

BIPOLARIDAD DE LA DIVISIÓN CELULAR ¹

POR EL DOCTOR ANGEL GALLARDO

Profesor en la Universidad de Buenos Aires

« Il est bien clair que l'explication « morphologique » que nous venons de donner de la division cellulaire ne préjuge rien relativement à l'explication « physiologique » du phénomène. Cette dernière, tentée prématurément peut-être, par Strasburger et par Fol, doit être évidemment cherchée parmi les phénomènes physico-chimiques et la production de pôles électriques ou électro-magnétiques dans le noyau.

« Il y aurait tout un ordre de recherches à entreprendre dans ce sens. La morphodynamique entrevue par Lamarck, abordée par G. Jaeger, est un territoire scientifique que la plupart des naturalistes de nos jours ne verront que comme Moïse vit la terre promise, seulement de loin et sans pouvoir y entrer. »

A. GIARD (1876).

Estas palabras proféticas, escritas por mi querido maestro el profesor de la Sorbona Alfredo Giard, hace 32 años, adquieren una triste actualidad en estos momentos en que todo el mundo científico lamenta la desaparición del eminente biólogo francés que ha sembrado durante su vida tantas ideas fecundas y sugerentes con la amplia generosidad que era una de las características de su espíritu elevado. Giard ha muerto precisamente cuando se empiezan a vislumbrar, según podrá verse en estas líneas, los resultados de las investigaciones previstas por él, del mismo modo que Moisés alcanzó a ver a la distancia la tierra prometida hacia la cual había guiado a su pueblo.

Desde 1873, Fol había hecho notar la semejanza entre las figuras de

¹ Memoria presentada al IVº Congreso científico (1º Pan-Americano), reunido en Santiago de Chile del 25 de diciembre de 1908 al 5 de enero de 1909.

división y la disposición de las limaduras de hierro alrededor de los polos de un imán, analogía que señala también Strasburger en 1876, considerándola como una curiosa coincidencia.

Ed. van Beneden compara todavía en 1883 las figuras de división con los espectros magnéticos, pero, en 1887, acepta una idea, sugerida en 1878 por Klein, y sostiene que todos los movimientos internos que acompañan la división celular tienen su causa inmediata en la contractibilidad de las fibrillas protoplasmáticas y su arreglo en una especie de sistema muscular radial dispuesto en dos grupos antagonistas.

Bajo la autoridad de van Beneden esta teoría de la división celular fue aceptada por los citólogos más eminentes como Boveri, Rabl, Fleming, O. Hertwig, Heidenhain, etc.

Este era el estado de la cuestión, cuando, en 1896, presenté, simultáneamente con Ziegler, una interpretación dinámica de este interesantísimo fenómeno, según la cual las figuras de división son la expresión de las fuerzas que entran en juego y deben considerarse como espectros de dichas fuerzas.

Es decir que las radiaciones y filamentos del huso resultan de la orientación de los microsomas protoplasmáticos según la dirección aproximada de las líneas de fuerza del campo engendrado por las fuerzas de división.

Para mayores detalles puede consultarse mi trabajo sobre la interpretación dinámica de la división celular, publicado en 1902.

En términos generales puede decirse que este concepto ha sido aceptado. Casi todos los autores consideran hoy que las figuras de división representan las trayectorias ó líneas de fuerza, más ó menos modificadas, de las fuerzas que actúan durante la división.

Las hipótesis de los filamentos contráctiles han sido abandonadas para aceptar la noción de campos de fuerza, introducida en la física por Faraday y adaptada por mí á los estudios celulares.

La discusión se circunscribe ahora á la naturaleza de las fuerzas de división, su carácter bipolar ó no y la manera de distribución de los polos.

Siempre he sostenido el carácter bipolar de la fuerza de división pero, en vista de varias objeciones y dificultades que sería largo enumerar, he modificado en 1906 la forma de distribución de las polaridades.

Esta nueva forma de mi interpretación dinámica está basada en las propiedades eléctricas de las soluciones coloidales, concepto introducido por Lillie en 1903.

Basta atribuir á los cromosomas una carga eléctrica contraria á la de los coloides citoplasmáticos y de las esferas atractivas, para interpretar con facilidad las figuras de división. Es probable que á la cromatina corresponda el signo negativo.

Durante los dos años transcurridos, desde la publicación de mi inter-

pretación bipolar modificada, ha recibido comprobaciones importantes y ha sido motivo de un cierto número de objeciones.

El examen y refutación de estas ratificaciones y objeciones modernas constituye el tema de la presente comunicación que someto á la ilustrada consideración de los señores miembros del congreso científico de Santiago de Chile, haciendo fervientes votos por el mejor éxito de ese fraternal certamen.

I

La objeción más incómoda á mi trabajo de 1906 ha sido formulada por el doctor Federico Baltzer en su tesis sobre las mitosis multipolares presentada á la universidad de Würzburg el 13 de julio de 1907 y publicada en el corriente año.

Comenzaremos por ella para despejar el camino.

Dice el doctor Baltzer en alemán, que traducimos libremente: « De otro modo, ha buscado Gallardo una explicación dinámica de la división nuclear y celular. Después de haber adoptado en escritos anteriores (1896 á 1902) una posición análoga al punto de vista de Hartog, puesto que admitía potenciales contrarios para los polos, presenta ahora (1906) la opinión que también la cromatina pueda tener un potencial: « *L'adoption, pour la chromatine, d'un potentiel de signe contraire à celui du cytoplasma* (es decir, en este caso de las esferas) *rend plus aisée l'interprétation de la division cellulaire.* » En realidad, tal explicación no es admisible para sostener la formación del triáster, tetráster y poliáster conjuntamente. Nos es, en efecto, necesario, como también lo indica Gallardo, hacer ante todo una excepción para los husos acromáticos.

« *Dans quelques cas où l'on observe des fuseaux achromatiques sans chromosomes, il faudra admettre que les deux centrosomes sont de nom contraire.* »

« Desde luego es inverosímil la admisión de dos explicaciones opuestas para dividir dos hechos que no son opuestos, como lo muestran al contrario aquellas figuras en las cuales se presentan husos unidos con cromosomas al mismo tiempo que husos acromáticos (fig. 21, de Baltzer).

« Los tres polos están unidos por husos, el más corto de los cuales, aun cuando claramente formado, no posee ningún cromosoma. Deberíamos, pues, admitir potenciales contrarios para sus dos polos. Al mismo tiempo estas dos esferas forman parte de husos con cromosomas, por medio de los cuales están ambos en relación con la tercera esfera del triáster.

« Se ve fácilmente que la objeción que acabamos de hacer no puede levantarse ni por la opinión de Hartog ni por la de Gallardo.

« Si admitimos, como Gallardo propone, potenciales opuestos para la cromatina y para los centrosomas, cada huso se fracciona en dos medios husos.

« Prescindiendo de que toda figura regular hace más bien la impresión de una unidad, debemos recordar aquí el estado previo al comienzo de la formación de la placa ecuatorial (fig. 4, de Baltzer).

« Á pesar de que la cromatina se encuentra aun en el interior del triáster, éste muestra ya, sin embargo, claramente tres formaciones fusoriales extendidas de polo á polo sin intervención de cromosomas. Aquí el huso acromático es evidentemente independiente de los cromosomas.

