

bilateral y simétricamente el lado abdominal y el dorsal del cuerpo. A menudo, sin embargo, no llega á formarse esta *estría germinal* ó *primitiva*, porque el esbozo embrionario se desarrolla uniformemente. Antes se atribuía gran importancia á estas diversas formas de desarrollo, y en virtud de ellas se distinguía una *evolutio ex una parte* y una *evolutio ex omnibus partibus*; pero ni es posible hacer un estricto deslinde entre estas dos formas evolutivas, ni tienen la significación antitética que antes se les atribuía, pues que dependen de la cantidad del material vitelino, y especies afines pueden conducirse en este sentido de manera diversa. En los *celenterados*

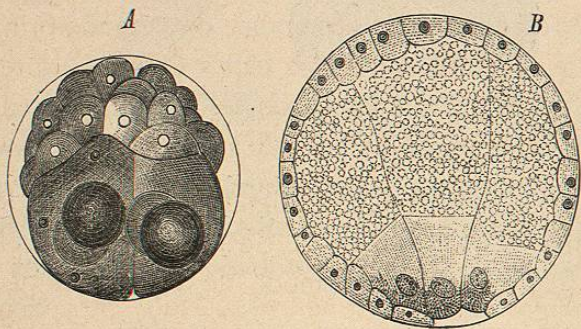


Fig. 136. — A, un período del huevo de segmentación desigual del *Bonellia*; B, gástrula epibólica del mismo, según Spengel.

y *equinodermos*, así como en algunos *gusanos* y *moluscos inferiores* y en muchos *anillados* (*anélidos* y *artrópodos*) y *vertebrados* (*Amphioxus*), encontramos una evolución general y uniforme, que aun en el caso de faltar la membrana vitelina no tiene necesidad de envoltura alguna membranosa. En el *Amphioxus* viene la formación de la *estría primitiva*, íntimamente relacionada con el esbozo del sistema nervioso, en su período más avanzado, y se realiza en el curso del desarrollo post-embrionario, cuando el nuevo ser nada libremente y se alimenta por sí propio. De manera enteramente análoga se conducen muchos *policaetes* y *artrópodos* (*branchipus*), que forman la *estría primitiva* durante el desarrollo avanzado en estado de larva.

Siempre que se forma la *estría primitiva*, el embrión no se limita por completo hasta que se halla enteramente envuelto el vitelo, en virtud de una serie de fenómenos que van unidos á la entrada completa del vitelo en la cavidad visceral (*ranas*, *insectos*), ó la formación de un saco vitelino (*cefalópodos*, *squales*, *pájaros*, *mamíferos*) que introduce poco á poco los restos de vitelo en el

cuerpo del embrión. La progresiva organización del último, hasta su salida de las envolturas ovulares, sigue tan variado curso en cada uno de los grupos animales, que no es posible abarcarla en una ojeada general.

Como cosa de primera importancia se puede señalar aquí que en los rudimentos del embrión se vienen á distinguir dos capas celulares: el ectodermo, que forma el tegumento externo (*epiblasto*), ú hoja cutánea, y el endodermo (*hipoblasto*) ú hoja intestino-glandular, que proporciona el revestimiento de la cavidad digestiva, ó del intestino medio y sus glándulas anexas. Carlos Ernesto de Baer conoció ya la importancia de estas capas para la construcción del cuerpo de los vertebrados y dió el nombre de «*órgano primitivo*» á las dos hojas germinales. Entre las capas externa é interna se forman en los animales bilaterales capas celulares intermedias, que se conocen con el nombre de *mesodermo* ú hoja germinal media, cuando por su disposición rudimentaria se pueden referir á pliegues desprendidos del intestino primitivo que se han hecho independientes, al paso que se da el nombre de formaciones del mesenquimo á las células ó grupos celulares aislados, procedentes de ambas hojas. De los estratos celulares mesodérmicos se forman el sistema muscular y el esqueleto conjuntival, los elementos corpusculares de la linfa y de la sangre, y las paredes del sistema vascular; en tanto que la cavidad visceral, ó bien corresponde á un espacio que queda entre el ectodermo y el endodermo (cavidad visceral primitiva), ó se forma secundariamente (cavidad visceral secundaria), ya por separación de las capas celulares del mesodermo (celoma), ya por divertículos del intestino rudimentario (enterocele). El sistema nervioso y los órganos de los sentidos toman probablemente en general su origen de la hoja superior, iniciándose muy frecuentemente por depresión en forma de fosas ó ranuras con elevación subsiguiente; y las glándulas urinarias y sexuales se forman, por el contrario, en los celenterados tanto á expensas de la hoja interna como de la externa y en los animales bilaterales de la mesodérmica. Por consiguiente, se forman, en general, primeramente los rudimentos de la piel y del intestino, á los cuales están reducidos muchos embriones al abandonar las membranas del huevo, cuando están formados por una pared celular de dos capas y

