

explicable de distinto modo, la *heterogonía*, no conocida hasta hace poco tiempo. Se caracteriza esta forma por la sucesión de generaciones sexuales diversamente conformadas y que viven en condiciones de nutrición distintas, de las cuales una ó varias se pueden reproducir agamogenéticamente, por evolución espontánea de los

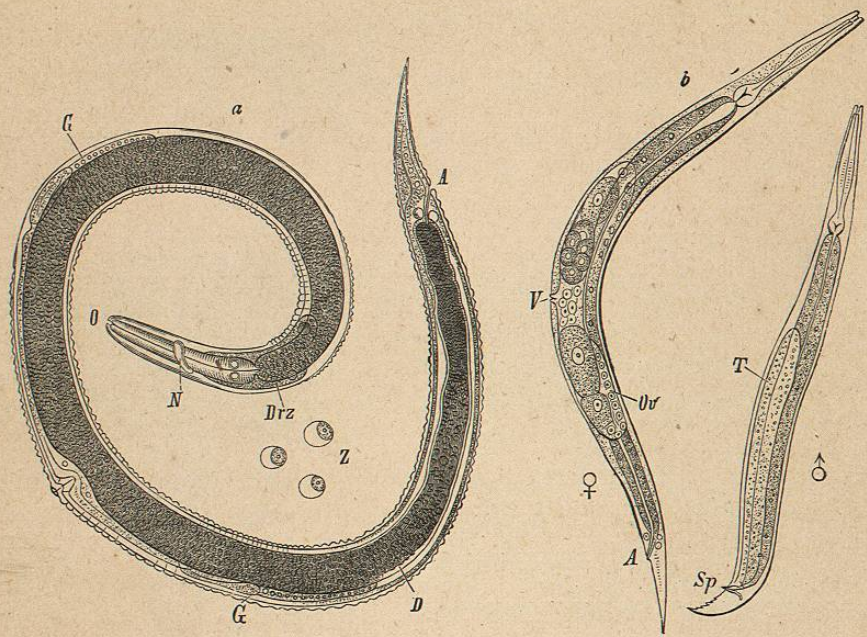


Fig. 140. — *a.* *Rhabdonema nigrovenosum*, de unos 3 á 5 milímetros de longitud, en el período de madurez masculina; *S*, glándulas genitales; *O*, boca; *D*, intestino; *A*, ano; *N*, anillo nervioso; *Drz*, células glandulares; *Z*, zoospermo aislado de las mismas. — *b.* Forma de *Rhabditis*, macho y hembra, de la misma, de 1'5 á 2 milímetros de longitud; *Ov*, ovario; *T*, testículo; *V*, orificio genital femenino; *Sp*, espícula.

huevos, con ausencia de individuos machos. La heterogonía, comprobada primero en nematodos pequeños (*Rhabdonema nigrovenosum* y *Leptodera appendiculata*), sólo puede explicarse por la adaptación á condiciones de vida diferentes. Según que el animal se desarrolla como parásito en condiciones favorables de nutrición, ó libremente con escasez de materias nutritivas en el suelo húmedo ó en agua cenagosa, se conforma el cuerpo del animal sexuado de manera tan distinta, que nos inclinaríamos á colocarlos en géneros diferentes. En el *Rhabdonema nigrovenosum*, del pulmón de los batracios, y en su correspondiente de vida libre, el *Rhabditis*, las

dos generaciones se suceden con rigurosa alternativa, y otro tanto sucede en algunos otros casos de heterogonía de nematodos pequeños, no conocidos hasta época muy reciente (*Rhabdonema intestinalis* del intestino del hombre, *Rhabditis stercoralis*, *Allantonema mirabile* con su generación libre de *Rhabditis*) (fig. 140, *a*, *b*). No así en la *Leptodera appendiculata*, en que la reproducción alternante no es una condición necesaria, y según las condiciones aparece una ú otra forma.