« Después de estas consideraciones será también dudoso si la posición de los cromosomas en la placa ecuatorial se deduce como consecuencia de fuerzas magnéticas ó eléctricas, como lo ha buscado Lillie (1905). La intervención de fuerzas bipolares en la manera que la han investigado los autores citados, tiene muy escasa verosimilitud en su favor. »

Debo ante todo declarar lealmente que ha sido un error de mi parte admitir, aunque en forma condicional (*il faudra admettre*), la posibilidad de que los centrosomas presenten cargas de signo contrario, si bien agregaba: « *mais pour le cas général je crois plus conforme à la réalité le nouveau schéma bipolaire que je propose* », aclaración que omite Baltzer en su cita trunca. Los centrosomas pueden diferir en potencial, el cual será más ó menos elevado, pero dentro de la misma célula, el signo debe ser el mismo, como lo demuestra la igualdad de sus acciones en la mecánica celular. No admitiendo signos contrarios para los centrosomas, desaparecen las explicaciones opuestas para fenómenos que no son opuestos, así como la contradicción que muy lógicamente hace resaltar Baltzer, apoyándose en su figura 21.

Pero en realidad no existe tal huso acromático en dicha figura 21. Hay sólo un huso aparente por yuxtaposición de las radiaciones que rodean á los centrosomas, sumamente próximos.

Para que exista huso faltan las líneas curvas, con su concavidad hacia la línea que une los centros.

En la misma tesis de Baltzer encontramos otros ejemplos de husos aparentes, como en las figuras 12, 13, 14, 15, 31, 41, 42, 48 y 50.

Cuando no hay cromatina entre dos centros no se forma un verdadero huso, como se ve claramente en las figuras 9, 11 (donde los centros que no forman huso están más próximos que aquellos entre los cuales se forman por poseer cromatina), 38, 43, 55 y 56.

Esta objeción de Baltzer me ha llevado á considerar más atentamente los aparentes husos acromáticos, así llamados por Ziegler (1898) (*chromosomenlose oder achrome Spindel*).

Por el estudio de la memoria de Ziegler me he convencido que los husos acromáticos son falsos husos. El mismo Ziegler admite que los

husos con cromatina son más espesos que aquellos donde falta. Además los husos sin cromatina no alcanzan á dividir el cuerpo de la célula.

P. Boveri había observado ya en 1896 en huevos anormales de equinodermos que los centros sin cromosomas no pueden efectuar la división normal de la célula, de manera que las segmentaciones sólo se realizan entre centros ligados por un huso, es decir, con cromatina.

Es cierto que Ziegler ha observado un solo caso de fragmentación irregular en un trozo anucleado, después de dos ó tres divisiones centrosomáticas, pero este caso aislado y muy anómalo, de fragmentación y no de segmentación, no disminuye la importancia de las observaciones de P. Boveri, confirmadas más tarde, en lo que tienen de esencial, por Morgan, Marcela Boveri y por el mismo Baltzer.

Marcela Boveri (1903) vió, en efecto, al fecundar trozos anucleados de óvulos de *Echinus microtuberculatus* con espermatozoides de *Strongylocentrotus lividus* que toda la substancia nuclear, de origen espermático, pasa á uno de los dos primeros blastómeros, mientras que el otro recibe sólo un centrosoma. La primera célula se divide luego regularmente, mientras que en la porción anucleada los centrosomas se dividen pero sin producir *ni una sola división celular*, hasta que la masa citoplasmática se destruye, atravesada de una infinidad de radiaciones polares centrosomáticas.

La tesis de Baltzer estudia las mitosis multipolares en las mismas especies de equinodermos, producidas en general por polispermia y llega á idénticas conclusiones en cuanto á la imposibilidad de segmentarse las células entre centrosomas sin cromatina intermedia. Entre tres esferas (fig. 9, de Baltzer) se forman dos husos donde hay cromatina y no se forma el tercero por faltar cromatina, aun cuando las distancias son aproximadamente iguales. Los surcos de segmentación se forman sólo entre las radiaciones unidas por cromosomas, es decir, por un verdadero huso (*Die Furche bildete sich somit um zwischen den durch Chromosomen verbundenen Strahlungen*, Baltzer, pág. 314).

Aun hay más, la misma figura 21 invocada en mi contra por Baltzer conduce á una segmentación tal como la de la figura 46, es decir, que no se forma surco de segmentación según el ecuador del falso huso y se obtienen sólo dos blastómeros (*Vergl. fig. 9 und 21 mit den Furchungsbildern fig. 45 und 46*, Baltzer, pág. 320).

Creo, pues, haber demostrado que no existen los llamados husos acromáticos, los cuales son falsos husos (*scheinbar Spindel*) que no determinan segmentación. Es superfluo, por consiguiente, admitir una polaridad contraria para explicar los falsos husos acromáticos, con lo cual desaparece la principal objeción de Baltzer, fundada sobre ellos.

En cuanto á la objeción deducida de su figura 4 no tiene razón de ser pues, si bien es cierto que los cromosomas están agrupados en el centro

del triáster, las equipotenciales determinadas por la carga eléctrica que llevan se extienden á mucha mayor distancia entre los centrosomas, como lo muestra claramente la figura 3 (pág. 263) de mi trabajo de 1906, que es muy parecida á la figura 4 de Baltzer.

De lo que precede debemos retener la gran importancia que demuestra tener la cromatina en el fenómeno de la división celular.

II

El profesor Marcus Hartog, de Cork, se ha venido ocupando de la bipolaridad de la división celular desde 1902 en que escribió una reseña muy favorable sobre mi tesis, en la revista inglesa *Nature*.

La contribución más importante que ha aportado Hartog á estos estudios ha sido la distinción entre las líneas de fuerza teóricas y las cadenas de fuerza materiales.

Ya Faraday había notado que la conductibilidad del hierro modifica la distribución de las líneas del espectro magnético, obtenido por medio de limaduras de dicho metal.

Lo que se debe estudiar en la célula no es la distribución de las líneas de fuerza geométricas en un medio homogéneo, sino la repartición de los diversos elementos protoplasmáticos, algunos de los cuales son más permeables que los otros á la fuerza central que los orienta (mitoquinetismo, de Hartog). Estas substancias más permeables se orientan aproximadamente según las líneas de fuerza, constituyendo « cadenas de fuerza » que poseen mayor conductibilidad que el resto del citoplasma.

La noción de cadenas de fuerza, introducida por Hartog, permite explicar los cruzamientos y superposiciones de las radiaciones, así como el espacio claro de Bütschli y otras particularidades que se observan en las figuras celulares y que no coincidían con las propiedades geométricas de las líneas de fuerza teóricas, mientras concuerdan perfectamente con las cadenas de fuerza.

Además de esta importante contribución al estudio del asunto, Hartog ha llamado la atención sobre la influencia ejercida sobre las cadenas de fuerza por la capa más externa del citoplasma que debe ser muy permeable á la fuerza mitoquinética, así como las membranas celular y nuclear y la capa que rodea á los centrosomas.

Hartog es uno de los más ardientes defensores de la bipolaridad de los fenómenos de cariocinesis, en lo cual estoy perfectamente de acuerdo con él.

Diferimos en la distribución de las polaridades, pues Hartog continúa

admitiendo que ambos centrosomas poseen polaridades contrarias, como creía yo mismo antes de 1906.

Pero si ambos centrosomas son heteropolares deben atraerse y no rechazarse como se observa durante la profase. Es cierto que si se admite la homopolaridad no debe existir entre ellos un verdadero huso y efectivamente me inclino á creer que al principio de la profase existe sólo un huso aparente por la yuxtaposición de las radiaciones.

Para obviar esta dificultad, Hartog admite dos clases de acciones de diferente carácter: 1º la fuerza mitoquinética bipolar; y 2º una tracción homopolar del citoplasma sobre los centrosomas, cuya existencia no ha sido demostrada y cuya acción es poco clara.

