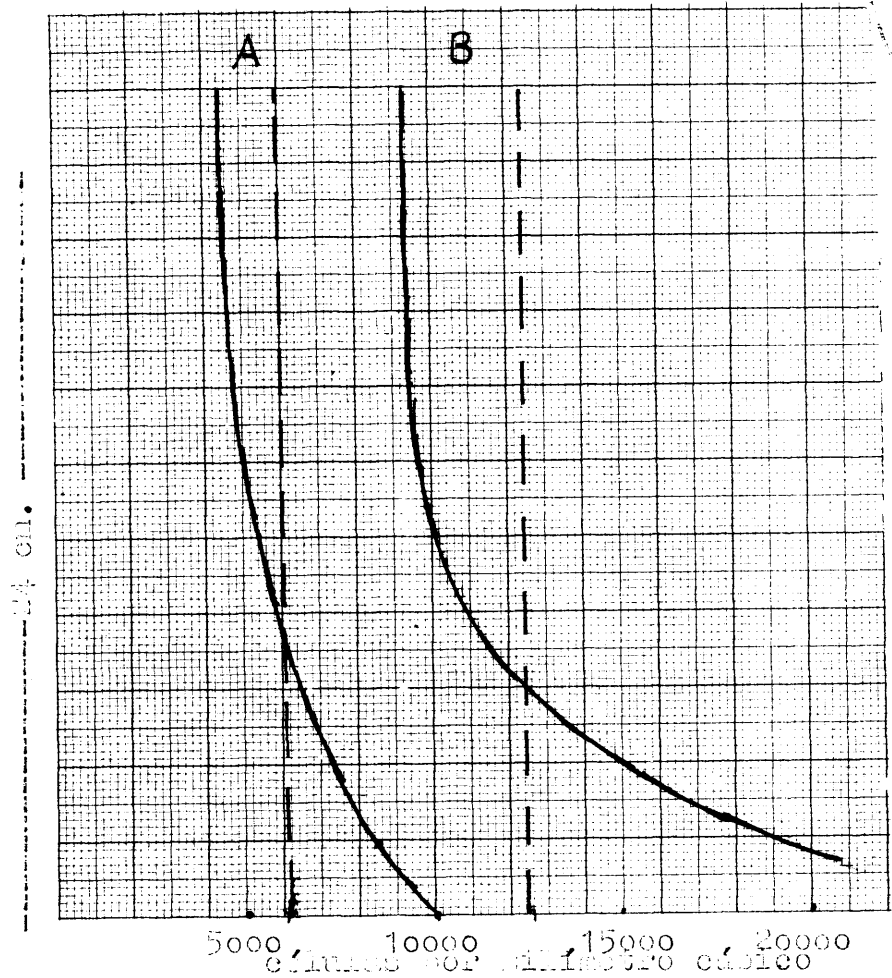


Fig. 7.- Distribución vertical de las células de Scenedesmus obliquus en una probeta de 24 cm. de altura 37 minutos después de su homogeneización. La distribución homogénea va indicada por las líneas de trazos. A, población 7, células de tamaño medio 9,2 x 3,3 μ .- B, población 16, células de tamaño medio 5,4 x 2,9 μ . Temperatura del laboratorio ($\sim 18^{\circ}\text{C}$.).

en la que intervienen, además del tamaño de las células, su estado fisiológico, grado de hidratación de la superficie de la membrana, cargas eléctricas, corrientes de difusión, no menos que las propiedades físicas y químicas del agua ambiente en el preciso momento. Ya VISCHER (1920), estudiando Ankistrodesmus braunii, reconoce la complejidad de las causas actantes, a pesar de que en dicha especie las células más finas, con la relación longitud:diámetro mayor, parecen mantenerse mejor en suspensión.

La importancia de otros factores es sugerida por las observaciones siguientes. El cultivo nº 32 dió un 46,5 % de células que permanecieron en suspensión después de ser centrifugadas de la manera acostumbrada; paralelamente se trataron otros cultivos con las células menos reacias a sedimentarse, de manera que la diferencia de comportamiento era patente. Este fué, con mucho, el valor más elevado observado y se conservó el líquido con las células en suspensión durante muchos días, sin sedimentarse con la intensidad de otros cultivos. Otro cultivo se había alcalinizado espontáneamente hasta cerca de 8 y la mayor proporción de las células se sedimentaban rápidamente después de agitar; bastó rebajar el pH hasta 6,8 con ácido cítrico, para que aumentara extraordinariamente la facilidad de las células para permanecer en suspensión. La misma observación se repitió en otro cultivo de condiciones semejantes; pero la acidificación se mostró ineficaz en un tercer caso.

Conclusiones.— 1) La agregación de las células en cenobios está favorecida a temperaturas bajas.

2) Por la deformación que sufren las células al cambiar de dimensiones y por la mayor deshidratación de las pequeñas, teóricamente y en oposición a la clásica teoría del plancton, las células de pequeñas dimensiones no están mejor adaptadas a la suspensión en un medio cálido.

3) La suspensión de los organismos en el seno de una solución nutritiva, no solo depende de la forma, tamaño y densidad, y de la viscosidad del medio, sino que verosímilmente se relaciona con la densidad de la población y con características fisiológicas todavía no precisadas.

Planteo del problema y cultivos utilizados.— El problema se planteó de una manera muy sencilla: estudiar el intercambio gaseoso de células procedentes de cultivos a diferente temperatura y, por tanto, de dimensiones diferentes, bajo temperaturas distintas. De esta manera se podría tener una idea de las diferencias en el metabolismo, cuando las células estaban en observación a la misma temperatura en que se habían desarrollado o cuando se hallaban sometidas a otra temperatura que, a priori, podría parecer menos adecuada a su vida. Al mismo tiempo, se ofrecía la posibilidad de estudiar el metabolismo de las células de diferente tamaño bajo las mismas condiciones de temperatura. Se pensaba descubrir, a través de este artificio, alguna adaptación metabólica a la temperatura habitual, que pudiera estar relacionada con las dimensiones celulares, contribuyendo así a la resolución del problema central que nos ocupa: el estudio de las relaciones entre temperatura y dimensiones.

En estas experiencias se utilizaron algas de cuatro cultivos, prácticamente iguales dos a dos en sus diversas características, que van resumidas en la tabla IV - 25.

TABLA IV - 25

Características principales de los cultivos empleados en el estudio del intercambio gaseoso de las células de Scenedesmus obliquus.

Cultivos	Temperatura	Número mínimo y máximo de células por mm ³ (1)	Dimensiones (2)	Por célula			Clorofila (3)
				Superficie (μ ²)	Volu- men (μ ³)	Peso seco 10 ⁻⁹ mg	
A, B	27 - 28°C.	4.000-36.000	6,8 a 7,5 x 3 a 3,1μ	43-48	29-32	21	100
C, D	17 - 18°C.	11.000-15.000	12,5 x 3,1μ	66-68	37-39	19	228

- (1) Durante el período del en el que se sacaron las muestras para las determinaciones.
- (2) Valores extremos de las distintas medias obtenidas en sucesivas mediciones de los dos cultivos. No son significativamente diferentes. En los cultivos C, D, todavía era más aproximados y se da un solo valor. En superficies y volúmenes se dan también los valores extremos.
- (3) Estos valores se dan como orientación, no han sido apreciados sobre estos cultivos, sino sobre los nº 37 y 39, de características similares

el metabolismo de los dos tipos de células bajo temperaturas alrededor de los 20°C. (18-21°C) y de los 30°C. (27-33°C.). En el apartado 2 de este capítulo se dan detalles del método. Debe recordarse solamente que, en cuanto a intensidad del medio la luz, composición del medio y tensión de CO₂ y O₂, las condiciones en que se encontraban las células sometidas a experimentación eran lo más similares posibles a las de los cultivos de que procedían. El espacio libre de las vasijas manométricas se llenó con aire atmosférico.

TABLA IV - 26

Fotosíntesis aparente de células de Scenedesmus obliquus en solución de DETMER, sin adición de bicarbonato. Oxígeno desprendido. Duración de cada experiencia: 50-70 minutos con intercambio uniforme.

Cultivo T.IV-25	Temperatura (°C.)	Oxígeno des- prendido, mm ³ /hora, a 0°C. y 760mm.	Células por mm ³ .	Ml. de suspension.	Microlitros de O ₂ por millón de cé- lulas y hora.	
					Valores.	Media
A	18	43	27.160	10	0,16	
B	18-19	45,6	36.080	5	0,25	
B	19½-20	26	7.540	10	0,35	
B	19	68,7	18.000	10	0,36	
B	20½-21	60,4	36.000	5	0,34	
B	18½-19	36,6	15.000	5	0,48	0,32
B	32½-33½	13,5	7.500	10	0,18	
B	32	43	18.000	10	0,24	
B	31-31½	24,2	15.080	5	0,32	
B	31	66,5	36.080	5	0,37	
B	27-29½	70	18.040	10	0,39	0,30
C	19½-20	40,5	7.540	10	0,54	
C	19	40,7	7.540	10	0,54	
C	18-19	53,6	15.080	5	0,71	
C	19,3	114	15.080	10	0,76	
C	20½-21	70	15.000	5	0,93	
C	18½-19	79,7	15.080	5	1,06	0,76
C	32½-33	27,4	7.500	10	0,37	
C	32	40,5	7.500	10	0,54	
C	27-29½	45	7.500	10	0,60	
C	31-31½	56,7	15.000	5	0,75	
C	31	69,5	15.000	5	0,92	0,64

Los resultados van expuestos en las tablas IV-26 y IV-27. Los valores aislados muestran una variabilidad notable, sin embargo se perfila claramente una característica común en cada serie de experiencias, cuanto más que, a veces, los valores de distintos grupos no muestran o ape-

ción a la obscuridad) en otras unidades, para facilitar su comparación o datos que se encuentran en la literatura. Para pasar de $\text{mm}^3 \text{O}_2/\text{hora}/\text{millón de células}$ a mg. CO_2 fijado, hay que tener en cuenta la relación CO_2 asimilado / O_2 desprendido, cuyo valor, para diferentes clorofíceas

TABLA IV - 27

Respiración a la obscuridad de células de Scenedesmus obliquus en solución DETMER en equilibrio con el aire atmosférico. Oxígeno absorbido. Duración de cada experiencia: 50-70 minutos con intercambio uniforme.

Culti- vo T.IV-25 Q ₂₀	Temperatura (°C.)	Oxígeno ab- sorbido, mm ³ /hora, a 0°C. y 760mm.	Células por mm ³ .	ml. de suspen- sión	Microlitros de O ₂ por millón de célu- las y hora	
					Valores	Media
A	18	3,3	9.360	5	0,07	
B	18	5,5	7.500	10	0,07	0,07
B _B	32 ¹ / ₂	3,7	3.960	10	0,10	
B _A	28 ¹ / ₂	11,7	9.360	10	0,12	0,12
C	17 ¹ / ₂ -18	2,4	15.000	5	0,03	
C	18	3,3	7.500	10	0,04	
D	18	2,1	12.220	5	0,04	0,04
D	29-30	5,9	12.200	10	0,05	
C	32	10,3	11.120	10	0,09	0,07

TABLA IV - 28

Promedios de los valores de respiración, fotosíntesis y fotosíntesis aparente en células de Scenedesmus obliquus de distinto tamaño bajo dos temperaturas diferentes. Se indican también los correspondientes valores de Q_{10} (20-30°C). Datos de las tablas IV-26 y IV-27. Valores en microlitros de oxígeno por hora y millón de células; (b), en $\text{mg. CO}_2/\text{g. peso seco}/\text{minuto}$; (c), en mm^3 (μl) $\text{O}_2/\text{gamma de nitrógeno}/\text{minuto}$, suponiendo que un millón de células contienen, respectivamente, 1,62 y 1,39 de gammas de N, según tabla IV-20).

	RESPIRACION			ASIMILACION			FOTOSINTESIS APARENTE		
	20°C.	30°C.	Q ₁₀	20°C.	30°C.	Q ₁₀	20°C.	30°C.	Q ₁₀
Células "grandes", cult. C-D (17-18°C.)	0,04	0,07	1,8	0,80 (b) 1,31 (c) 0,021	0,71 1,16 0,019	0,9	0,76	0,64	0,8
Células "pequeñas", cult. A-B (27-28°C.)	0,07	0,11	1,6	0,40 (b) 0,60 (c) 0,009	0,41 0,62 0,0095	1,0	0,32	0,30	0,9

equivale a $0,92 \times 44/22,4 = 1,92$ gammas de CO_2 . Para referirlo al contenido de nitrógeno se han hecho los correspondientes cálculos sobre la base del contenido hallado en observaciones anteriores (Tabla IV-20).

La respiración y la asimilación en relación con la temperatura y con el tamaño de las células.— La dependencia de la respiración con respecto a la temperatura es clara para todos los organismos. El valor de Q_{10} (y el de μ en la fórmula de ARRHENIUS) decrece al aumentar la temperatura (Oscillatoria, BUNNING & HERDMAN, 1946; Chlorella, WARBURG, 1919; Hermidium, VAN DER PAAUW, 1932) y, en todos los casos conocidos, es mayor que el correspondiente valor para la asimilación. En nuestras experiencias se manifiesta clara la mayor intensidad de respiración de las células "pequeñas" en relación con las grandes, bajo temperaturas semejantes y, a este propósito, es instructivo trazar un parangón con lo que ocurre en los animales donde, en general, el metabolismo por unidad de masa es mucho mayor cuando la masa total del cuerpo es pequeña. Por el interés que tiene esta semejanza de comportamiento, puede ilustrarse con el ejemplo de la tabla IV-29.

TABLA IV -29

Respiración a la obscuridad de células de Scenedesmus obliquus, comparada con la respiración del anfípodo Talorchestia megalophthalma (datos de EDWARDS & IRVING, 1943), expresadas en ml. O_2 /g. peso seco/hora. En Scenedesmus las células "grandes" miden 12,5 μ de largo; las "pequeñas", unas 7 μ . Las Talorchestia "grandes" pesan 215 a 230 mg.; las "pequeñas", 110-115 mg.).

	SCENEDESMUS		TALORCHESTIA	
	20°C.	30°C.	12-13°C.	22-23°C.
Organismos "grandes"	1,95	2,43	15,6	39,6
Organismos "pequeños"	3,69	5,70	36	67,2

Al aumentar la temperatura la respiración parece aumentar un poco más en las células grandes que en las pequeñas, de manera que, en aquellas, el valor de Q_{10} sería mayor ^(1.8 > 1.6). Los datos que se poseen no bastan para afirmarlo con toda seguridad, aunque es muy verosímil que así

en muchas especies de animales (lamelibranquios, crustáceos, peces) las formas adaptadas a un medio frío muestran un mayor incremento de la respiración (Q_{10} más elevado) cuando se pasan a un medio de temperatura más elevada que las formas vivientes ya en un ambiente menos frío. Esta diferencia se observa, incluso, al comparar individuos cogidos en invierno con otros obtenidos en verano. Véase WELLS, 1935; SPARCK, 1936; SUMNER & LANHAM, 1942; EDWARDS & IRWING, 1943; HAUGAARD & IRVING, 1943, y locs. citis.

Los valores de Q_{10} hallados para la asimilación son próximos a la unidad. Otros autores, en algas, trabajando con soluciones de bicarbonato, dan valores más altos, para el mismo intervalo de temperatura, de 1,6 para Chlorella (WARBURG, 1919) y 1,87 para Hormidium (VAN DER PAAW (1932)). En muchos vegetales se ha puesto de manifiesto la existencia de un límite a partir del cual la asimilación ya no aumenta, aunque se incremente la temperatura (musgos, por ej., STÄLFELT, 1937). Posiblemente este punto se halla más bajo en Scenedesmus que en Chlorella, lo cual no sería de extrañar, puesto que según HARDER (1924) los valores de la asimilación a diversas temperaturas dependen de las condiciones de vida precedentes, ^{puede añadirse,} y en general, de la temperatura ^{habitual y} propia para la vida del organismo. RUTTNER (1947-48) en diversas plantas acuáticas (Helodea-Anacharis, Fontinalis) observa poca diferencia en los valores de asimilación bajo temperaturas diferentes, quizá, añade, porque se trata de especies adaptadas a biotopos relativamente fríos.