una cavidad gástrica interna, en las formas de *planula* y *gastrula*. Sigue luego la diferenciación del sistema nervioso y de los músculos (á veces simultáneamente ó después de la del esqueleto), especialmente en los casos en que precede la formación de estría primitiva. Hasta un período más avanzado no se diferencian los órganos urinarios y varias glándulas, así como los vasos sanguíneos y los órganos respiratorios. Los primeros estados evolutivos ofrecen, tanto en la forma y magnitud del cuerpo como en el conjunto de su organización, condiciones de desarrollo muy desigual en comparación con las que presentan al llegar al estado adulto y apto para la reproducción.

Es un hecho muy digno de atención que en varios grupos animales el embrión, reducido á las dos capas celulares con su cavidad central, sea apto para moverse libremente y para vivir independiente. De este hecho, especialmente desde que M. Huxley (1) comparó las dos membranas fundamentales de las medusas (llamadas más tarde por Allman *ectodermo* y *endodermo*) con la hoja externa (cutáneo-sensorial) y la interna (intestino-glandular) del germen de los vertebrados, se viene fácilmente á deducir la identidad de origen filogenético de tipos muy lejanos entre sí, en vista de la semejanza que presentan sus larvas en los fenómenos formativos derivados del proceso de segmentación del vitelo, y á atribuir á una misma forma originaria la formación de órganos funcionalmente idénticos de diferentes tipos. Kowalevsky (2) fué el primero que dió sólida base á esta teoría con los datos de sus numerosos experimentos sobre embriología de los animales inferiores. No sólo demostró la existencia de larvas didérmicas en los *celenterados*, *equinodermos*, *gusanos*, *ascidios*, y entre los vertebrados en el *Amphioxus*, sino que fundándose en la gran semejanza que se observa en los fenómenos evolutivos posteriores de las larvas de los *ascidios* y del *Amphioxus*, así como en el modo de formación de órganos similares en el embrión de los gusanos, insectos y vertebrados, se declaró en contra

(1) T. Huxley: *On the anatomy and affinities of the family of Medusæ*. *Philosophical Transactions*, Londres, 1849.

(2) Véase A. Kowalevsky: *Verschiedene Aufsätze in den Memoires de l'Acad. de St. Petersburg uber Rippenquallen, Phoronis, Holothurien, Ascidiën und Amphioxus*, 1866 y 1867.

de la idea hasta entonces dominante, y apoyada en el concepto del tipo de Cuvier, de que los órganos de tipos diferentes no pudieran ser homólogos entre sí. La conclusión deducida por Kowalevsky (1) en sus trabajos embriológicos de que la hoja sensorial y membranas embrionarias son homólogas en los insectos y en los vertebrados, y que las hojillas blastodérmicas del *Amphioxus* y de los vertebrados corresponden á las de los moluscos (tunicados) y á las de los gusanos, juntamente con el hecho, de antiguo conocido, de la existencia de formas anatómicas intermedias y eslabones de transición entre los diferentes grupos ó tipos animales, y que estos últimos no representan planos de organización absolutamente cerrados y sí sólo las divisiones más elevadas del sistema, dió un sentido embriológico á la doctrina de la descendencia. Y en realidad Kowalevsky estaba en lo cierto al considerar la homología de las hojas blastodérmicas en tipos diferentes como base científica de la anatomía y embriología comparadas, y en reconocerla como punto de partida para comprender la afinidad de los tipos entre sí. En los animales vertebrados hallamos á cada paso pruebas de la exactitud de estos principios.

Pero así como Kowalevsky encontró en sus propias observaciones embriológicas motivo para mantenerse en una reserva prudente, otros naturalistas más dados á atrevidas generalizaciones salieron con teorías absolutas, en que aplicaban los resultados de las investigaciones embriológicas á la teoría de la descendencia. Entre otras ha formulado E. Haeckel la teoría de la gástrea, que no aspira á nada menos que á sustituir la clasificación hasta ahora aceptada por un nuevo sistema basado en la filogenia y cuyo principio supremo de clasificación es la homología de las hojas blastodérmicas y del intestino primitivo, y la diferenciación de los ejes cruzados (simetría bilateral y radiada) y del celoma. E. Haeckel da á la forma de larva que toma como punto de partida, el nombre de *gástrula* y cree reconocer en ella la reproducción en el desarrollo del individuo de una forma progenitora común á la cual *se pueden referir, en cuanto á su procedencia, todos los metazoarios*. A la forma