Otra objeción muy grave contra la opinión de Hartog, respecto de la distribución de las polaridades, ha sido formulada por Baltzer. Si admitimos la heteropolaridad de los centrosomas y queremos explicar el hendidamiento longitudinal de los cromosomas por la inducción de aquéllos, como propone Hartog, resulta que cada mitad de cromosoma adquiriría por inducción una polaridad contraria á la del centrosoma más próximo, de manera que ambas mitades serían de polaridades contrarias entre sí y deberían por consiguiente atraerse, en vez de alejarse, como sucede en realidad. La misma dificultad se presenta para explicar la división del cuerpo de la célula.

Todas las dificultades desaparecen, según veremos más adelante con detalle, si se admite, como actualmente creo, una polaridad para la cromatina y la contraria para ambos centrosomas, salvo la existencia de un pequeño huso entre ambos centrosomas, al iniciarse su separación. Pero es muy probable que este sea un antihuso ó un huso aparente que puede confundirse fácilmente con un verdadero huso por su pequeñez.

Dejando de lado la discrepancia respecto de la distribución de las polaridades, la obra de Hartog, tanto en su parte teórica como en la experimental, con sus hermosas reproducciones magnéticas artificiales de las figuras celulares, es del mayor interés y aporta poderosos argumentos en favor de la bipolaridad de los fenómenos de división nuclear y celular.

III

Desde 1902 Leduc ha demostrado en diversas publicaciones que se puede extender á los fenómenos de difusión de los líquidos la noción de polos y de campos de fuerza. Un centro hipertónico representa un polo positivo de difusión, un centro hipotónico, un polo negativo.

Fundado en estas nociones ha tratado de reproducir experimentalmente las figuras de cariocinesis por medio de la difusión.

Al principio se empeñó en formar un huso heteropolar, pero en dicho huso ambos polos presentaban un aspecto totalmente diferente, cosa que no se observa en la división celular, donde las esferas atractivas presentan la misma apariencia. Además, agrega textualmente Leduc (1904):

« En la cariocinesis, los dos centrosomas, los dos polos del huso acromático, se alejan el uno del otro, se rechazan, deben pues ser del mismo signo. Sin embargo, no existe ningún espectro eléctrico ó magnético que tenga un huso entre dos polos del mismo nombre, la producción de un huso en semejantes condiciones debe parecer una imposibilidad absoluta.

« Lo que es una imposibilidad en electricidad y en magnetismo, no lo es para la difusión, con la cual se puede producir un huso entre dos polos que se rechazan, entre dos polos del mismo signo. »

Este párrafo subrayado es totalmente falso y contrasta con las proposiciones anteriores que son justas. Las leyes de los campos de fuerza son siempre las mismas y la difusión no puede tampoco producir un huso entre dos polos del mismo signo.

Las reproducciones artificiales de Leduc, sumamente parecidas á las figuras de cariocinesis, han sido obtenidas colocando, en un plasma, una gota de este mismo plasma pigmentado con sangre ó con tinta china, y situando á uno y otro lado de esta gota, dos gotas hipertónicas, ligeramente teñidas y dejando actuar la difusión.

Las dos gotas polares hipertónicas representan, en efecto, dos polos positivos de difusión, pero Leduc no tiene en cuenta que *la gota central representa la polaridad contraria* que permite la formación de un huso, como resultado de la unión de dos medios husos.

Faltando la gota central no se forma huso, como lo muestran las figuras mismas del autor (1902, fig. 2 y 3; 1903, fig. 2).

La contribución experimental de Leduc demuestra, pues, convenientemente interpretada, la bipolaridad del fenómeno y la homopolaridad de los centrosomas mientras la cromatina lleva la carga de signo contrario, es decir, lo que sostengo desde 1906.

IV

Por el empleo de soluciones coloidales de signos apropiados ha obtenido mi ex alumno el doctor Horacio Damianovich hermosas reproducciones artificiales de todas las fases de la división nuclear y celular normal, así como de los triásteres y poliásteres, realizando ampliamente el deseo que expresaba al final de mi trabajo de 1906.

Para obtener un huso provisto de cromosomas Damianovich espolvo-

rea con fuscina una placa de vidrio engomada, coloca en el centro una faja formada por una solución de verde brillante y á cada lado de ella, á una distancia de unos tres centímetros, una gota de violeta ácido de Schiff ó de fuscina ácida.

Los granos de fuscina son rechazados por la banda central y atraídos por las gotas de violeta, dejando dibujadas en color sus trayectorias, que son tanto más largas cuanto más enérgicas sean las fuerzas en acción. En los puntos neutros las partículas no se desplazan. Gracias á este ingenioso artificio, de espolvorear el campo, ideado por el doctor Damianovich, pueden analizarse las fuerzas desarrolladas en dicho campo, cuyas direcciones é intensidades aproximadas quedan automáticamente inscriptas en preparaciones que pueden conservarse largo tiempo, con sólo dejar secar la capa de goma arábica ó de dextrina que cubre la placa.

Se ve así dibujarse un huso, cuyos vértices están en las gotas de violeta, que representan los centrosomas, y cuyo ecuador está formado por la banda verde que hace las veces de cromatina. Además cada gota está rodeada de una aureola de radiaciones polares. El conjunto de la figura presenta, pues, una semejanza notable con el anfiáster en la metafase.

El huso está en realidad formado por dos medios husos que van desde cada gota violeta hasta la banda verde de polaridad contraria; sin embargo el huso en su conjunto tiene una apariencia de unidad y las trayectorias parecen continuarse á una y otra parte del ecuador, tal como se observa en las figuras celulares reales.

La banda verde, atraída por los polos violetas, se divide en dos partes, que quedan unidas por filamentos conectivos y van por fin á formar dos gotas verdes, próximas á los polos, que simulan los dos nuevos núcleos procedentes de la división.

Con soluciones concentradas de verde se forma un surco de segmentación que deja la placa al descubierto en la parte central, dividiendo así en dos la capa de goma, como pasa en la segmentación del cuerpo de la célula.

Estos experimentos se pueden hacer con toda clase de soluciones coloidales de signos contrarios, pero el verde brillante ha demostrado particular energía para producir la segmentación de la capa de goma.

Cuando el doctor Damianovich publique *in extenso* los resultados de sus interesantísimos estudios podrán verse las figuras notables que ha obtenido y que vienen á aclarar muchísimo el concepto de la división celular y nuclear.

Los resultados que aquí adelanto han sido presentados por el doctor Damianovich en una conferencia pública experimental en la Facultad de ciencias de Buenos Aires y he tenido además ocasión de presenciar varias veces sus experimentos en el laboratorio de la Oficina química nacional.

Según el doctor Damianovich estos campos de fuerza originados en las soluciones coloidales colorantes, por él estudiadas, son el resultado de fenómenos complejos y difíciles de analizar.

Además de la polaridad eléctrica, propia de las soluciones coloidales, intervienen fenómenos de difusión y de tensión superficial, una cierta polaridad hidrostática producida por movimientos generales de la masa coloidal á causa de las acciones recíprocas de los líquidos (centros positivos de presión y centros negativos de depresión) y es probable que influya también la energía química diferente de los diversos coloides.

Pero dejando de lado el análisis de la parte correspondiente á cada una de estas causas, que presenta grandes dificultades en el imperfecto estado actual de nuestros conocimientos acerca de las soluciones coloidales, el resultado de conjunto es la creación de un campo de fuerza bipolar con apariencias morfológicas idénticas á las que se observan en la división celular y nuclear.

El doctor Damianovich ha obtenido magníficos triásteres por medio de tres gotas polares y tres bandas centrales ó una gruesa gota central en placas engomadas y espolvoreadas como en la experiencia anterior.

