

ción de individuos vivíparos que se diferencian seguramente de las hembras ovíparas aptas para la cópula y la fecundación, pero están dotados de órganos de reproducción formados según el tipo de los ovarios, y cuya particularidad consiste sobre todo en la carencia de aparatos para la cópula y la fecundación (juntamente con la no

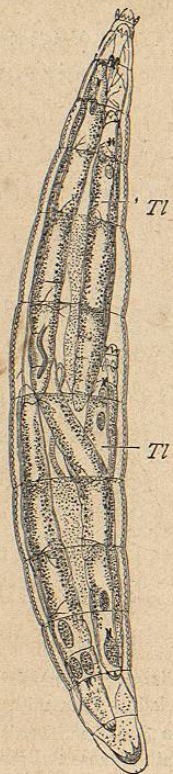


Fig. 125. - Larvas vivíparas de *Cecydomia* (*Miastor*), según A. Pagensstecher. TI, larvas hijas desarrolladas en el ovario embrionario.

existencia de animales machos) (fig. 123, c). Las células reproductivas tienen en los órganos llamados antiguamente germígenos y más tarde *seudo-ovarios*, un origen enteramente análogo al de los huevos en el ovario, y sólo se diferencian de los huevos en la iniciación prematura del desarrollo embrionario. Será por lo tanto más acertado considerar los individuos vivíparos como hembras *agamas* modificadas de una manera especial y organizadas para prescindir de la cópula y de la fecundación, y no subordinar las células reproductoras al concepto de células germinativas (como lo había hecho Steenstrup), y se podrá decir que en los afidos la reproducción es sexual y partenogenética (por medio de las llamadas nodrizas) en vez de decir que es asexual. El modo de reproducción de los quermes comparado con el de los afidos, especialmente del género *Pemphigus*, pone fuera de duda la exactitud de esta interpretación.

Análogas condiciones existen respecto de las larvas de *Cecydomia*, que engendran hijos vivos. El esbozo embrionario de las glándulas sexuales, á través de transformaciones que se refieren á la estructura de los ovarios y al modo de formación de los huevos, da desde muy temprano un número de células reproductoras que se desarrollan inmediatamente en larvas (fig. 125). El ovario retrocede en cierto modo á la significación de capa de células germinativas, y no es inverosímil que muchos productos considerados como esporos ó células germinativas (en las redias y esporocistos) corresponden á estados embrionarios del ovario con oviductos aptas para la evolución espontánea.

DESARROLLO

Resulta de los hechos de reproducción sexual que se ha de considerar la célula como punto de partida del organismo en evolución. Espontáneamente, ó bajo la influencia de la fecundación, se inicia en el contenido de la oviducto una serie de cambios, cuyo último resultado es el esbozo del cuerpo del embrión. Estos cambios consisten en un proceso de multiplicación celular que se realiza en el contenido de la oviducto, ó en la parte protoplasmática del vitelo, y se conoce con el nombre de *segmentación vitelina*.

Formación del cuerpo director. - Durante mucho tiempo han permanecido envueltas en la incertidumbre la manera de conducirse la vesícula germinativa al principio de la segmentación y las relaciones de ella con los núcleos de las primeras células de segmentación. Carecíase también de datos suficientes para juzgar de los cambios y término final de los cuerpos seminales que en el acto de la fecundación penetran en el vitelo. Numerosas investigaciones practicadas en estos últimos años, y en particular las de Butschli, O. Hertwig, Fol y otros, han arrojado alguna luz sobre este proceso, hasta entonces envuelto en tinieblas. Así como hasta esta época se suponía que la vesícula germinativa desaparecía, y se formaba en el huevo, maduro y próximo á la segmentación, un núcleo nuevo independiente de aquélla, y sólo para casos excepcionales (*sifonóforos*, *entoconcha*) se admitía la persistencia de la vesícula germinativa y su participación en la formación del núcleo, observaciones más prolijas, practicadas en huevos de gran número de animales, han demostrado que la vesícula germinativa del huevo maduro no desaparece, sino que sufre modificaciones, y su masa principal, juntamente con partes protoplasmáticas del vitelo, sale del huevo formando lo que se ha llamado *corpúsculos directores* ó células polares (fig. 126). Este proceso se realiza en forma de división celular. La vesícula germinativa se convierte en un huso nuclear, que se adapta á la superficie del llamado polo animal del huevo. Una parte del huso, junto con una pequeña aréola de plasma, es expulsada en forma de figura radiada. Ex-

cepción hecha de los huevos que se desarrollan partenogénicamente, sin fecundación,