La relación entre fotosíntesis aparente y respiración a la obscuridad es siempre muy superior a la unidad, de manera que, en todas las experiencias de determinación de intercambio gaseoso, las células muestran un amplio balance metabólico positivo. Desde este punto de vista las más favorecidas son las células "grandes" en su temperatura habitual. Al aumentar la temperatura, las condiciones metabólicas empeoran relativamente más en las "grandes" que en las pequeñas, aunque, en valores absolutos, aquellas continúan con un amplio superavit asimilador (Tabla IV-30

Relación entre la fotosíntesis aparente y la respiración a la obscuridad para en células de Scenedesmus obliquus de diferente tamaño, comparada con otras criptógamas. Datos de la tabla IV-28 (Scenedesmus) y de STALFELT (1937, 1938) (líquenes y musgos).

	<u>Valor a 20°C.</u>	<u>Valor a 30°C.</u>
<u>Scenedesmus</u> "grandes"	18,5	8,8
<u>Scenedesmus</u> "pequeños"	4,5	2,7
Media de 6 musgos	2,3	0,8
Media de 8 líquenes	3,1	0,7

El aumento de materia seca.— El metabolismo vegetal se ha estudiado frecuentemente a partir del incremento de materia orgánica. Se acepta que un g. de CO₂ se convierte en 0,65 g. de glúcidos, por término medio, y, como primera aproximación podemos aceptar esta relación entre la asimilación aparente y el aumento del peso seco, sin cenizas, del cultivo. En estas condiciones 1 mm³ O₂ equivale a 1,92 x 0,65 = 1,25 gammas de materia seca.

El incremento en el peso seco de las células de un cultivo, en el curso de una hora, es igual a su peso actual partido por el doble de la duración, en horas, del intervalo comprendido entre dos divisiones consecutivas, puesto que durante este tiempo pasan de tener la mitad de la masa (acabada la bipartición) a la masa media entera. La fotosíntesis aparente por hora será

$$\frac{P}{2H} \times \frac{1}{1,25} = 0,4 \times P/H \text{ microlitros de oxígeno,}$$

siendo P el peso en 10⁻⁹ mg. y H el tiempo, en horas, entre dos divisiones celulares. Si el peso es uniforme en las sucesivas generaciones, se tiene Oxígeno desprendido x Duración de una generación celular = Constante.

El desprendimiento teórico de oxígeno, en la fotosíntesis aparente, puede ponerse en función de P y de H, como se ha hecho en la fig. 8. Las características de las células utilizadas en las experiencias de intercambio gaseoso son tales que, teóricamente, les correspondería dividirse cada 10-26 horas, lo cual resulta un ritmo considerablemente más rápido que el habitual en los cultivos. Quizá en las condiciones

Teniendo en cuenta, por otra parte, que se trata de datos aproximados, basta que los valores se muestren del mismo orden, como ocurre en realidad, para considerar que las cifras deducidas de la producción de oxígeno son perfectamente comparables con las obtenidas a partir del aumento de peso seco.

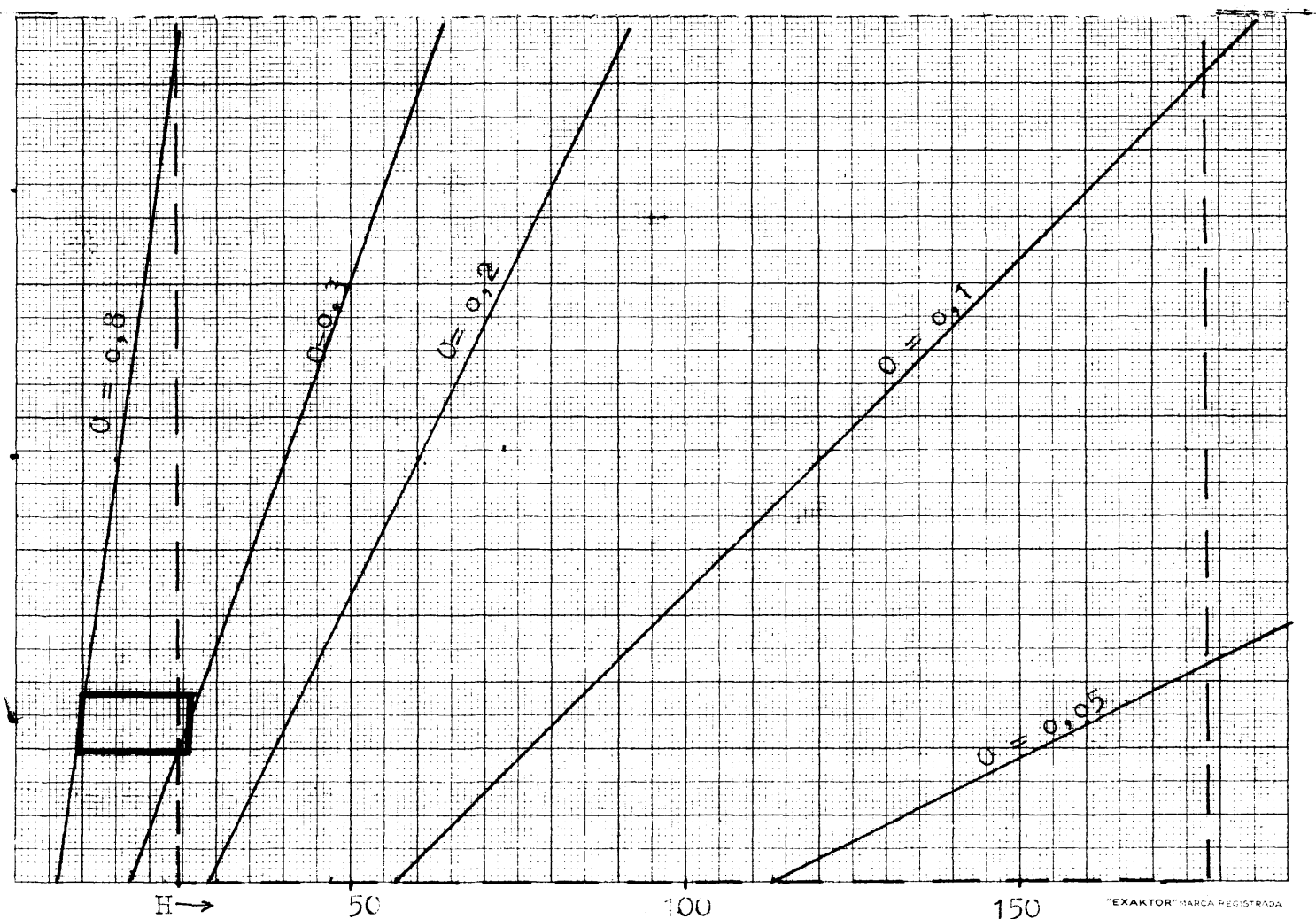


Fig. 8. Relación entre P=peso seco sin cenizas por célula, en 10^{-9} mg., H= horas entre dos divisiones celulares consecutivas y O=microlitros de oxígeno por hora y millón de células, imaginando que un g. de CO_2 se convierte en 0,65 g. de glucosa materia seca. Las características de los cultivos de Scenedesmus obliquus se sitúan dentro del rectángulo de trazos; el rectángulo continuo corresponde a los valores deducidos del peso seco e intercambio gaseoso de las algas estudiadas en aparato de WARBURG.

El peso seco por célula es muy poco variable, en cambio, el metabolismo, probablemente, oscila entre límites más amplios; sus variaciones solo podrán reflejarse en el ritmo de multiplicación de las células. En los cultivos viejos, con el ritmo de división retardado, el exceso de asimilación debe hallarse muy reducido. Las células grandes, en las

células pequeñas, parece que deberían dividirse más a menudo que éstas. Sin embargo, en la realidad, se dividen más aprisa las células pequeñas de cultivos a temperatura alta, por lo menos al principio, a pesar de que, aparentemente, sus condiciones metabólicas son más desfavorables.

En este punto existe una notable discordancia inexplicada, que nos limitamos a señalar, añadiendo que las habituales determinaciones del metabolismo no son suficientes para el conocimiento exacto del comportamiento de las células en sus poblaciones naturales.

Comparación de la intensidad metabólica con magnitudes celulares.-

Un problema de esencial importancia en el estudio de las relaciones entre temperatura y caracteres de las células es averiguar las magnitudes celulares con las que muestran relación la respiración y la asimilación. Una primera aproximación u orientación podría conseguirse de esta manera. Si determinamos el metabolismo de células de distintos caracteres colocadas a una misma temperatura y averiguamos su relación, esta relación debería ser lo más próxima posible a la relación entre algunos de las diversas características de las respectivas células, y precisamente a la de aquella característica que estuviera más ligada a la fase del metabolismo que se estudia. En la tabla IV-31 se comparan una serie de caracteres, dividiendo el valor que corresponde a una célula "grande" por el propio de una célula "pequeña". Los resultados no son muy sa-

TABLA IV - 31

Relación entre los valores de una serie de caracteres cuantitativos entre células "grandes" (cultivadas a 17-18°C.) y células "pequeñas" (cultivadas a 27-28°C.) de Scenedesmus obliquus. Valores de nitrógeno y clorofila deducidos de los que corresponden a células de análogos caracteres a aquellas de que se estudió el metabolismo. Respiración y asimilación observadas a la mismas temperaturas.

<u>Respiración</u>	<u>Peso seco</u>	<u>Nitrógeno</u>	<u>Volumen</u>	<u>Superficie</u>	<u>Asimilación</u>	<u>Cloro</u>
0,6	0,9	1,2	1,3	1,5	1,8 - 2	2,3

a peso seco que a cualquier otra magnitud de las estudiadas y la asimilación se relaciona principalmente con la superficie celular o con la cantidad de clorofila. EMERSON (1929) y FLEISCHER (1935) en Chlorella encuentran correlación positiva entre fotosíntesis y cantidad de clorofila. Qué valor puede darse a esta correspondencia hallada es tema a discutir; basta señalar aquí las diversas relaciones observadas.

La temperatura y el rendimiento de las células.— Al aumentar la temperatura, en todos los vegetales, en general, se incrementa más la respiración que la asimilación, de manera que el balance metabólico va siendo cada vez más desfavorable, a medida que aumenta el calor. Igual ocurre en Scenedesmus obliquus; el valor de la energía de activación μ , si aplicamos la fórmula de ARRHENIUS, valor directamente relacionado con Q_{10} , es prácticamente nulo para la ^{asimila}respiración y próximo a 9.000 para la respiración (9340 para células "grandes; 7.880 para las "pequeñas").

La asimilación ^{net}puede considerarse proporcional a una magnitud celular A, y la respiración a otra magnitud B; en este caso, la situación metabólica de la célula viene definida por el valor del cociente K

$$K = \frac{A \cdot e^{\mu_a/RT}}{B \cdot e^{\mu_r/RT}}$$

$$K = \frac{A}{B} \cdot e^{\mu_r - \mu_a/RT}$$

Siendo μ_r superior igual a μ_a en una cifra próxima a 9.000, a medida que aumenta la temperatura, el valor de $e^{\mu_r - \mu_a/RT} = e^{9000/RT}$ se irá haciendo pequeño. Por tanto, el valor de K bajará, a menos que no se presente un aumento de la expresión A/B que compense el aumento de la temperatura. Es decir, el rendimiento de las células será más bajo a temperatura alta, a no ser que se modifiquen ciertas magnitud celulares que tiendan a restablecer el equilibrio metabólico.

Este aspecto de la cuestión tiene gran interés. Si la respiración fuera proporcional al peso seco y la asimilación a la superficie o a la clorofila, la relación A/B es equivalente a la S/P ó Cl/P; el valor de esta relación es menor para las células pequeñas que para las grandes, de manera que A/B en lugar de compensar las variaciones

ponde a la realidad puede verse en la tabla IV-32.

TABLA IV-32.

Valor de la relación entre asimilación y respiración para distintas células de Scenedesmus obliquus, supuesta la primera proporcional a la superficie y la segunda al peso seco de las células, siendo $\mu = 9000$. Hay que hacer intervenir un coeficiente que depende de las unidades usadas, en este caso dividimos la potencia de e por 100.000, para hacer los números más comparables. Los datos de la relación superficie/peso seco están sacados de la tabla IV-19. La relación teórica (1), resulta de multiplicar las cifras de las dos columnas precedentes; la observada (2) de dividir la asimilación por la respiración, tomando los datos de la tabla IV-28.

Temperatura del cultivo	Relación S/P	$\frac{9000/RT}{100.000}$	Relación entre asimilación y respiración.	
			Teórica (1)	Observada (2)
15°C.	0,37	61	22,6	7
20°C.	0,40	45	18	20
25°C.	0,28	37	10,4	-
30°C.	0,17	20,3	3,5	3,7

Las células "pequeñas", pues, se encuentran en condiciones extraordinariamente desventajosas; contra lo que pudiera pensarse a priori, el empequeñecimiento de las células, junto con su deshidratación y su cambio de forma, no solo no contrarrestan el desplazamiento del equilibrio metabólico determinado por el influjo diferencial de la temperatura sobre la asimilación y sobre la respiración, sino que lo acentúan. Es decir, no pueden considerarse a los cambios morfológicos y químicos que las variaciones de la temperatura determinan en las células como adaptaciones para mantener un equilibrio metabólico. De todas maneras, no debe olvidarse que las células "pequeñas" continúan manteniendo la asimilación superior a la respiración y que las células grandes, probablemente, casi nunca deben aprovechar totalmente, en los cultivos y en la naturaleza, el gran rendimiento metabólico de que son capaces.

Conclusiones.- 1) Las células "pequeñas" respiran más que las "grandes", en cambio las de mayor tamaño son capaces de una más intensa actividad asimiladora. Las células grandes se encuentran, pues, en condiciones más favorables, desde el punto de vista metabólico.

cremento de la respiración es ligeramente mayor en las células "grandes" procedentes de una cultivosa temperatura menos elevada.

3) La asimilación está más relacionada con la superficie o con el contenido de clorofila de las células que con cualquier otra magnitud estudiada; la respiración, en cambio, es más proporcional al peso seco.

4) Los valores hallados para la fotosíntesis y la respiración no están disconformes con una apreciación del metabolismo hecha a base del estudio del incremento de la materia seca, utilizando los datos obtenidos en otros apartados de este texto.

5) La relación entre asimilación y respiración puede expresarse por medio de la fórmula $K = \frac{S}{P} \cdot e^{(H_r - H_a)/RT}$. Dando a la diferencia de las energías de activación el valor de 9.000 y a la relación S/P los valores obtenidos en apartados anteriores, se pueden calcular -en buena conformidad con los datos observados- los valores de K para diferentes temperaturas. Aunque siempre se da un exceso de asimilación que permite el crecimiento, resulta que las posibilidades metabólicas de las células "grandes", expresadas por K, son mucho mayores que las de las células pequeñas.

6). Las variaciones morfológicas y de composición química de las células no pueden ser interpretadas como adaptaciones para mantener un equilibrio metabólico uniforme bajo distintas temperaturas, ya que, precisamente, contribuyen a acentuar las diferencias en el metabolismo que la temperatura determina.

Dependencia de las características de las células de Scenedesmus

con respecto a la temperatura.- Las modificaciones que un aumento de temperatura determina en la mayor parte de las especies, es decir, la disminución global de las dimensiones y la deformación originada por el hecho que las dimensiones largas se modifican más que las cortas, ha sido perfectamente probada y apreciada cuantitativamente en las células de Scenedesmus obliquus. Basta una generación para que se dejen sentir los efectos morfológicos de un cambio térmico; se trata, pues, de una acomodación rápida de los organismos.

