

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-

tuche córneo; el conducto intestinal, arrollado en espiral, es notablemente largo; el corazón simple, y los arcos vasculares análogos á los de los peces. A medida que avanza el crecimiento las arborizaciones branquiales exteriores se atrofian y son reemplazadas por laminillas branquiales cubiertas por un repliegue de la piel; la cresta cutánea de la cola llega á tener una altura considerable; cre-

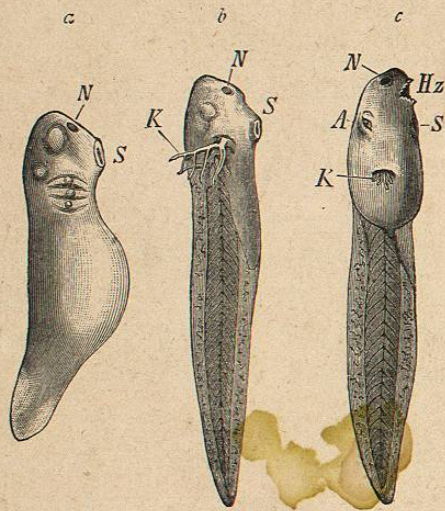


Fig. 137. - Diversos períodos del renacuajo, según Ecker. *a*, embrión antes de su salida del huevo con prominencias branquiales en forma de verrugas sobre los arcos viscerales; *b*, larva, algún tiempo después de su salida del huevo, con arborizaciones branquiales; *c*, larva de más tiempo, con estuche córneo; pequeña hendidura branquial bajo la cubierta branquial cutánea y branquias internas; *N*, fosa nasal; *S*, fosa aspirante; *K*, branquias; *A*, ojo; *Hz*, estuche córneo bucal.

cen primero los miembros posteriores, al paso que los anteriores, aunque no tardan en formarse, quedan todavía mucho tiempo ocultos bajo la piel y no asoman al exterior hasta pasado más tiempo. Entretanto se han desarrollado los pulmones, como apéndices del intestino anterior, y las branquias dejan de ser los órganos de la respiración; el corazón se duplica, la circulación llega á su completo desarrollo, y cae el rodete córneo de la boca. Finalmente se retrae y atrofia el apéndice caudal, y el renacuajo, apto para la vida acuática, se convierte en rana ó sapo, destinados á vivir sobre la tierra (fig. 138).

Para estas dos formas de evolución, la *metamorfosis* y la *evolución directa*, unidas realmente entre sí por términos de transición, pero perfectamente opuestas cuando son bien marcadas, parece de primera importancia la cantidad del material formativo y nutritivo que se ofrece al embrión, en relación con la magnitud del animal adulto (R. Leuckart). Los animales de *evolución directa* necesitan (proporcionalmente al nivel de su organización y á la magnitud de su cuerpo) que el huevo esté copiosamente provisto de vitelo nutritivo, ó disponer de fuentes accesorias de nutrición para el des-

arrollo del embrión, y por eso producen huevos relativamente grandes (pájaros) ó se forman en íntima unión con el cuerpo materno, del cual reciben incesantemente materiales nutritivos (mamíferos). En cambio los animales que se desarrollan mediante metamorfosis provienen de huevos relativamente pequeños y adquieren por sí propios después de nacer el material necesario para su ulterior

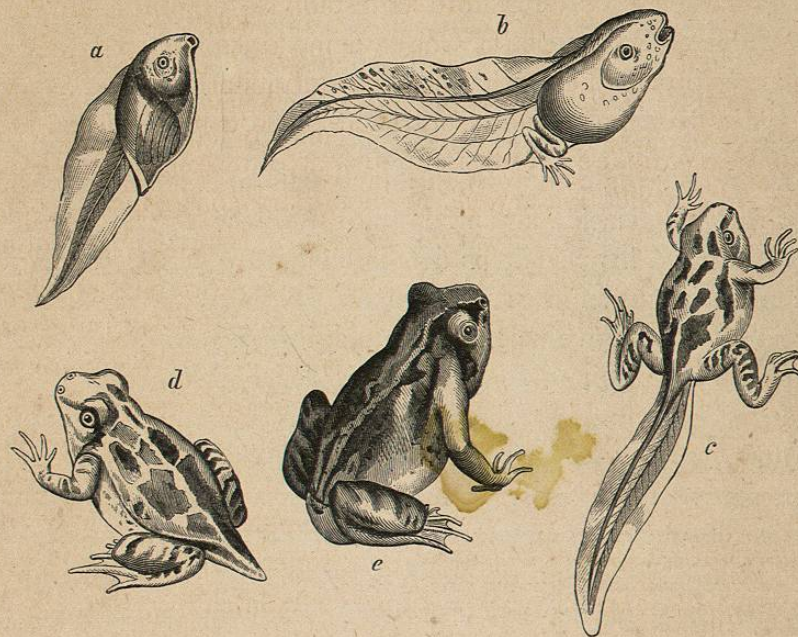


Fig. 138. - Fases más avanzadas de la evolución de un sapo (*Pelobates fuscus*). *a*, larva sin extremidades y cola larga y elevada; *b*, larva con miembros posteriores; *c*, larva con cola y las cuatro extremidades; *d*, sapo joven con apéndice caudal; *e*, el mismo después de perder el apéndice.