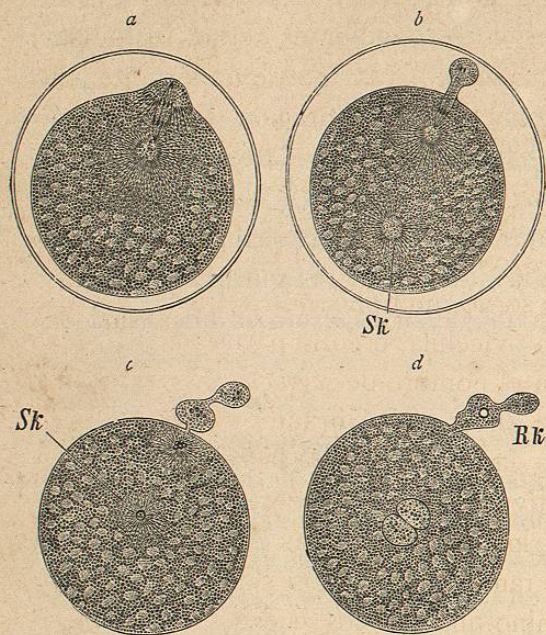


Fig. 126. - Huevo de *Nephelis*, según O. Hertwig. *a*, el huevo a la media hora de la postura. El protoplasma forma una prominencia esférica para formar el primer corpúsculo director: aparece el núcleo fusiforme. *b*, el mismo una hora más tarde; ha salido el cuerpo director y se forma el sistema radiado del cuerpo seminal que penetró, *Sk*. *c*, el mismo desprovisto de la membrana de envoltura, una hora más tarde; han salido dos cuerpos directores; *Sk*, núcleo espermático. *d*, el mismo una hora después; se juntan el núcleo del huevo y el espermático; *Rk*, cuerpos directores.

fecundación del huevo se efectúa mediante la entrada en el vitelo

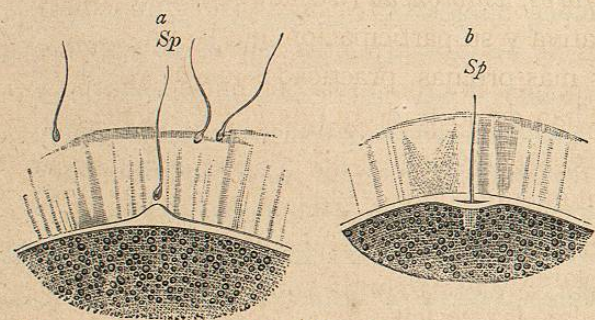


Fig. 127 - *a* y *b*. Segmento del huevo de *Asterias glacialis* con zoospermos, *Sp*, que penetran en la zona envolvente, según H. Fol.

envuelto por una membrana resistente (peces, insectos), hay una abertura polar, *micropilo*, para el paso del zoospermo (fig. 128).

se efectúa todavía la expulsión del segundo cuerpo director, ó globo polar, después de lo cual el resto de la vesícula germinativa retrocede al centro y se convierte en un solo núcleo inmóvil, al que se da el nombre de *núcleo ovular*, *pronúcleo del huevo* ó *pronúcleo hembra*. La formación de los corpúsculos directores ó globos polares se realiza independientemente de la fecundación, por más que en muchos casos (*nematodes*) no se efectúa hasta después de la entrada del zoospermo.

Fecundación. - La

ovular de un espermatozoo (figura 127). Se puede aceptar como hecho positivo que en el proceso normal sólo penetra un zoospermo. En los casos en que está de antemano

La esencia de la fecundación consiste, no en la simple entrada y disolución del espermatozoo en el huevo, sino en la unión de partes del mismo con partes correspondientes del núcleo ovular.