(1) A. Kowalevsky: *Embryologische Studien an Wurmern und Arthropoden*, San Petersburgo, 1871, págs. 58 á 60.

originaria hipotética, que debió haber vivido en el período lauréntico, le asigna el nombre de *gástrea*, y el de *gastreados* al grupo primitivo de forma de *gástrea*, representado en aquel tiempo por muchos géneros y especies (1). De esta suposición deduce la homología de las hojas blastodérmicas externa é interna en todos los metazoarios, refiriendo la primera al ectodermo y la segunda al endodermo de la *gástrea* hipotética, admitiendo sólo una homología incompleta respecto de la hoja blastodérmica media que se desarrolla *secundariamente* entre las dos hojas primarias y á expensas de una ú otra de ellas ó de ambas á la vez. La nueva teoría, que es en suma una generalización de la teoría de las hojas blastodérmicas de Baer y Remak, ampliada desde los vertebrados á todo el campo de los metazoarios, no pudo conducir á un conocimiento positivo de las diferencias de organización en los diferentes grupos animales é intentó, sin conseguirlo, explicar el desarrollo divergente de los mismos á partir de la forma común de los *gastreados* hipotéticos, por la oposición de estructura bilateral ó radiada (*Protascus*, *Prothelmis*) ó por la existencia ó falta de cavidad visceral (*celomados*, *acelomados*). Considerado como insostenible este fundamento de la teoría de la *gástrea*, nadie lo ha mantenido, y lo que hoy se entiende por teoría de la *gástrea* se reduce á la homología de las dos hojas blastodérmicas. La teoría no pudo por consiguiente modificar esencialmente la clasificación admitida, ni menos sustituirla por otra nueva.

Era mucho más racional hacer derivar los metazoos de los protozoos por el intermedio de la blástula (2), blastosfera, que parece constituir un medio de unión entre los protozoos y metazoos, del cual puede formarse originariamente de distintos modos la forma didérmica. Hemos reconocido la primera división del trabajo que experimenta el material celular de un organismo multicelular en la separación de las células reproductoras (células sexuales), y no parece comprensible, ni menos está demostrado por observaciones ontogenéticas, que en grados elevados de evolución se forme instantáneamente una capa celular continua por vía de invaginación,

(1) E. Haeckel: *Gastræatheorie*. *Jen. nat. Zeitschrift*, 1874.

(2) Véase Claus; Cuvier: *Typenlehre und Haeckel's sogenannte Gastræatheorie*, Viena, 1874.

relacionada exclusivamente con la nutrición y digestión; para esto debería desarrollarse en primer término una gástrula por invaginación que correspondiera de la manera mejor y más sencilla á las condiciones de aumento de superficies necesario para un organismo que se mueva libremente en el caso de que aumenten considerablemente sus dimensiones. De igual modo podrían penetrar en la cavidad de la blástula células aisladas (1), que uniéndose á células superficiales ó por sí solas mediante sus aptitudes amiboideas atenderían á la nutrición é iniciasen la división del trabajo entre las células internas, nutritivas, y las células externas, motrices. En realidad así se conducen las larvas jóvenes que preceden al período de gástrula, en muchas esponjas (*Halisarca*, *Ascetta*) y medusas hidroides. En un período más avanzado es únicamente cuando se forma una capa celular endodérmica continua, á la vez que el blastosporo ó boca de gástrula, al paso que encuentran inversión en nuevas funciones parte ó la totalidad de las células inmigradas. Así se explicaría el hecho, demostrado por otros datos ontogenéticos, de hallarse el endodermo y el mesodermo (mesoblasto) en tan inmediata relación genética que en muchos animales inferiores se separa como una parte de aquél ó toma su origen en él mismo. Como datos en contra de la teoría que reconoce en la gástrula un período formativo filéticamente igual en todas las especies, se pueden aducir algunas otras circunstancias, como, por ejemplo, la diferente significación del blastosporo, que unas veces se convierte en ano y otras en orificio faríngeo.

El principal obstáculo con que se tropieza para abarcar en una concepción única los fenómenos evolutivos de todos los tipos metazoicos estriba en las grandes diferencias que presenta la formación del mesodermo. Algunos naturalistas, que dan por resuelta la cuestión de homología de las dos hojas del blastodermo, han intentado explicar la diversidad de la organización compleja que deriva de la *gástrea* (teoría del celoma) (2). Estos autores pretenden referir el origen del material celular mesodérmico á dos formaciones com-

(1) E. Metschnikoff: *Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Gastrula einiger Metazoen*. *Zeitschr. für wiss. Zoologie*, tomo XXXVII, 1880.

