

MORPHOGENIA ANIMAL

1.02

GASTRULA E PLANULA

(AS THEORIAS PHYLOGENICAS DE HÆCKEL E DE RAY-LANKESTER)

POR

EDUARDO BURNAY



LISBOA

TYPOGRAPHIA DA ACADEMIA REAL DAS SCIENCIAS

1883

INSTITUTO NACIONAL DE HISTORIA Y GEOGRAFIA
GABRIELA R. PAVIA

Sala A
Est. 11
Tab. 2
N.º 37

MORPHOGENIA ANIMAL

GASTRULA E PLANULA

Publicações do auctor

Da craneologia como base da classificação anthropologica—1 vol. 1880.

Sobre a atomicidade (trad. de Naquet)—1 folheto, 1873.

Redacção do jornal «Estudos Medicos» (1878 a 1880):
Molestia (Ensaio de philosophia medica) —n.º 9 a 15.

Do poder medicamentoso—n.º 2.

*Synopse descriptiva das operações realizadas com assistencia do curso do
4.º anno da faculdade de medicina no anno escolar de 1878 e 1879*—
n.º 20 a 22.

Analyse physiologica dos tecidos (Conferencia no Instituto de Coimbra)—
n.º 23 (a cont.)

No «Commercio de Portugal» 1881.

Uma controversia anthropologica (Resposta a uma critica do snr. Oliveira
Martins)—n.ºs 649, 51, 55, 61, 67, 74, 87, 96, 711, 23 e 33.

INV.- N° 2239

MORPHOGENIA ANIMAL

GASTRULA E PLANULA

(AS THEORIAS PHYLOGENICAS DE HÆCKEL E DE RAY-LANKESTER)

POR

EDUARDO BURNAY



LIBRARY OF THE
MUSEUM OF NATURAL HISTORY

RC
MNCI
59
BUR

LISBOA

TYPOGRAPHIA DA ACADEMIA REAL DAS SCIENCIAS

1883

8333

MORPHOGENIA ANIMAL

GASTRELLA EPILAZIA

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS
CHICAGO, ILL.

EDUARDO BURNAY

1891

1891

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS

1891

DISSERTAÇÃO DE CONCURSO
À
SUBSTITUIÇÃO DA CADEIRA DE ZOOLOGIA
NA
ESCOLA POLYTECHNICA DE LISBOA

AO JURY

O presente opusculo tem apênas em vista satisfazer á letra do programma do concurso a que se destina, que exige uma dissertação expressamente escripta para elle.

Propondo-me pela segunda vez a uma vagatura no ensino da zoologia, e tendo na primeira apresentado um trabalho de maior desenvolvimento, o qual teve então a fortuna de merecer a benevolencia do jury, julguei-me agora dispensado dos encargos materiaes de uma mais larga publicação.

Lisboa, 27 de dezembro de 1882.

Eduardo Burnay

GASTRULA E PLANULA

«A fôrma desenvolvida e historica
estudada pela theoria de Hæckel,
e á qual este dá o nome de *Gastrula*
ou *Gastræa*, é identica á mi-
nha *Planula diploblastica*, com a
differença que essa fôrma tem uma
bocca.»

RAY-LANKESTER

I

Os problemas da phylogenia animal e sua resolução

«A ontogenia não é mais do que a recapitulação summaria da phylogenia».

HÆCKEL.

Começa a ser bastante ociosa e quasi casuistica a discussão da doutrina geral do transformismo, que o genio de Lamark enunciou, e que Darwin e Hæckel tão brilhantemente confirmaram e completaram. Os argumentos de parte a parte estão de sobejo produzidos e reproduzidos, e é licito já affirmar que a victoria cabe definitivamente á doutrina naturalista. A *hereditariedade* e a *variabilidade* são propriedades physiologicas perfeitamente demonstradas, tanto para os animaes como para os vegetaes, e a *luta para a vida* e a *selecção natural*, manifestações e resultados do conflicto dos sêres, são por si factos que os mais decididos e abalisados contradictores da theoria transformista, como Quatrefages, entendem não poder negar¹. Admittida a exist-

¹ Quatrefages. *L'espece humaine*, 1879, p. 68.

tencia d'estes quatro factores, ainda quando outras razões não proclamassem o transformismo, a existencia do facto geral que elle exprime teria de se aceitar como uma conclusão, não só racional, mas logicamente necessaria, como tivemos já occasião de o demonstrar¹.

O problema do dia, pois, não está já em reconhecer se os sêres derivaram uns dos outros por transformações naturaes e successivas, ou se constituiram objecto de creações distinctas, especie por especie, mas sim em apurar as condições geraes e especiaes da evolução das fórmas, averiguando a gēnealogia d'estas e os processos e causas mediante os quaes aquelles phenómenos se realisaram. Este complexo problema constitue o fim da sciencia denominada *phylogenia*, (de *φυλή*, tribu), isto é, da sciencia da *gēnese dos grupos*, sciencia que constitue um ramo de outra mais geral, a *morphogenia*, cujo objecto é a *gēnese das fórmas*.

Essa gēnese das fórmas estuda-a a morphogenia, já concretamente em relação aos individuos de cada especie nas diversas phases do seu desenvolvimento desde o ovo, já abstractamente em relação aos *typos morphologicos* das varias especies e outros grupos taxonomicos, nas suas relações de remoto ou proximo parentesco, tomando ali o nome de *ontogenia* e aqui o de *phylogenia*.

Como se vê, a ontogenia é propriamente uma parte da anatomia e da physiologia e equivalente quasi do

¹ E. B. *Uma controversia anthropologica*. Commercio de Portugal. n.º 651.

termo embryologia. As relações porém entre o desenvolvimento ontogenico e o desenvolvimento phylogenicico são tão intimas e significativas, que a ontogenia é realmente a base da phylogenia e pertence assim tambem ao quadro dos estudos zoologicos.

Trata-se, por exemplo, do problema phylogenicico geral da arvore genealogica animal. No campo da doutrina transformista todos os grupos taxonomicos, a maior ou menor distancia, são parentes. Quaes são porém os laços que os prendem entre si? Onde os typos de transição? Onde o criterio da sua collocação na serie?

Entregue aos seus proprios recursos e methodos, isto é, dentro do dominio da zoologia strictamente considerada, a phylogenia não póde responder. Como recursos, falta-lhe a infinidade de typos de transição que de todo desapareceram. Como methodo, acha-se reduzida á anatomia comparada como a fazia Cuvier, guiado apenas pelo criterio morphologico das semelhanças e dessemelhanças e pela impressão subjectiva. Os subsidios que a zoologia paleontologica póde fornecer, insufficientes no numero e qualidade, e dependentes sempre do acaso das descobertas, participam de resto d'estes mesmos inconvenientes.

O problema phylogenicico é a ontogenia que o resolve. E resolve-o partindo do *principio biogenico fundamental de Müller*, segundo o qual as phases ontogenicas representam abreviadamente os longos estadios do desenvolvimento phylogenicico.

Os laços que ligam os diversos grupos e estabelecem a transição de uns para os outros são effectivamente

fórmãs paleontologicãs, que, no esforço da adaptação se eliminaram, dando nascimento ás de hoje, e da grande maioria das quaes não possuímos vestígios fossilizados. Cada uma porém, ao desaparecer, deixou em herança á que d'ella nasceu o seu cunho typico, o qual, a cada reproducção individual da nova fórma constituida, esta tem de affectar antes de atingir os seus caracteres proprios e definitivos. É a accumulacão d'estes factos de herança, através das successivas gerações e transformações, que faz da ontogenia de cada especie o seu compendio historico desde as mais remotas origens. É depois o estudo ontogenico comparado das diversas especies, que, pela similitude reciproca das phases do seu desenvolvimento ou pela similhaça d'estas com typos definitivos da serie zoologica actual, permite estabelecer a proximidade dos parentescos e a communitade das origens entre os diversos grupos taxonomicos.

Os recursos da paleontologia, ainda quando abundassem os fosseis, não poderiam nunca prestar-nos um tal auxilio. Emquanto effectivamente a ontogenia nos mostra as relações entre as fórmãs consequentes no laço physiologico e observavel da continuidade do desenvolvimento, do confronto dos exemplares actuaes com os paleontologicos nunca podem resultar, como dissémos, senão relações de character puramente mental.

O problema da genealogia animal é pois a ontogenia que o resolve. É tambem a observação attenta dos phenomenos por esta patenteados que nos esclarece sobre o processo por que as fórmãs actuaes se destaca-

ram das que as precederam, pois a ontogenia, sendo a herdeira e representante da phylogenia, as suas differenciações tendem a realisar-se n'uma mesma ordem chronologica que as d'esta, e a seguir tambem condensada e abreviadamente processos identicos, embora muitas vezes influencias secundarias de adaptação os transformem a ponto de fazer desconhecer a realidade de tal lei.

Esta hypothese fôra prevista no principio que Fritz Müller definiu no seu livro *Für Darwin* e que o professor Giard enuncia pela seguinte fórmula: A serie de phases que apresenta o desenvolvimento de um embrião pôde a pouco e pouco ser abreviada, porque a evolução do sêr perfeito tende a fazer-se o mais depressa possivel; pôde ser falseada na luta para a existencia quando a embryogenia se faz por larvas dotadas de vida independente¹. Hæckel, referindo-se á ontogenese regular e explicita, e á que é irregular e falseada e se pôde observar, tanto nas larvas livres, como nos embriões vivendo na intimidade materna, pois que aqui egualmente se podem fazer sentir causas influentes de variação, Hæckel, dizemos, denomina a primeira *Palingenia* e a outra *Cænogenia*. Segundo a influencia cænogenica se manifesta no tempo ou no espaço, assim se diz tambem que ha *heterochronia* ou *heteropia*.