Respecto de los fenómenos inmediatos de este importante acto de conjugación, causa ocasional de la constitución del organismo que ha de desarrollarse, nos han suministrado datos las investigaciones de Butschli, O. Hertwig y Fol. Son los más adecuados para el estudio de las modificaciones que en ellos se realizan los huevos de equinodermos, y también los de diferentes gusanos (*Nephelis*, *Ascaris*). Después de la entrada del zoospermo en el plasma del huevo y de la pérdida del filamento, se forma alrededor del núcleo espermático, convertido en corpúsculo seminal, un centro claro de irradiación granular (figura solar) (fig. 126, *Sk*), que puede aparecer también en rededor del núcleo ovular. Ambos núcleos se aproximan y se juntan; desaparece la figura radiada, y por la fusión de ambos se forma el núcleo conjugado. Tiene particular importancia la demostración de que la substancia cromatinífera de ambos elementos toma una parte esencial en la formación del núcleo conjugado; y en la división inmediata del mismo, en los núcleos de las dos primeras esferas de segmentación, entra por partes iguales la cromatina del núcleo macho y la del núcleo hembra para formar las horquillas. Este fenómeno da cierta luz sobre el hecho de que, á pesar de la enorme diferencia de magnitud entre la ovicélula y la célula seminal, se transmitan al nuevo organismo en igual proporción las cualidades paternas y maternas. El núcleo ovular se mezcla con la substancia del cuerpo seminal (figs. 127 y 128) para la formación de un nuevo núcleo que se llama *núcleo conjugado* ó *núcleo de segmentación*, y se divide acto seguido en los dos núcleos de las primeras esferas de segmentación. La división del núcleo conjugado se efectúa por las fases tan carac-

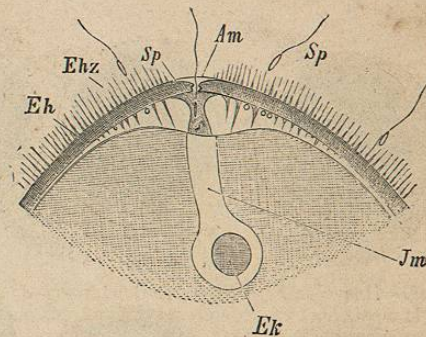


Fig. 128. - Segmento superior del huevo de *Petromyzon*, según Calberla. *Am*, micropilo; *Sp*, espermatozoos; *Jm*, conducto espermático; *Ek*, núcleo ovular; *Eh*, membrana del huevo; *Ehz*, asperezas de la misma.

La división del núcleo conjugado se efectúa por las fases tan carac-

terísticas de la división nuclear de la célula, de aparición del huso nuclear y figuras radiadas en ambos polos de la misma. Cuando la fecundación es innecesaria para el desarrollo del huevo, y éste entra espontáneamente en proceso de segmentación (partenogénesis), el núcleo ovular parece poseer la cualidad de primer núcleo de segmentación.