(2) O. Hertwig y R. Hertwig: *Die Cælomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes*, Jena, 1881.

pletamente distintas, y en su consecuencia dividen los tipos metazoicos, exclusión hecha de los celenterados didérmicos, en dos series. Sólo en una de esas series (la de los *enterocelios*) existe una verdadera hoja blastodérmica media, *mesoblasto*, que en forma de lámina epitelial toma su origen entre las dos hojas epiteliales primarias, el *ectoblasto* y el *endoblasto*, mediante repliegues de la última. En la segunda serie, la de los pseudocelios, no se puede dar el valor de hoja blastodérmica al material celular mesodérmico, y las califican de *mesenquimo*, que es según ellos un conjunto de células aisladas inmigradas, que unidas á un producto de secreción líquido y gelatinoso llenan el espacio comprendido entre las dos hojas blastodérmicas. Es indiscutible la utilidad de haber señalado esta diferencia, y la conveniencia de haber introducido la denominación de mesenquimo para designar la segunda forma mesodérmica, pero esta teoría no ha marcado un progreso en la noción de las condiciones genéticas de los tipos metazoarios. Por una parte no existe diferencia fundamental apreciable entre las células que reunidas entre sí llegan á colocarse en agrupación epitelial entre las hojas blastodérmicas, y aquellas que desprendiéndose aisladamente del conjunto inmigran en la cavidad visceral primaria; y por otra, no es siempre el mismo el origen del mesenquimo, que puede desarrollarse en las más distintas épocas, ora antes de la formación del endoblasto, ora más tarde á expensas del ectoblasto, ó del endoblasto, y á veces del mesoblasto (vertebrados). En el primer concepto pueden conducirse de muy distinta manera seres muy afines; los tenóforos, por ejemplo, tienen hojas mesodérmicas y los acalefos y pólipos producen mesenquimo. Por otra parte el mesenquimo abarca las formaciones más variadas y distintas entre sí. Es además pura hipótesis considerar como primaria la formación del mesoblasto por repliegues del endoblasto, tanto más cuanto que en los tipos más inferiores los gérmenes del mesenquimo inmigran durante el período de blástula, antes de la diferenciación del endoblasto, y éste puede formarse con gérmenes del mesenquimo. Los moluscos, que son considerados, al igual que los briozoos, rotíferos y platihelminthos, como pseudocelios, son en realidad enterocelios con igual derecho que los quetópodos, y en último caso no quedan como pseudocelios más que los platihelminthos parenquimatosos, marcados ya

por E. Haeckel como *acelomianos* enfrente de todos los demás tipos. La teoría del celoma no ha contribuido notablemente como se ve á aclarar el parentesco entre los diferentes tipos de los metazoarios.

EVOLUCIÓN DIRECTA Y METAMORFISMO

La evolución embrionaria es en general tanto más complicada, y el tiempo en ella invertido tanto más largo, cuanto más compleja y elevada es la organización que ha de alcanzar el embrión. Como consecuencia de este principio, los animales superiores han de recorrer una evolución embrionaria mucho más complicada y de duración mucho más larga que los animales inferiores, especialmente cuando el ser recién salido del huevo tiene ya el grado de organización del individuo sexuado, y salvo diferencias de magnitud, tiene con él semejanza de conformación. En este caso el desarrollo *postembrionario* en la vida libre se reduce á un simple crecimiento y al completo desarrollo de los órganos genitales, rudimentarios hasta entonces. Si, por el contrario, la vida embrionaria sigue un curso rápido y simple, relativamente al grado de la organización, ó en otros términos, si el embrión nace pronto y en un estado poco adelantado de organización, el desarrollo libre es entonces mucho más complicado, y al par del crecimiento se verificarán durante él diversos fenómenos de modificación y cambios de forma. El animal recién nacido es en este caso, respecto del animal adulto, no más que una *larva*; crece poco á poco y nunca directa y uniformemente, sino en conformidad con las necesidades de su nutrición y defensa, á veces en condiciones diferentes de vida, en un punto de residencia completamente distinto, y por consiguiente con disposiciones transitorias y distintas de las de la forma adulta. Se da el nombre de *metamorfosis* á esta forma de desarrollo postembrionario.

La embriología de los anfibios é insectos nos proporciona ejemplos de metamorfosis (fig. 137). De los huevos de rana y de sapo salen larvas con cola y sin extremidades, llamadas renacuajos. Por su cola comprimida y por su respiración branquial recuerdan estos renacuajos á los peces, y tienen en la garganta dos fosetas ventosas para adherirse á las plantas. La boca está revestida de un es-