Tanto las dimensiones como la forma de las células pueden estar en dependencia con respecto a otros factores, como es la composición del medio o la densidad de la población; pero sus efectos tienen una importancia secundaria al lado de los producidos por la temperatura.

Al variar la relación ~~superficie~~ longitud/diámetro y la forma de las células, se amortiguan los cambios en la relación superficie/volumen que, en otro caso, llevaría consigo el cambio en las dimensiones totales de las células. La iluminación influye, por otro lado, en la relación superficie/volumen.

La reducción del tamaño de las células, bajo temperatura elevada, se realiza con pérdida de agua, de manera que el peso seco de las células cultivadas a distintas temperaturas es menos diferente que su volumen. En general, el peso seco por unidad de volumen está en razón inversa con la esbeltez de las células. Quizá la deformación sea una consecuencia mecánica de la estructura de la célula y de ~~la~~ deshidratación; quizá, también, constituya una adaptación para mantener poco variable la relación superficie/volumen. La hidratación disminuye la viscosidad y aumenta las distancias entre elementos estructurales; teóricamente ha de influir, a través de ambas modificaciones, sobre la dinámica submicroscópica del citoplasma.

Explicación de la dependencia entre forma y dimensiones y temperatura.- Es necesario plantearse el siguiente dilema: 1) La disminución de tamaño y deformación acompañante es una consecuencia "inevita-

determinaría una deshidratación u otros cambios estructurales que darían las modificaciones observadas. 2) La disminución de tamaño y consabida deformación celular deben considerarse como "adaptaciones" que representan una ventaja para el organismo que en las nuevas condiciones fisiológicas o ecológicas en que lo coloca el cambio de la temperatura.

Precisa reconocer que la mayor parte de las explicaciones, más o menos vagamente formuladas, tienden a aceptar un carácter adaptativo a los cambios de forma y dimensiones. Realmente, las observaciones reunidas en el segundo capítulo parecen abonar este criterio, al mostrar que los organismos "mayores" tienen un valor selectivo ^{superior} mayor en los medios a temperatura más baja. En nuestro caso no puede llegarse a encontrar significación adaptativa a la disminución de las dimensiones que se verifica bajo una temperatura elevada, por lo cual parecería oportuno insistir en el primer punto de vista, estudiando la pura causalidad físicoquímica. Planteada así la cuestión, será interesante discutir la aplicabilidad que pueden tener diversas teorías e hipótesis para explicar o ilustrar lo que ocurre en Scenedesmus.

Adaptación a la vida planctónica.— Es una teoría teleológica muy difundida. Parte del supuesto que los organismos pequeños tienen la relación superficie/volumen mayor que los grandes y ~~que la del dato~~ seguro que la viscosidad del agua disminuye al aumentar la temperatura. Una superficie relativa más elevada favorecería la suspensión en el agua cálida y la reducción estival de las dimensiones sería una adaptación a la vida planctónica, con valor selectivo. En el apartado 9 se ha discutido ampliamente esta hipótesis, probando que en Scenedesmus las variaciones en la forma tienden a anular las variaciones en la relación superficie/volumen que el simple cambio de dimensiones llevaría consigo, y que las células pequeñas son más densas. Incidentalmente puede señalarse que un aumento de la relación superficie/volumen podría ser una adaptación a una menor iluminación, conforme a lo observado en Scenedesmus, de manera que sería favorable en invierno, cuando h a luz, y no en verano.

tulos II) que, a temperatura alta, los organismos pueden quedar de talla inferior porque se reproducen antes; en este caso la división celular vendría ligeramente anticipada, no permitiendo que las células alcanzasen las dimensiones a que llegarían de vivir en un medio más frío. El ciclo reproductor se desplazaría ligeramente con respecto al ciclo metabólico de acumulación de substancia. Esta hipótesis presupone cierta equivalencia entre células "pequeñas" llegadas al final de su vida individual y células "grandes" un poco más jóvenes relativamente. Pero al considerar que no podemos tomar los volúmenes como base de comparación, por estar más hidratadas las células grandes que las pequeñas, y que el metabolismo y asimilación es muy diferente en unas y otras, se pierde una base concreta y esta hipótesis tiene una forma demasiado vaga. Por otra parte, si bien el ritmo de multiplicación se relaciona con la temperatura, depende mucho más de la densidad de población. En una forma más general, considerando las ~~diferencias~~ diferencias de tamaño como consecuencia de distintos estados de equilibrio entre dos ciclos biodinámicos diversamente influidos por la temperatura, esta hipótesis puede conservarse; pero ^{tal} expresión debería concretarse más para ser satisfactoria.

Existencia de un equilibrio metabólico.— Partiendo de las ideas de BERTALANFFY (1948) y concretamente de su tipo A de metabolismo, podríamos imaginar que el tamaño se regula de manera que exista un equilibrio determinado entre la asimilación y la respiración. Sabemos que al aumentar la temperatura se incrementa más la respiración que la asimilación, luego, para conservar el equilibrio primitivo debería aumentar relativamente la magnitud celular proporcional a la asimilación y disminuir relativamente aquella de que depende la respiración. En un organismo esférico en que la asimilación fuera proporcional a la superficie y la respiración al volumen, al aumentar la temperatura disminuiría de tamaño, aumentando así la relación superficie/volumen y conservando la primitiva relación metabólica.

Esta explicación fracasa en nuestro caso. La asimilación es propor-

ción superficie/peso seco no solo ^{aumenta} en cultivos a temperatura más alta, sino que disminuye considerablemente. Las células "grandes" se hallan en condiciones mucho más favorables que las "pequeñas" desde el punto de vista de su balance metabólico; pero las pequeñas pueden asimilar con creces y parece que, por lo menos en nuestros cultivos, ninguna relación puede descubrirse entre los cambios de forma y el metabolismo, ^{en el sentido de} ~~considerando~~ a aquellos como "adaptaciones" para conseguir un equilibrio metabólico más eficiente.

Acumulación del calcio y efectos deshidratantes del mismo.- En las células cultivadas a temperatura elevada, más deshidratadas, se encontró una mayor proporción de cenizas y, ~~concretamente~~, de calcio. Estos datos fueron rechazados por inexactos, como se indica en el apartado 8. La posición especial del Ca y del Mg en los vegetales condujo a examinar esta hipótesis: una temperatura elevada favorecería tal vez la penetración del calcio y, por ende, la deshidratación. Pero si el calcio interior es función probada (observaciones de varios autores en diversas fanerógamas y en Chlorella) del calcio exterior y función hipotética de la temperatura, bajo una misma temperatura las células cultivadas en un medio más rico en calcio deberían ser menores. En realidad, nuestras experiencias (apartado 5) han dado un resultado opuesto. En medios con calcio (nitrato) en proporción más elevada, las células no son más pequeñas, sino de dimensiones mayores.

Acción de fuerzas de difusión y otras dentro de las células.- El libro de RASHEWSKY (1947, pág. 68) , a pesar de su aire excesivamente técnico, obliga a prestar atención a fuerzas originadas por la circulación de materia dentro de las células. Deben referirse a una permeabilidad unilateral de la membrana, en que la producción represente la entrada de una substancia y la adquisición de una configuración tal que impida su salida y disminuya la concentración dentro de la célula de la substancia que va entrando. RASHEWSKY tras un análisis de las fuerzas de difusión que actúan sobre una célula, llega a la conclusión de que, para células de

fusión generadas por una substancia que se produce es tal que cualquier forma oblonga tiende a redondearse. Pero cuando el tamaño de la célula excede de cierto límite, el efecto de las mismas fuerzas es determinar el alargamiento de la célula. Cuando hay producción de substancia, en el ~~caso del~~ crecimiento, las fuerzas de difusión, en el caso de una célula suficientemente grande, harán que ella se alargue.

Estas consideraciones han llevado a las siguientes propias. En una células supuesta homogénea, como primera aproximación, el crecimiento de cada punto será directamente proporcional al aflujo de substancia e inversamente proporcional a la rapidez con que se difunde y escapa, o consume, el asimilado. El asimilado se reparte en el volumen adyacente en concentraciones inversamente proporcionales a los cuadrados de las distancias. En un punto de la superficie -unidad de asimilación- el crecimiento vendría dado por el ~~coeficiente~~^{índice} de la integral de un campo vectorial limitado por el contorno de la célula.

El volumen de la célula/^{no esférica}es único; pero su distribución entre esferas concéntricas sucesivas es diferente para los distintos puntos de la superficie, de manera que la suma de productos de los segmentos sucesivos por el cuadrado de las distancias es/^{también}diferente. Es menor en un extremo de una célula fusiforme que en un punto situado en su ecuador. Solo para la esfera es igual en toda la superficie. Si el crecimiento fuera proporcional al inverso de aquella suma de productos, debería ser más intenso en la punta de una célula fusiforme que en a nivel de su diámetro transversal. Hecha la construcción gráfica, resulta que en una célula de Scenedesmus de $13 \times 3 \mu$, alcanza valores teóricos 3,3 veces superiores en un extremo con respecto ~~el~~ a un punto situado en el ecuador; para una célula elipsoidea de $6 \times 3 \mu$, solo serían 2,1 veces superiores. Estas cifras son independientes de las dimensiones absolutas y solo están ligadas a la forma.

En virtud de estas consideraciones el crecimiento sería incrementado en todas las porciones "salientes" y esto explicaría porque, cuando una célula no esférica aumenta de volumen, se deforma en consecuencia,

longitudinales que las transversales.

La exposición precedente, excesivamente teórica y aventurada, solo sirve de preámbulo a una pregunta. Más allá de este tosco esquema geométrico, válido solamente para una absurda célula homogeneizada, es evidente que existen gradientes fisiológicos celulares, relacionados con la distribución de superficies, volúmenes y de elementos estructural. Estos gradientes han de determinar las diferencias de crecimiento y, en definitiva la forma celular. ¿No debería buscarse en cambios de hidratación, velocidad de reacción, etc., determinados por la temperatura sobre esta estructura funcional, las razones de los cambios de forma, y aun de los cambios de volumen total de las células ?.

Al lado de otras hipótesis examinadas, más orientadas hacia buscar una explicación "adaptativa" de los cambios inducidos por la temperatura en Scenedesmus, o a imaginar relaciones relativamente sencillas que resultan insostenibles, no puede faltar un recuerdo para las fuerzas morfogenéticas que nacen de la difusión y distribución de las substancias en el interior de una célula, en relación con sus características espaciales, aun cuando esta representación quede demasiado vaga para ser utilizable o prestarse a discusión a la luz de los resultados experimentales.

Conclusiones.- 1) Las teorías de adaptación al plancton, consecución de un equilibrio metabólico y deshidratación determinada por la entrada de calcio, no pueden aceptarse para explicar los cambios manifestados por las células de Scenedesmus bajo distintas temperaturas.

2). Como ideas a retener, aunque demasiado vagas para ser inmediatamente utilizables, puede pensarse en la existencia de ciclos dinámicos diversamente influidos por la temperatura, ^{asi como} en fuerzas morfogenéticas debidas a la circulación de substancias en relación con la distribución de superficies y volúmenes precedente y con la hidratación, la cual puede influir también al variar la distancia entre los elementos de la estructura submicroscópica que están unidos en unidades funcionales.

3). La posible existencia de una deshidratación simple, bajo una temperatura elevada, debe tomarse también en consideración.

Ensayo de síntesis.- En los distintos apartados de los capítulos anteriores se han compendiado las conclusiones más interesantes y en el último apartado del cuarto, con particular extensión, las que concier- nen a los resultados de las experiencias propias. Es innecesario repetir- las en este capítulo, en el que se presentarán reducidas a unas breves proposiciones de carácter general, esquematizadas y sin alusión especial a diversas excepciones detalladas en páginas anteriores. Huelga advertir que no se pretende darles el carácter de reglas biológicas de validez general, porque, en realidad, más bien se trata de una convergencia de diversas actividades orgánicas, de significado principalmente ecológico y adaptativo, que de una manera de reaccionar inherente a la materia viva.

Es general que los organismos sean de dimensiones menores bajo una temperatura relativamente elevada. La excepción más importante está cons- tuida por muchos traqueados y podría relacionarse con una diferente di- nibilidad de oxígeno en sus tejidos. Los caracteres dependientes de las dimensiones absolutas o relacionados con el crecimiento: proporciones de órganos cuyas magnitudes muestran relación de alometría, caracteres merísticos, producción de huevos, y quizá otros, varían de manera corre- lativa. También puede alterarse la proporción sexual a favor del sexo de menor tamaño. Otros factores ambientales influyen de manera semejante a la temperatura (composición química del medio); pero parece que sus ef- tos sobre las dimensiones son, en los medios normales, menos aparentes.

El cambio de dimensiones, con las alteraciones anejas señaladas, se debe tanto a modificaciones determinadas por la acción directa del ambien- te, como a la selección de determinados genotipos que pueden considerarse mejor adaptados -los que dan individuos menores poseerían valor selectivo positivo bajo una temperatura alta-. El paralelismo entre las modifica- ciones no hereditarias y el resultado de la selección genética, que culmina en la poliploidía inducida por el frío, verdadero ejemplo de una "herencia de caracteres adquiridos", posee un elevado interés teórico. Evidencia el sentido adaptativo de la reducción de las dimensiones bajo una temperatura elevada.

mecanismos biológicos: se afectan de manera desigual las velocidades de diversos procesos orgánicos (división y crecimiento celulares, por ejemplo), la temperatura alta disminuye la hidratación del protoplasma, el frío favorece la poliploidía somática y aun la germinal, principalmente a través de alteraciones en la viscosidad del protoplasma. El tamaño de las células resulta cambiado y con él varía la relación cario-citoplasmática, en el sentido de disminuir cuando aumenta la temperatura y decrecen las dimensiones celulares totales.

En los seres pluricelulares se añaden alteraciones en el número de células del individuo. Según los grupos las modificaciones totales se consiguen con predominio de las alteraciones del tamaño celular (animales con el número de células aproximadamente constante) o con papel preponderante de las variaciones en el número de células (probablemente los homeotermos). Es verosímil que en la mayoría de los grupos los dos recursos vayan asociados. La regulación del número de células puede reposar en fenómenos diferentes de los que actúan en el plano celular: adaptación de superficies y volúmenes a la termorregulación y al metabolismo, o regulación endocrina del metabolismo unida al crecimiento y a la sexualidad.

Es interesante darse cuenta de la coincidencia de un conjunto independiente de procesos biológicos, que concurren simultáneamente de tal manera que la relación entre temperatura y tamaño puede expresarse de manera sencilla. Pero la diversidad de mecanismos biológicos que colaboran para que esto sea así, no permite hablar de una ley general de fundamento simple. La regularidad se halla más en el significado y en la finalidad que en ~~la causalidad~~ los procesos determinantes. Se trata de una regla con significación en un plano superior de las actividades orgánicas.

En general, los organismos grandes son superiores en el sentido de un mayor dominio del ambiente, mejor rendimiento con menor producción de entropía, frecuentemente los grandes son poliploides (vegetales) con las ventajas inherentes a un sistema hipergénico. Los organismos pequeños muestran un mayor consumo relativo de oxígeno, por razón de sus dimensio-

los homeotermos, parecen ser los principales indicios del mayor grado de adaptación de los individuos pequeños a las temperaturas elevadas; aunque es evidente que trabajan con un rendimiento más desfavorable que los individuos grandes colocados a una temperatura más baja.

Cabría discutir en algunos casos si el cambio en la morfología que tiene lugar al someter una especie a temperatura alta es una "adaptación" para conseguir el máximo rendimiento en tales condiciones, o sino será algo "inevitable", inherente a las propiedades de la materia viva (deshidratación, por ejemplo).

Morfología y evolución.— En la mayor parte de las líneas filéticas se observa un aumento gradual de las dimensiones. Casi todos los autores la explican como consecuencia de una ligera superioridad de los individuos grandes sobre los pequeños, dentro de una misma especie (RENSCH, 1947, p. 204; SIMPSON, 1944). Podría añadirse que los ejemplares grandes dejan mayor número de descendientes que los pequeños, aumentando en cada generación el desplazamiento a favor de los grandes, en la distribución de los genes dentro de la población.