Possuir estas noções theoricas é indispensavel. Re-

¹ Huxley. *Anatomie comparée des invertébrés*, 1877. Introducção de A. Giard, p. xxxiv.

conhecer porém n'uma dada phase ontogenica o seu character primitivo ou adquirido, o que n'ella pertence á herança ou á adaptação, eis o grande escolho da sua applicação, o grande embaraço á solução do problema phylogénico.

Foi tentando a resolução d'estas difficuldades, que inteiramente tendiam a relegar as questões d'esta natureza para o campo do subjectivismo por falta de criterio positivo, que Giard concebeu a sua theoria da *degeneração gordurosa normal*, ou *nécrobiose phylogénica*¹.

Esta theoria resume-se no seguinte:

Quando a um tecido organico é diminuida por qualquer causa a nutrição, esse tecido atrophia-se, ou desaparece, já por gangrena, já por degeneração gordurosa. Por outro lado, quando um orgão que tem desempenhado um papel activo e importante na economia vital de um grupo taxonomico, deixa, por quaesquer circumstancias de novas adaptações, de ser util, a consequencia necessaria é a diminuição ou suspensão do seu exercicio e a correlativa diminuição ou suspensão da sua nutrição, sobreaggravada além d'isso pela natural derivação nutritiva que d'elle forçosamente se dá para as partes cuja actividade veiu substituir a sua. N'este caso, porém, como as causas que operam teem em persistencia o que lhes falta em intensidade, a hypothese da necrobiose gangrenosa acha-se eliminada, e ainda quando possesse realisar-se é claro que atalharia nos individuos

¹Huxley *Anatomie comparée des invertébrés*, 1877. Introducção de A. Giard, p. xxxv.

a ulterior evolução do grupo. As consequências da perturbação nutritiva através da evolução phyletica limitam-se pois á atrophia e á degeneração gordurosa. É evidente tambem que a observação, na ontogenia d'um dado grupo, de um órgão atrophiado indica communi-
dade original d'esse grupo e d'aquelles outros em que apparece o órgão não atrophiado. Em vez do órgão encontra-se uma massa granulo-gordurosa de existencia transitoria, essa massa, exprimindo apenas uma phase mais adiantada do processo atrophico, é egualmente representante do órgão condemnado e leva portanto ás mesmas precedentes illacções. A generalisação d'esta ultima conclusão conduz á seguinte formula: A interferencia normal do processo de degeneração gordurosa na evolução ontogenica caracteriza a existencia de uma adaptação phylogena.

Tal é a theoria de Giard, cujas praticas applicações elle proprio indica nos seguintes termos: « Quando dois processos de formação conduzem por modos differentes ao mesmo resultado morphologico, se um d'elles apresentou n'um dado momento a necrobiose phylogena, pode-se affirmar que este é secundario e o outro primitivo. »

Affigura-se-nos da mais alta importancia a theoria que acabamos de expôr, embora a difficuldade da sua applicação tenha de deixar de pé duvidas e questões, como veremos, e embora tambem tal applicação se possa muitas vezes tornar completamente impossivel por falta de vestigios sensiveis do processo degenerativo. O que porém nos parece não offerecer duvida é a extrema ra-

cionalidade do criterio e o decisivo auxilio que muitas vezes nos poderá facultar no estudo dos problemas phylogenicos.

Conhecidas as relações e processos morphogenicos, a phylogenia indaga tambem as causas determinantes da evolução dos grupos. N'este ponto, porém, a observação directa nada póde dar, e a solução do problema pertence ao dominio imaginoso e fructifero das hypotheses. O que o espirito scientifico exige é que estas se baseiem nas forças naturaes, tanto intrinsecas, como extrinsecas, que dominam as relações das diversas partes dos organismos entre si e com o meio, e não contradigam as leis physicas e biologicas, pois é de indução que as causas determinantes de todo o movimento evolutivo, pelo qual se constituiu a longa cadeia phyletica, não podem ser de natureza diversa d'aquellas que ainda hoje actuam como factores de transformação.

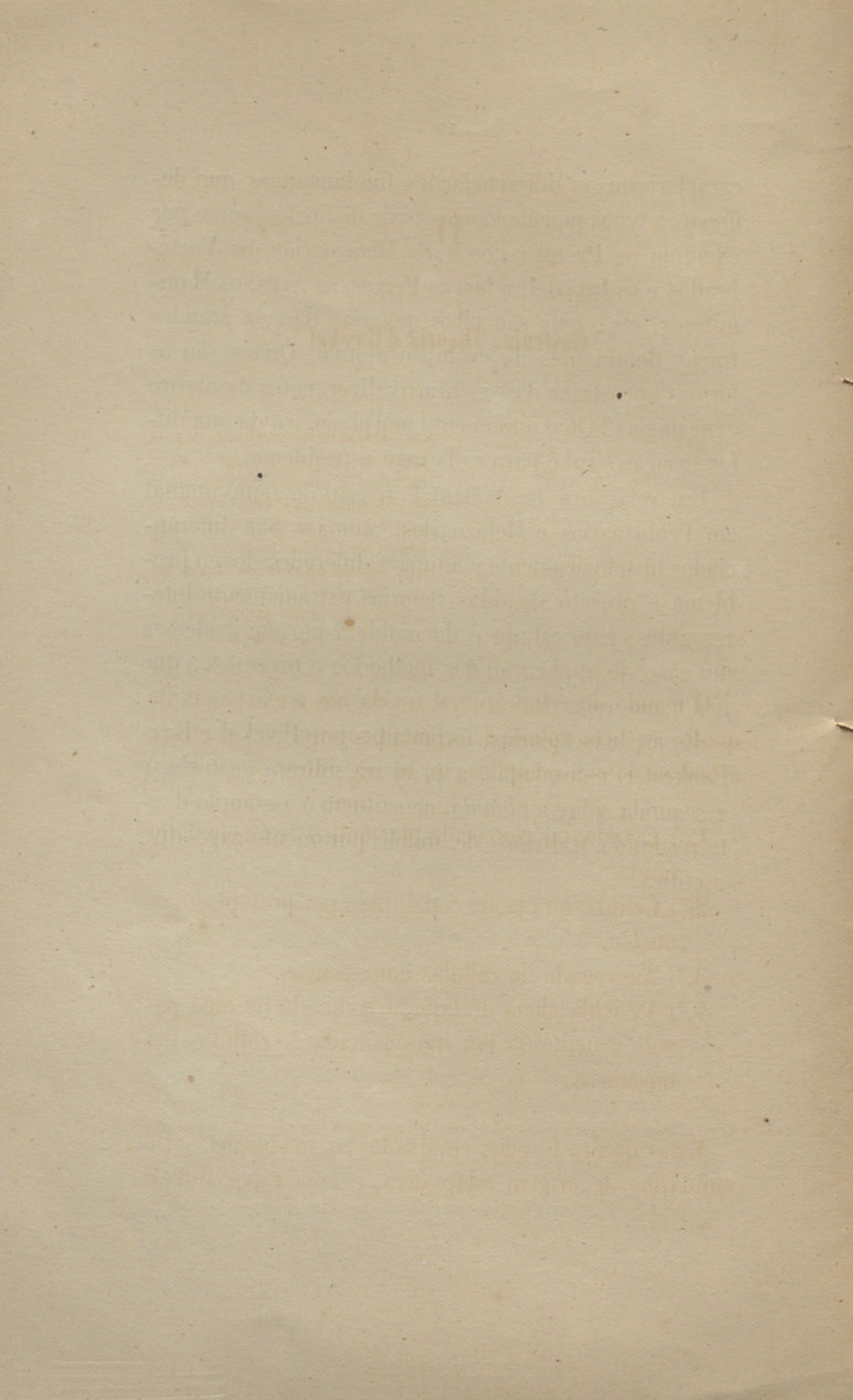
Trouxémos a campo o problema geral da phylogenia animal, sómente para mostrar como é ao methodo ontogenico fundamentalmente, e a causas sempre naturaes, que, em todas as averiguações a que elle obriga, temos de recorrer. O que se diz relativamente ao problema geral refere-se especialmente a cada um dos problemas parciaes de que aquelle se compõe, e que são relativos aos parentescos de cada um dos grupos do quadro taxonomico.

Entre estes teem phylogenicamente capital importancia os que se referem ás grandes divisões, troncos e ramos principaes da arvore genealogica, e em que se

caracterisam as differenciações fundamentaes que definem os typos morphologicos mais distinctos, como por exemplo os Protozoarios e os Metazoarios, os Vertebrados e os Invertebrados, os Peixes, as Aves, os Mamíferos, etc., pois são elles que nos dão os grandes traços dominantes da evolução animal. Quaes são as fórmas ancestraes d'esses braços divergentes da arvore genealogica? Qual o momento morphologico da sua differenciação? Tal é para cada caso o problema.

Em relação á fundamental divisão do reino animal em Protozoarios e Metazoarios, animaes não differenciados histologicamente e animaes differenciados, o problema é objecto de duas theorias extremamente interessantes, cujo estudo é de molde a pôr em evidencia um caso de applicação dos methodos e preceitos a que nos têmos referido.