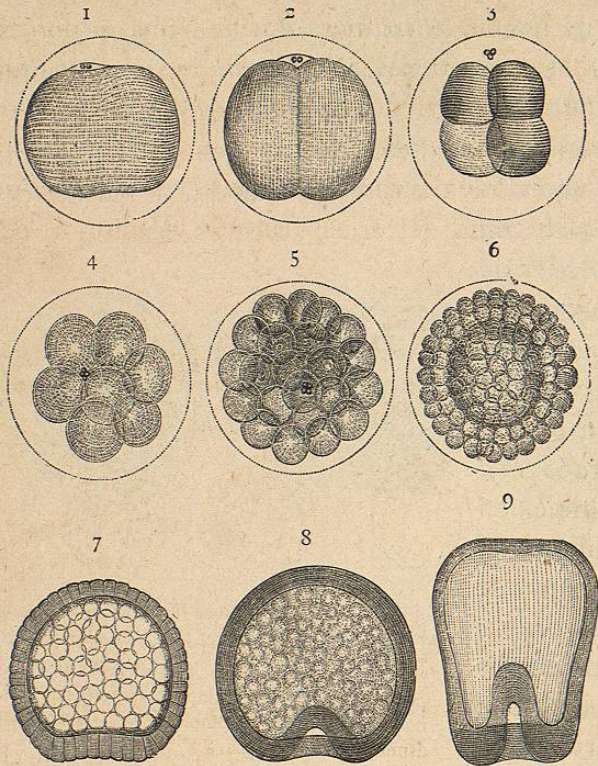


Fig. 129. - Desarrollo de un huevo de estrella de mar, *Asteracanthion berlinus*, según A. Agassiz. 1, segmentación incipiente del vitelo aplanado por los dos lados, adaptada á un polo la vesícula directriz; 2, división en dos; 3, división en cuatro; 4, división en ocho; 5, período de 32 esferas; 6, período posterior; 7, blastosfera, con principio de invaginación; 8 y 9, invaginación más avanzada; la abertura del tubo gastral se convierte en ano.

segmentación uniforme, igual ó *aequale* (fig. 129), ó se hace, más pronto ó más tarde, desuniformemente separándose dos grupos de esferas de segmentación, uno más pequeño, con un contenido protoplasmático en su mayor parte, y otro más grande, con contenido más grasoso. En este caso, que es el más frecuente, se da á la segmentación el nombre de desigual ó *inaequale*. En las esferas más pequeñas progresa el proceso de división con mucha más rapidez, y en las mayores y cargadas de grasa va con mucha más lentitud y

El fenómeno conocido como proceso de segmentación afecta á todo el vitelo, *segmentación total*, ó sólo transforma en esferas de segmentación y células embrionarias una parte de vitelo, *segmentación parcial*. La segmentación total del vitelo se realiza uniformemente (*medusas, equinodermos, esponjas*), y entonces se le asigna la denominación de

segmentación uniforme, igual ó *aequale* (fig. 129), ó se hace, más pronto ó más tarde, desuniformemente separándose dos grupos de esferas de segmentación, uno más pequeño, con un contenido protoplasmático en su mayor parte, y otro más grande, con contenido más grasoso. En este caso, que es el más frecuente, se da á la segmentación el nombre de desigual ó *inaequale*. En las esferas más pequeñas progresa el proceso de división con mucha más rapidez, y en las mayores y cargadas de grasa va con mucha más lentitud y

á veces se interrumpe por completo. Como ejemplo de segmentación desigual, que puede á su vez presentar muchas gradaciones, se puede citar el desarrollo del huevo de la rana, en el cual se distingue una mitad oscura, pigmentada y más rica en protoplasma, y otra más clara que contiene esférulas vitelinas de mayor tamaño (fig. 130). En el agua queda la primera hacia arriba, y por esta razón se la puede llamar superior. El polo de esta región está unido al de la mitad vitelina, más clara, por el eje principal. Los dos primeros surcos de bifurcación del vitelo ovular pasan por el plano del eje principal y están situados en la dirección de dos meridianos que se cruzan perpendicularmente; el tercer surco es ecuatorial, pero

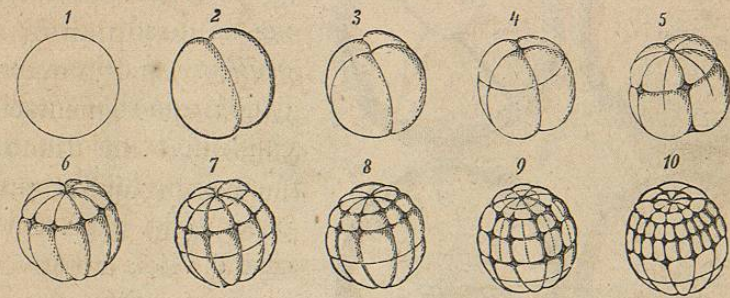


Fig. 130. - Segmentación desigual del huevo de la rana, *Rana temporaria*, según Ecker, en diez períodos sucesivos.

está situado más cerca del polo superior y separa una mitad superior más pequeña de otra inferior más grande, en la cual marcha la segmentación mucho más lentamente que en la primera.