Para el tetráster se colocan cuatro gotas de violeta ácido en los vértices de un cuadrado y una gota de verde brillante en el centro.

La gota verde pronto toma una forma cuadrada y entre sus vértices y las gotas violetas se dibujan los husos por las trayectorias de las partículas de fuscina.

Se puede así obtener un poliáster cualquiera.

La gota central toma la forma de un polígono de tantos lados cuantas gotas polares actúan sobre ella. Este polígono es la figura de equilibrio de la gota central sometida á la acción de centros de fuerza de igual intensidad y equidistantes de ella.

Para todos los que tengan ocasión de ver los experimentos y las figuras del doctor Damianovich no puede caber la menor duda respecto de la gran importancia de sus estudios para el esclarecimiento experimental y teórico de los fenómenos de la división celular así como también para el mejor conocimiento de las complejas propiedades de las soluciones coloidales.

V

Con los trabajos de Damianovich la interpretación bipolar propuesta por mí en 1906 ha adquirido la base experimental que le faltaba.

Antes de pasar á las conclusiones generales de esta comunicación voy á ocuparme de otras comprobaciones que esa teoría ha recibido por los estudios de eminentes investigadores europeos.

Transcribiré ante todo las conclusiones á que llega el ilustre biólogo francés Yves Delage, miembro del Instituto y profesor de la Sorbona, al final de un trabajo de conjunto sobre la partenogénesis experimental (1907) tan estudiada por él:

« Hace largo tiempo que Altmann ha observado, al microscopio ordinario, con fuertes aumentos y colorantes apropiados, que el citoplasma está formado de miriadas de gránulos (les daba este mismo nombre) nadando en un líquido intergranular. ¿No hay en este hecho, unido á que la albúmina y muchos productos del protoplasma vivo son sustancias coloidales, una razón suficiente de admitir que el protoplasma de las células es un sistema coloidal? Mucho antes que Altmann, H. Fol había emitido la idea que el protoplasma estaba formado de partículas que llevan cargas eléctricas: la cosa está casi demostrada hoy.

« En efecto, más recientemente (1903), Lillie ha mostrado que las partículas formadas principalmente de cromatina, es decir, ricas en ácido nucleico (espermatozoides, leucocitos de gran núcleo) se dirigen hacia el anodo y son por consiguiente negativas, mientras que el citoplasma (células de Sertoli ricas en citoplasma, leucocitos de núcleo pequeño) va hacia el catodo y es por consiguiente positivo. El fenómeno no puede de ningún modo ser atribuido á la presencia de electrólitos concomitantes, pues el vehículo era el agua pura hecha isotónica por el azúcar.

« Es, pues, fundado considerar el protoplasma como formado de gránulos coloidales de naturaleza diferente (y que pueden por consiguiente presentar cargas diversas como magnitud y como signo), nadando en un líquido intergranular formado de agua que tiene en disolución una pequeña cantidad de sustancias albuminosas y de electrólitos.

« Con datos tan vagos no se puede tener la pretensión de explicar toda la fisiología de la célula por las propiedades de los coloides, pero se entreven ya algunos puntos de vista muy sugerentes.

« Ante todo, la estructura física de la célula, es decir, la disposición recíproca y la forma de las partes que contiene se concibe como regulada por sus tensiones superficiales y por atracciones y repulsiones que sufren á causa de sus cargas, diferentes como magnitud y como signo.

« La inestabilidad, que es la característica de la sustancia viviente, sugiere la idea que los factores de estabilización y de coagulación se hacen aproximadamente equilibrio en la célula, de suerte que la menor variación en las condiciones físico-químicas de las partes integrantes ó del medio ambiente, puede hacer predominar las unas sobre las otras ó inversamente.

« Ahora bien; los fenómenos de la división celular se reducen casi todos á desplazamientos de partículas (sobre las cuales volveremos dentro de un instante) y á disoluciones (resoluciones en gránulos) y coagulaciones alternativas.

« Á la disolución se puede atribuir : la desaparición de la membrana nuclear, la ruptura de las anastómosis de la red de linina que permite la constitución del espirema, tal vez el desdoblamiento del espirema y la división transversal en cromosomas, si estas partes estaban unidas por una substancia más estable, la desaparición del huso y por fin el desgranamiento de los cromosomas en microsomas en el momento de la vuelta al estado de reposo. Á la coagulación se puede referir : el aumento de volumen de los microsomas que precede á su reunión en espirema, la formación del espirema, la aparición del ó de los centrosomas, la formación de los ásteres, luego, en el momento de la vuelta al estado de reposo, la reconstitución del espirema y la de la red acromática. Es de creer, por otra parte, que estas soluciones y coagulaciones, parciales y alternativas, no son debidas á variaciones independientes de sus factores, sino que constituyen un sistema ligado por relaciones intrínsecas tales que la producción del fenómeno inicial basta para determinar la evolución completa.

« En un trabajo muy sugerente sobre *L'interprétation bipolaire de la division karyocinétique* (*Anales Museo Buenos Aires*, XIII, 259-276, 1906), A. Gallardo ha mostrado qué partido se podría sacar de la noción de la carga de las partículas cromáticas para la interpretación de la división celular. En los numerosos ensayos hechos anteriormente en esta vía, se había atribuído cargas á los centrosomas, ó considerado á estos últimos como centros de fuerzas de otra naturaleza, como la difusión (Leduc), lo que es naturalmente sugerido por la distribución de las líneas de fuerza representadas por las radiaciones que de ellos emanan, pero no se había pensado en atribuir una carga de signo contrario á los cromosomas y á los centrosomas. Al hacer ésto, Gallardo ha aclarado considerablemente la cuestión y explicado el espectro cariocinético en sus menores particularidades. Los cromosomas, en cuanto formados de gránulos acidófilos y conforme á las observaciones de Lillie, serían electro-negativos, los centrosomas, en cuanto forman parte del citoplasma serían, en contra de la concepción de Lillie, electro-positivos, y por consiguiente es muy natural que se rechacen y atraigan los cromosomas, según las líneas de fuerza, cuya representación son los filamentos del huso, más ó menos groseramente materializada por la orientación de las partículas más conductoras del citoplasma interpuesto. Las líneas equipotenciales, normales á las líneas de fuerza, se muestran, en estas condiciones, claramente paralelas al contorno de los cortes ópticos de la célula en las diversas fases de la división. La forma de plantilla, bien conocida, encuentra una explicación particular en el aumento de tensión superficial en el ecuador de la célula, correlativa á una caída del potencial en esta región, á consecuencia del retiro de los dos medios núcleos hacia los polos.

« En una mezcla de coloides de signo diferente, los gránulos no se comportan individualmente según el signo de su carga: se transportan todos juntos hacia el mismo polo, hacia el anodo si los negativos están en exceso, hacia el catodo en el caso contrario.

« Tal mezcla puede, pues, ser eléctricamente neutra y hacerse positiva ó negativa á consecuencia de débiles variaciones en la proporción de los coloides constituyentes. Hay en ello una nueva condición de inestabilidad. Se concibe fácilmente que una célula en reposo pueda tener un núcleo negativo por su cromatina y un citoplasma neutro, de suerte que es unipolar. Una débil variación en los constituyentes del citoplasma puede hacerlo electropositivo y establecer la bipolaridad, condición de la división.

« He hecho notar hace largo tiempo que, en la base de toda división indirecta, se encuentran fenómenos esenciales de división directa: por división directa se desdobra el centrosoma y sufren el espirema ó los cromosomas la división longitudinal.

« Una interesante sugestión de Perrin arroja cierta luz sobre estos fenómenos oscuros. Imaginemos una partícula extremadamente pequeña que crece poco á poco en un medio nutritivo. En tanto que no alcanza una dimensión suficiente, no puede recibir ninguna carga, por corresponder la carga mínima del electrón á una superficie dada, en razón de la densidad eléctrica media.