Essas duas theorias, formuladas por Hæckel e Ray-Lankester, e fundadas, a primeira sobre a *gastrula*, e a segunda sobre a *planula*, constituem o assumpto d'este resumido trabalho, de indole puramente expositiva e critica.



II

Gastrula. Theoria d'Hæckel

«A existencia tão generalizada da gastrula nos grupos zoológicos mais diferentes prova a communitade de descendencia d'esses grupos, a partir de uma mesma fórma ancestral extincta. Essa fórma ancestral, que essencialmente se devia assimilar com a gastrula, denominámo-la ha muito já gastræa».

HÆCKEL

O estudo do reino animal revela-nos a existencia de quatro typos morphologicos primitivos, que são, segundo a ordem da sua complicação, os seguintes:

- 1.º) Cytodo, ou glomerulo plasmatico de fórma indefinida.
- 2.º) Cellula, ou cytodo constituido por protoplasma e nucleo.
- 3.º) Aggregado de cellulas homogeneas.
- 4.º) Vesicula cheia de liquido, e dotada de uma parede constituida por uma camada de cellulas homogeneas.

Estas quatro fórmas, resalvadas as modificações secundarias de origem adaptativa, e cuja especialidade

lhes não altera o typo geral, acham-se respectivamente representadas nos quadros taxonomicos da seguinte maneira:

- 1.º Typo.—Moneras.
- 2.º Typo.—Amibas.
- 3.º Typo.—Labyrinthuladas.
- 4.º Typo.—Catalactas (*magosphæra planula*).

Como se vê, estes typos, constituindo fórmas definitivas, só se acham realisados na sub-divisão dos Protozoarios. Como fases de desenvolvimento, porém, encontram-se mais ou menos explicitamente indicados na ontogénese de todos os animaes de fórma definitiva superior. Às fases do desenvolvimento ontogenico correspondentes áquellas fórmas anatomicas de Hæckel respectivamente as denominações de *monerula*, *cytula*, *morula* e *blastula*, consagrando para os seus typos primitivos, originaes e extinctos da escala phyletica os termos tambem correspondentes de *monera*, *amæba synamæba* e *planæa*¹. A cavidade blastular tem os nomes de *cavidade de segmentação* e de *blastocælo* (Huxley).

¹ O desenvolvimento phylogénico d'estes typos concebe-se nos seguintes termos: A *monera* constituiu-se por geração expontanea; o seu plasma, por novas adaptações de nutrição e de equilibrio molecular, transformou-se em verdadeiro protoplasma e deu logar ao apparecimento do *nucleo*, gerando assim a *amæba*; a regular e symmetrica reproducção d'esta, conservando-se as gerações entre si aggregadas, produziu a *synamæba*, cujas cellulas interiores, isoladas do meio nutritivo, degeneraram e acabaram por desaparecer, dando logar á constituição da *planæa*.

A reproducção das fórmas typicas dos Protozoarios nos Metazoarios indica communidade original d'estas duas divisões e filiação da segunda na primeira. Aceite o principio biogenico fundamental exposto no primeiro capitulo, esta conclusão é, na hypothese presente, a sua necessaria consequencia.

Qual é porém a fórma de transição dos Proto para os Metazoarios, isto é, qual é o typo Metazooario primitivo?

O typo mais elementar que se observa representa-se por um sacco, symetrico em volta de um eixo, formado de uma parede constituida por duas distinctas e homogeneas camadas de cellulas, e terminado n'um dos pólos por uma abertura mais ou menos dilatada; schemã este taxonomicamente representado pela ordem *Physemaria* da sub-classe das *Gastræadas* (Hæckel)¹, e ainda pelo genero *Olinthus* nas Esponjas. Ontogenicamente acha-se realisado na phase *gastrula*, commum ao desenvolvimento de todos os Metazoarios, mas alheia inteiramente ao dos Protozoarios, e que n'aquelles é immediata successora da phase commum denominada *blastula*.

Fazendo aqui novamente applicação do principio biogenico, conclue-se plausivelmente que existio outróra

¹ Os *Physemarios* são simples saccos bifoliados, ciliados internamente, e dotados de flagellos dispostos em espiral em volta de uma abertura polar. No *Olinthus* e outras Esponjas calcareas é a superficie externa primitivamente ciliada, e a interna nua; quando porém os individuos se fixam, a ciliação desaparece exteriormente, manifesta-se na superficie interna, e conjunctamente se estabelecem pequenas aberturas na parede do individuo (*póros inhalantes*), pondo em communicação a sua cavidade com o exterior.

uma fórma morphologicamente superior á *planæa*, e com os caracteres anatomicos geraes da gastrula, hoje extincta, mas ainda representada, e da qual derivaram os actuaes Metazoarios. Essa fórma hypothetica denominou-a Hæckel *gastræa* e é objecto da theoria que passamos a expôr ¹.

À *Theoria da Gastræa* compendia-se nos seguintes artigos:

- 1.º) A *gastræa* é a fórma ancestral de todos os Metazoarios e constitue uma derivação dos Protozoarios.
- 2.º) A *gastræa* é uma fórma hypothetica do desenvolvimento phylogénico caracterisada por um corpo escavado, symétrico em relação a um eixo unico e inarticulado, cuja parede é constituida por duas camadas cellulares distinctas, mas homogeneas cada uma d'ellas, e dotado de uma abertura n'um dos pólos do eixo.
- 3.º) A camada cellular exterior tem o nome de *ectoderme* e desempenha funcções propriamente animaes; a interior denomina-se *endoderme* e cabe-lhe o desempenho das funcções da vida vegetativa.

¹ A theoria da *Gastræa* acha-se referida pelo seu auctor nas suas memorias sobre as *Esponjas calcareas* (1872), sobre a *Theoria da gastræa* (1874), na *Historia da criação natural* (1868), e na *Anthropogenia*. Por falta de conhecimento das memorias citadas, referimo-nos só especialmente aos dois ultimos livros e ao artigo de Henneguy publicado sob o titulo de *Theoria da Gastræa* no n.º 46, da *Revue Scientifique* do anno de 1878.

- 4.º) A cavidade interior constitue um estomago primitivo, de que o orificio que lhe serve de communicação para o exterior é uma bocca primitiva, e áquella e a esta cabem respectivamente os nomes de *pro-gaster* [*archenteron* (R. Lankester)] e *prostoma*. O bordo buccal, transição do ectoderme para o endoderme é denominado *properistoma*.
- 5.º) A gastræa derivou-se da planæa por invaginação de uma das suas metades na outra.
- 6.º) A existência da fórma ancestral— gastræa— é attestada pela sua reproducção na ontogenese de todos os Metazoarios, já explicitamente na evoluçãõ palingenetica, já obscurecida por perturbações cœnogenicas.
- 7.º) As aberrações cœnogenicas explicam-se por phenomenos de adaptaçãõ relacionados com a separaçãõ mais ou menos accentuada de um vitellio plastico ou germinativo e de um vitellio de nutriçãõ, pela abundancia e localisaçãõ d'estes em relaçãõ um ao outro, e pelas condições particulares que d'ahi resultam para o processo da segmentaçãõ e ulterior differenciaçãõ.

Esta theoria assim definida é accete na sua generalidade por Huxley, Jæger, van Beneden, Giard, Kowalewski, e, com graves restricções, como logo veremos, por Ray-Lankester. Combatem-na mais ou menos por outro lado os trabalhos de Kölliker, Claus, Agassiz, Salsensky, Metschnikoff, H. Fol, Leuckart, Schmidt, Semper e Moquin-Tandon.

A theoria em si levanta quatro problemas fundamentais de cuja solução depende a sua acceitação ou a sua rejeição. No estudo d'esses problemas e indagação das suas soluções está a critica das affirmações de Hæckel. Distingamos pois as questões e analysêmol-as partindo dos principios que já anteriormente acceitámos — a lei biogenica fundamental e a hypothese da necrobiose phylogénica.

Os problemas podem formular-se nos seguintes termos:

- 1.º) A phase gastrular é commum ao desenvolvimento ontogenico de todos os Metazoarios?
- 2.º) A gastrula é homologa em todas as suas representações?
- 3.º) Os processos de desenvolvimento ontogenico permittem affirmar que a fórma gastrular derivou primitivamente da fórma blastular por invaginação?
- 4.º) Podem conceber-se hypotheticamente condições naturaes que primitivamente determinassem como acto phylogénico este processo de differenciação morphologica?
- 5.º) O *progaster* e *prostoma* representam realmente o estomago primitivo e a bocca primitiva?

Se a analyse dos phenomenos levar á solução affirmativa de todas estas questões, a hypothese gastreana de Hæckel é plausivel. Se os resultados d'esse exame forem porém diversos, a theoria do grande naturalista tem de ser, ou regeitada ou modificada, conforme a natureza e importancia das conclusões contrarias.

Isto assentado, vejamos separadamente cada um dos problemas propostos.

1.º

A phase gastrular é commum ao desenvolvimento ontogenico de todos os Metazoarios?

Procurando a phase gastrular no desenvolvimento ontogenico da longa serie dos Metazoarios, desde as mais elementares Esponjas até á complicada especie humana, não devemos, nem podemos, ter a pretenção de a encontrar com a nitidez do schema que démos da sua fórma. As deturpações cœnogenicas podem imprimir-lhe modificações de aspecto, que inteiramente a falseiem aos olhos d'aquelles que contrá estas aberrações não estejam prevenidos.