No siempre ocurre así. En algunos casos son evidentes las ventajas de una talla reducida, que explican la evolución de un grupo entero por neotenia (eufilópodos → cladóceros; MARGALEF, 1949). La diferenciación puede ser más rápida en animales pequeños, por ser más breve la duración de sus generaciones, y además ha de pensarse que los pequeños suelen formar poblaciones más numerosas. Las ventajas de los animales de grandes dimensiones no son siempre manifiestas, de manera que el aumento de tamaño a lo largo de la evolución, se ha podido explicar también a la luz de otras consideraciones, entre ellas por enfriamiento climático.

Entre las plantas es evidente que las series poliploides se han desarrollado en el tiempo y, prácticamente, el aumento gradual de las dimensiones celulares es irreversible. Ya hemos indicado las razones que permiten creer en una superioridad de los poliploides y diploides con

WETTSTEIN, 1943). Se incrementa la valencia ecológica y se estanca la variabilidad a medida que aumenta, por sucesivas duplicaciones, el número de genes homólogos. La superioridad de las nuevas formas y la reducción progresiva de la variabilidad, en el reino vegetal, deben dejarse sentir especialmente en los países fríos, propicios a la aparición de poliploides.

En las aguas dulces la composición del medio parece tener efectos comparables a los de la temperatura y puede pensarse en una evolución simpátrica, por adaptación a distintos ambientes según su seriación natural (evolución "ecogenética"), de aquellos organismos que, por ser cosmopolitas o eurícoras, no muestran aislamiento geográfico de sus poblaciones.

MATTHEW (1915) en su teoría de las distribuciones centrifugas, postula una superioridad de los organismos "nórdicos": esta superioridad podría basarse en sus dimensiones mayores, consecuencia directa de su desarrollo y evolución bajo un clima más frío; pero faltaría saber si este carácter resulta ventajoso para competir con organismos de dimensiones menores en un medio relativamente cálido. Pero no puede negarse que la mayoría de las especies se han desplazado más fácilmente del Norte hacia el Ecuador que en sentido contrario. Sobre las relaciones entre temperatura, dimensiones y evolución, véase también CASTLE (1932) y COWLES (1949).

Las relaciones de las dimensiones absolutas con la morfología han sido descritas en primera aproximación con el empleo de la fórmula alométrica. Los cambios de proporciones en el cuerpo de los individuos de diversas líneas filéticas, se muestran a menudo correlativos de las alteraciones de las dimensiones totales— que pueden ser la consecuencia de cambios climáticos— y no requieren otra explicación que la existencia de un crecimiento disarmónico.

Debe pensarse que en unos grupos de organismos se altera más el número de células y en otros preferentemente las dimensiones de cada una de ellas. Esta diferencia puede acarrear consecuencias diferenciales en la evolución con alteración de las dimensiones totales de las correspondientes

de una selección de variaciones genotípicas y los que consisten en simples modificaciones no hereditarias, merece el más alto interés. Las únicas explicaciones posibles parecen ser: o bien se trata ~~base~~ en una selección constante de la norma de reacción apropiada, consecuencia de lo cual sería el sentido adaptativo de las modificaciones (BODENHEIMER 1938, p. 161; KIRPICHNIKOV, 1947), o bien consiste en una propiedad "superior" de la materia viva, interpretable en términos de dirección y finalidad, con lo cual escapa ya a la biología experimental.

Taxonomía. - Un naturalista descriptor, puesto frente a células de Scenedesmus cultivadas a diferente temperatura, sin más antecedentes, les daría nombres diferentes, como ocurrió con las Daphnia ciclomórficas, cuya cabeza cambia de forma en el curso del año. La sistemática, y especialmente la de organismos dulciacuícolas, está plagada de variedades mayor, media y menor. No sabemos si son genotipos diferentes o sencillas formas de acomodación a una distinta temperatura o composición del medio. La temperatura desempeña un papel tanto o más importante que el del quimismo del medio y es preciso indicarla en todos los estudios de algas en cultivos puros, a trueque de rebajar su valor a nivel de la despreciativamente llamada "sistemática conjetural".

Como consecuencia de las anteriores conclusiones se pueden formular varias normas de sistemática, inspiradas en la más elemental prudencia. Cuando se comparan ejemplares de latitudes o localidades distintas, es de esperar que los procedentes de un ambiente más frío muestren dimensiones mayores y, por tanto, no debe darse expresión taxonómica a una diferencia en este sentido, especialmente tratándose de seres con grandes facilidades de dispersión, en cuyo caso es improbable una diferenciación genética.

El uso de índices lineales como caracteres taxonómicos, de valor superior al de las simples dimensiones, debe ser desechado; mayor valor, aunque no definitivo, tienen las constantes alométricas. HERSH & WARD (1932), en Drosophila, emplean termofenas (primera derivada del tamaño con respecto a la temperatura) y en todos los casos deberá tenderse a

expresar de manera breve la norma de reacción de la especie con respecto a la temperatura, para cada una de las distintas magnitudes. En la sistemática de los crustáceos de agua dulce, donde tanto se ha abusado de los índices, deberán aprovecharse los datos reunidos desde los nuevos puntos de vista.

Cuando se estudian animales (Heratella, por ejemplo) en colectivos que pueden incluir individuos pescados en distintas condiciones (diferente profundidad y, con ello, desigual temperatura), debe andarse con mucho cuidado al pretender interpretar una diferencia biométrica "estadísticamente asegurada" como prueba de la coexistencia de varios genotipos. Puede tratarse de formas de reacción, locales, de una misma forma.

El número de huevos -en crustáceos, por ejemplo- se muestra relacionado con las dimensiones totales del animal, y, por tanto, solo tiene valor taxonómico la fórmula que describe tal relación, mas no el número absoluto. Los caracteres morfológicos -vértebras de peces, por ejemplo- muestran variaciones de origen mixto, genotípico y fenotípico; pero si no se conoce la cuantía de las dos componentes, debe extremarse la cautela en su aplicación a la sistemática.

Ecología y aplicaciones.- La morfología de una especie, sus dimensiones, proporciones, número de huevos, valor cuantitativo de caracteres morfológicos, se convierten en útiles indicadores ecológicos, particularmente apreciables en los casos en que es imposible una medición directa de los factores del ambiente, como ocurre en paleoecología. En limnología se observa, en los individuos de una misma especie que colonizan medios seriados por su eutrofia y temperatura crecientes, una disminución del tamaño progresiva, con las modificaciones morfológicas anejas de acortamiento de las formas alargadas, disgregación de las células, reducción de sus prolongaciones, etc. Aquí también la morfología de los organismos puede ser eficazmente empleada como indicador ecológico.

La reducción estival de las dimensiones se había considerado frecuentemente como una adaptación a la vida planctónica. Esta creencia debe reexaminarse, porque se trata de un hecho general, no limitado a los seres del

plañón, y además su sentido adaptativo, aun para los planctónicos, es más que dudoso, puesto que como consecuencia de la deformación, la superficie relativa aumenta de manera insuficiente y aun la densidad puede hacerse mayor, hechos que van en contra lo postulado por la teoría. Es posible, sin embargo, que en diversos grupos (clorofíceas, protozoos) las formas pequeñas estén mejor adaptadas a una existencia planctónica y, en este sentido, los ambientes cálidos y eutróficos, de capacidad nutritiva mayor, serían los más favorables a una densa colonización de las aguas libres por organismos de reducidas dimensiones.

Cuando uno de los aspectos de la adaptación de los organismos a las condiciones externas consiste en una fácil regulación del valor superficie/volumen, la forma inicial, de la que dependen las posibilidades de esta regulación, puede tener importancia en la determinación de la amplitud de adaptación. Teóricamente, una célula fusiforme estaría en mejores condiciones para regular la relación superficie/volumen que otra célula que no pudiera escapar a la forma esférica, y, por tanto, aquélla mostraría una mayor amplitud ecológica.

La mayor parte de las plantas cultivadas son poliploides (SCHWANITZ, 1951, tec.) y las características de los vegetales poliploides (mayor robustez y adaptabilidad) coinciden con las de los animales de gran tamaño (mejor rendimiento energético) en ser más apropiadas para la agricultura y la ganadería. Por esta razón las zonas frías son centros más favorables para la aparición de variedades adecuadas a la explotación económica humana.

(Las que no han podido ser consultadas directamente van precedidas de ?)

- ADLER, G. & JESPERSEN, P. - 1920. Variations saisonnières chez quelques céphépodes planctoniques marins. Neddel. f. Kønna. for Danmarks Fiskeri og Havundersogelser, serie Plankton, 2:nº1:1-46.
- ADOLPH, E.F.- 1929. The regulation of adult body size in the protozoan Ciliopoda. J. Exper. Zool., 53:269-311.
- ADOLPH, E.F.- 1930. The regulation of size as illustrated in unicellular organisms. London.
- ALGEUS, S.- 1946. Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie der Chlorophyceen. Mit besonderer Berücksichtigung von Indoleessigsäure, Ascorbinsäure und Aneurin. Botaniska Notiser, (1946): 129-280.
- ALGEUS, S.- 1948. Glycocoll as a source of Nitrogen for *Scenedesmus obliquus*. Physiologia plantarum, 1:65-84.
- ALGEUS, S.- 1950. Nitrogen heterotrophy of a green Algae. (Congreso de Botánica de Estocolmo, resumen).
- ALLEE, W.C., EMERSON, A.E., PARK, O, PARK, Th., & SCHMIDT, K.P.- 1949. Principles of Animal Ecology. 837 págs. Saunders Co., Philadelphia & London.
- ALLEE, W.C. & LUTHERMAN, C.Z. - 1940. An experimental study of certain effects of temperature on differential growth of pullets. Ecology, 21:29-33.
- ALLEN, Mary B.- 1947. Photosynthesis in *Ulva*. Biol. Bullet., 93:203.
- ALPATOV, W.W.-¹⁹³⁰ Phenotypical variation in body and cell size of *Drosophila melanogaster*. Biol. Bull., 58:85-103.
- *AMMANN, H.- 1914. Temporalvariation einiger Planktonten in Oberbayerischen Seen 1910-1912. Arch. f. Hydrobiol., 9.
- ARTON, C.- 1926. Tetraploidismo e gigantismo. Esame comparativo degli stadi postembrionali dell'*Artemia salina* diploide e tetraploide. Intern. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrol., 16:51-80.
- ATLAS, M.- 1935. The effect of temperature on the development of *Rana pipiens*. Physiol. Zoology, 8:290-310.
- AVDULOV, N. P.- 1931. Karyosystematische Untersuchung der Familie der Gramineen. Bull. appl. Bot., Gen. Plant Breeding, suppl. 43. Leningrad.
- AYCOCK, Dorothy - 1942. Influence of temperature on size and form of *Cyclops*

des masseren Faktoren auf Insekten. 944 págs. Sofia.

BARIGOZZI, C.- 1934. Diploidismo, tetraploidismo e octoploidismo nell'Artemia salina partenogenetica di Margeritha di Savoia. Bull. Soc. Ital. Biol. sperim., 9:906-908.

BARIGOZZI, C.- 1935. Il legame genetico fra i biotipi partenogenetici di Artemia salina. Arch. Zool. Ital., 22: 33-77.

BARIGOZZI, C.- 1936 b. I caratteri fenotipici del biotipo tetraploide partenogenetico di Artemia salina in relazione agli altri biotipi partenogenetici. Arch. Zool. Ital., 22:1-16.

BAUER, H.- 1940. Über die Chromosomen der bisexualen und der parthenogenetischen Rasse des Ostracoden Heterocypris incongruens. Chromosoma, 1:620-637.

BAUTZMANN, H. - 1948. Natur und Entfaltung organischer Gestalten. Von Pflanzen, Tier und Mensch. 81 págs. Claassen & Goverts, Haulburg.

BEHNING, A.- 1912. Studien über die vergleichende Morphologie sowie über Temporale und Lokalvariation der Phyllopeden-Extremitäten. Intern. Rev. d. Ges. Hydrobiol. u. Hydrol., Suppl. 4:1-70.

BELEHRADEK, J.- 1935. Temperature and living matter. Protoplasma Monographien, 8:1-277. Bornträger, Berlin.

BENESOVA, Vlasta - 1948. Sur l'emploi du photomètre dans l'étude de la sédimentation des algues. C. R. Acad. Sci. (Paris), 227:147-149.

BERESOWSKI, A.- 1910-12. Studien über die Zellgrösse, I, II. Arch. f. Zellforschung, 5:375-384, 7:185-189.

BERGER, C.A.- 1937. Additional evidence of repeated chromosome division without mitotic activity. Amer. Naturalist, 71.

BERGER, Ch.A.- 1938. Multiplication and reduction of somatic chromosome groups as a regular developmental process in the mosquito Culex pipiens. Carnegie Inst. Washington, publ. n° 496. Contr. to Embryol., n° 167:211-232.

BERTALANFFY, L. von. - 1948. Das organische Wachstum und seine Gesetzmässigkeiten. Experientia, 4:255-269.

- BODENHEIMER, F.S.- 1938. Problems of animal ecology. 183 págs. Oxford U. Press.
- BOGOROW, B.G.- 1933-34. Seasonal changes in biomass of *Calanus finmarchicus* in the Plymouth area in 1930. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 19:585-612.
- BOLD, H.C.- 1930. Life history and cell structure of *Chlorococcum infusiforme*. Bull. Terr. Bot. Club, 57:577-603. =====
- BOLD, H.C.- 1942. The cultivation of Algae. Bot. Rev., 8:69-138.
- BOMB, R.M.- 1932. Observations on *Artemia "franciscana"* Kelleg, especially on the relation of environment to morphology. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol u. Hydrogr., 28:117-125.
- BORING, M. A.- 1909. On the effect of different temperatures on the size of the nuclei in the embryo of *Ascaris megalocephala*. Arch. f. Entwicklungsmechanik, 28:118-124.
- BOVERI, Th.- 1905. Zellen-Studien, Heft 5. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. 80 págs. Jena.
- BRANNON, M.A.- 1937. Algae and growth substances. Science, 86:353-354.
- BRANNON, M.A. & SKILL, H.M.- 1945. The effect of indole-b-acetic acid on the dry weight of *Chlorella pyrenoidosa*. Amer. J. Bot., 32:257-258.
- BRAUN, M.- 1909. Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. Arch. f. Zellforsch., 3:449-482.
- van BREEMEN, P.J.- 1905. Plankton van Noord- en Zuiderzee. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver.(2), 9:145-324.
- BREHM, V. & ZEDERBAUER, E.- 1906. Beiträge zur Planktonuntersuchung alpiner Seen. N. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 56.
- BRIAN, A.- 1929. Ricerche faunistiche sulle isole italiane dell'Egeo. Copepodi d'acqua dolce. Arch. Zool. Ital., 12-13:399-412.
- BRISTOL, B.M.- 1920. On the algal flora of some desiccated English soils. Ann. Bot., London, 34:35-80.
- BROOKS, J.L.- 1946. Cyclo-morphosis in *Daphnia*. Ecol. Monogr., 16:409-447.
- BROOKS, J.L.- 1947. Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnia*. Proceed. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 33:141-148.

Drosophila, 6:57-62.