« Después de haber recibido esta carga, la partícula continúa creciendo y llega un momento en que recibe dos electrones: éstos al ser del mismo signo se rechazan y determinan el desdoblamiento de la partícula en otras dos, que empiezan de nuevo á crecer hasta que el fenómeno se reproduce. Así se puede explicar la multiplicación de los gránulos bajo una dimensión mínima en tanto que no interviene ningún fenómeno de coagulación parcial.

« Este razonamiento puede aplicarse á los microsomas constitutivos de los cromosomas y del espirema y al centrosoma. Así se explicaría la división, en un momento dado, del centrosoma en otros dos que se rechazan y la división longitudinal de los cromosomas cuyas dos mitades se apartan hacia los polos bajo la doble influencia de su repulsión y de la atracción de los centrosomas, cuyas cargas son de signo contrario á la suya.

« La condición esencial de la división celular es, pues, una bipolaridad que reposa sobre las cargas de signo contrario del centrosoma y de la masa cromática.

« El óvulo maduro, privado de ovocentro, no tiene más que una polaridad y por ello no puede dividirse. La fecundación tiene por efecto procurarle: 1° una masa de cromatina paterna (no necesaria á su evolución pero útil para comunicar al producto las ventajas de una doble ascen-

dencia; 2º un centrosoma que ó bien está provisto de una carga de signo contrario ó es apto para recibir una tal carga del citoplasma ambiente. El huevo fecundado tiene, pues, esta doble polaridad que le permite efectuar la serie de divisiones sucesivas que constituyen la segmentación.

« Con ésto se hace clara la acción de los agentes de la partenogénesis experimental: consiste en comunicar al óvulo virgen esta segunda polaridad que le falta. Las soluciones electrolíticas que constituyen esencialmente estos agentes deben tener por efecto el dar una carga sea al citoplasma, sobre todo si está en esa condición neutra inestable sobre la cual llamábamos la atención hace un instante, sea más bien á algún elemento del citoplasma apto, por su constitución físico-química, á recibirla y á hacer de él el centrosoma. Los numerosos ásteres que aparecen en el citoplasma antes de la primera división son un indicio de esta acción. Así se explica en una cierta medida este hecho contradictorio de la universalidad de acción de los electrólitos y de la acción preponderante de algunos de entre ellos. »

(Agrega Delage en nota al pie de este párrafo: « Las investigaciones que he emprendido después de haber escrito estas líneas, expresamente para verificar las ideas que ellas enuncian, les aportan una notable confirmación. Tratando los óvulos vírgenes de erizos de mar, aun en solución isotónica al agua de mar, por un reactivo coagulante, el tanino, luego por un estabilizante del protoplasma, el amoníaco, obtengo resultados incomparablemente más completos y más constantes que por cualquier otro procedimiento. »)

« Hay mucha distancia de estas vagas indicaciones á una explicación completa y precisa de los fenómenos. El estudio de estas cuestiones no está bastante avanzado para que sea prudente tentar aún otra cosa. Sabemos justo lo bastante para comprender que ésta es una concepción fértil y que hay lugar de trabajar en esta dirección. »

Se disculpará esta larga cita si se tiene en cuenta que en ella se encuentran expresadas mis opiniones respecto del asunto con gran precisión y exactitud, prestigiadas además por la alta autoridad científica del profesor Delage, quien las presenta formando un conjunto lógico y depuradas de las incorrecciones en que puedo haber incurrido en mis publicaciones precedentes. En el mes de septiembre de este año el profesor Delage ha publicado un nuevo método de obtener partenogénesis experimentales por la acción de cargas eléctricas. Somete óvulos vírgenes de Equinodermos, en un baño de una solución azucarada de ClNa y de agua de mar, á una carga positiva durante 30 minutos y luego negativa de hora y cuarto, obtenidas en una especie de condensador formado por una lámina de mica, recubierta exteriormente por una hoja de estaño y que constituye el fondo de la cubeta que contiene el baño.

Estimuladas las polaridades de los coloides ovulares por estas acciones eléctricas se producen las segmentaciones y se desarrolla el embrión, mientras que las cubetas testigos no suministran ninguna larva.

Es particularmente satisfactoria para mí la comprobación experimental hecha por el profesor Delage con su nuevo método de obtener las partenogénesis experimentales, fundado en estos conceptos teóricos.

Sólo me resta agradecer al profesor Delage la benévola atención prestada á mis trabajos.

VI

En sus estudios sobre la conjugación y la diferenciación sexual en los infusorios ha llegado el doctor P. Enriques, de Bolonia, á conclusiones muy interesantes para la interpretación de los fenómenos de sexualidad y de multiplicación celular que confirman, desde un nuevo punto de vista, mi interpretación actual de estos fenómenos.

De las observaciones de Enriques sobre la orientación de los núcleos en la conjugación del vorticélido *Opercularia coarctata* resultan las conclusiones que transcribo á continuación :

Existe en los vorticélidos una « división sexual » por la cual se forman contemporáneamente micro y macrogametas á partir de un individuo no sexualmente diferenciado. Los individuos que no han sufrido la división sexual no pueden conjugarse.

La primera división del micronúcleo en las macrogametas presenta un huso orientado en dirección *normal* á la superficie de contacto de ambos conjugantes.

Los dos husos primarios y secundarios de los dos núcleos en división *presentan una orientación característica, pues sus ejes son perpendiculares entre sí ó se alejan poco de esta posición.*

En la segunda división de maduración se repite para la macrogameta lo que se ha dicho para la microgameta en la división precedente.

En la última división las cosas pasan de una manera diversa.

El núcleo de la microgameta, que se divide mientras los otros degeneran, ocupa, en las primeras fases de sus transformaciones, una posición central en la microgameta, pero sin orientación determinada.

El de la macrogameta está próximo á la pared que separa las dos gametas y también sin orientación. Cuando comienza á aparecer el huso, empieza también á manifestarse una cierta orientación, la cual es clarísima en el estado de la placa ecuatorial : *los dos husos tienen por eje la misma recta.*

Estos son los hechos observados por Enriques; de ellos deduce que

existen fuerzas que orientan los husos vecinos, los cuales actúan unos sobre otros.

Agrega Enriques que es imposible precisar la naturaleza de esta fuerza, pero podemos buscar las condiciones en que obra. Deseando ser completamente objetivo en su interpretación enuncia Enriques dos grupos de hipótesis que se excluyen recíprocamente.

PRIMER GRUPO. Primera hipótesis. — La orientación perpendicular se relaciona con la homosexualidad de los husos vecinos, y la orientación sobre el mismo eje, en la última división, con la heterosexualidad.

Segunda hipótesis (subordinada á la primera). — Existe en cada huso una carga potencial, de signo contrario en cada sexo; á estas cargas se deben los fenómenos de orientación, por la repulsión de las cargas homónimas y la atracción de las cargas heterónimas (como si se tuviesen dos esferas con los ejes cargados de electricidad positiva ó negativa: si las esferas son mantenidas en contacto pero susceptibles de girar, los ejes se disponen paralelamente si las cargas son heterónimas y como los husos cariocinéticos homosexuales si las cargas son homónimas). [La disposición ideada por Enriques es irrealizable, pues en las esferas electrizadas la carga se dispone homogéneamente en su superficie y no en los ejes. Además si se ponen en contacto se neutralizan sin realizarse fenómenos de orientación. A. G.]