Muitos auctores (Kölliker¹, Schmidt², Moquin-Tandon²), cingindo-se strictamente á idéa do typo gastreano de Hæckel — sacco bifoliado, produzido por invaginação de um hemispherio blastular no outro, e dotado de abertura —, negam a existencia da phase gastrular em muitos grupos. Investigando effectivamente segundo esse criterio, esses naturalistas teriam razão, pois a formação palingenetica da gastrula é limitada. O que não é aceitavel, porém, é proceder por tal fórma, quando o proprio Hæckel, como veremos, é o primeiro a admittir

¹ Kölliker. *Embryologie* 1882, p. 399.

² Claus. *Zoologia* (trad. de Moquin-Tandon) 1883. p. 88.

a existencia de varios typos gastrulares diversamente modificados.

O que deveremos no emtanto considerar como caracter imprescindivel da gastrula para reconhecimento da sua existencia nas suas possiveis desfigurações?

Emquanto a Hæckel, cuja maneira de ver aceitamos, o sacco bifoliado e dotado de uma abertura caracteriza sufficientemente a phase gastrular. A realisação do processo invaginativo, mais facilmente accessivel, como depois verêmos, ás influencias cœnogenicas, tem na ontogénese um valor secundario, embora seja termo phylogenicamente fundamental para a theoria.

O nosso problema reduz-se portanto ao seguinte: o sacco bifoliado e dotado de uma abertura é commum a todos os Metazoarios?

A ontogenia d'esta divisão zoologica affirma-o sem sombra de duvida, e assim póde concluir-se que a phase gastrular é commum ao desenvolvimento ontogenico de todos os Metazoarios.

2.º

A gastrula é homologa em todas as suas representações?

Denominam-se, como é sabido, *homologas* as fórmulas que teem um mesmo valor morphologico, isto é, que teem um desenvolvimento paralelo desde a sua origem até ao seu destino. Estabelecida esta noção, e partindo do que acabamos de dizer em relação aos caracteres essenciaes

da phase gastrular, a questão da sua homologia phyletica reduz-se á da homologia dos folhetos primitivos que a caracterisam e da abertura que n'elles existe.

Procurando em primeiro lugar a origem da bifoliação gastrular, mostra a observação que ella procede sempre da phase blastular. Quanto á origem pois dos folhetos, póde affirmar-se que existe homologia na serie.

Passando depois á consideração do ulterior desenvolvimento da gastrula, vê-se, como Huxley começou por o estabelecer já em 1849 (*Memoria sobre a anatomia e affinidades das medusas*), e seguidamente Kowalewski, Hæckel, Jaeger, Ray-Lankester, van Beneden e Giard confirmaram pelos seus trabalhos, que o valor morphologico dos folhetos primitivos é em todos os Metazoarios o mesmo (abstracção feita, bem entendido, de gráo de differenciação relativas que attingem, e que determina a hierarchia morphologica). Comparados dois typos affastados, os Molluscos, por exemplo, e os Vertebrados, vê-se que os folhetos primitivos são em ambos o ponto de partida de uma mesma ordem de phenomenos evolutivos. Em ambos, o folheto externo (*ectoderme* ou *epiblasta*) e suas derivações estão affectos ao desempenho das funcções da vida animal, e o folheto interno (*endoderme* ou *endoblasta*) e seus productos subordinam a si as manifestações da vida vegetativa. Essa é tambem a differenciação funcional observada nos folhetos constituitivos dos Metazoarios mais rudimentares como nos Physemarios. No ponto de vista portanto do seu destino morphogenico, póde tambem affirmar-se a homologia phyletica dos folhetos gastrulares.

Esta conclusão partilhada pelos eminentes naturalistas que acima mencionámos, é todavia vivamente contestada por alguns d'aquelles que tambem citámos como adversos á idéa gastrêana. Moquin-Tandon, por exemplo, oppõe-lhe o argumento de que essa phase bifoliada se não produz sempre pelo mesmo processo, mas sim por cinco processos differentes, e inculca por esta fórma a existencia de cinco typos gastrêanos distinctos, que, sendo genesticamente independentes, não podem offerecer homologia entre si na sua evolução phyletica¹.

Este argumento, verdadeiro nos seus fundamentos (a multiplicidade de processos ontogenicos de gastrulação) carece no emtanto de um complemento natural, que é a demonstração de que esses processos sejam originariamente distinctos, e de que a sua actual manifestação seja absolutamente independente da intervenção de qualquer phenomeno de adaptação. O esquecimento de que os factos da ontogenia comparada teem de ser interpretados á luz da cœnogenia leva a conclusões erroneas como esta, pois, como veremos no decurso d'esta exposição, os varios processos de gastrulação, com excepção de um, são secundarios, resultantes de condições especiaes inherentes já aos ovulos em cujo desenvolvimento se observam, e por fórma alguma primitivos. Verificado este facto, ficará respondido o argumento de Moquin-Tandon, e demonstrada a homologia dos folhetos gastrulares na serie.

Quanto á abertura gastrular, o caso é diverso e a ho-

¹ Claus. Loc. cit. p. 91.

mologia contestavel. Umas vezes constitue condição me-
chanica do processo de bifoliação (gastrulação por inva-
ginação) e os dois phenomenos são simultaneos, n'ou-
tras (gastrulação por delaminação) a formação d'essa
solução de continuidade é independente da bifoliação e
subsequente a ella. N'esta ultima hypothese a abertura
representa uma bocca (ou uma bocca-anus); na outra
o seu caracter é indifferente, equivoco e transitorio.
Por todas estas rasões, adiante mais largamente desen-
volvidas, entendemos que não é aceitavel a homologia
das aberturas gastrulares.

Em conclusão pois, a gastrula é só parcialmente ho-
mologa. Ha homologia quanto aos seus folhetos, mas
não no que diz respeito á sua abertura. Na sua appli-
cação á phylogenia estes factos só podem significar a
existencia de uma fôrma ancestral blastular bifoliada.
Quanto á origem e natureza da abertura gastrular, nada
exprimem.

4.º

*Os processos de desenvolvimento ontogenico permit-
tem affirmar que a fôrma gastrular derivou pri-
mitivamente da fôrma blastular por invaginação?*

A resolução d'este importante problema exige em pri-
meiro logar a observação do desenvolvimento da gas-
trula nos varios grupos taxonomicos, afim de conhecer
as varias condições e processos da constituição d'esta
fôrma. Realizada esta analyse, cabe discriminar nos

phenomenos observados o que é primitivo do que é secundario e adquirido, afim de apurar o processo phylógenico pelo qual a gastræa se diferenciou da planæa, e poder assim prevêr as condições da sua constituição. Procedamos n'esta ordem.

Hæckel admitte os seguintes typos gastrulares, todos derivados da blastula.

Archigastrula invaginata. Sacco gastrular reduzido á simplicidade da sua fórma typica, vazio, e produzido por invaginação ou embolia de uma blastula¹ homogenea. — Observa-se nos representantes inferiores de certas classes de animaes: Cœlentrados: Esponjas, Hydroides, Medusarios, Coráes; em muitos Vermes, por exemplo, os *Sagitta*, os *Phoronis*; nas Ascidias; entre os Molluscos, nos Spirobranchios, n'alguns Lamellibranchios e Gasteropodos; na maior parte dos Echinodermes; em certas fórmas d'Arthropodos, e entre os Vertebrados sómente no *Amphioxus*.

Archigastrula delaminata. Gastrula com a fórma typica, cujo folheto interno se fórma por desdobramento e diferenciação da parede blastular no sentido radiolar, e cujo orificio buccal se fórma depois por ruptura da parede gastrular. — Encontra-se em varios Polypos hydroides (*Geryonideos*) e Esponjas.

Amphigastrula invaginata. Gastrula campaniforme proveniente de uma blastula, cuja parede se acha diferenciada em hemispherio animal e hemispherio vege-

¹ A blastula, e bem assim as suas fórmas antecedentes, podem tambem afastar-se do seu typo de definição por cœnogênese.

tativo, por inclusão d'este n'aquelle, e cujo protogaster contém algum vitellio nutritivo segmentado e destinado a ultteriores funcções de nutrição.— Observa-se na maior parte dos Gasteropodos e Lamellibranchios; nos Crustaceos e Tracheanos inferiores; nas Asterias e nos Holothurios; na maior parte dos Annelidas, Gephyrios, Rotiferos, Nematoides, Acoelomalas, etc.; nos Ctenophoros e Siphonophoros; nas Hydromedusas, Coraes e Espongiarios; nos Cyclostomos, Ganoides (*Accipenser*) e Amphibios, e na maior parte dos Mamiferos placentarios.

Amphigastrula circumcreta. Gastrula campaniforme, proveniente de uma blastula bi-polar por envolvimento (*epibolia*) do hemispherio vegetativo pelo hemispherio animal, e cujo protogaster contém algum vitellio de nutrição segmentado.— Encontra-se tambem n'alguns dos grupos em que apparece a amphigastrula invaginata.