- BÜNNING, E. & HERDTLE, H.- 1946. Über den Stoffwechsel einer thermophile Blaualge. Die Naturwissenschaften, 33:159.
- BUSCH, W.- 1921. Biologische Untersuchungen über Copepoden der Kieler Förde. Arch. f. Naturgeschichte, 87A:195-276.
- CALKINS, G.N.- 1933. The biology of the Protozoa, 2nd ed. 607 págs. Tindall Bailliére, Tindall & Cox, London.
- CARLIN, B.- 1943. Die Planktonretatorien des Metalaström. Medd. Lunds Univ. Linnol. Inst., n^o 5, 256 págs.
- CASPERSON, T. & HOLMGREN, H.- 1934. Variationen der Kerngrösse während der verschiedenen Phasen der Leberarbeit. Anat. Anz., 79:53.
- CASTLE, W.E.- 1932. Body size and body proportions in relation to growth and natural selection. Science, 76:365-366.
- CASTLE, W.E. & GREGORY, P.W.- 1929. The embryological basis of size inheritance in the rabbit. Journ. Morphol., 48:81-93.
- CHAMBER CHALKLEY, H.M.- 1929. Changes in water content of Amoeba in relation to changes in its protoplasma structure. Physiol. Zoology, 2:535.
- CHAMBERS, R.- 1908. Einfluss der Eigrösse und der Temperatur auf das Wachstum und die Grösse des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entwicklungsgesch., 72:607-661.
- CHAMBERS, R.A.- 1912. A discussion of Cyclops viridis. Biol. Bull., 22:291-296.
- CHAPMAN, R.N.- 1931. Animal Ecology. With especial reference to Insects. 464 págs. Mac-Graw Hill Co., New York & London.
- CHEN-YA-SHIH.- 1937. Sitz-Berichte Ges. Naturf. Berlin.
- CHILD, C.M.- 1950. Differential modification of Sand-Dollar development in relation to temperature. Physiol. Zoology, 23:140-168.
- CHODAT, R.- 1913. Monographies d'algues en culture pure. Beiträge z. Kryptogamenflora der Schweiz, 4(2).
- CHODAT, R.- 1926. Scenedesmus. Zeitsch. f. Hydrol., 3:71-258.
- CHODAT, R. & MALINESCO, O.- 1893. Sur le polymorphisme du Raphidium Braunii et du Scenedesmus acutus Corda. Bull. Herb. Boissier, 1.
- CHU, S.P.- 1942-43. The influence of the mineral composition of the medium on

- CHU, S.P.- 1946. Notes on the technique of making bacteria-free cultures of marine diatoms. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 26:296-302.
- *CLARKE, G.L.- 1934. Factors affecting vertical distribution of copepods. Ecol. Monographs, 4:530-540.
- CLARKE, G.L., PIERCE, E.L., & HUMPUS, D.F.- 1943. The distribution and reproduction of *Sagitta elegans* on George Bank in relation to the hydrographical conditions. Biol. Bull., 85:201-226.
- COKER, R.E.- 1933. Influence of Temperature on Size of Freshwater Copepods (Cyclops). Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 29:406-436.
- COKER, R. E.- 1934a. Nearly related Copepods differentiated Physiologically as well as morphologically. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 49:264-284.
- COKER, R. E.- 1934b. Influence of temperature on form of the freshwater copepod *Cyclops vernalis* Fischer. Int. rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 30:411-427.
- COKER, R. E.- 1934c. Some aspects of the influence of temperature on Copepods. Science, 79:323-324.
- COKER, R. E.- 1934d. Reaction of some freshwater Copepods to high temperatures. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 50:143-148.
- COKER, R. E.- 1938. Anomalies of the Crustacean distribution in the Carolinas with list of Cyclopoids of the general region of Chapel Hill, N.C. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 54:76-87.
- COKER, R. E.- 1939. The problem of cyclemorphosis in *Daphnia*. Quarterly Rev. of Biol., 14:137-148.
- COKER, R. E. & ADDLESTONE, H.H.- 1938. Influence of temperature on cyclemorphosis in *Daphnia longispina*. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 54:45-75.
- COKER, R. E.- & CONSTABLE, E. W.- 1936. A new multiple constant temperature apparatus for experimental work in biology. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 52:27-34.
- CONKLIN, E. G.- 1912. Body size and cell size. Journ. Morphology, 23:159-188.
- COSTELLO, D.P. & HENLEY, C.- 1949. Gross morphological effects of low temperature on the fertilized eggs of *Chaetopterus*. Biol. Bull., 97:256-257.

nary processes. Journ. Ent. a. Zool., 41:7-26.

COX, Ph.- 1923. Regional variation of the four-spined stickleback, *Apeltes quadracus*. Canad. Field-Nat., 37:146-147.

DANGEARD, A.P.- 1921. Observations sur une algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. C.R. Acad. Sc. (Paris), 172:254-260.

*DANGEARD, P.-A.- 1921. Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. Le Botaniste, 14^e s., p. 83.

DANGEARD, P.-A., & DANGEARD, P.- 1924. Recherches sur le vacuome des algues inférieures. C.R. Acad. Sc. (Paris), 178:1038-1042.

DARLINGTON, C.D. & LA COUR, L.- 1938. Differential reactivity of the chromosomes. Ann. of Botan., N.S., 2:615-626.

DECLOITRE, - 1949. Faune Rhizopodique des marécages de M'Baouar. Feuille Naturalistes, 4:32-36.

*DEMENTIEVA, T.- 1927. Materialien zur Kenntnis der Variabilität der niederen Crustaceen. Arb. d. Biol. Stat. Kessino, S. Moskwa.

DIGBY, P.S.B.- 1950. The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 29:393-438.

DONNER, J.- 1951. Erste Übersicht über die Rotatorienfauna einiger Humusböden. Österreich. Zool. Zeitsch., 3:175-240.

*DROGOSTAISKI, V., RUBTZOVA, I. & VLASENKO, N. - 1935. Notes sur la taxonomie, la biologie et la distribution géographique des simuliés dans l'Est sibérien. Mag. Parasit. Inst. Zool. Acad. Sc. U.R.S.S., 5:107-204.

DRIESCH, H.- 1893. Entwicklungsmechanische Studien. Zeitsch. wiss. Zool., 55:1-29.

DROST, R.- 1923. Über Masse- und Messungsmethodik in der Bosminaforschung. Verhand. Intern. Ver. Theor. u. angew. Limnol., 1:314-317.

DURAN, M.- 1951. Contribución al estudio de los tintínidos del plancton de las costas de Castellón (Medit. occidental). P. Inst. Biol. Apl., 8:101-122

*EDWARDS, F.W.- 1920. On the british species of *Simulium*, II. Bull. Entom. Res., 11:211-246.

EDWARDS, F.W.- 1921. New Species of palaeartic Simuliidae in the British Museum. Ann. Mag. Nat. Hist., n^o 37, 7:141-143.

the oxygen consumption of the sand crab *America talpoida* Say. J. Cell.
Comp. Physiol., 21:161-182.

EDWARDS, G.A. & IRVING, L.- 1943.b. The influence of season and temperature upon the oxygen consumption of the beach flea *Talorchestia megalophthalma*. J. Cell. a. Comp. Physiol., 21:183-190.

E, V.- 1918. Stomatidae. Rep. Danish Ocean. Exp. 1908-10 to the Medit. and adj. seas, n^o 4, A4, 28 pages.

EHRLE, G.- 1931. Über die Wirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und die Assimilation einiger Meeres und Süßwasseralgae. Planta, 13.

EIGENBRODT, H. J.- 1930. The somatic effect of temperature on a homoxygous race of *Drosophila*. Physiol. Zoology, 3:392-411.

EKMAN, S.- 1904. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebende Copepoden der Nordschwedischen Hochgebirge. Zool. Jahrb., Abt. System., 21.

ELLINGSTON, M.A.- 1930. Physiological conditions of *Amoeba proteus* at varying hydrogen ion concentrations. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 27:424-425.

EMERSON, R.- 1929. Relation between the maximum rate of photosynthesis and chlorophyll concentration. Journ. Gen. Physiol., 12:609-639.

ENTZ, G.- 1931. Analyse des Wachstums und der Teilung einer Population sowie eines Individuums des Protisten *Ceratium hirundinella* unter den natürlichen Verhältnisse. Arch. Protistenkunde, 74:311-361.

ENTZ, G. & SEBESTYEN, Olga - 1946. Das Leben des Balaton Sees. A Magyar el Kutatointezet Munkái, 16:179-421.

ERDMANN, Rhoda, 1908. Experimentelle Untersuchungen über Massenverhältnisse von Plasma, Kern, und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Arch. f. Zellforsch., 2:76-136.

FANKHAUSER, G.- 1941. Cell size, organ and body size in triploid newts (*Triturus viridescens*). Journ. Morphol., 68:161-177.

FANKHAUSER, G.- 1942. Induction of polyploidy in animals by extremes of temperature. Biol. Symposia, 6:21-35.

FANKHAUSER, G.- 1942b. Induction of triploidy and haploidy in Axolotl eggs by cold treatment. Biol. Bull., 83:367-374.

FANKHAUSER, G.- 1945a. Maintenance of normal structure in heteroploid salamander-

er cell number and cell shape. J. Experim. Zool., 100:445-456.

FANKHAUSER, G.- 1945b. The effects of changes in Chromosome Numbers on amphibian development. Quarterly Rev. Biology, 20:20-78.

FAURE-FREMIET, E.- 1925. La cinétique du développement, 335 pags. Paris.

FINDENEKG, J.- 1948. Die Daphnia-Arten der Kärnter Gewässer und ihre Beziehung zur Grösse des Lebensraumes. Österreich. Zool. Zeitschr., 1:519-532.

FITSCH, H.S.- 1938. A systematic account of the alligator lizards (Gerrhonotus) in the Western United States and lower California. Amer. Midland Nat., 20:381.

FLEISCHER, W.E.- 1935. The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis. J. Gen. Physiol., 18:573-592.

FORD, E. - 1946. Vertebral variation in Teleostean fishes. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 26:390-397.

FOX, H.M.- 1936. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes, I. Proc. Zool. Soc. London (1946):945-955.

FOX, H.M. & WINGFIELD, C.A.- 1937. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes, II. Proc. zool. Soc. London, 107A:275-282.

FREIDENFELT, T.- 1921. Zur Frage der Berechtigung relativer Massangaben in der Cladocerenforschung. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 9:305-310

FRENKEL, A., GAFFRON, H. & BATTLEY, E.H.,- 1950. Photosynthesis and photo-reduction by the blue green alga, Synechococcus elongatus Næg. Biol. Bull., 99:157-162.

FRIEDRICH, K.- 1919-21. Untersuchungen über Simuliiden, I, II. Zeitsch. angew. Entom., 6:61-83, 8:31-92.

FRISCH, J.A.- 1939. The experimental adaptation of Paramecium to sea water. Arch. f. Protistenkunde, 93:38-71.

FRITSCH, F.E.- 1922. The moisture relations of terrestrial algae. Ann. Bot., London, s.1, 36:1-20.

FRITSCH, F.E.- 1945. The structure and reproduction of the Algae, II, 939pags. Cambridge Univ. Press.

GABRIEL, M.L.- 1942. The effect of temperature on vertebral variations in Fundulus heteroclitus. Biol. Bull., 83:291-292.

- GAJEWSKI, N.- 1922. Über die Variabilität bei *Artemia salina*. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 10:139-299.
- GALGANO, M.- 1949. Fattori ecologici e genetici del ciclo sessuale negli Anfibi. Symposium sui Fattori ecol. e genet. nella speciazione. Suppl. "La Ricerca Scientifica", 25-34.
- GAUSE, G.F.- 1934. The Struggle for Existence. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GAUTHIER-LIEVRE, Lucienne.- 1931. Recherches sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord. Mem. hors série, 300 pags.
- GEITLER, L.- 1932. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). Sep. de Arch. f. Protistenkunde, 78. 226 pags.
- GEITLER, L.- 1938. Chromosomenbau. Protoplasma Monographien, 14:1-190. Herausgeber, Berlin.
- GEITLER, L.- 1939. Die Entstehung der polyploiden Somakernen der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma, 1:1-22.
- GEITLER, L.- 1940. Kernwachstum und Kernbau bei zwei Blütenpflanzen. Chromosoma, 1:474-485.
- GEITLER, L.- 1940b.- Temperaturbedingte Ausbildung von Spezialsegmenten an Chromosomenenden. Chromosoma, 1:554-561.
- GERASSIMOW, J.J.- 1902. Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitsch. f. allg. Physiol., 1:220-258.
- GERASSIMOW, J.- 1904. Über die Grösse des Zellkerns. Beitr. z. bot. Züchtl., 18:1:45-118.
- GEROULD, S.H.- 1924. Seasonal changes in the melanic pigmentation in butterflies of the genus *Colias*. Anat. Rec., 29:93-94.
- GESSNER, F.- 1948. Die Entstehung der Landflora und die phylogenetische Gametophytenreduktion. Biol. Zentralblatt, 67:213-222.
- GLASER, O.- 1950. Note on the growth of arms in the pluteus of *Arbacia pustulata*. Biol. Bull., 98:34-35.
- GODLEWSKI, E.- 1908. Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äussere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. für Entwicklungsmechanik, 26:278-327.

- GRACE, H.A. - 1939. Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmäßiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebedifferenzierung. Chromosoma, 1:265-275.
- GRAN, H.H.- 1902. Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres. Rept. on Norwegian Fishery and marine Investigation, 2:nº5:1-222.
- GRAY, J.- 1928. The growth of fish. III. The effect of temperature on the development of eggs of *Salmo fario*. J. Exper. Biol., 6:125-130.
- GRENIER, P.- 1949. Contribution à l'étude biologique des Simuliides de France. Phys. Comp. et Oecologia, 1:165-330.
- GRINTZESCO, J.- 1902. Recherches expérimentales sur la morphologie et la physiologie de *Scenedesmus acutus* Meyen. Bull. Herb. Boissier, 2:406-429.
- GROMOVA, E.N.- 1941. Vliiane vneshnikh faktorov na strukturu makromklena *Paramecium caudatum*. Zoologicheskii Zhurnal, 20:187-197.
- GROSS, F.- 1932. Untersuchungen über die Polyploidie und die Variabilität bei *Artemia salina*. Die Naturwissenschaften, 20:962-967.
- GROSS, F.- 1935. Die Reifungs und Furchungsteilungen von *Artemia salina* im Zusammenhang mit dem Problem des Kernteilungsmechanismus. forsch. u. mikr. Anat., 23:522-565.
- GUARRERA, S.A.- 1945. Observaciones biológicas sobre *Chlorococcum infusionum*. Lilloa, 11:261-297.
- GURNEY, R.- 1929. Dimorphism and rate of growth in Copepoda. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 21:189-207.
- *HAEMPEL, O.- 1924. Zur Kenntnis einiger Alpenseen, III. Der Millstätter-See. Arch. f. Hydrobiol., 14.
- HALABAN, A.- 1949. Vitamin K as a protoplasmic coagulant and parthenogenetic agent. Biol. Bull., 97:240-241.
- *HARADA, I.- 1935. On the sex ratio of fresh-water copepods. Nihon Gakujutsukyokai-Hokoku, 10:728-730
- HARDER, R.- 1924. Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspecies. Jahrb. Wiss. Bot., 64.
- *HARTMANN, O.- 1915. Studien über die Cyclomorphose bei Cladoceren. Arch. f. Hydrobiol., 10.
- HARTMANN, O.- 1916. Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei Co-

Zellforschung, 14:373-406.

HARTMANN, O.- 1917. Über die temporale Variation bei Copepoden (Cyclops, Diaptomas) und ihre Beziehung zu der bei Cladoceren. Zeitsch. induk. Abstammungs und Vererbungslehre, 18:22-43.

HARTMANN, O.- 1918a. Über den Einfluss der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. Zellphysiologische Experimente an Pflanzen. Arch. f. Zellforschung, 15:177-248.

HARTMANN, O.- 1918b. Über die experimentelle Beeinflussbarkeit der Grösse pflanzlicher Chromatophoren durch die Temperatur. Arch. f. Zellforschung, 15:160-176.

HARTMANN, O.- 1918c. Studien über den Polymorphismus der Rotatorien. Arch. f. Hydrobiol., 12.

HARTMANN, O.- 1918d. Über den Einfluss der Temperatur auf Grösse und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe (Amphibien). Arch. Entwicklungsmechanik, 44:114-195.