Existiría en suma, agrega Enriques, un potencial sexual, el cual se formaría en individuos que surgen por división de uno privado de estas cargas (división sexual); el fenómeno recuerda la contemporánea electrificación heterónima de dos cuerpos rápidamente separados.

Frente á estas hipótesis coloca Enriques este

SEGUNDO GRUPO. Tercera hipótesis. — La orientación perpendicular de los husos homosexuales es un fenómeno relacionado con la mitosis, independientemente del sexo. La orientación sobre el mismo eje en la última división, tiene razones particulares, tal vez relacionadas con la sexualidad ó mejor con aquel momento determinado de la conjugación.

Cuarta hipótesis (subordinada á la tercera). — Existen en cada huso mitótico cargas potenciales tendientes á orientarlos en direcciones perpendiculares.

La orientación especial de la última división se debe á condiciones particulares y se hace posible por la conexión íntima de dos polos, uno de cada huso.

Rebate en seguida Enriques mi primera interpretación dinámica é insiste, con razón, en que ella no explica el alejamiento de los centrosomas.

La repulsión de los husos (orientación perpendicular) y la de los centrosomas, continúa Enriques, le han sugerido la idea de que se trate en la mitosis de fuerzas newtonianas, semejantes á las eléctricas y magné-

ticas, y como ellas de dos signos, pero con una disposición de los polos diversa de la supuesta hasta ahora [se debe recordar que Enriques no conocía mi actual interpretación, publicada poco antes de su trabajo, A. G.], en la cual se ha dado demasiada prevalencia al centrosoma. « Dos polos homónimos en los centrosomas, y uno heterónimo en el círculo ecuatorial (especialmente debido á las cargas de los cromosomas) puede substituir, por lo que respecta á las líneas de fuerza, los dos polos heterónimos situados en los centrosomas; se concilian con la presencia, de mitosis pluripolares, explican la repulsión entre los centrosomas, explican mejor que las otras hipótesis el acercamiento de los cromosomas hacia los centrosomas (y su hendimiento), dan cuenta de las líneas de fuerza entre los centrosomas y los cromosomas en los estados precedentes á la placa ecuatorial, y, por fin, hacen presumir la orientación en dirección perpendicular de los husos puestos en proximidad, como en el caso de las divisiones de maduración de la *Opercularia*.

« La orientación de las últimas divisiones sobre el mismo eje, sería debida á la unión de dos polos (pertenecientes á los dos husos) en uno solo; de ello debe originarse una orientación tal que aleje cuanto sea posible las otras partes de los husos. Y así es, en efecto.

« Me parece que esta teoría, mientras toma en consideración algunos hechos más que las precedentes, y especialmente estos nuevos fenómenos de orientación observados por mí, no choca, como la de dos polos de signos opuestos en los centrosomas, contra las objeciones deducidas de la igualdad de su comportación. Rhumbler ha vencido esta dificultad, pensando en fuerzas newtonianas que no tengan dos polos — norte y sur — como las atracciones magnéticas; me parece sin embargo que mi hipótesis no ofrece aquellas dificultades de que él partió y que concuerda mejor con los nuevos hechos. »

Se ve, pues, que Enriques, por el descubrimiento de la orientación ortogonal de los husos cariocinéticos vecinos, ha llegado de una manera independiente á formular la misma interpretación que publiqué en 1906 y que la defiende con muy buenas razones.

Efectivamente la posición de equilibrio de dos husos con sus polos de mismo nombre en los vértices y la carga de signo contrario en el ecuador, se obtiene cuando uno de ellos es perpendicular al otro en su región ecuatorial.

La interpretación de Enriques respecto á la orientación sobre el mismo eje de los husos heterosexuales, en la última división que precede á la fusión de los núcleos, no me satisface por completo.

Creo que en este fenómeno debe desempeñar un papel importante la pared que separa las gametas. Recordemos que Enriques ha observado la orientación normal á la superficie de contacto del huso de la primera división del micronúcleo en las microgametas.

Esto muestra desde ya que la superficie ejerce una orientación sobre los husos cariocinéticos próximos á ella, cosa que también sucede en la emisión de los glóbulos polares, durante la maduración de los óvulos de los metazoarios.

Por otra parte, el núcleo de la macrogameta, antes de la última división, está próximo á la pared que separa las dos gametas y comienza á orientarse con la formación del huso.

Si admitimos, con Hartog, que la capa citoplasmática externa y las membranas celulares son muy permeables á la fuerza cariocinética y susceptibles de inducción, podemos deducir que la proximidad de un centrosoma induce en la pared una carga contraria, homónima, por consiguiente, á la de la cromatina.

La atracción del centrosoma próximo y la repulsión de la cromatina determinan la orientación perpendicular del huso, puesto que el centrosoma lejano ejerce una acción despreciable, dado su alejamiento y la disminución con el cuadrado de la distancia en la intensidad de las fuerzas newtonianas.

Dos husos perpendiculares á uno y otro lado de una pared en el mismo punto vienen á tener sus ejes en la misma recta. Además los dos centrosomas próximos, atraídos por la carga contraria de la pared intermedia, vienen á ponerse en contacto con sus caras opuestas.

¿No serán estas variaciones del estado eléctrico coloidal las determinantes de la disolución de la pared? El punto merece estudiarse con atención.

La orientación ortogonal de dos husos cariocinéticos vecinos y sin membrana interpuesta se ve claramente en una figura de Henneguy (*Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'Anat.*, t. XXVII, 1891), reproducida por muchos autores y, entre otros, por O. Hertwig, bajo el número 134, de la traducción francesa de *La cellule et les tissus*. Esa figura muestra también la acción atractiva ejercida sobre los cromosomas por la proximidad del centrosoma del huso perpendicular.

En general, los núcleos ó husos nucleares separados por membranas no se influncian recíprocamente por la acción protectora debida á la alta permeabilidad de la membrana, acción sobre la cual insiste Hartog, comparándola con la que ejerce la jaula eléctrica de Faraday, tan conocida en física.

Los estudios de Enriques, que dejo reseñados, suministran una importante confirmación al concepto de bipolaridad y á la distribución de los polos que acepto desde 1906. Refutan al mismo tiempo las objeciones de Rhumbler y de Hartog.

VII

Veamos las conclusiones que pueden deducirse de todos estos estudios.

Los fenómenos de la división cariocinética y celular son sumamente complejos y en ellos intervienen acciones químicas debidas á la heterogeneidad de las substancias en presencia, acciones fisico-químicas, de ósmosis y de tensión superficial, acciones eléctricas por las cargas de los diversos coloides celulares y acciones hidrostáticas y mecánicas por la viscosidad de los medios en que se realizan los movimientos.

En el estado actual de los conocimientos no estamos en condiciones de dar una interpretación completa de todos los detalles que se observan en las células animales y vegetales.

Pero podemos formular una esquema para darnos cuenta de las apariencias más generales y más constantes, es decir, de aquellas que constituyen lo esencial de este fenómeno, uno de los más característicos de la vida por su enorme generalidad en los seres vivientes.

La célula es una mezcla compleja de coloides positivos y negativos, de distinto potencial, de electrólitos, de partes neutras coaguladas, susceptibles ó no de ser inducidas.

Si el detalle se nos escapa podemos por lo menos reconocer como resultante de todas estas acciones y reacciones la existencia de centros de polarización contraria, lo que establece el carácter bipolar de estos fenómenos.

Por los experimentos de Lillie podemos admitir para la cromatina una carga negativa y para los coloides citoplasmáticos una carga positiva, pero es posible que la distribución fuera inversa sin alterar por ello el carácter bipolar que presenta ordinariamente la célula.

Los centrosomas son susceptibles de adquirir un potencial positivo más alto que el resto del citoplasma, el cual contiene microsomas de potencial más bajo, electrólitos y líquidos probablemente neutros.