Discogastrula. Gastrula em fórma de disco, proveniente, por invaginação, de uma blastula bi-polar, cujo hemispherio vegetativo é consideravelmente maior do que o hemispherio animal e quasi inteiramente constituido por vitellio de nutrição não segmentado. — Predomina na classe dos Vertebrados, encontrando-se nos Peixes, particularmente nos Selaceos e Teleósteos, nos Reptis e nas Aves, e provavelmente tambem nos Mammiferos inferiores Monotremes e Didelphios. Observa-se tambem nos Cephalopodos, nos Crustaceos, nos Copépodos e Isopodos, no Scorpião e outros Arachnidas, e nos Insectos.

Perigastrula. Gastrula vesiculosa, cujos folhetos estão primitivamente separados por uma cavidade cheia de vitellio nutritivo, e que deriva de uma blastula homoge-

nea, cheia tambem de vitellio nutritivo, por invaginação. Encontra-se principalmente nos Crustaceos e nos Tra-cheanos.

Estas quatro fórmãs geraes *archigastrula*, *amphigast- trula*, *discogastrula* e *perigastrula* representam para Hæckel os typos de gastrulação a que teem de referir se todas as fórmãs gastrulares que a observação nos faz conhecer. Ainda segundo o mesmo naturalista, esses quatro typos se resumem todos no primeiro, de que não são mais do que modificações de adaptação, devidas, já á composição do ovo, já ás relações de quantidade e posição entre os vitellios, já ás proporções que toma a sua segmentação, já finalmente á tendencia geral dos processos ontogenicos para a abreviação.

Os ovulos offerecem na sua composição uma primeira differença: uns são inteiramente formados por vitellio plastico [*ovula holoblasta*, (Remak)]; n'outros existe além do vitellio plastico o vitellio de nutrição (*ovula meroblasta*). A consequencia d'esta distincção capital, é que uns soffrem a *segmentação total*, e outros só a *segmentação parcial*.

O ovulo holoblasta é por si objecto de uma nova dis- tinção. Umas vezes dá-se *segmentação equal*, e o ovulo denomina-se *archiblasta*. De uma *archimonerula* pro- vém uma *archicytula*, que por segmentação dá succes- sivamente uma *archimorula* e uma *archiblastula* homo- geneas. Esta ultima por invaginação produz a *archigas- trula*, diferenciando-se então o endoderme do ectoder- me. Outras vezes dá-se a *segmentação desigual*, e o ovulo

diz-se *amphiblasta*. De uma *amphimonerula* resulta a *amphicytula*, que, na sua segmentação para a successiva constituição da *amphimorula* e *amphiblastula*, dá logar a duas ordens de cellulas, umas menores no pólo animal, e outras maiores no pólo vegetativo; a envaginação d'estas, n'aquellas, (*embolia*), ou seu envolvimento pelas mesmas (*epibolia*), produz a *amphigastrula invaginata*, ou *circumcreta*. Esta modificação da archigastrula, como é facil de ver, explica-se bem por um abreviamento chronologico dando logar a que já na phase *amphicytula* se produza a differenciação cellular correspondente á phase archigastrula.

No *ovulo meroblasta*, como só uma parte do seu vitellio é plastico, só tambem uma parte do ovo concorre á formação do embryão, e é facil conceber que este facto por si só inflúa poderosamente no desenvolvimento ovular e na constituição da gastrula. Aqui distingue Hæckel duas hypotheses. Na primeira o vitellio plastico está collocado sobre o vitellio de nutrição, como um pequeno disco, (*ovula discoblasta*); na segunda o vitellio plastico envolve o vitellio de nutrição (*ovula periblasta*)¹.

No *ovulo discoblasta* o processo corre regularmente até á constituição da *discomorula*, que se apresenta como um disco lenticular applicado sobre o vitellio de nutri-

¹ Moquin-Tandon indica tambem a hypothese do vitellio nutritivo envolver o vitellio de formação (Araneides). Como porém o vitellio segmentado vem depois occupar a periphéria, e o vitellio nutritivo se torna central, esta hypothese reduz-se á da periblastula. [Claus. Loc. cit. p. 83.]

ção. De mesmo que a blastula typica se fórma pelo desaparecimento das cellulas centraes, aqui tambem a parte central e espessa do disco se sacrifica á formação da *discoblastula*, deixando uma cavidade entre a parede externa e o vitellio nutritivo. Pretende Hæckel que essas cellulas executam uma *emigração centrifuga* indo constituir o *rebordo entodermico* (Kölliker), do qual nasce o futuro folheto endoblastico, que, avançando como um diaphragma sobre a superficie vitellina, fórma assim a *discoblastula*, e applicando se depois á face inferior do ectoderme por um verdadeiro acto de invaginação, constitue a *discogastrula*, cujos folhetos se propagam depois ao resto do ovo, envolvendo toda a massa vitellina¹.

¹ Hæckel na *Anthropogenia* reproduz a gastrula humana na sua primeira estampa como uma amphigastrula, e assim a classifica na legenda correspondente. A pag. 287 parece porém considerá-la uma discogastrula, e assim interpreta Kölliker tambem o pensamento do auctor da theoria da gastræa a pag. 399 da sua *Embryologia*. Esta apparente contradicção reduz-se a nosso ver nos seguintes termos. O ovulo humano é holoblasta e simples, isto é, composto unicamente de vitellio de formação. Como termo adiantado da evolução phyletica, os processos de desenvolvimento são n'elle mais abreviados, e por isso funciona como ovulo amphiblasta. Tendendo para a constituição de amphigastrula, e obedecendo a esta tendencia, fórma-se muito nitidamente a amphiblastula, mas como as cellulas do pólo animal proliferaram mais rapidamente do que as do pólo vegetativo, estas ficaram inclusas n'aquellas (*vesicula blastodermica*). As cellulas interiores por impulso hereditario refluem depois para a parede blastular, mas uma tendencia tambem atavica, devida a precedentes *discogastrulares* na genealogia do ovo humano, motiva a sua primordial localisação n'uma área discoidal.

No *ovulo periblasta* só ha mais particularmente a notar, que, a segmentação tendo de ser peripherica, a *pericytula* produz directamente, e sem intervenção da *perimorula*, a *periblastula*, cuja invaginação, como na hypothese da archigastrula, determina seguidamente a *perigastrula*.

Isto posto, comprehende-se facilmente como estas influencias de composição ovular, complicando-se com as que dependem da fórma do ovulo, do meio em que este se desenvolve, e das relações da massa e da posição entre os dois vitellios, quando os ha, possam modificar um mesmo processo fundamental dando-lhe os mais variados aspectos. Corresponderá porém esta possibilidade á realidade?

Procederão todes esses typos de gastrulação de um typo fundamental, o da archigastrula — como pretende o auctor da theoria da gastræa?

Em favor d'esta hypothese quatro argumentos se podem produzir.

1.º Os varios typos de gastrulação não são especiaes aos diversos grupos fundamentaes do quadro zoologico; n'uma mesma classe, n'um mesmo genero (*gammarus*) até, podem observar-se processos distinctos de gastrulação. Um tal factio prova cabalmente que esses processos não são todos primitivos.

2.º A *amphi, disco* e *perigastrulação* são processos, não só mais complicados de que a archigastrulação, mas em que tambem se caracteriza a *necrobiose phylogenica* pela presença da massa granulo-gordurosa que constitue o vitellio de nutrição dos ovulos mēroblastas, e o

vitellio plastico não utilizado da *amphigastrula*. Esta necrobiose phylogenica, como vimos, indica a existencia de um processo secundario.

3.º A *archigastrulação* é o processo ontogenico mais simples e explicito, o que manifesta mais claramente a successão de todas as phases pregastrulares typicas.

4.ª Este processo tambem é o que se observa nos sup-typos mais rudimentares dos Metazoarios inferiores (Gastreadas e Olynthus), em que se presume que a ontogenia deva representar mais fielmente a evolução phyletica.

A estes argumentos, porém, ha um a oppôr e importantissimo. Na critica de todos os processos de gastrulação, que julgámos poder considerar como derivados da archigastrulação por invaginação, omittimos a *archigastrulação por delaminação*, que tambem haviamos descripto. Póde esta egualmente ser considerada como derivada dos processos invaginativos? Devem antes este processos ser filiados n'aquelle outro? Ou deveremos de preferencia considerar a invaginação e a delaminação como processos independentes e ambos primitivos? A applicação do principio de Giard indica-nos que é na archigastrulação que devemos procurar as normas do desenvolvimento phyletico da gastræa. A sua representação está porém na invaginação, na delaminação, ou em ambos estes processos?

Hæckel pretende, embora o não demonstre, que a delaminação constitue um derivado da invaginação. Tal affirmacão parece-nos menos legitima, porque em todas as fórmas de gastrulação invaginativa, o endoderme se

fórma á custa de um só dos hemispherios blastulares, emquanto que na delaminação, ambos os hemispherios são egualmente interessados no phenomeno. Sendo por outra parte necessario admittir uma differenciação real, embora possa não ser apparente, entre os hemispherios da blastula¹, e subseqüentemente á qual se defina a invaginação e o sentido em que ella se dá,—a invaginação deve considerar-se um processo mais adiantado do que a delaminação, que por si constitue apenas uma primeira differenciação da blastula. A invaginação representa assim, além de um processo differente, um progresso em relação á delaminação, não permittindo por isso que esta seja considerada filiação d'aquella.