HARTMANN, O.- 1918e. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss höherer Temperatur auf Morphologie und Cytologie der Algen. Arch. Entwicklungsmech. 44:589-642.

HARTMANN, O.- 1920. Studien über den Polymorphismus der Rotatorien, mit besonderer Berücksichtigung von Anuraea aculeata. Arch. für Hydrob., 12:209-310.

HARTMANN, O.- 1921. Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengrösse und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationscyclus und unter den Einfluss massiger Faktoren. Arch. f. Zellforsch., 15:1-94.

HARVEY, H.W.- 1933. On the rate of Diatom growth. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 19:253-276.

HAUGAARD, N. & IRVING, L.- 1943. The influence of temperature upon the oxygen consumption of the cunner (Tautoglabrus adspersus Walbaum) in summer and in winter. J. Cell. a. Comp. Physiol., 21:19-26.

HAYES, F.R.- 1930. The physiological response of Paramecium to sea water. Zeitsch. vergl. Physiol., 13:214-222.

- HEIBERG, K.A.- 1908. Über eine erhöhte Grösse der Zellen und der Teile bei dem ausgewachsenen Organismus, verglichen mit dem noch nicht ganz ausgewachsen. Anat. Anzeiger, 31:306-311.
- HEIDENHAIN, M.- 1907-11. Plasma und Zelle, eine allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. Handb. Anat. Menschen, de K.v. BARDELEBEN.
- *HEIDENHAIN, M.- 1912. Über Zwillings-, Drillings- und Vierlingsbildungen der Dünndarmzotten, ein Beitrag zur Teilkörpertheorie. Anat. Anzeiger, 40.
- HEIDENHAIN, M.- 1919. Über die Noniusfelder der Muskelfaser. Beitrag IV zur syntatischen Morphologie (Teilkörpertheorie). Anat. Hefte, I Abd., vol. 56.
- HEIDENHAIN, M.- 1923. Formen und Kräfte in der lebendigen Natur. Vortr. und Aufs. über Entwicklungsmechanik der Organismen, 32.
- HEILBRUNN, L.V. & WILSON, W.L.- 1949. Cell division in relation to protoplasmic clotting. Biol. Bull., 97:242.
- *HEINCKE, F.- 1898. Naturgeschichte des Heringes, I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Heringes in den europäischen Meeres. Abh. Deutsch. Sci. Ver., 2, 136:1-238.
- HEITZ, E.- 1926. Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich. Zeitschr. Bot., 18:625-681.
- HENLEY, C. & COSTELLO, D.P.- 1949. Cytological effects of low temperature on the fertilized egg of *Chaetopterus*. Biol. Bull., 97:258.
- HERSH, A.H.- 1941. Allometric Growth. The Ontogenetic and Phylogenetic significance of differential rates of growth. Growth, 5, suppl. 113-145.
- HERSH, A.H. & WARD, Esther,- 1932. The effect of temperature on wing size in reciprocal heterozygotes of vestigial in *Drosophila*. J. Exper. Zool., 61:223-244.
- *HERTWIG, G.- 1931. Die Hypothese des Kern- und Chromosomenwachstum durch rhythmische Volumverdoppelung. Sitzungsber. u. Abh. naturforsch. Ges. Rostock, 3 Folge, 3.
- HERTWIG, G.- 1942. Der Einfluss der Temperatur auf die Zellgrösse von Froschlärven. Zeitsch. mikrosk. Anat. Forsch., 51:108-118.
- HERTWIG, G., & HERTWIG, P.- 1930. Regulation von Wachstum durch Umweltfaktoren. Handb. d. normal. u. pathol. Physiol., 16:807-883.

- HERTWIG, R.- 1903. Über Korrelation von Zell und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralblatt, 23:49-62, 108-119.
- HERTWIG, R.- 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung 1:1-32.
- HESSE, R., ALLEE, W.C. & SCHMIDT, K.P.- 1937. Ecological Animal Geography, 597 págs. John Wiley & Sons, New York.
- HEUTS, M.J.- 1949a. On the mechanism and the nature of adaptive evolution. Symposium sui fattori ecol. e genetici nella speciazione, Suppl. "La Ricerca Scientifica", 35-44.
- HEUTS, M.J.- 1949b. Racial divergence in fin-ray variation patterns in *Gasterosteus aculeatus*. J. Genetics, 49:183-191.
- HOOIJER, D.A.- 1950. The study of subspecific advance in the quaternary. Evolution, 4:360-361.
- HOPKINS, E.F. & WANN, F.B.- 1925. The effect of the H-ion concentration on the availability of iron for *Chlorella* sp. Journ. Gen. Physiol., 9:205-210.
- HOVASSE, R.- 1943. Contribution à l'étude des Flagellés libres: *Oicomonas beauchampi* sp. nov. Protomonadine et Chrysomonade. Arch. Zool. Expér. et Gén., N. et R., 83:47-53.
- HUBBS, C.L.- 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with temperature of water during development. Amer. Natur., 56:360-372.
- HUBBS, C.L.- 1924. Seasonal variation in the number of vertebrae in fishes. Pap. Mich. Acad. Sci. Lett., 3:207-214.
- HUBBS, C.L.- 1926. The structural consequences of modifications of the developmental rate in Fishes, considered in reference to certain problems of evolution. American Naturalist, 60:57-82.
- HUBER, G.- 1906. Monogr. Studien im Gebiete der Montigler-Seen (Südtirol) mit besond. Berücksichtigung ihrer Biologie. Arch. f. Hydrobiol., 1.
- HUBER, G. & NIEKOW, F.- 1923. Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O.F.M. Flora, N.F., 116:114-215.
- HUBER-PESTALOZZI, H.- 1938-42. Das Phytoplankton des Süsswassers. Die Binnen-

- HUNTSMAN, A.G.- 1919. Variation of fishes according to latitude. Science, 50:592-593.
- HUXLEY, J.- 1932. Problems of relative Growth. 276 págs. Methuen & Co., London
- *HUXLEY, J.- 1939. Clines: an auxiliary method in Taxonomy. Bijdr. Dien, 47:491.
- HUXLEY, J.- 1946. La Evolución. Síntesis moderna. 717 págs. Losada S.A. Buenos Aires.
- HUXLEY, J., NEEDHAM, J. & LERNER, I.M.- 1941. Terminology in relative growth rates. Nature, 148:225.
- HUXLEY, J. & TEISSIER, G.- 1936. Terminology of relative Growth. Nature, 137:780-781.
- IMAI, T.- 1933. The influence of temperature on variations and inheritance of bodily dimensions in *Drosophila melanogaster*. Arch. Entw. Mech. Org., 128:634-660.
- IMAI, T.- 1937a. Influence of temperature on the growth of *Drosophila melanogaster*. Science Reports, Tohoku Imp. Univ. Biol., 11:403-417.
- IMAI, T.- 1937b. Larval shell growth of *Lymnaea japonica* Gay, in special reference to the influence of temperature. Scien. Reports, Tohoku Imp. Univ. Biol., 11:419-432.
- *ISCHREYT, G.- 1933. Über *Polyphemus pediculus* L. Arch. f. Hydrobiol., 25, 26.
- JACOBJ, W.- 1925. Über das rhythmische Wachstum der Zellen durch Verdoppelung ihres Volumens. Roux Arch., 106:124-192.
- *JACOBJ, W.- 1926. Die Kerngrößen der männlichen Geschlechtszellen beim Säugetier in bezug auf Wachstum und Reduktion. Anat. Ent. Gesch., 81:563.
- JACOBJ, W.- 1931. Volumetrische Untersuchungen an den Zellkernen des Menschen und das allgemeine Problem der Zellkerngröße. Anat. Anzeiger, Ergänzungsheft, 72:236.
- JACOBJ, W.- 1935. Die Zellkerngröße beim Menschen. Zeitsch. mikrosk. anat. Forschung, 30:161-240.
- JAHN, Else.- 1941. Über Parthenogenesis bei forstschädliche Otiorhynchus Arten in den während des Eiszeits vergletscherten Gebieten der Ostalpen. Zeitsch. angew. Entomol., 28:366-372.
- JENSEN, A.J.C.- 1939. Fluctuations in the racial characters of the plaice and

- JESPERSEN, P.- 1937. On the size of *Calanus hyperboreus* Kroyer in West Greenland Waters. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 34:102-107.
- JOERGENSEN, E.- 1924. Mediterranean Tintinnidae. Rep. Danish Ocean. Exped. Mediterranean a. adj. seas, 8.
- JOLLOS, V.- 1913. Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl 33:222-236.
- JOLLOS, V.- 1921. Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenkunde, 43:1-222.
- JORDAN, D.S.- 1921. Latitude and vertebrae. Science, 54:490-491.
- JORDAN & EVERMANN - 1898. Bull. U.S. Nat. Mus., 47:2603.
- KÄNDLER, R.- 1935. Rassenkundliche Untersuchungen an Plattfischen. I. Variabilitätsstudien an den Flossenstrahlen und Wirbelsäulen der Ostseeschollen. Ber. Deutsche Wiss. Komm. f. Meeresforsch., N.F., 7(4).
- KALLIO, P.- 1949. Artificially produced binuclear, diploid und anuclear Desmids. Archiv. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo", 2:42-44.
- KAUFMAN, Laura - 1929. Les differences du taux d'accroissement des oisieux sont elles manifestes pendant la vie embryonnaire. Arch. Anat. Micr., 25:325-335.
- KETCHUM, B.H., LILLICK, L. & REDFIELD, A.C.- 1949. The growth and optimum yields of unicellular algae in mass culture. J. Cell. and Compar. Physiol., 33:267-280.
- KETCHUM, B.H. & REDFIELD, A.C.- 1938. A method for maintaining a continuous supply of marine diatoms by culture. Biol. Bull., 75:165-169.
- KETCHUM, B.H. & REDFIELD, A.C. - 1949. Some physical and chemical characteristics of algae growth in mass cultures. J. Cell. and Comp. Physiol., 33:281-300.
- KIANG, H-M. - 1941. Über die Cyclomorphose der Daphnien einiger Voralpenseen. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol., 41:345-408.
- KIESSELBACH, A.- 1935. Der Einfluss erhöhter Temperatur auf *Condylostoma arenarium*. Arch. f. Protistenkunde, 85:436-442.
- KIKUCHI, M., ENODA, Y. & TATENNO, F.- 1942. Survey on the annual change of vertical distinction of plankton in Lake Biwa. Rikusuigaku Zasshi, 12:63-72.

- KITTEL, Annelise - 1941. Körpergrösse, Körperzeiten und Energiebilanz. II. Der Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergrösse. Zeitsch. f. vergleich. Physiol., 28:533-562.
- KLEIBER, M.- 1947. Body size and metabolic rate. Physiol. Rev., 27:511-541.
- KNIEP, H.- 1914. Assimilation und Atmung des Meeresalgen. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 7:1-37.
- KNIGHT-JONES, E.W.- 1951. Preliminary studies of nanoplankton and ultraplankton systematics and abundance by a quantitative culture method. Journ. Cons. intern. expl. mer, 17:140-155.
- KOBAYASHI, H.- 1938. On the body length and the egg production of *Fannia canicularis*. Annot. Zool. Japon., 17:477-486.
- KOEHLER, O.- 1912. Über die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifungszustand der Eier. Arch. f. Zellforsch., 8:272.
- KRÄFFT, F.- 1910. Über das Plankton in Ost- und Nordsee und den Verbindungsgebieten, mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. Wiss. Meeresuntersuchungen, 11:29-108.
- KRAETZSCHMAR, H.- 1908. Über der Polymorphismus von *Amurasa aculeata* Ehrenb. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1:622-675.
- KRAETZSCHMAR, H.- 1913. Neuere Untersuchungen über den Polymorphismus von *Amurasa aculeata* Ehrenb. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 6:44-49.
- KUDO, R.R.- 1950. Protozoology, 3rd ed. 3rd imp., 778 págs. Thomas, Springfield.
- KUENEN, D.J.- 1939. Systematical and physiological notes on the brine shrimp, *Artemia*. Arch. Neerl. Zool., 3:365-449.
- KUFFERATH, H.- 1929. La culture des algues. Revue Algologique, 4:127-346.
- KUPKA, E.- 1950. Die Mitosen- und Chromosomenverhältnisse bei der grossen Schwebrenke, *Coregonus wartmanni* (Bloch), des Attarsees. Österreich. Zool. Zeitsch., 2:605-622.
- KYLE, H.M.- 1923. The factors determining the number of vertebrae in fishes. Deutch. wiss. Komm. f. Meeresforsch. Abt. Helgoland, 1(9):1-8(N.F., v. 15)

Anuraea cochlearis. Zool. Anzeiger, 21.

LAUTERBORN, R.- 1900-03. Der Formenkreis von Anuraea cochlearis. Verhandl. d. Heidelberger Nat. Med. Vereins, I-II.

LEA, D.E.- 1946. Actions of radiations on living cells. 402 págs. Cambridge Univ. Press.

LEFÈVRE, M.- 1932. Recherches sur la biologie et la systematique de quelques algues obtenues en cultures. Revue Algol., 6:319.

LEFÈVRE, M.- 1949. Sur les propriétés peu connues de certaines algues d'eau douce et leurs possibilités d'application. Bull. Soc. Bot. Nord de la France, 2:86-89.

LEFÈVRE, M. & JAKOB, H.- 1949. Sur quelques propriétés des substances actives tirées des cultures d'algues d'eau douce. C.R. Acad. Sci. Paris, 229:234-36

LEFÈVRE, M. & NISBET, M.- 1948. Sur la secretion par certaines espèces d'algues des substances inhibitives d'autres espèces d'algues. C.R. Acad. Sci. Paris, 226:107-109.

LEFÈVRE, M., NISBET, M. & JAKOB, E.- 1949. Action des substances excretées en culture, par certaines espèces d'algues, sur le métabolisme d'autres espèces d'algues. Verh. Inter. Ver. theor. u. ang. Limnol., 10:259-264.

LERNER, I.M. & GUNNS, C.A.- 1938. Temperature and relative growth of chick embryo leg bones. Growth, 2:261-266.

LEVI, G.- 1906. Studi sulla grandezza delle cellule. Archiv. Ital. di Anat. e di Embriol., 5:291-358.

LIEDER, U.- 1950. Beiträge zur Kenntnis der Genus Bosmina. I. Bosmina coregoni thersites Poppe in den Seen des Spree-Dahme-Havelgebietes. Arch. für Hydrobiol., 44:77-119.

LIEDER, U.- 1951. Der Stand der Zyklomorphoseforschung. Die Naturwissenschaften, 38:39-44.

LOEFER, J.B.- 1938. Effect of hydrogenion concentration on the growth and morphology of Paramecium bursaria. Arch. f. Protistenkunde, 90:185-193.

LOEFER, J.B.- 1939. Acclimatization of fresh-water ciliates and flagellates to media of higher osmotic pressure. Physiol. Zoology, 12:161-172.

LÖVE, A. & LÖVE, D.- 1949. The geobotanical significance of polyploidy I. Polyploidy and latitude. Port. Acta Biol., Ser.A. Goldschmidt Vol.:273-352.

