

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*

(*metagenesis*), ó sea la alternativa uniforme de una generación sexualmente desarrollada con otra ú otras que se reproducen asexualmente. Descubierta en las salpas por el poeta Chamisso (1), pero abandonada al olvido durante dos decenios, la generación alternante fué nuevamente descubierta por J. Steenstrup (2) y comprobada como regla evolutiva en la reproducción de una serie de animales (*medusas, trematodes*). Esta forma evolutiva consiste esencialmente en que los animales sexuados producen descendientes que se mantienen durante toda su vida distintos de sus padres, pero son aptos para la reproducción y engendran asexualmente (funcionando como *nutrices*) una cría que reproduce la organización y género de vida de los antecesores sexuados, ó se multiplica también asexualmente, no volviendo á reaparecer el animal sexuado hasta la siguiente generación. En el último caso se da á la primera generación el nombre de *prenutriz* y á la segunda el de *nutriz*; la vida de la especie se compone, pues, de tres generaciones sucesivas (animal sexuado, *prenutriz* y *nutriz*). El desarrollo de las dos, tres ó muchas generaciones puede ser directo ó consistir en una metamorfosis más ó menos complicada, é igualmente la *nutriz* presenta algunas veces analogía con la forma sexuada en cuanto á su nutrición y grado de organización (salpas) y otras presenta relaciones análogas á las que existen entre la larva y el animal adulto, *medusas*. Tenemos, pues, que distinguir varias formas de generación alternante que genéticamente derivan y se explican de diverso modo.

La última, análoga por sus condiciones á la metamorfosis, podemos explicarla en la mayoría de los casos suponiendo que la forma *nutriz*, que corresponde á un estado inferior del desarrollo del tronco primordial, ha heredado de éste la aptitud para la reproducción asexual, al paso que la reproducción sexual recae en el miembro más elevado filéticamente; ejemplo, la *metagenesis* de las medusas discóferas. La planula ciliada (gástrula con la boca primitiva cerra-

(1) Adalberto Chamisso: *De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione terræ auspicante comite N. Romanzoff duce Ottone de Kotzebue annis 1815, 1816, 1817, 1818 peracta*, fasc. I, *De salpa*. Berolini, 1819.

(2) J. J. Steenstrup: *Ueber den Generationswechsel, etc., übersetzt von C. H. Lorenzen*, Kopenhague, 1842.

da), después de salir del huevo y de moverse vivamente durante largo tiempo, se fija por el polo dirigido hacia delante cuando se mueve, y en el polo libre aparece una nueva abertura bucal, alrededor de la cual crecen sucesivamente uno, dos, cuatro, ocho, y últimamente diez y seis tentáculos, en tanto que el amplio ámbito bucal se eleva en forma de cono contráctil (fig. 139). En el interior de la cavidad gástrica resaltan cuatro elevaciones gástricas, acompañadas de haces musculares longitudinales que se extienden desde

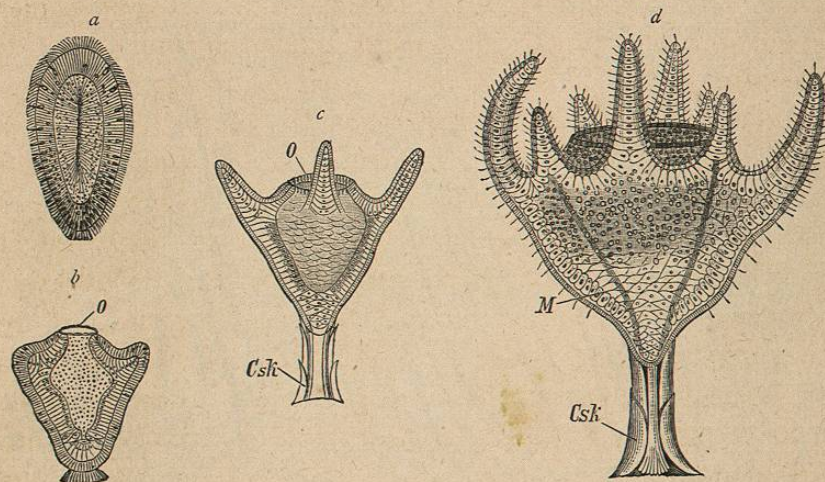


Fig. 139. — Desarrollo de la plánula de *Chrysaora* hasta la forma de *Scyphistoma* de ocho tentáculos. — *a*, plánula didérmica con hendidura gástrica estrecha. — *b*, la misma después de quedar fija y abrirse una nueva abertura bucal *o*, en el período de formación de tentáculos; *c*, pólipo *scyphistoma* con cuatro tentáculos; *Csk*, esqueleto cuticular; *d*, *scyphistoma* de ocho tentáculos con boca extensamente abierta; *M*, músculo longitudinal de las prominencias gástricas.

el pie hasta la base del cono lineal. Luego que el pólipo, que en este período constituye el *Scyphistoma* (*Scyphostoma*), gracias á condiciones favorables de nutrición ha llegado á ciertas dimensiones, se forman en la parte anterior del cuerpo estrangulaciones anulares, que la dividen en una serie de secciones segmentarias. Primero se estrangula la más anterior, la que comprende la corona de tentáculos, y sucesivamente se van formando nuevos segmentos anulares de delante á atrás, quedando sin dividir la porción terminal abultada del cuerpo del pólipo. El *Scyphistoma* se ha convertido en *Strobila*, que á su vez recorre varias fases evolutivas. Al paso que se atrofian los tentáculos, los segmentos sucesivos formados

por las estrangulaciones se convierten en discos pequeños aplanados con apéndices lobulares y cuerpos marginales (tentáculos atrofiados), que se desprenden uno á uno, constituyendo las larvas de medusas en estado de *Ephyras* (fig. 139, *g, h*).