En los insectos se observan formas de heterogonía en las que alterna el desarrollo partenogenético del huevo con el de huevos fecundados y frecuentemente se manifiesta un marcado polimorfismo de individuos pertenecientes á una especie. Así, por ejemplo, en los pulgones de las

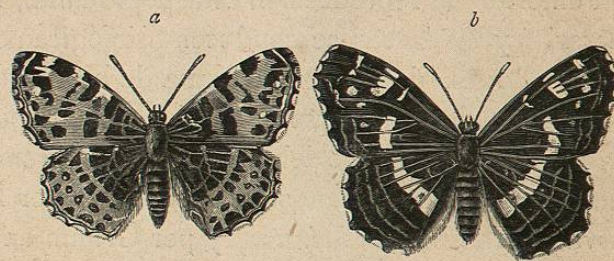


Fig. 141. — *Vanessa (prorsa) levana* hembra. *a*, forma de invierno; *b*, forma de verano, según Weismann.

cortezas (*Chermes*) y en los de raíces (*Phylloxera*), una ó más generaciones (aladas ó sin alas) se reproducen partenogenéticamente y están constituídas por hembras ovíparas, al paso que en cierta época del año aparece una generación de machos y hembras que ponen huevos y se distinguen por la reducción de las piezas de la boca y del aparato digestivo y por la pequeña magnitud del cuerpo. Se puede considerar como un grado previo de heterogonía el dimorfismo estacional, que se observa muy pronunciado en muchas mariposas, como la *Vanessa (prorsa) levana*, y que está caracterizado por aparecer en diferentes épocas del año generaciones cuyas alas presentan colores y dibujos diferentes (fig. 141).

Tales formas de heterogonía tienen gran semejanza con la generación alternante, especialmente cuando las generaciones partenogenéticas se adaptan á la falta de cópula y fecundación, y en su condición de hembras agamas ineptas para la cópula experimentan en su aparato generador modificaciones que las distinguen de las hembras aptas para la cópula. Este caso se encuentra en ciertos

pulgonos cuya reproducción se ha calificado por mucho tiempo, siguiendo la opinión de Steenstrup y Siebold, de generación alternante, hasta que se impuso la opinión que la calificó de heterogónica (Claus), fundada en los procesos de reproducción de especies afines (*Chermes*). Según esta opinión, las nutrices vivíparas de los pulgonos son una forma de hembras de conformación distinta adaptadas á la reproducción partenogenética y su germígeno no es otra cosa que el ovario modificado.

Se dan, sin embargo, casos en que el desarrollo partenogenético del huevo empieza muy al principio en el ovario rudimentario del embrión; la reproducción está, por lo tanto, relegada al período larvario, y las larvas se conducen fisiológicamente como nutrices. Resulta, pues, de aquí una forma de heterogonía semejante á la generación alternante que se explica como dependiente de un desarrollo partenogenético del huevo ocurrido prematuramente. Ejemplos de este género han sido observados por N. Wagner en una larva de *Cecidomya* (*Miastor*) y por Grimm en ninfas de una especie de *Chironomus*. La forma embrionaria ó larva no desarrollada tiene ya la aptitud para reproducirse mediante sus rudimentos germinales, y á este fenómeno se le ha dado el nombre propuesto por C. E. de Baer de *pediogénesis*.

Si se quiere dar al cuerpo reproductor la significación de un germígeno y á las células en él contenidas la de células germinativas ó esporos, la reproducción de las cecidomias entrará en la categoría de generación alternante, interpretación tanto menos sostenible cuanto que el concepto de espora, tomado del reino vegetal, no encuentra en los metazoos hecho alguno en qué fundarse, y por lo tanto es inadmisibile. Las células reproductoras de los metazoarios, que han sido consideradas como esporos ó células germinativas, derivan seguramente en todos los casos del complejo celular que representa el esbozo del ovario, y es apreciable casi siempre en los períodos tempranos de la evolución embrionaria.