El núcleo en reposo contiene, además de la cromatina, susceptible de alcanzar un alto potencial negativo, la linina de potencial más bajo y el enquilema neutro ó tal vez ligeramente positivo.

Las membranas celular y nuclear son productos de coagulación. La membrana celular probablemente por acción de electrólitos externos ó en parte internos, la membrana nuclear producida por coagulación entre coloides de signo contrario, es susceptible de redisolución cuando varían las proporciones ó el estado eléctrico de estos coloides.

Al iniciarse la división normal aumenta por causas desconocidas el potencial positivo del centrosoma lo que determina su desdoblamiento y

la separación de los dos centrosomas hijos, rodeados de radiaciones, que son cadenas de fuerza, formadas por la orientación de los microsomas citoplasmáticos. Las trayectorias de los centrosomas durante su separación son curvas resultantes de su mutua repulsión y de la atracción que sobre ellos ejerce el núcleo.

Durante la profase se disuelve la membrana nuclear por los cambios eléctricos que en su proximidad tienen lugar, lo que determina una redisolución de los coloides que la forman. Aumenta al mismo tiempo el potencial negativo de la cromatina á lo cual contribuye la salida del enquilema neutro ó de bajo potencial positivo.

El huso se constituye entre los centrosomas positivos y la cromatina negativa, como un espectro de fuerza, cuyas cadenas de fuerza siguen groseramente la dirección de las líneas de fuerza teóricas.

Luego la cromatina se segmenta en la metafase por repulsión de sus cromómeros bajo un alto potencial negativo.

Al separarse los dos grupos de mitades gemelas por su repulsión mutua y la atracción de los centrosomas, comienzan á atraer el citoplasma débilmente positivo hacia cada núcleo en formación y determinan así la segmentación celular.

El contorno externo de la célula sigue en esta segmentación la forma de las equipotenciales sucesivas entre dos centros homónimos.

La aproximación de los dos nuevos núcleos en formación á los centrosomas respectivos, con carga de nombre contrario, determina una coagulación entre coloides de signo opuesto (formación de nuevas membranas nucleares) y una neutralización que determina un período de equilibrio, roto nuevamente por el aumento de potencial positivo de los centrosomas que los lleva á una nueva segmentación.

Este aumento de carga positiva del centrosoma puede estar en relación con la atracción ejercida por el núcleo negativo sobre los coloides positivos del citoplasma que concentra en su proximidad. Las radiaciones que rodean á veces los núcleos en reposo, antes de la división, son la expresión de estas atracciones.

Todos los movimientos se producen con cierta lentitud, pues deben vencer las resistencias opuestas por la viscosidad del medio en que se realizan.

En particular, la separación de los segmentos gemelos deja estrías (filamentos conectivos) que se observan perfectamente en los experimentos de Damianovich.

Se ve, pues, que la aceptación de una polaridad para el citoplasma, con alto potencial en los centrosomas, y la polaridad contraria en la cromatina permite seguir sin dificultad las diversas fases de la división normal.

No hay necesidad de recurrir á la hipótesis improbable presentada

hace poco por Lamb (1907) de que los centrosomas sean cuerpos que pulsán ú oscilan en un medio fluído para explicar que puedan rechazarse aun cuando se hallan en los vértices de un huso. La hipótesis es ingeniosa y claramente comprensible por la comparación de las dos figuras que presenta (aunque con las leyendas equivocadas), pero mucho más difícil de admitir que la carga eléctrica que es una propiedad general de los coloides. Por otra parte, la dificultad que trata de explicar Lamb no existe desde que se forma un huso con la distribución de polaridades propuestas por mí.

La división normal reposa, pues, sobre la polarización positiva intensa de los centrosomas seguida de la polarización negativa intensa de la cromatina.

Estos fenómenos que se producen con un ritmo regular y correlativo en la división normal ¿pueden producirse independientemente el uno del otro ?

Creo que sí.

En la división amitótica ó directa se produce sólo la polarización de la cromatina. Por ello no se observan ásteres ni husos, salvo una radiación que suele rodear al núcleo en reposo y que demuestra su potencial de signo contrario que el del citoplasma.

La división amitótica nos muestra que la cromatina sola es capaz de determinar la división nuclear y la segmentación celular.

En los experimentos de Damianovich se puede también hendir la capa de goma de contorno elíptico, extendida sobre una lámina de vidrio, con sólo una banda de verde brillante central.

En cuanto á la acción de los centrosomas aislados se observa en los casos estudiados por M. y T. Boveri, Ziegler, Morgan, Baltzer, etc., de blastómeros anucleados. En la mayor parte de los casos estos centrosomas se dividen rítmicamente pero no determinan la segmentación.

Los centros proceden por sí é independientemente de los núcleos, dice Ziegler. ¿ En qué estriban estas diferencias ?

En la diferente polaridad. La cromatina atrae al citoplasma de signo contrario y al separarse los dos nuevos núcleos determinan la separación del citoplasma en dos posiciones atraídas hacia uno y otro núcleo, mientras que los centrosomas no atraen al citoplasma y dan difícilmente lugar á una segmentación, salvo que su separación sea muy grande y la polarización tan enérgica que determine una caída de tensión superficial en el ecuador de la masa citoplasmática.

Al principio, se atribuyó á los centrosomas un papel predominante en la división, luego se consideró su influencia equivalente á la del núcleo; estas observaciones devuelven á la cromatina la mayor importancia que sólo el olvido de la división amitótica pudo haber hecho que no se reconociera siempre.

La comparación entre los blastómeros con y sin núcleo es muy instructiva á este respecto.

Pero si la cromatina por sí sola es capaz de dividirse y de segmentar la célula, esta división se hace mejor y con más regularidad y energía cuando es guiada por las atracciones centrosomáticas.

Esta sería, pues, la diferencia entre la división directa é indirecta que es sólo de grado y no esencial, como sostengo desde 1902.

En cuanto á la aplicación de estas ideas á la fecundación y á la partenogénesis experimental queda perfectamente expuesta en la larga transcripción de Delage.

Las gametas son unipolares y su unión restituye la bipolaridad, condición esencial de la división.

La sexualidad reposa sin duda sobre una bipolaridad. No podemos precisar con exactitud la distribución de los polos, pero debe tener una íntima relación con los fenómenos de división celular.

Son muy interesantes desde este punto de vista filosófico las ideas de Le Dantec, quien las expresa en la forma elegante y original que le es característica. Así en cada cariocinesis habría una verdadera fecundación intercelular. Cuando ambas polaridades se separan en células diferentes éstas no pueden segmentarse aisladamente, son las gametas.

Podría bosquejarse un esquema bipolar de la fecundación, pero ésto alargaría demasiado esta comunicación.

Basta, pues, dejar establecido el carácter bipolar de los fenómenos de división celular y de sexualidad.

Esta idea se va abriendo camino poco á poco.

Así he visto con placer que Farmer en su discurso presidencial en la sección botánica de la reunión de la Asociación británica en Leicester, el año pasado, expuso una teoría bipolar de la división nuclear y celular fundada en las propiedades eléctricas coloidales que coincide con la profesada por mí.

En particular, dice Farmer, se ha hecho la suposición que el huso nuclear debe su existencia á causas eléctricas. *The more recent work serves to indicate that this suspicion was well founded.*

En las páginas precedentes creo haber refutado las dificultades que se han opuesto á mi interpretación bipolar, reuniendo al mismo tiempo nuevos argumentos lógicos y experimentales en su favor.

Es para mí una satisfacción que estas ideas hayan provocado trabajos de experimentación á los cuales han servido de guía, como en los últimos estudios de partenogénesis experimental de Delage y en las investigaciones sobre los campos de fuerza entre coloides de Damianovich.