En la segmentación parcial tenemos siempre un manifiesto contraste entre un vitelo formativo que se segmenta y un vitelo nutritivo al cual no llega la segmentación. Por esta razón se ha dado á la segmentación parcial el nombre de *mesoblástica* y el de *holoblástica* á la total. En la segmentación total, y con especialidad en la desigual, puede haber esferas de segmentación que sirvan para la nutrición de los primeros rudimentos del embrión. En realidad, el vitelo de todo huevo está formado por un protoplasma viscoso, rico en albúmina, y un *deutoplasma*, rico en grasa y granulaciones. El primero deriva por su origen del protoplasma de la ovicélula primaria, al paso que los elementos vitelinos grasosos se forman secundariamente con el progresivo crecimiento del primero, y se

agregan á veces como productos de secreción de glándulas especiales (vitelógeno, *trematodes*) y hasta en forma de células. En los ctenóforos y en otros celenterados vemos ya en las primeras esferas de segmentación los elementos formativos y nutritivos del vitelo separados en una capa central de endoplasma y otra periférica de exoplasma.

En los huevos que se segmentan parcialmente, el vitelo formativo está situado por lo general á un lado de la masa voluminosa

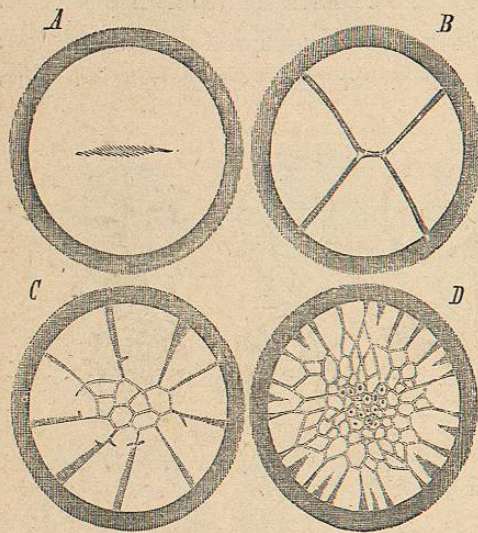


Fig. 131. - Proceso de segmentación en el vitelico formativo del huevo de gallina, visto de plano, según Coste. A, disco germinativo con el primer surco vertical; B, el mismo con dos surcos verticales que se cruzan; C y D, períodos más avanzados con pequeños surcos centrales de segmentación.

del vitelo nutritivo. Las células de segmentación de estos huevos *teleolecitales* se agrupan por lo tanto en forma de disco plano (*disco prolífero*), por lo que se ha dado á esta segmentación el calificativo de discoidea (huevos de pájaros, reptiles, peces) (fig. 131). En otro caso el vitelo nutritivo ocupa una situación central. En estos huevos *centrolecitales* la segmentación es *superficial* ó *periférica*, unas veces igual (*Palæmon*) y otras desigual (muchos artrópodos). La masa vitelina central, que al principio está

exenta de la segmentación, puede sufrir más tarde una especie de segmentación consecutiva (fig. 132). En otros casos ocupa el vitelo nutritivo al principio de la segmentación una situación periférica, de modo que el proceso de división empieza en el interior del huevo; pero más pronto ó más tarde, al reunirse en el centro de la cavidad del huevo el vitelo nutritivo, las células de segmentación, protoplasmáticas y nucleadas, pasan á la superficie. Así sucede especialmente en los huevos de arañas (fig. 133) é insectos, en que se presenta una capa periférica de células que simulan una segmentación superficial. Los primeros fenómenos de la segmentación se ocultan

muy frecuentemente á la observación en estos huevos ectolecitales, porque verificándose en el interior del huevo quedan ocultos por el

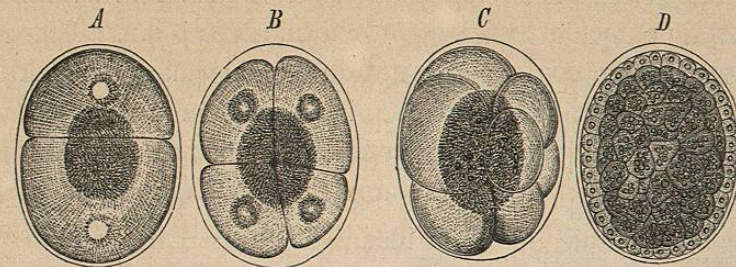


Fig. 132. - Segmentación desigual del huevo centrolecital del *Gammarus locusta*, en parte, según E. van Beneden, con masa vitelina central, que en un período tardío (D) sufre una segmentación consecutiva.