En conformidad con lo expuesto, apenas es dudoso que el desarrollo de los distomas, referido hasta ahora á la generación alternante, corresponde á una forma de heterogonía combinada con pediogénesis. Después de terminada la segmentación y el desarrollo embrionario, los embriones ciliados (fig. 142 *a* y *b*) abandonan, casi

siempre en el agua, sus envolturas ovulares y penetran por emigración autonómica en el cuerpo de un caracol, penetrando en su cavidad vital para transformarse en ella en un esporocisto tubuloso ó ramificado (fig. 142 *c*), ó en una *redia* provista de boca y rudimentos de tubo digestivo (fig. 142 *a*). Estas formas evolutivas, las más inferiores morfológicamente, producen, mediante gránulos germinales ó esporos, una generación de descendientes que se hacen libres

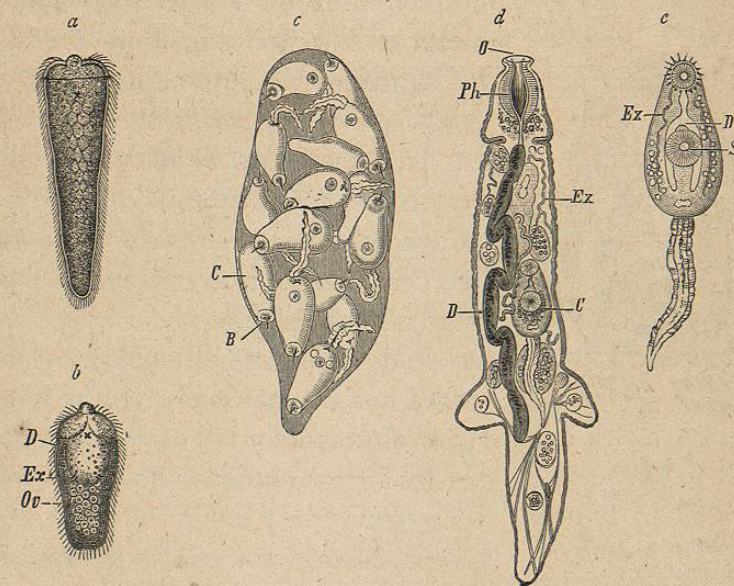


Fig. 142. - Desarrollo del *Distomum*, en parte según Leuckart. - *a*, embrión ciliado del *distomum hepaticum* apto para la natación. - *b*, el mismo contraído con rudimento intestinal *D*, y acumulo de células *Ov* (esbozo de glándula genital); *Ex*, aparato ciliado del vaso acuífero rudimentario. - *c*, esporocisto procedente de un embrión de *distomum* lleno de cercarias (*C*); *B*, aguijón de una cercaria. - *d*, redia con boca (*O*), faringe (*Ph*) é intestino, *D*; *Ex*, órgano excretor; *C*, cría de cercarias en el interior del mismo. - *e*, cercaria libre; *S*, ventosa; *D*, tubo digestivo.

en estado de *cercarias* (fig. 142 *e*), y después de perder el aguijón bucal y la cola, se adhieren al cuerpo de un portador intermedio (fig. 143 *d*), y desde aquí pasan al organismo que les ha de dar albergue definitivo y en él se convierten en animales sexuados. Es en extremo probable también en este caso que el órgano reproductor de cuyas células proceden las cercarias represente el conjunto celular del esbozo del ovario, cuyos elementos se desarrollan sin intervención de zoospermos ó sea partenogenéticamente. Los túbulos germinativos (esporocistos ó redias) serían en este caso larvas aptas para la reproducción; pero las cercarias representan

una segunda fase larvaria más adelantada. Provistas de apéndice caudal, y frecuentemente de ojos y de aguijón bucal, presentan, salvo la falta de órganos sexuales, gran semejanza con los animales sexuados, estado al que no llegan hasta que penetran en el cuerpo de un animal, casi siempre de organización superior, y después de haber perdido sus órganos larvarios.