Não se logrando absolutamente conceber que a invaginação se possa, por quaesquer circumstancias de adaptação, transformar em delaminação, como Hæckel pretende, devêmos concluir em relação ao problema proposto, que a ontogenia gastrular não permite affirmar que a primitiva gastrula, isto é, a gastræa, se formasse por invaginação, a não ser que se admitta a existencia de duas gastræas distinctas, uma constituida por invaginação e outra por delaminação, o que a theoria de Hæckel não acceita, e á já demonstrada homologia dos folhetos primitivos repugna. Vamos de resto vêr, como

¹ Em todos os casos de invaginação, os *corpusculos de direcção* ou *globulos polares* indicam pela fixidez da sua orientação a existencia de uma distincção entre os hemispherios blastulares. A invaginação tem sempre logar no hemispherio em que se encontram os globulos polares.

fundados ainda n'outra ordem de considerações têm os também de excluir a primeira d'aquellas hypotheses.

4.º

Podem conceber-se hypotheticamente condições naturaes que primitivamente determinassem como acto phylogénico este processo de differenciação morphologica (invaginação)?

Partimos da primitiva fórma blastular, da sua representação phyletica, a *planæa*. Como poderia d'ella originar-se a *gastræa*?

Na discussão do anterior problema regeitámos a possibilidade, fundados nos factos da ontogenia, de a *gastræa* se haver originado por dois processos — a invaginação e a delaminação. Poderiam todavia conceber-se condições naturaes determinantes de ambos esses processos?

O facto primordial da invaginação é a especialisação dos dois hemispherios *planæares*: a superficie de ambos elles, primitivamente homologa e analogica, constituida por cellulas homogeneas e ciliadas, e destinada por igual ás funcções da nutrição e do movimento, differencia-se, segundo as melhores condições do equilibrio hydrostatico e da navegação, desenvolvendo-se as celhas especialmente em um dos hemispherios, derivando-se assim a maior intensidade nutritiva para o outro hemispherio. N'este momento, segundo Hæckel, o hemispherio nutritivo soffre no seu pólo uma pequena depressão, cujo

progresso constitue a invaginação. A depressão augmenta gradualmente em diametro e profundidade, e, quando a parte invaginada se acha applicada á parte invaginate, a abertura gastrular, que então mede todo o diametro equatorial, começa a reduzir-se, limitando-se finalmente ao orificio mais ou menos circumscripto que constitue o *prostoma* de Hæckel, o *blastoporo* de Ray-Lankester.

A hypothese da especialisação funcional é inteiramente racional, como deducção da lei da divisão do trabalho. A da depressão inicial e successiva invaginação parece-nos ao contrario absolutamente destituida de fundamento, e não sabemos que Hæckel a tenha explicado, nem podêmos mesmo prever a sua demonstração. Tal phenomeno, porém, só duas ordens de causas o poderiam produzir: causas physiologicas e causas mechanicas. Vejamos se n'ellas podêmos encontrar alguma inspiração.

A planæa, nutrindo-se ao contacto do seu ambiente, que vantagem podia conquistar em recolher e diminuir a sua superficie de nutrição, deixando-a comunicar com o meio nutritivo apenas por uma pequena abertura? Nenhuma, antes com isso teria de soffrer, e esta rasão é já um fundamental argumento contra a hypothese da invaginação, pois não se comprehendem differenciações directamente prejudiciaes.

Acceitando a hypothese de que, ao tempo em que a depressão de invaginação se fórma, os dois hemispheros estão já differenciados, não só dynamicamente, mas tambem materialmente, resultando d'ahi ser o hemispherio animal mais denso e elastico do que o hemis-

pherio vegetativo, poderíamos, inspirados na theoria de His, que reduz toda a mechanica morphogenica ao *crescimento desigual de uma lamina elastica*, suppor, junto á sua desigual elasticidade, o tambem desigual crescimento dos dois hemispherios. N'este processo duas hypotheses haveria então a considerar: Cresce mais o hemispherio vegetativo, ou cresce mais o hemispherio animal. No primeiro caso a tendencia manifesta-se para uma estrangulação equatorial e não para a invaginação. No segundo, a invaginação tende effectivamente a dar-se. Este processo, porém, tem de ser regeitado, porque uma simples camada de cellulas amoeboides como a que constitue a parede planæar, qualquer que seja o hemispherio que se considere, é um corpo bem pouco elastico, e bastante improprio portanto para justificar n'elle uma applicação da doutrina de His. Em similhantes condições, os dois hemispherios influenceiam-se reciprocamente no seu crescimento, e a fórma da planæa póde modificar-se, tornando-se mais ou menos alongada e attenuada no sentido do pólo vegetativo, mas a depressão d'este não se verifica.

Como se vê, a invaginação da planæa não se póde explicar, nem directa, nem indirectamente, por uma sollicitação physiologica.

Passando á ordem das causas mechanicas, poderia occorrer que a depressão e subseqüente invaginação da planæa fossem devidas á pressão da columna de agua que esta supporta, manifestando-se os seus effeitos mais facilmente, pela sua menor resistencia, no hemispherio vegetativo. Tal suggestão é porém destituida tam-

bem de valor: primeiramente, porque á pressão exterior resistiria a pressão interna do liquido contido na vesicula planæar; em segundo lugar, porque essa acção, sendo de character commum e constante, se se houvesse tornado effectiva não teria deixado representantes ainda hoje existentes da planæa.

As causas mechanicas, pois, não são mais propicias á génese da gastræa por invaginação da planæa, do que as physiologicas.

Suppondo, porém, que umas ou outras podessem legitimar o phenomeno mechanico da invaginação, restaria explicar um facto importantissimo de differenciação morphologica. As cellulas da superficie planæar são verdadeiras cellulas amœboides, nutrindo-se como as amibas por ingestão simples e directa de particulas colhidas directamente no liquido ambiente. Como se transformam ellas nas do endoderme gastræano, segregando succos digestivos e absorvendo como as de um verdadeiro estomago? A modificação da natureza da materia alimentar não póde ser invocada, pois o liquido que penetra na cavidade da gastræa é o mesmo em que mergulhavam as cellulas da planæa. Nenhuma outra razão tão pouco occorre, que possa explicar satisfatoriamente essa importantissima differenciação, que a hypothese da invaginação torna necessaria.

Esta hypothese é pois inadmissivel, tanto por falta de razões que a legitimem, como por existencia de outras que a refutam.

O argumento de Hæckel de que o processo invaginativo se caracteriza explicitamente no desenvolvimento

dos Metazoários mais elementares, isto é, dos organismos, que, por mais próximos do typo ancestral, mais fielmente o devem representar na sua ontogenia — esse argumento, dizemos, nada prova, pois a delaminação se observa também nos Metazoários inferiores¹.

Resta pois indagar se é mais plausível do que a da invaginação a hypothese da delaminação, da qual, por constituir o objecto da theoria de Ray-Lankester, tratarêmos no capitulo especialmente consagrado a essa doutrina.

5.º

O progaster e o prostoma representam realmente o estomago primitivo e a bocca primitiva?

Este duplo problema deve resolver-se dentro do grupo animal, cujo desenvolvimento não ultrapassa a fórma de gastrula, ou cujas larvas gastrulares teem vida independente.

No tocante á primeira parte do problema, não parece contestavel que a cavidade gastrular tenha todo o

¹ A gastrulação das Esponjas calcareas que servia de fundamento á concepção gastreana parece que é hoje negada por O. Schmidt. Segundo este observador as larvas d'este grupo são representadas por vesiculas compostas de uma camada de cellulas ciliadas e cheias interiormente de grossas cellulas dispostas irregularmente (Huxley. loc. cit. p. 47 — Claus. loc. cit. p. 88 e 91). É de notar que esta fórma é mais facilmente reductivel á blastula delaminada do que á blastula invaginada.

valor de um estomago primordial. Essa significação, posta em duvida por Claus para os Espongiarios, é pelo mesmo francamente attribuida á cavidade gastrular dos Cœlentrados propriamente ditos. Embora os phenomenos de digestão e absorpção se não caracterisem salientemente ali, por serem muito rudimentares, a differenciação histologica dos seus folhetos, o proximo parentesco dos dois grupos e a homologia das suas cavidades não permitem attribuir a estas destinos physiologicos diversos.

Pelo que diz respeito ao valor physiologico do *prostoma* a questão é mais complexa.

Se a invaginação não é, como depois se demonstrará, o processo primitivo da formação da gastræa, mas sim uma derivação embryologica da delaminação, e o seu orificio uma simples condição mechanica, é manifesto que só por uma adaptação secundaria poderá representar a funcção de bocca, e isto que à priori se conclue racionalmente, confirma-o a observação.

Partindo do principio que o *prostoma* é o orificio de invaginação, a observação mostra: 1.º) Que póde funcionar isoladamente como bocca (Cténophoros); 2.º) Isoladamente como anus (Esponjas dotadas de póros inhalates); 3.º) Commumente como bocca ou anus (Physemarios e Cœlentrados em geral); 4.º) Alternadamente como bocca ou anus, pela inversão admittida das correntes estabelecidas entre o orificio de invaginação e os póros inhalantes. (Esponjas dotadas de poros inhalantes). 5.º) Que desaparece muitas vezes, formando-se um novo orificio (Syconias, Halisarcas e outras Esponjas si-

liciosas, Echinodermos, Molluscos *Pisidium* e *Unio*, Cephalopodos, Gasteropodos, Vermes); 6.º) Que muitas vezes esta nova abertura occupa o logar da primeira; 7.º) Que falta nos casos em que se não observa a invaginação. (Hypothese da delaminação). (Geryonidias)

Ray-Lankester cita em especial um facto extremamente significativo ¹. Segundo elle, nas Paludinas uma abertura secundaria, que é um anus, substitue-se ao orificio d'invaginação. No genero *Lymneus* esse mesmo orificio é substituido por uma abertura de character buccal. Attribuindo, pois, uma significação morphologica fundamental ao orificio de invaginação, como o pretende a theoria de Hæckel, teriamos de concluir que a bocca de um gasteropodo é homologa do anus de um outro gasteropodo.