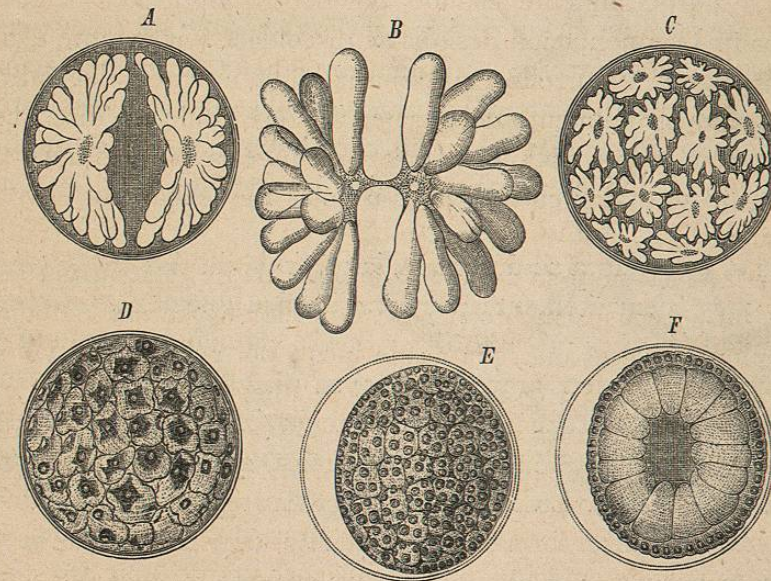


Fig. 133. - Períodos de segmentación de un huevo de araña (*Philodromus limbatus*), según H. Ludwig. A, huevo con dos rosetas deutoplasmáticas (esferas de segmentación); B, las rosetas con sus centros protoplasmáticos nucleados (á grande aumento); C, huevo con un gran número de rosetas; D, las rosetas están representadas por porciones poliédricas de deutoplasma, cada una de las cuales corresponde á una célula blastodérmica colocada encima de ella; E, período de terminación de la formación blastodérmica; F, corte transversal óptico de la anterior. Las porciones de deutoplasma forman en el interior de la vesícula blastodérmica una capa esférica cerrada alrededor del centro claro.

vitelo nutritivo hasta que los núcleos, con el protoplasma que los rodea, pasan á la periferia, y el vitelo nutritivo, rico en grasa y granuloso turbio, queda formando la masa central del huevo (insectos).

Tan variada como las formas de la segmentación vitelina aparece la situación de las células de segmentación. En los casos de segmentación central é igual se agrupan en forma de vesícula germinativa de una sola capa (*blástula, blastosfera*), que como esfera hueca encierra no pocas veces elementos licuefactos del vitelo nutritivo. La agrupación que ofrecen las células de la vesícula reproduce la de los individuos celulares de las colonias de protozoos (*Volvox*), á las cuales podría asimilarse filogenéticamente la blástula, como la más simple de las formas metazoicas. En otros casos se separan las células vitelinas formando dos capas limitantes de un espacio central que contiene partes líquidas, ó se adaptan las células en una masa sólida sin espacio alguno intermedio. En numerosos casos, especialmente cuando por ser el vitelo relativamente abundante (segmentación desigual y discoidea) y constante el aflujo nutritivo, el desarrollo embrionario sigue un curso más largo y complicado; el rudimento del germen aparece como un disco celular colocado sobre el vitelo, que constituye la parte primitiva, y muy luego se divide en dos capas ú hojas que acaban por envolver al vitelo.