- LUCAS, C.E. & STUBBINGS, H.G.- 1948. Continuous plankton records. Size variations in diatoms and their ecological significance. Hull Bull. marine Ecol., 2:133-171.
- LUDWIG, D.- 1932. The effect of temperature on the growth curves of the ja-se beetle (*Popillia japonica* Newmann). Physiol. Zoology, 5:431-447.
- LUND, J.W.G.- 1945. Observations on soil algae. I. The ecology, ~~size~~ and taxonomy of british soil diatoms. The new Phytologist, 44:196-219.
- MALSEN, H. von - 1906. Geschlechtbildende Ursachen und Eibildung bei *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikr. Anat., 69:63-97.
- MANTON, I.- 1950. The spiral structure of chromosomes. Biol. Rev., 25:486-508.
- MARCUS, H.- 1929. Tardigrada. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, vol. 5, parte IV-3.
- MARCUS, H.- 1906. Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei See eiern. Arch. f. Entwicklungsmechanik, 22:445-460.
- MARGALEF, R.- 1944. Datos para la flora algológica de muestras aguas dulces. Publ. Inst. Bot. Barcelona, 4(nº1):1-130.
- MARGALEF, R.- 1945. Infusorios de las aguas continentales de la provincia de Barcelona. Bol. real Soc. Esp. Hist. Nat., 43:369-381.
- MARGALEF, R.- 1946. Observaciones micropaleontológicas sobre los sedimentos lacustres miocénicos de Libros (Teruel). Estudios Geológicos, 5:171-177.
- MARGALEF, R.- 1948a. Flora, fauna y comunidades bióticas de las aguas dulces del Pirineo de la Cerdaña. Monogr. Est. Est. Pirenaicos, 11:1-226.
- MARGALEF, R.- 1948b. Notas sobre algunos rotíferos. P. Inst. Biol. Apl., 4: 136-148.
- MARGALEF, R.- 1949a. Importancia de la neotenia en la evolución de los crustáceos de agua dulce. P. Inst. Biol. Apl., 6:41-51.
- MARGALEF, R.- 1949b. Materiales para una flora de las ~~aguas dulces del~~ algas del NE. de España. IIIa. Eukhlorophyceae. Collectanea botanica, 2:233-250.
- MARGALEF, R.- 1951. Materiales para la hidrobiología de la isla de Ibiza. P. Inst. Biol. Apl., 8:5-70.
- MARSHALL, S.M., NICHOLLS, A.G. & ORR, A.P.- 1934. On the biology of *Calanus finmarchicus*, V.- J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 19:793-827.

- MARTINI, E.- 1924. Die Zellkonstanz und ihre Beziehungen zu anderen zöologischen Verhältnissen. Zeitsch. f. Anat. und Entwicklungsgeg., 70:179-259.
- MAST, S.O. & HOPKINS, D.L.- 1941. Regulation of the water content of *Ameba* *mira* and adaptation to changes in the osmotic concentration of the surrounding medium. J. Cell. and Comp. Physiol., 17:31-48.
- MATTHEW, W.D.- 1915. Climate and Evolution. Annals N.Y. Acad. Sci., 24:271-318.
- MELCHERS, G.- 1946. Die Ursachen für die bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. Z. f. Naturforschung, Wiesbaden, 160.
- MERKER, E.- 1939. Der Einfluss der Elektrolytgehaltes im Wohnwasser auf Wassertiere bei hohen Temperaturen. Die Naturwissenschaften, 27:786-787.
- MERKER, E.- 1940. Der Einfluss der Elektrolyte auf die Tierwelt des Süßwassers. Die Naturwissenschaften, 28:30.
- MERRIFIELD, F.- 1905. President's Address. General Operation of Temperature. Trans. Entom. Soc. London, 78, 111.
- MILLER, R.R.- 1950. Speciation in fishes of the genera Cyprinodon and *Epiplatys*, inhabiting the Death Valley region. Evolution, 4:155-163.
- MITCHELL, H.L.- 1939. The growth and nutrition of white pine (*Pinus strobus* L.) seedlings in cultures with varying nitrogen, phosphorus, potassium and calcium. The Black Rock Forest Bulletin, n° 9.
- MOEWUS, F.- 1940. Die Analyse von 42 erbliche Eigenschaften der Chlamydomonas eugametes Gruppe, I, II. Zeitschr. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre, 78:418-522.
- MOORE, J.A.- 1949. Patterns of evolution in the genus *Rana*. Genetics, Paleogeology and Evolution, 315-338. Princeton Univ. Press.
- MORI, S.- 1945. Annual change of plankton in the southern part of Lake Biwa during the years 1934-1937. Kyototeikokudaigaku Rigakubu Debutsugaku-kyoshitu. Otsu Rinko-jikkeushe Seiri-Seitaigaku Kenkyu-yoseki, n°53:1-28.
- MOTTLEY, C.Me.C.- 1917. The effect of temperature on the number of scales in trout. Science, 74:316.
- MOTTLEY, C.Me.C.- 1934. The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamloops Trout, *Salmo kamloops* Jordan. Contrib. Canad. Biol. and Fish., N.S., 8:n°20:253-263.

- ^MOTTLEY, C.M.C.- 1937. The number of vertebrae in trout (*Salmo*). Journ. Biol. board Canada, 3.
- ^Myers, J. & CLARK, L.B.- 1944. J. Gen. Physiol., 28:103-112.
- NEEL, J.V.- 1940. The interrelations of temperature, body size and character expression in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 25:225-250.
- NICOLAI, P.- 1938. Variazioni della grandezza nucleare nelle cellule epatiche di *Mus musculus* durante il digiuno. Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim., 13:808.
- NICOLAI, P.- 1940. Variazioni carionometriche nel fegato e nel pancreas di topi alimentati in ore diverse. Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., 15:1153.
- ÖSTERLIND, S.- 1948a. Influence of low bicarbonate concentrations on the growth of a green alga. Nature, 161:319-320.
- ÖSTERLIND, S.- 1948b. The retarding effect of high concentration of carbon dioxide and carbonate ions on the growth of a green alga. Physiol. Plantarum, 1:170-175.
- ÖSTERLIND, S.- 1949. Growth conditions of the alga *Scenedesmus quadricauda*. Symbolae Botanicae Upsalienses, X:3:1-141.
- OETTLI, M.- 1927. Recherches expérimentales sur cinq espèces élémentaires d'*Ankistrodesmus*. Bull. Soc. Bot. Genève, 19:1-91.
- OLIFAN, W.I.- 1936. Variabilität von *Paramecium caudatum* bei langdauernder Einwirkung differenter Temperaturen. Arch. f. Protistenkunde, 86:427-453.
- ORR, A.P.- 1934. On the biology of *Calanus finmarchicus*, IV. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 19:613-632.
- ^OSTWALD, W.- 1902. Zur Theorie des Planktens. Biol. Centralblatt.
- PAINTER, T.S.- 1928. Cell size and body size in rabbits. Jour. Exper. Zool., 50:441-453.
- PAPANICOLAOU, G.- 1910. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden. Biol. Centralbl., 30:689-692, 737-750, 753-774, 785-802.
- PARK, O.- 1949. Application of the converse Bergman principle to the Carabid beetle, *Dicaelus purpuratus*. Physiol. Zoology, 22:359-371.
- PARK, T.- 1939. Analytical population studies in relation to general

- PEARSALL, W.H. & LOOSE, L.- 1937. The growth of *Chlorella vulgaris* in pure culture. Proc. Roy. Soc. (London), B, 121:451-501.
- PEISS, C.N. & FIELD, J.- 1950. The respiratory metabolism of excised tissues of warm- and cold-adapted fishes. Biol. Bull., 99:213-224.
- PETERS, N.- 1929. Über Orts- und Geißelbewegung bei marinen Dinoflagellaten. Arch. f. Protistenkunde, 67:291.
- PETERSEN, J.B.- 1915. Danske aerofile alger. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift 7. Naturw. og Math. A., 21:272-379.
- PETERSEN, B.- 1950. The relation between size of mother and number of eggs and young in some Spiders and its significance for the evolution of size. Experientia, 6:96-98.
- PFLÜGLER, E. & SMITH, W.J.- 1883. Untersuchungen über Bastardierung der amuren Batrachier und die Prinzipien der Zeugung, I. Pflügl. Arch. ges. Physiol., 32:519.
- PHLEGER, F.B. & HAMILTON, W.A.- 1946. Fernaninifera of two submarine cores from the North Atlantic basin. Bull. Geol. Soc. of America, 57:951-966.
- PIEKARSKI, G.- 1941. Endomitose beim Grosskern der Ziliaten ? Versuch einer Synthese. Biol. Zentralblatt, 61:416-426.
- PIERCE, E.L.- 1941. The occurrence and breeding of *Sagitta elegans* Verrill and *S. setosa* Müller in parts of the Irish Sea. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 25:113-124.
- PIROCCHI, L.- 1942. Endometapi di Copepodi e Cladoceri in piccole acque del Carse. Mem. Ist. Ital. Idrobiologia, 1:169-212.
- PLENK, H.- 1911. Über Änderung der Zellengrösse im Zusammenhang mit dem Körperwachstum der Tiere. Arb. Zool. Inst. Wien, 19:247-288
- PLOUGH, H.H.- 1917. The effect of temperature on crossing over in *Drosophila*. J. Exper. Zool., 24:147-209.
- PLOUGH, H.H.- 1921. Further studies on the effect of temperature on crossing over. J. Exp. Zool., 32:187-202.
- POPOFF, M.- 1908-09. Experimentelle Zellstudien, I, II. . . . Ze f
1:245-380, 3:124-180.

- PRATT, R.- 1942. Studies on *Chlorella vulgaris*, V. Some properties of the growth-inhibitor formed by *Chlorella* cells. Amer. J. Botany, 29:142-148.
- PRATT, R.- 1944. Studies on *Chlorella vulgaris*, IX. Influence on growth of *Chlorella* of continuous removal of chlorellin from the culture solution. Amer. J. Botany, 31:418-421.
- *PRATT, R. & FONG, J.- 1940. Amer. J. Botany, 27:431-436.
- PRESCOTT, G.W.- 1944. New species and varieties of Wisconsin algae. Farlowia, 1:347-385.
- PRIGOGINE, J. & WIAME, J.M.- 1946. Biologie et thermodynamique des phénomènes irréversibles. Experientia, 2:451-453.
- PRINGSHEIM, E.G.- 1946a. The biphasic or soil-water culture method for growing algae and flagellatae. J. Ecology, 33:193-204.
- PRINGSHEIM, E.G.- 1946b. Pure cultures of Algae. Their preparation and maintenance. 119 págs. Cambridge Univ. Press.
- PRZIBRAM, H.- 1923. Temperatur und Temperaturen in Tierreiche. Beitr. z. einer quantit. Biologie, 29-30. 194 págs. Leipzig & Wien.
- *PRZIBRAM, H.- 1925. Die Schwanzlänge der Nachkommen temperaturmodifizierter Ratten. Arch. f. Entwicklungsmechanik, 104:548.
- RASHEWSKY, N.- 1936. Physico-Mathematical Methods in Biological Sciences. Biol. Rev., 11:345-363.
- RASHEWSKY, N.- 1947. Progresos y aplicaciones de la biología matemática. 276 págs. Espasa Calpe, Buenos Aires.
- RAUTMANN, H.- 1909. Der Einfluss der Temperatur auf das Größenverhältniss von Protoplasmakörper zum Kern. Arch. f. Zellforschung, 3:44-80.
- RAYMONT, J.E.G. & GAULD, D.T.- 1951. The respiration of some planktonic copepods. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 29:681-693.
- REED, H.S.- 1932. The growth of *Scenedesmus acutus*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 18:23-30.
- REED, S.C. & REED, E. W.- 1948. Morphological differences and problems of speciation in *Drosophila*. Evolution, 2:40-48.
- REES, C.B.- 1949. Continuous plankton records. The distribution of *Calanus finmarchicus* (Gunn.) and its two forms in the North Sea, 1938-39.

- RENSCH, B.- 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. 206 págs. Berlin.
- RENSCH, B.- 1933. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Verh. Deutsche Zool. Gesellsch., (1933): 19.
- RENSCH, B.- 1938. Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, etc. Proc. VIII Int. Ornitol. Congr. (Oxford, 1934), págs. 267-274
- RENSCH, B.- 1939. Typen der Artbildung. Biol. Rev., 14:180-222.
- RENSCH, B.- 1940. Forschung und Fortschritt, 16.
- RENSCH, B.- 1947. Neuere Probleme der Abstammungslehre. 407 págs. Enke, Stuttgart.
- RENSCH, B.- 1949. Histologische Regeln bei phylogenetische Körpergrößenänderungen. Symposium sui fattori ecologici e genetici della speciazione negli animali, Suppl. a "La Ricerca Scientifica", págs. 56-67.
- RESENDE, F., DE LEMOS PEREIRA, A., & CABRAL, A.- 1944. Sur la structure des chromosomes dans les mitoses des meristèmes radicaux, III. L'action de la temperature sur la structure chromosomique. Portugaliae Acta Biol., 1:9-24.
- RETOVSKY, R.- 1946. Mass cultures of some unicellular algae. Studia Botanica Cechica, 7:38-48.
- REYNOLDS, T.B.- 1950. Natural population fluctuations of *Urceolaria mitra* (Protozoa, Peritricha) epizoic on flatworms. J. Animal Ecol., 19:106-118.
- ROBERTS, E.- 1918. Fluctuations in a recessive mendelian character and selection. J. Exper. Zool., 27:157-192.
- RODEWALD, L.- 1939. Systematische und Ökologische Beiträge zur Tardigradenfauna Rumäniens, nebst Betrachtungen über die Glazialreliktnatur einiger Tardigraden in Allgemeinen und über der Ausdruck Glazialrelikt insbesondere. Zool. Jahrbuch, Abt. System., 72:225-254.
- RODHE, W.- 1948. Environmental requirements of fresh-water plankton algae. Symb. Botan. Upsalienses, X:1:1-149.
- ROLLEFSEN, G.- 1940. Unglekking og oppdretting av saltvannsfisk. Naturen, 64:197-219.
- RUSSELL, F.S.- 1928. Observations on the behaviour of *Calanus finmarchicus*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 15:429-454.

Sagitta elegans in the Plymouth area 1930-31. J. Mar. Biol. Assoc. U. K.,
18:131-146.

RUTTNER, F.- 1930. Das plankton des Lunzer Untersees. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 23:1-138, 169-287.

RUTTNER, F.- 1947-48. Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen, I, II. Österreich. Botan. Zeitschr., 94:265-294, 95:208-238.

RUTTNER-KOLISKO, A.- 1949. Zum Formwechsel- und Artenproblem von *Anuraea aculeata*. Hydrobiologia, 1:425-468.

RYLOV, W.M.- 1935. Das Zooplankton der Binnengewässer. Die Binnengewässer, 15, 272 págs.

RZOSKA, J.- 1927. Einige Beobachtungen über temporale Grössenvariationen bei Copepoden und einige andere Fragen ihrer Biologie. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 17:99-114.

RZOSKA, J.- 1930. Biometrische Studien über die Variabilität einer Cyclopidengruppe (*Cyclops strenuus* s. lat.). Archiwum Hydrobiologii i Rybnictwa, 5:193-224.

RZOSKA, J.- 1932. Some general remarks on the faunistics and variability of some copepods. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 26:424-430.

SACHSE, R.- 1911. Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl. III.

SALOMONSEN, F.- 1933. Troglodytes-Studien. J. Ornitholog., 81:100.

SCHILLER, J.- 1933-37. Dinoflagellatae. Rabenhorst's Kryptogamenflora, I:3, des partes, 617 y 590 págs.

SCHLICHER, J.- 1926. Vergleichend-physiologische Untersuchungen der Blutkörperchenzahlen bei Knochenfischen. Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool. u. Physiol., 43:121-200.

SCHMIDT, J.- 1917a. Racial Investigations, I. *Zoarces viviparus* L. and local races of the same. C. R. Trav. Labor. Carlsberg, 13.

SCHMIDT, J.- 1917b. Racial investigations, II. Constancy investigations continued. C. R. Trav. Labor. Carlsberg, 14.

SCHMIDT, J.- 1919. Racial investigations, III. Experiments with *Lebistes reticulatus*. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, 14.

Zoarcos viviparus. C.R. Trav. Labor, Carlsberg, 14.

SCHMIDT, J.- 1921a. Racial investigations, VII. Annual fluctuations of racial characters in Zoarcos viviparus. C.R. Trav. Labor, Carlsberg, 14.

SCHMIDT, J.- 1921b. Racial investigations, VIII. The numerical significance of fused vertebrae. C.R. Trav. Labor, Carlsberg, 14.

SCHMIDT, J.- 1930. The Atlantic Cod (Gadus Gallarias L.) and local races of the same. C.R. trav. Labor, Carlsberg, 18.