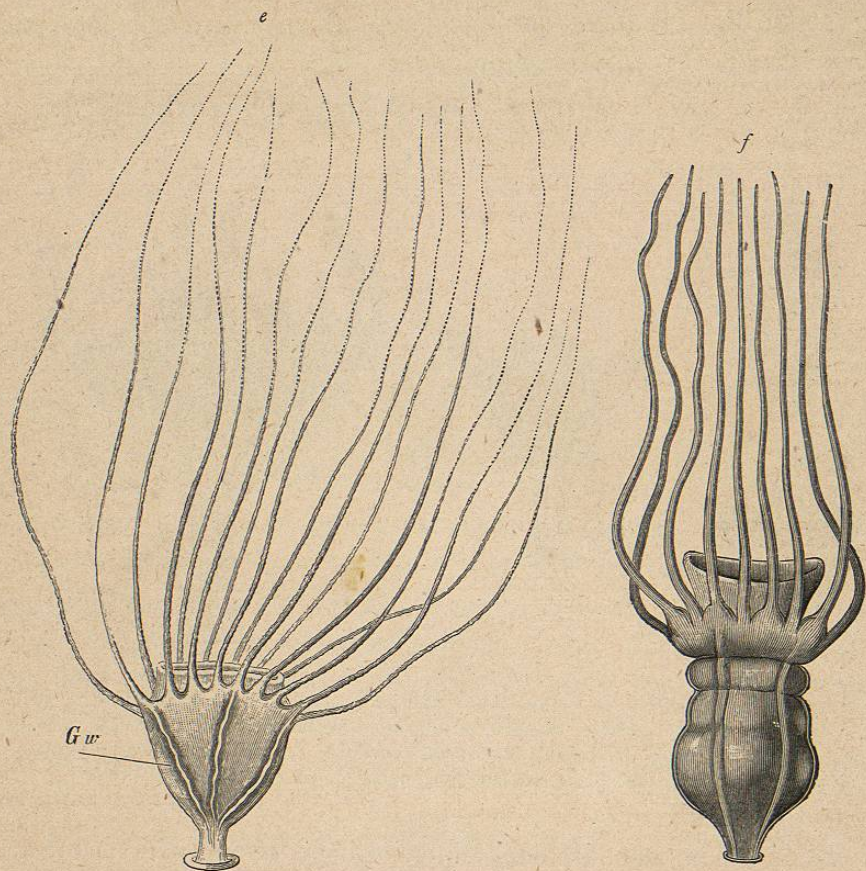


Fig. 139. — *e*, *Scyphistoma* de diez y seis tentáculos (pequeño aumento); *Gw*, prominencias gástricas. — *f*, formación incipiente de la *Strobila* de *Chrysaora*; la corona tentacular se conserva sin variación hasta las eminencias bucales.

En otros casos en que la nutriz y el animal sexuado son morfológicamente iguales (como en las salpas), ha debido desarrollarse la metagénesis (como del hermafroditismo la separación de los sexos) por vía de división del trabajo de animales sexuados, primitivamente iguales en conformación y aptos para producir retoños. Para el desarrollo de la cadena uniforme de retoños (en el estolón prolifero) ha sido una ventaja que en los individuos que los produ-

cen se haya interrumpido la reproducción sexual, y que los órganos reproductores se hayan atrofiado hasta desaparecer por completo, al paso que en los individuos reunidos en cadena se desarrollan los órganos muy desde el principio y se atrofian por completo los rudimentos del estolón prolifero.

De igual manera que en la reproducción asexual por retoños se producen colonias y animales aislados cuando los retoños no se separan del individuo matriz, así también hay formas determinadas de generación alternante en que quedan permanentemente unidos la nutriz y el animal sexuado (hidroides). Cuando los individuos que retoñan de una colonia, en vez de estar todos conformados de igual manera en estado de individuos nutrices y sexuados, difieren por su organización en términos de que contribuyen con funciones y trabajos distintos al sostenimiento de la colonia, se halla realizada la forma de generación alternante conocida con el nombre de *polimorfismo* (1), que se encuentra en un grado máximo de desarrollo en las colonias polimorfas de los *sifonóforos*. Esta forma de generación alternante se distingue poco ó nada de la metamorfosis, porque se trata en ella de la producción de estados individuales que en un caso forman conjuntos orgánicos y en otro llegan á existir independientemente (gusanos planos, *Tenia*, *Bothriocephalus*, *Ligula*, *Caryophyllæus*).

Es otra forma de reproducción, análoga á la metagénesis, pero

(1) R. Leuckart: *Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitsteilung in der Natur*, Giessen, 1851.

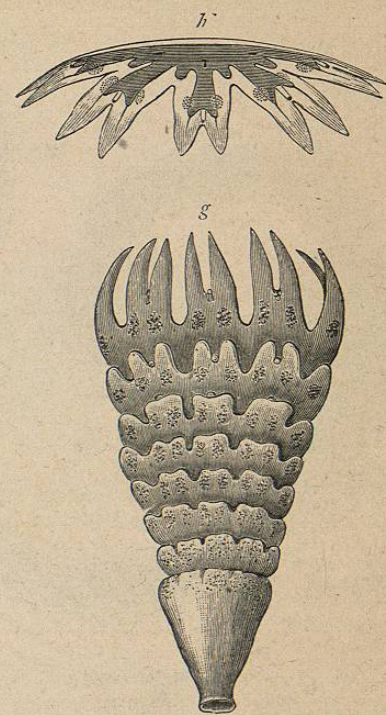


Fig. 139. — *g*, *Strobila* completamente formada con *Ephyras* que se van desprendiendo. — *h*, *Ephyra* libre (de 1'5 á 2 milímetros de diámetro).