De la blastosfera se desarrolla la gástrula de dos capas (didérmica), muy frecuentemente por invaginación (*gástrula embólica*). Una mitad (á veces marcada desde luego por células más voluminosas y más ricas en granulaciones) se pliega sobre la otra, y estrechándose la abertura de la invaginación (*blastosporo*, boca de la gástrula) se convierte en capa endodérmica, que reviste la cavidad central (*hipoblasto*). La capa celular externa representa el ectodermo ó *epiblasto*. Esta forma, muy frecuente, de formación de la gástrula se encuentra, por ejemplo, en las ascidias y entre los vertebrados en el *Amphioxus* (fig. 134). En otros casos observamos también en los huevos de segmentación igual, en lugar de la invaginación, una intraproliferación polar de células que llenan por completo la cavidad de la blastosfera y, agrupándose á manera de hipoblasto, llegan á constituir una cavidad gastral que se abre hacia fuera (*Æquorea*). Es más rara, y hasta ahora sólo conocida en las medusas hidroides (*Geryonia*), la formación de la gástrula por delaminación ó separación concéntrica de las células de la blastosfera en dos capas, una interna y otra externa. La cavidad central pro-

cede entonces de la cavidad segmentaria primitiva, y el blastosporo se forma secundariamente por perforación (fig. 135). En casos de segmentación desigual bien determinada, la formación de la gástrula resulta de que las células pequeñas del epiblasto, formadas muy desde el principio, envuelven lentamente á las células, mucho

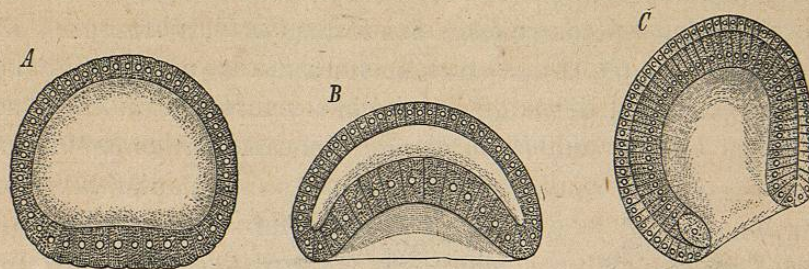


Fig. 134. - A, blastosfera del *Amphioxus*; B, la misma en período de invaginación; C, gástrula formada por invaginación; O, boca primitiva de la misma, según B. Hatschek.

más voluminosas, del hipoblasto, y se extienden sobre ellas formando una capa celular delgada (fig. 136). Se ha dado á este proceso el nombre de *epibolia*. En este modo de formación de la

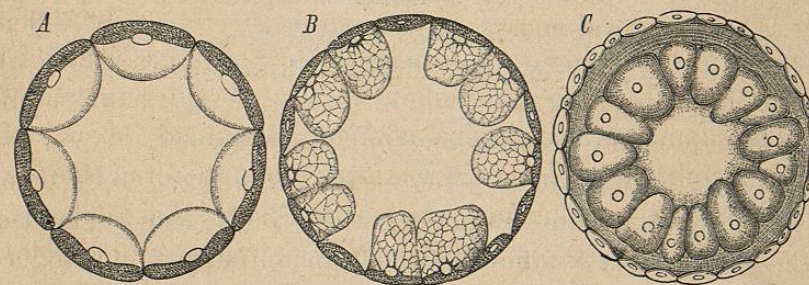


Fig. 135. - Corte transversal en los períodos de segmentación del huevo de *Geryonia*, según Fol. A, adaptado á las 32 células que circundan la cavidad de segmentación, se desprende un ectoplasma interno, claro; B, período más avanzado; C, embrión después de la delaminación, con ectodermo desprendido y entodermo de grandes células que limita la cavidad de segmentación.

gástrula, la cavidad se forma también, por regla general, secundariamente en el centro de la densa acumulación de células hipoblásticas. Se convierte en blastosporo el punto en que termina la envoltura del hipoblasto.

No pocas veces avanza más rápidamente una parte del bosquejo embrionario, casi siempre con participación de las células mesodérmicas, y constituye un engrosamiento estriforme que marca