Aunque nuevos datos demostrarán más tarde la falsedad de mi hipótesis puedo, sin embargo, declararme contento desde que ellos han servido para suscitar la investigación.

En efecto, según una profunda frase del eminente matemático y filósofo francés Enrique Poincaré: *Le rôle des théories, ce n'est pas d'être vraies, c'est d'être utiles.*

Buenos Aires, noviembre 11 de 1908.

BIBLIOGRAFÍA

1908. BALTZER, FRIEDRICH, *Ueber mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Inaugural-Disertation. Verhandlungen der Phys. med. Gesellschaft. N. F., t. XXXIX, pág. 291-330, pl. III-VII. Wurzburg.*

1903. BOVERI, MARCELLA, *Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, t. XXXVII, pág. 401-406.*

1896. BOVERI, TH., *Zur Physiologie der Kern und Zellteilung. Sitzb. Phys. Med. Ges. Wurzburg (citado según WILSON, The Cell, etc.).*

1907. DAMIANOVICH, HORACIO, *Los campos de fuerza obtenidos con soluciones coloidales y su aplicación á la producción artificial de las figuras cariocinéticas. (Conferencia pronunciada el 20 de abril de 1907 en la Facultad de ciencias exactas, físicas y naturales de Buenos Aires. Aun no ha sido impresa y he podido consultar el manuscrito gracias á la amabilidad del autor.)*

1907. DELAGE, YVES, *La parthénogénèse expérimentale et les propriétés des solutions électrolytiques. Rivista di Scienza, t. II, pág. 55-105.*

1908. DELAGE, YVES, *La parthénogénèse expérimentale par les charges électriques. Comptes-rendus des séances de l'Académie des Sciences, t. CXLII, p. 553-557.*

1907. ENRIQUES PAOLO, *La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Archiv für Protistenkunde, t. IX, pág. 195-296.*

1907. FARMER, J. B., *Adress to the Botanical Section by the President of the Section. British Association for the Advancement of Science. Leicester, 10 pp.*

1896. GALLARDO, ÁNGEL, *Essai d'interprétation des figures karyokinétiques. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, t. V, ser. II, t. II, pág. 11-22.*

1896. GALLARDO, ÁNGEL, *La carioquinesis. Anales de la Sociedad Científica Argentina, t. XLII, pág. 5-34.*

1897. GALLARDO, ÁNGEL, *Significado dinámico de las figuras cariocinéticas y celulares. Ibidem, t. XLIV, pág. 124-140.*

1900. GALLARDO, ÁNGEL, *A propos des figures karyokinétiques. Réponse à M. le professeur E. B. Wilson. Comptes-rendus des séances de la Société de Biologie, t. LII, pág. 732-735.*

1901. GALLARDO, ÁNGEL, *Les croisements des radiations polaires et l'interprétation dynamique des figures de karyokinèse. Ibidem, t. LIII, pág. 454-455.*

1902. GALLARDO, ÁNGEL, *Interpretación dinámica de la división celular, 102 pp. Buenos Aires.*

1904. GALLARDO, ÁNGEL, *Dynamische Erklärung der Zellteilung*. *Botanisches Literaturblatt*, año I, pág. 425-435.

1906. GALLARDO, ÁNGEL, *L'interprétation bipolaire de la division karyociné- tique*. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, t. XIII, ser. III, t. VI, pág. 259-276.

1906. GALLARDO, ÁNGEL, *Les propriétés des colloïdes et l'interprétation dyna- mique de la division cellulaire*. *Comptes-rendus des séances de l'Académie de Sciences*, t. CXLII, pág. 228-230. París.

1906. GALLARDO, ÁNGEL, *Importancia del estudio de las soluciones coloidales para las ciencias biológicas*. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, t. LXII, pág. 113-130.

1902. HARTOG, MARCUS, *Dynamic interpretation of cell division*. *Nature*, t. LXVII, pág. 42-43.

1904. HARTOG, MARCUS, *Des chaînes de force et d'un nouveau modèle magné- tique des mitoses cellulaires*. *Comptes-rendus des séances de l'Académie des Scien- ces*, t. CXXXVIII, pág. 1523-1525. París.

1905. HARTOG, MARCUS, *The strain-figures of « like » poles, and Rhumbler's « gummering-modell » in relation to the cytoplasmic spindle*. *Archiv für Entwick- lungsmechanik der Organismen*, t. XIX, pág. 79-83.

1905. HARTOG, MARCUS, *Die Doppelkraft der sichteitenden Zelle. I. Die achro- matische Spindelfigur, erläutert durch magnetische « Kraftketten »*. *Biologisches Centralblatt*, t. XXV, pág. 387-391.

1905. HARTOG, MARCUS, *The dual force of the dividing cell. I. The achroma- tic spindle figure illustrated by magnetic chains of force*. *Proceedings of the Ro- yal Society*, B, vol. 76.

1907. HARTOG, MARCUS, *The dual force of the dividing cell*. *Science Progress*, pág. 326-348.

1907. HARTOG, MARCUS, *The dynamics of mitotic cell-division*. *Rivista di Scien- za*, t. II, pág. 127-140.

1907. LAMB, ARTHUR B., *A new explanation of the mechanics of mitosis*. *The Journal of Experimental Zoölogy*, t. V, pág. 27-33.

1906. LE DANTEC, FÉLIX, *La lutte universelle*. París.

1907. LE DANTEC, FÉLIX, *Eléments de Philosophie biologique*. París. (Publi- cado además en inglés y en español.)

1902. LEDUC, STÉPHANE, *Champs de force de diffusion*. *Comptes-rendus de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*. Congrès de Montauban, pág. 309-314.

1903. LEDUC, STÉPHANE, *Les champs de force chez les êtres vivants*. *Comptes- rendus des séances de la Société de Biologie*, t. LV, pág. 369-371.

1904. LEDUC, STÉPHANE, *Diffusion des liquides; son rôle biologique*. *Comptes rendus des seances de l'Académie des Sciences*, t. CXXXIX, pág. 986-988. París.

1904. LEDUC, STÉPHANE, *Segmentation des cellules artificielles*. *Comptes-ren- dus de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*. Congrès de Gre- noble, séance du 6 août.

1904. LEDUC STÉPHANE, *Production artificielle des figures de la karyokinèse*. *Ibidem*, séance du 6 août, pág. 816-819.

1903. LILLIE, RALPH S., *On the differences in the direction of the electrical*

convection of certain free cells and nuclei. American Journal of Physiology, t. VIII, pág. 273-283.

1903. LILLIE, RALPH S., *Fusion of blastomeres and nuclear division without cell division in solutions of non-electrolytes. Biological Bulletin, t. IV, pág. 164-178.*

1905. LILLIE, RALPH S., *On the conditions determining the disposition of the chromatic filaments and chromosomes in mitosis. Ibidem, t. VIII, pág. 193-204.*

1905. LILLIE, RALPH S., *The physiology of cell-division. I. Experiments in the conditions determining the distribution of chromatic matter in mitosis. American Journal of Physiology, t. XV, pág. 46-84.*

1900. MORGAN, T. H., *Further studies on the action of salt solutions and of other agents on the eggs of Arbacia. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, t. X, pág. 489-524.*

1903. RHUMBLER, LUDWIG, *Mechanische Erklärung der Aehnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zelltheilungsfiguren. Ibidem, t. XVI, pág. 476-535.*

1898. ZIEGLER, H. E., *Experimentelle Studien über die Zellteilung. II. Furchung ohne Chromosomen. Ibidem, t. VI, pág. 282-293.*