SCHRAMMEN, F.R.- 1903. Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von Vicia faba. Verh. nat. Verein preuss. Rheinl. u. Westphal., 59:49-98.

SCHREIBER, B. & ANGELETTI, G.- 1940. Rhythmic increase and decrease of nuclear volume of the hepatic cells of the carp, Cyprinus carpio var. specularis. Anat. Rec., 76:431.

SCHREIBER, E.- 1927. Die Reinkultur von marinen Phytoplankten und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 16:n^o10:1-33.

SCHRÖTER, G.- 1937. Variationsstatistische Untersuchungen über die Kerngrößen in den Leberzellen der weissen Maus bei verschiedener Fütterung. Zeitsch. f. Zellforsch. u. mikr. Anatom., 26:481.

SCHUMANN, J.- 1867. Diatomeen der hohen Tatra. V k Z Bo e
Wien.

SCHUSSNIG, B.- 1927. Die Pflanzliche Zelle im Lichte der Phylogenie. Heim, Wi

SCHUSSNIG, B.- 1934. Die Determinierung des Geschlechtes bei Cladophora und die Phylogenie des Generationswechsels. 301 págs. Wien & Leipzig.

SCHWANITZ, F.- 1950. Untersuchungen an polyploide Pflanzen, VI. Pollengrösse und Zellkerngrösse bei diploiden und autotetraploiden Pflanzen. Züchter, 20:53-57.

SCHWANITZ, F.- Erbliche Vergrößerung des Zellvolumens -der entscheidende Schritt von der Wildart zur Kulturpflanze. Unschau, 51:84-87.

SCHWARZBACH, M.- 1950. Das Klima der Vorzeit. 203 págs. Enke, Stuttgart.

SCOTT, G.T.- 1943. The mineral composition of Chlorella pyrenoidosa grown in culture media containing varying concentration of calcium, magnesium, potassium and sodium. J. Cell. a. Comp. Physiol., 21:327-338.

- B. COMP. FAYSLA, 23141-20.
- SCOTT, G.T.- 1945a. The influence of H-ion concentration on the mineral composition of *Chlorella pyrenoidosa*. J. Cell. a. Comp. Physiol., 25:37-44.
- SCOTT, G.T.- 1945b. The mineral composition of phosphate deficient cells of *Chlorella pyrenoidosa* during the restoration of phosphate. J. Cell. and Compar. Physiol., 26:35-42.
- SEWELL, R.B.S.- 1948. ~~Share~~ The free-swimming planktonic copepoda. Geographical distribution. The John Murray Exped. 1911-14. Scientific Reports, 8:nº3:317-592. British Mus. Nat. Hist.
- SHELFORD, V.E.- 1929. Laboratory and Field Ecology, 668 págs. William & Wilkins, Baltimore.
- SIERP, H.- 1913. Über die Beziehung zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellgröße mit besonderer Berücksichtigung der erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. wissenschaft. Botanik, 53:55-124.
- SIMPSON, G.G.- 1944. Tempo and Mode in Evolution. 237 págs. Columbia Univ. Press.
- SMARAGDOVA, N.P.- 1944. Issledovanija po estestvennomu otbornu u presteizhikh. VI. (Natural-selection Selección natural en protozoos. VI. Origen de la variación geográfica en protozoos). Zoologicheskii Zhurnal, 23:26-28.
- SMITH, Kristine - 1921. Racial investigations, VI. Statistical investigations on inheritance in *Zoarcos viviparus* L. C.R. Trav. Labor. Carlsberg, 44:4-60 14:nº11:1-60.
- SMITH, Kristine - 1922. Racial investigations, IX. Continued statistical investigations with *Zoarcos viviparus* L. C.R. Trav. Labor. Carlsberg, 14:nº19:1-42.
- SMITH, S.- 1945. How to study birds. 192 págs. Collins, London.
- SPÄRCK, R.- 1936. On the relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranchs, and its zoogeographical significance. K. danske vidensk. Selsk., Biol. Medd., 13(5):1-27.
- SPOONER, G.W.- 1947. The distribution of *Gammarus* species in estuaries, I. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 27:1-52.
- STÄLFELT, M.G.- 1937. Der Gasaustausch der Moose. Planta, 27:30-60.

STALKER, H.D. & CARSON, H. L.- 1949. Seasonal variation in the morphology of *Drosophila robusta* Sturtevant. Evolution, 3:330-343.

*STANDFUSS, M.- 1895. Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen. Insektenbüchse, 12:4-5, 12, 22-23, 29-30, 36-37.

*STEBBINS, - 1940. Amer. Natur., 74:54.

STEEMANN-NIELSEN, E.- 1934. Untersuchungen über die Verbreitung, Biologie und Variation der Generationen im südlichen Stillen Ozean. Dana Report, n°4, 67 pages.

STEEMANN-NIELSEN, E.- 1942. Der Mechanismus der Photosynthese (Versuche mit *Fucus serratus* und anderen Submersen). Dansk. Bot. Arkiv, 11(2):1-95.

STELLA, E.- 1932. La citologia delle cellule sessuali di alcuni Ciclopidi, in relazione con la loro sistematica. Int. Rev. d. gen. Hydrobiol. u. Hydrogr., 26:112-142.

STELLA, E.- 1933. Phenotypical characteristics and geographical distribution of several biotypes of *Artemia salina* L. Zeitsch. f. Indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 65:412-446.

STEUER, A.- 1925. Rassenbildung bei einem marinen plankton-Copepoden. Zeitsch. wissensch. Zool., 125:91.

STEUER, A.- 1931. Grossen und Formvariation der Planktoncopepoden. Sitzb. Kais. Akad. Wissensch. Wien, 140:1-22.

"STUDENT" - 1907. On the error of counting with a haemocytometer. Biometrics, 5:351.

SUMNER, F.B. & LANHAN, U.N.- 1942. Studies of the respiratory metabolism of warm and cool spring fishes. Biol. Bull., 82:313-327.

SUONALAINEN, E.- 1947. Parthenogenese und Polyploidie bei Rüsselkäfern (Curculionidae). Hereditas, 33:425-456.

SVÄRDSON, G.- 1945. Chromosome studies on salmonidae. L. Lantbruksstyrelsen Medd. (Swedish State Int. Fr.-water Fish. Res., Drottningholm, Rep.), n°23:1-151.

*FISCHER

STINGELIN, Th.- 1897. Über jahreszeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen, nebst einige Bemerkungen über die Fortpflanzung

- SVERDRUP, H.U., JOHNSON, M.W. & FLEMING, R.H. - 1942. The Oceans. Their physics, chemistry and general biology. 1060 págs. Prentice-Hall, New York.
- TAKEDA, N.- 1950. Experimental studies on the effect of external agencies on the sexuality of a marine copepod. Physiol. Zoology, 23:288-300.
- TÅNING, A.V.- 1944. Experiments on meristic and other characters in fishes, I. Meddel. f. Kommiss. f. Danmarks Fiskeri og Havundersøgelser, Serie Fiskeri, 11(3):1-66.
- TÅNING, A.V.- 1950. Influence of the environment on number of vertebrae in teleostean fishes. Nature, 165, n° 4184.
- TEILING, E.- 1950. Radiation of Desmids. Botaniska Notiser, (1950):299-327.
- TEISSIER, G.- 1927. La croissance nucléaire en fonction de la croissance cellulaire au cours de l'ovogenèse, chez *Hydractinia echinata* (Flem.). C.R. Soc. Biol., 97:1524-1526.
- TEISSIER, G.- 1935. Bisharmonie et discontinuité dans la croissance. Paris.
- TEISSIER, G.- 1937. Les lois quantitatives de la croissance. Act. Scient. et Industrielles, n° 455, 45 págs. Hermann, Paris.
- TEISSIER, G.- 1939. Biométrie de la Cellule. Tabulae Biologicae, 19(1):1-64.
- TEISSIER, G.- 1948. La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. Biometrics, 4(1).
- THOMPSON, D'Arcy - 1942. On growth and form. 1097 págs. Cambridge Univ. Press.
- TIFFANY, L.H.- 1924. A physiological study of growth and reproduction among certain green algae. Ohio J. Science, 24:65-100.
- TISCHLER, G.- 1934. Botan. Jahrb., 67:1.
- TISCHLER, G.- 1942. Polyploidie und Artbildung. Die Naturwissenschaften, 30:713-718.
- TISCHLER, G.- 1946. Über die Siedlungsfähigkeit von Polyploiden. Zeitschr. Naturforsch., 1:157-159.
- TITSCHACK, E.- 1925. Untersuchungen über den Temperatureinfluss auf die Kleidermotte (*Tineola biselliella*). Zeitsch. f. Wissensch. Zool., 124:213-2 (251).
- TONOLLI, V.- 1949. Ciclo biologico, isolamento e differenziamento stagionale in popolazioni naturali di un copepode abitatore di acque alpine.

- USPENSKI, E.S.- 1937. Die Umwandlung einiger erblicher Formen in anderen und die Entstehung neuer Formen im Genus Spirogyra. Probleme der Theoretischen Biologie, págs. 17-119. INRA Verlag-Gemeinschaft, Moskau & Leningrad.
- USSING, H.H.- 1938. The biology of some important plankton animals in the fjords of east Greenland. Medd. Gronland, 100:1-108. ~~*****~~
- UVAROV, B.P.- 1931. Trans. Ent. Soc. London, 79:38.
- VANDEL, A.- 1940. La parthenogenèse géographique. IV. Polyploidie et distribution géographique. Bull. Biol. France et Belgique, 74:94-100.
- VARGA, L.- 1944-45. A Kis-Balaton nyári kerékférgei (Rotiferos estivales del lago Balatón). Magyar Biol. Kutatóintézet Munkái, 16:36-103.
- VISCHER, W.- 1920. Sur le polymorphisme de l'Ankistrodesmus Braunii (Naeg.) Collins. Zeitsch. f. Hydrol., 1:5-50.
- VISCHER, W.- 1926. Etudes d'algologie expérimentale. Formation des stades unicellulaires, cénobiaux et pluricellulaires chez les genres Chlamydomonas, Scenedesmus, Coelastrum, Sticheococcus et Pseudendrocolonium. Bull. Soc. Bot. Genève, s.2, 18:24-85.
- VISCHER, W.- 1927. Zur Biologie von Coelastrum proboscideum und einige andere Grünalgen. Verh. Naturf. Ges. Basel, 38:386-415.
- VLADYKOV, V.D.- 1934. Environment and taxonomic characters of fishes. Trans. Royal Canadian Inst., 20.
- VOLLENWEIDER, R.A.- 1950. Ökologische Untersuchungen von planktischen Algen auf experimenteller Grundlage. Schweiz. Zeitschr. Hydrol., 12:193-26 (-262).
- VOLTERRA, Luisa - 1933. Contributo allo studio dei Cladoceri dell'Italia centrale. I Cladoceri di un laghetto dei dintorni di Siena. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 29:33-72.
- WADLEIGH, L.H. & BOWER, C.A.- 1950. The influence of calcium-ion activity in water cultures on the intake of cations by bean plants. Physiologia Plant Physiology, 25:1-12.
- WAGLER, E.- 1923. Über die Systematik, die geographische Verbreitung und die Abhängigkeit der Daphnia cucullata Sars, von physikalischen und chemischen Einflüssen des Milieus. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 11:41-88, 265-316.

Cyclopiden und andere Fragen ihre Biologie. Zool. Jahrb., Abt. System., 44:375-420.

WARBURG, O.- 1946. Über den Quantenbedarf der Kohlenstureassimilation. Die Naturwissenschaften, 33:122.

WARREN, D.O.- 1939. Effect of temperature on size of eggs from pullets in different latitudes. Journ. Agric. Res., 59:441-452.

WASSINK, E.C.- 1948. Photosynthesis. Ann. Rev. Biochem., 17:559-578.

WEISZ, P.B.- 1946. The space-time pattern of segment formation in *Artemia salina*. Biol. Bull., 91:119-140.

WELLS, N.A.- 1935. Change in rate of respiratory metabolism in a teleost fish induced by acclimatization to high and low temperature. Biol. Bull., 69:361.

WELLS, N.A.- 1935b. Variations in the respiratory metabolism of the Pacific killifish *Fundulus parvipinnis* due to size, season, and continued constant temperature. Physiol. Zoology, 8:318-336.

WERMEL, J.- 1930. Über die Variabilität der *Amraea aculeata* v. *serrulata* Ehrenb. und *Arcella vulgaris* Ehrenb. in einem Moortümpel. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 24:140-146.

WESENBERG-LUND, C.- 1930. Contributions to the Biology of the Rotifera, II. D. Kgl. Danske Vidensk., Selak. Skr., Naturw. og Math., (9):2:1-230.

von WETTSTEIN, Fr.- 1943. Warum hat der diploide Zustand bei den Organismen den grösseren Selektionswert. Die Naturwissenschaften, 31:574.

WETZEL, N.C.- 1936. On the notion of growth, XVII. Theoretical Foundations. Growth, 1:6-59.

WILSON, E.B.- 1925. The cell in development and heredity. 3rd ed. 1232 pages. MacMillan Co, New York.

WILSON, G.B. & BOOTHROYD, E.R.- 1944. Temperature-induced differential contraction in the somatic chromosomes of *Trillium erectum*, L. Canadian Journ. Res., Sect. B, Botan. Sci., 22:105-119.

WIMPENNY, R.S.- 1936. The size of Diatoms, I. The diameter variation of *Rhizosolenia styliformis* Brightw. and *R. alata* Brightw. in particular and of pelagic marine diatoms in general. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 21:29-60.

- WIMPENNY, R.S.- 1946. The size of diatoms, II. Further observations on *Rhizosolenia styliformis*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 26(3).
- WITB, C.- 1915. Copepoda I. Calanoida Amphascandria. Denish Ingolf Exped., 3:n^o41-260.
- WITSCH, H. von & FLUGEL, Anna - 1951. Über photoperiodisch induzierte Endomitose bei *Kalanchoë Blossfeldiana*. Die Naturwissenschaften, 38:138-139.
- WOLTERECK, R.- 1919. Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren, I. 151 págs. A. Francke, Bern.
- WOODRUFF, L.- 1913. Cell size, nuclear size and the nucleo-cytoplasmic relation during the life of a pedigreed race of *Oxytricha fallax*. Journ. Exper. Zoology, 15:1-22.
- WURTZ, A.- 1948. Croissance et isolement d'algues en gélose profonde. C.R. Soc. Biologie, 142:649-652.
- ZEUTHEN, E.- 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine microfauna. C.R. Trav. Labor. Carlsberg, 26(3):17-165.
- ZIKES, H.- 1920. Über des Einfluss der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe. Zentralblatt f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrank., 50:385-410.
- ZINGHER, J.A.- 1935. Biometrische Untersuchungen an Infusorien, III. Über die Wirkung der Temperatur und des Lichts auf die Grösse und die Teilung von *Paramecium caudatum* Ehrenb. und *Stylonychia pustulata* Ehrenb. Arch. f. Protistenkunde, 85:341-349.
- ZINGHER, J.A. & FISIKOW, W.W.- 1931. Biometrische Untersuchungen an Infusorien I. Über die Mittelgrösse von *Stentor oeruleus* Ehrenb. Arch. f. Protistenkunde, 73:482-486.

mente, interés desde el punto de vista de la presente memoria.

BRAUER, Irmgard - 1950. Experimentelle Untersuchungen an Wurzelspitzen

Mitosen von *Vicia faba*, III. Einfluss der Temperatur. Planta, 38:91-118.

NAUMANN, E.- 1925. Notizen zur experimentellen Morphologie des pflanzlichen

Limnoplanktons, I.- Bot. Notiser, 47(9).

SPOER, H.A. & MILNER, H.W.- 1949. The chemical composition of *Chlorella*.

Effect of environmental conditions. Plant Physiol., 24:120-149.

"SYMPOSIUM ON TEMPERATURE".- 1941. Biological Symposia, 6.