Aceptando el concepto de espora como un producto de reproducción asexual, se hace imposible establecer en la práctica un límite preciso entre la generación alternante y la heterogonía, porque se carece de criterio absoluto para establecer la diferencia entre el espora y el huevo que se desarrolla partenogenéticamente. Pero si se consideran, como parece más exacto, los esporos como células del esbozo del ovario, capaces de desarrollarse espontáneamente, se tendrá una distinción clara entre la generación alternante y la heterogonía, puesto que las formas nutrices sólo se reproducen por gemmación y excisión, mientras que la reproducción por células germinativas, consideradas como ovicélulas susceptibles de evolución espontánea, entra en la heterogonía.

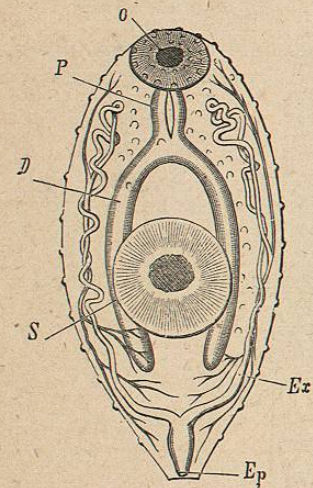


Fig. 143. - *Distomum* joven, según La Valette. *Ex*, truncos del sistema acuífero; *Ep*, poro excrementicio; *O*, abertura bucal con ventosa; *S*, ventosa abdominal; *P*, faringe; *D*, intestino en forma de herradura.

Es carácter esencial, así de la heterogonía como de la generación alternante, la distinta conformación de las generaciones que se suceden durante la vida de la especie y alternan casi siempre con exacta regularidad. Hay, sin embargo, otras formas de reproducción, sucediéndose en la evolución del individuo dos estados susceptibles de reproducirse de modo distinto. Estas formas tienen gran interés para explicar el modo de origen de la generación alternante y de la heterogonía, porque son en cierto modo como grados previos de la sucesión alternativa de dos ó más generaciones de individuos. A este orden pertenece la generación llamada alternante de ciertos corales (*Blastotrochus*), que en la primera edad se reproducen por gemmación, sin

perder por eso la aptitud de llegar al período de madurez sexual.

Deben ser incluidos en la categoría de la heterogonía incompleta los procesos de reproducción de los filópodos y rotatorios, cuyas hembras producen huevos de verano (con evolución partenogenética), y más tarde huevos de invierno, que necesitan fecundación (*Dafnides*). La verdadera heterogonía sólo podría reconocerse en el caso en que sea demostrable la existencia de generaciones especiales, y en el caso mencionado partenogenéticas, que se reproduzcan sin machos, á la vez que generaciones especiales sexuales, presentándose en las primeras particularidades relacionadas con la no necesidad de la fecundación.

Se ha dado el nombre de *disogonía* á una forma de reproducción que tiene algo de la heterogonía, pero en realidad difiere de ella. Es común en las medusas lobuladas y consiste en la reproducción sexual en dos diferentes formas del individuo, la larva y la forma morfológicamente desarrollada. Según ha demostrado Chun, las larvas cidipiformes del *Eucharis* y *Bolina* adquieren la madurez sexual, probablemente bajo la influencia de una temperatura elevada, inmediatamente después de haber abandonado la envoltura ovular; pero después de haber depuesto los huevos fecundados retrogradan las capas sexuales para desarrollarse lentamente hasta llegar á medusas lobuladas. En este estado necesitan muchos meses para llegar por segunda vez á la madurez sexual, de modo que la metamorfosis interrumpe la actividad sexual. De esta manera disógona (pudiera llamarse polígona) se conducen también muchas medusas hidroides (*Eucope variabilis*) y algunos sifonóforos (*Forskalia*, *Halistemma*), que producen productos sexuados en diferentes períodos de su evolución antes de entrar en el período final de su desarrollo morfológico.