desarrollo, y del cual se vieron privados en su vida ovular. En igualdad de condiciones, y en el supuesto de igual productividad, esto es, con la reserva de una cantidad determinada de material formativo en proporción con el peso del cuerpo, las hembras de los primeros dan un escaso número de descendientes, y este número es muy considerable en las hembras de los segundos, en igualdad de cantidad de material reproductor aplicable á la procreación. Es, pues, la metamorfosis una forma evolutiva que aumenta las proporciones de la fecundidad, esto es, el número de descendientes producidos por una cantidad dada de materia formativa, y tiene

por consiguiente una gran importancia fisiológica en el régimen de las múltiples relaciones de la naturaleza viviente.

En tiempos pasados se trató de explicar de una manera teleológica esa evolución indirecta que se realiza mediante múltiples reducciones y cambios de forma, ó sea la metamorfosis, atribuyéndole el objeto de aumentar la fecundidad, para cumplir la necesidad de órganos de protección y nutrición de seres embrionarios venidos prematuramente á la vida libre, en estado de organización simple é incompleta (R. Leuckart). Con la demostración de tales relaciones de reciprocidad entre los órganos embrionarios y las exigencias especiales de la protección y nutrición, se ha conseguido un factor importante para la comprensión de los aparatos especiales, pero no se ha dado explicación alguna de ellos. Para conseguirla es necesario recurrir á los principios del darwinismo y á la doctrina de la descendencia, según la cual la forma y estructura de las larvas está en relación con la evolución paleontológica (*filogenia*), derivándose las formas en términos de que los estados embrionarios iniciales corresponden á formas animales primitivas, y las más avanzadas á otras posteriores y de más elevada organización. En este sentido los procesos evolutivos del individuo aparecen como una recapitulación más ó menos completa de la embriología de la especie, con múltiples modificaciones producidas por adaptación en la lucha por la existencia y particularidades secundariamente adquiridas (ley fundamental de Federico Muller, admitida por anatómicos antiguos como F. Meckel, y llamada por Haeckel *ley fundamental biogenética*). La historia originaria de la especie se hallará tanto más completamente reproducida en la embriogenia del individuo cuanto más larga sea la serie de los estados larvarios que éste atraviese, y se conservará con tanta mayor fidelidad cuanto menores sean las particularidades de los estados larvarios adquiridas independientemente y más avanzada la época en que se manifiesten. Hay, sin embargo, gran número de formas larvarias que sólo pueden explicarse por la adaptación (casi todas las larvas de insectos), y entre las larvas de los crustáceos, que á menudo sufren una larga serie de transformaciones, son pocas las que, como el período de Mysis de los macruros, tienen verdadera significación filética. Las más jóvenes de estas larvas, como la *Zoea* de los decápodos y la *Nau-*

plius, que tiene igual importancia para los entomostráceos y malacostráceos, no indican en manera alguna, como se creía antes, la existencia de grupos primitivos, progenitores de los zoeópodos y naupliados, pues que presentan vestigios indubitables de caracteres secundarios adquiridos por adaptación y relegados á las formas embrionarias. En cambio la larva de Loven (*Trocophora* ó *Trochosphera*), muy esparcida entre los anélidos y moluscos, implica gran importancia filética, porque atestigua la existencia de un tronco progenitor común á todos estos grupos.

La metamorfosis es, por lo tanto, un hecho íntimamente ligado con la evolución filogenética y notoriamente la forma primaria de la evolución.

Los documentos históricos adquiridos por la embriología se van borrando lentamente por efecto de la simplificación y abreviación del desarrollo libre, quedando relegadas á la vida embrionaria las sucesivas fases de transformación, que al abrigo de las envolturas del huevo y á expensas de un abundante material nutritivo (vitelo secundario, albúmina, nutrición placentaria) se realiza con más rapidez y en forma más abreviada (cangrejos, mamíferos). El desarrollo completo constituye, por consiguiente, en los animales de evolución directa una metamorfosis compendiada y simplificada, y comparado con la metamorfosis es el desarrollo directo una forma *secundaria* de evolución.

GENERACIÓN ALTERNANTE; POLIMORFISMO; HETEROGONÍA Y DISOGONÍA

Tanto en la evolución directa como en la indirecta por medio de metamorfosis, las sucesivas modificaciones de forma se desenvuelven durante la vida del mismo individuo. Hay otras formas de desarrollo libre en las que el individuo sólo atraviesa una parte de las transformaciones, manifestándose otra parte de ellas en los descendientes por él producidos. El ciclo vital de la especie se halla así representado por dos ó más generaciones, que bajo formas y organización diferentes se alimentan y reproducen en diversas condiciones.

Estas formas evolutivas constituyen la *generación alternante*