Em presença d'estes factos portanto, vê-se que o orificio de invaginação não tem character physiologico determinado, que só em alguns casos representa papel de bocca, que muitas vezes desaparece, e outras não chega mesmo a produzir-se. O orificio d'invaginação parece ser um simples producto d'este processo mechnico, de character funccional indifferente e equivoco, um mero *blastoporo*, como lhe chama Ray-Lankester, destinado a fechar-se, como acontece na hypothese acima citada (n.º 5), mas que accidentalmente subsiste por coincidencia topographica e chronologica com a formação, que tende a dar-se, de uma verdadeira bocca, ou de um verdadeiro anus, primitivos.

¹ Troc. cit. p. 33.

O que por fórma alguma é licito deduzir para esse blastopóro é o primitivo e fundamental character de bocca.

Do que temos exposto, conclue-se que a theoria da Gastræa tem a seu favor os seguintes argumentos:

- 1.º) A actual representação da fórma gastræana nas Gastreadas e outras Esponjas.
- 2.º) A reproducção explicita, ou desfigurada, da fórma bifoliada, no desenvolvimento ontogenico de todos os Metazoarios.
- 3.º) A homologia dos folhetos gastrulares em toda a serie.
- 4.º) A constituição da fórma gastrular por invaginação, explicita ou modificada, em quasi todos os Metazoarios.

Contra a doutrina Hæckeliana, levantam-se por outra parte as seguintes opposições:

- 1.º) A impossibilidade de reduzir á invaginação o processo de bifoliação por delaminação.
- 2.º) A falta de homologia das aberturas gastrulares.
- 3.º) A falta de explicação accetavel, physiologica ou mechanical, para a primitiva realisação da invaginação planæar.

N'estes termos a theoria da Gastræa deve ser regeitada, como menos harmonica com os factos. Resta ver, se a theoria que em substituição d'esta propõe Ray-Lan-kester evita esta arguição. O seguinte capitulo o dirá.

III

Planula. Theoria de Ray-Lankester

«É possível dar uma explicação mais satisfactoria dos phenomenos primitivos do desinvolvimento animal adoptando a hypothese de que o endoderme formado primitivamente por delaminação se tornou mais tarde invaginado pela acção dos agentes mechanicos.»

RAY-LANKESTER.

Formulando e discutindo a theoria da gastræa, deixámos expostos com bastante nitidez os factos capitaes e primitivos da morphogenia animal, sobre os quaes a doutrina de Hæckel pretendia fundamentar-se, e que são a base necessaria de toda a theoria que vise á elucidação do problema da phylogenia dos Metazoarios. Concordando apênas, e ainda só por partes, com alguns d'esses factos, a theoria da gastræa é só parcialmente legitima. Aceitavel, pois, nos pontos em que é harmonica com a observação, tem de ser modificada n'aquelles outros em que a despreza ou a contradiz.

Foi partindo d'esta ordem de idéas que Ray-Lankester concebeu a sua *theoria da Planula*¹. Claramente o

¹ Deduzimos toda a exposição d'esta doutrina da noticia que d'ella dá uma memoria de Ray-Lankester intitulada « Da Embryologia e da classificação dos animaes (trad.) Paris. 1881. »

exprime o auctor nos seguintes termos que servem de introdução á exposição da sua doutrina e á critica da de Hæckel: «Indicarei, diz elle, o que em primeiro logar estabelece logo uma differença fundamental (coexistindo com uma concordancia fundamental) entre a theoria da Gastræa de Hæckel e a theoria de Planula.»

Como vamos ver já, entre as duas theorias existe effectivamente ao mesmo tempo uma concordancia radical e uma differença profunda. Concordam ambas quanto á filiação remota dos Metazoarios n'uma fórma blastular e quanto á ulterior differenciação e bifoliação d'esta; separam-se por outra parte em relação ao processo de bifoliação e á proveniencia e formação do orificio buccal.

Eis n'uma fórma synthetica toda a *theoria da Planula*:

- 1.º) A *planula* é a fórma ancestral, hoje extincta, de todos os Metazoarios, e constitue uma derivação dos Protozoarios.
- 2.º) A *planula*¹ é uma fórma hypothetica do desenvolvimento phylogénico, caracterisada por uma vesicula constituida de duas camadas cellulares sim-

¹ O termo *planula* tem uma significação pouco precisa para os naturalistas. Uns, como Hæckel, consideram-no synonymo de *blastula*; outros, segundo este mesmo auctor, attribuem-lhe a significação de *gastrula*; Salensky, Dalyell e Lankester definem-no como *diblastula*. Na accepção em que aqui está definida, a *planula* não tem nenhuma relação de parallelismo com a *planula* de Hæckel: entre uma e outra não ha correspondencia onto-phyletica.

ples, sobrepostas e distintas, mas homogéneas cada uma d'ellas. É propriamente uma *diblastula*, uma *blastula bifoliada*.

- 3.º) A camada cellular exterior tem o nome de *folheto dérico* (ectoderme) e desempenha funcções propriamente animaes; a interior denomina-se *folheto entérico* (endoderme) e cabe-lhe o desempenho das funcções da vida vegetativa.
- 4.º) A cavidade planular constitue um estomago primitivo e denomina-se *entéron ou archentéron*.
- 5.º) A planula derivou-se primordialmente da fórma blastular¹ por differenciação e delaminação da sua parede perpendicularmente ao seu raio.
- 6.º) A existencia da fórma ancestral-planula — é atestada pela sua reproducção na ontogénese de todos os Metazoarios, já explicitamente na evolução palingenésica, já obscurecida por perturbações coenogénicas.
- 7.º) As aberrações coenogénicas explicam-se fundamentalmente pela *segregação precóce* (coenogénese heterochronica de Hæckel).
- 8.º) A primordial delaminação blastular foi determinada pela differenciação histologica da sua parede, differenciação a seu turno motivada pela natureza diversa do meio interior e do meio exterior.
- 9.º) Na sequencia da sua evolução historica, a planula adquiriu uma bocca, ou antes uma bocca-anus,

¹ Não dizemos *planæa* para evitar confusão de termos.

por inrupção da sua parede. A porção de folheto dérico que fórra o canal que conduz do exterior para a cavidade planular tem o nome de *stomodæum*.

- 10.º) A constituição do orificio buccal é determinada pela especialisação do folheto dérico para as funcções propriamente animaes e particularisação do phenomeno de ingestão alimentar a uma parte limitada da sua superficie.

*

Demonstrada já no antecedente capitulo a existencia de uua phase bifoliar derivada da blastula e homologa em toda a serie dos Metazoarios, ponto fundamental tambem da theoria que acabamos de definir, não têm os que voltar a discutir esse assumpto.

Os problemas que em especial agora importa analysar são em primeiro logar os seguintes:

- 1.º) Os processos de desinvolvimento ontogenico permitem affirmar que a fórma planular derivasse primitivamente da fórma blastular por delaminação? A hypothese da *segregação precóce* explica fundamentalmente todos os desvios do processo delaminativo?
- 2.º) A differença dos meios intra e extra-planular póde constituir causa determinante d'este processo?
- 3.º) Constituida a planula, é admissivel a formação de uma bocca por inrupção, e determinada pela especialisação do folheto dérico para as funcções propriamente animaes, e particularisação do phe-

nomeno de ingestão alimentar a uma parte limitada da sua superfície?

Passêmos ao estudo d'estas questões.

1.º

Os processos de desenvolvimento ontogenico permitem affirmar que a fôrma planular derivasse primitivamente da fôrma blastular por delaminação? A hypothese da segregação precóce explica fundamentalmente todos os desvios do processo delaminativo?

No anterior capitulo vimos que a ontogenia dos Metazoarios nos revelava a existencia de varios processos de bifoliação blastular, e, fundados na hypothese de Giard, concluimos que era na archigastrulação de Hæckel que devia estar a representação do processo original, phyletico, da formação dos Metazoarios. A archigastrulação, porém, comprehendia dois processos, a invaginação e a delaminação. Aquelle reduziam-se todos os ou outros typos de gastrulação, com excepção do typo delaminativo, e esse foi um dos motivos indicados para a rejeição da theoria da gastræa. Resta-nos agora ver se a reductibilidade inversa é possível, isto é, se os processos invaginativos são reductiveis a uma delaminação primordial.

Constituida a primitiva planula por um acto de adaptação, que motivou a delaminação da blastula, nas gerações planulares que se lhe seguem, este phenomeno

de diferenciação deixa de ser devido á adaptação, passando a depender da hereditariedade. O ovo planular é então uma cellula, resumindo já em si potencialmente a futura diferenciação histologica que caracteriza a planula, e em que, por isso que todo o phenomeno dynamico não póde deixar de ter uma expressão material, é forçoso admittir uma distincção molécular¹ (moléculas déricas e moléculas entéricas), origem e nucleo da futura distincção cellular. A preponderancia progressiva de influencia hereditaria, na qual se deve filiar a lei observada da tendencia para abreviação dos processos ontogenicos como representação do desenvolvimento phyletico, dá em resultado, que a diferenciação, que primordialmente se realisára depois de constituida a blastula, se pronuncia logo no primeiro acto da segmentação ovular, produzindo duas cellulas vitellinas distinctas², cuja ulterior multiplicação cõstitue dois grupos cellulares egualmente distinctos, á custa dos quaes se forma finalmente uma blastula heterogénea (*pseudo blastula*³), composta de dois tambem distinctos hemispherios de caracter dérico e entérico. É a esta sequencia de phenomenos, precoces e antepostos uns aos outros na sua primitiva ordem, que Ray-Lankester chama *segregação*

¹ A *theoria da sexualidade dos folhetos blastodermicos* de van Beneden, e que os trabalhos de Bobretzky, Fol e Giard tendem a confirmar, admittindo que o ovulo se constitue pela conjugação de elementos exo e endo-dermicos explica materialmente este facto.

² Este phenomeno observa-se nitidamente na amphigastrulação.

³ Segundo Lankester, todas as blastulas invaginadas são pseudo-blastulas. (Vid. pag. 39)

precóce, e Hæckel *cænogénese heterochronica*, e a sua existencia, como bem diz o illustre naturalista inglez, «está tão bem estabelecida como qualquer das partes do edificio especulativo que levantamos sobre bases *à priori* e *à posteriori*.»

Attingida ontogenicamente a phase blastular, segue-se-lhe na ordem chronologica e phyletica a delaminação. Esta, porém, não póde ter logar porque a segregação precóce já realisou antecipadamente, na segmentação ovular, o phenomeno correspondente de differenciação histologica, e as cellulas representantes dos folhetos delaminados vieram concorrer para a formação de cada um dos hemispherios da blastula, ou antes da pseudo-blastula.

É n'estas circumstancias que a invaginação intervem como processo mechanico destinado a resolver a perturbação occorrida no typo archaico da evolução da blastula delaminada. A posição que n'este momento morphologico pertence ás cellulas do hemispherio entérico é a face posterior do outro hemispherio, e para ella tenderão portanto aquellas por influencia e attracção hereditarias. A solução natural d'estas affinidades, em taes condições, é só uma — a invaginação. O hemispherio entérico, portanto, invagina-se no hemispherio dérico.

A bifoliação por invaginação, segundo o processo archigastrular de Hæckel, póde pois conceber-se como uma derivação de um processo delaminativo original, e o mesmo se póde dizer, como é claro, em relação a todas as outras fórmãs de invaginação, que no capituló

anterior vimos deduzirem-se d'aquelle typo elementar. A *segregação precóce* fundamentalmente, e depois as condições particulares inherentes aos ovulos, e já estudadas, justificam inteiramente estas conclusões.

2.º

A differença dos meios intra e extra-planular póde constituir causa determinante d'este processo (delaminação)?

No § 149 dos *First Principles*, e tambem no § 154 dos *Principles of Biology*, diz Herbert Spencer: «Em todo o aggregado ha um lado externo e um lado interno, e, de estes lados não estarem egualmente proximos das fontes de acção visinhas, resulta que recebem influencias deseguaes pela quantidade ou pela qualidade, ou por uma e outra ao mesmo tempo; resulta tambem que mudanças differentes se devem produzir nas partes que são influenciadas diversamente.» N'esta doutrina, absolutamente corrente, está a legitimação completa do ponto capital da theoria de Ray-Lankester — a delaminação original.

Na blastula phyletica é effectivamente necessario distinguir, que, para a sua parede, como para cada uma das cellulas que a constituem, é diverso o meio, quando se consideram as suas duas faces externa e interna. Externamente mergulham n'um liquido de composição essencialmente mineral. Internamente estão em contacto

com um fluido complexo composto: 1.º) do liquido externo que filtrou atravez da parede blastular; 2.º) de detritos alimentares, animaes ou vegetaes, que não soffreram digestão cellular, ou que a soffreram incompletamente; 3.ª) de substancias albuminoides diluidas arrastadas mechanicamente pela corrente centripeta, ou resultantes de excreção physiologica dos elementos cellulares.

N'estas circumstancias, a face cavitaria das cellulas blastulares começou a variar em relação á face externa, e finalmente pelo seu progresso essa variação acabou por produzir uma heterrogenia incompativel com a unidade morphologica, e d'ahi scisão cellular e delaminação blastular. Este modo de ver é confirmado pelo desenvolvimento da *Geryonia* (Fol), em que se observa essa successão de phases.

Estes phenomenos, porém, foram muito provavelmente auxiliados por outra ordem de circumstancias. É crível effectivamente que a cavidade blastular se não limitasse a ser um simples deposito residual. Os detritos organicos e outras substancias albuminoides ali accumuladas transformaram-se e actuaram sobre a totalidade das materias contidas no blastocœlo á maneira de fermentos, iniciando assim uma digestão primitiva, e transmutando o blastocœlo em um estomago rudimentar ou *archentéron*. O conteúdo archentérico, constituindo um alimento mais rico e mais facil para a blastula, esta começou a absorver e a nutrir-se particularmente pela sua face cavitaria, o que deu logar a que a face externa se podésse especialisar para os actos da locomoção, da prehensão e

da luta, e esta especialisação physiologica foi mais uma causa determinante da differenciação histologica exo e endodermica.

Como se vê, pois, é possível conceber hypotheticamente condições naturaes determinantes da delaminação primitiva da blastula e harmonicas com a observação ontogenica.

3.º

Constituida a planula, é admissivel a formação de uma bocca por inrupção, e determinada pela especialisação do folheto dérico para as funcções propriamente animaes, e particularisação do phenomeno de ingestão alimentar a uma parte limitada da sua superficie?

Constituida a planula, indicam os factos que a abertura, que depois se formou estabelecendo a communição do exterior para a sua cavidade, se realisou por *inrupção*. A ruptura da parede no desinvolvimento ontogenico das fórmas em que se encontra ainda a delaminação, o engrossamento do folheto dérico na margem buccal (*properistoma* de Hæckel) e seu prolongamento dentro da cavidade planular (*stomodæum* de R. Lankester), constituindo n'um periodo adiantado do desinvolvimento phyletico a *chamada* pharynge dos Molluscos, Arthropodos e Vermes, e ainda a reproducção do mesmo processo nos casos de invaginação em que o blasto-

póro se oblitera, são factos que não se conciliam com outra hypothese.

N'outros casos, porém, o blastopóro persiste, desempenhando as funcções da bocca, e nenhuma abertura se fórma. Póde este facto contrariar aquella hypothese?

O processo delaminativo sendo, como se viu, o typo primitivo da bifoliação blastular, o processo que ontogenicamente lhe corresponde para a formação de uma bocca deve tambem ser considerado primitivo. O blastopóro, condição mechanica do secundario processo de invaginação, não podendo, por outra parte, ser reduzido á bocca inruptiva, embora offereça *analogia*, não tem com ella nenhuma especie de *homologia*, e poderia por isso supôr-se, que, nos casos em que não ha formação explicita da bocca de origem inruptiva, ella falta realmente. A formação de uma semelhante bocca, sendo, porém, um elemento essencial, esta hypothese não é admissivel. Como conciliar estas contradictorias conclusões?

Esta antinomia, que *à priori* se deve reputar de méra apparencia, resolve-se admittindo para os casos em que o buraco de invaginação funciona como bocca definitiva a hypothese de uma coincidencia topographica e chronologica entre a existencia d'essa abertura e de outra que tendia a formar-se por inrupção. O destino da abertura de invaginação, como o demonstram o seu successivo contrahimento nas formações gastrulares e os casos em que de todo desaparece, é obliterar-se. Este phenomeno é, porém, illudido algumas vezes, porque antes de se realisar se manifestam as condições determinantes da formação de uma bocca no mesmo lugar,

as quaes se aproveitam da solução de continuidade já existente. Os factos já citados (pag. 46), em que uma abertura é substituída por outra, ou simplesmente confundida, legitimam este modo de ver¹.

Estabelecidas, como deixámos dito, as relações entre o blastopóro das blastulas invaginadas e a bocca das blastulas delaminadas, o blastopóro fica reduzido ás proporções de uma simples condição mechanica de um processo secundario, e vê-se, que no desenvolvimento ontogenico só falsas apparencias podem fazer desconhecer a importancia morphologica fundamental da bocca inruptiva, da verdadeira bocca. A ontogenia, apoiando a hypothese de uma bocca primitiva formada por inrupção, resta ver se podem conceber-se plausivelmente condições naturaes que determinassem o seu apparecimento. Nada mais facil.

¹ Ray-Lankester, discutindo este assumpto, estabelece um expressivo parallelismo entre os phenomenos que témos analysado e os que dizem respeito ao desinvolvimento da vesicula optica primitiva. Este orgão começou por se formar por delaminação nos animaes superiores, mas em muitos casos observa-se que se fórma agora por invaginação. Nos Cephalopodos dibranchios, o orificio resultante oblitera-se. No *Nautilo*, porém, persiste, e a sua extrema tenuidade é aproveitada como aparelho optico para a formação das imagens na retina, em substituição do aparelho refringente que já anteriormente coexistia com o processo delaminativo. Tanto, pois, no desinvolvimento da planula, como no da vesicula optica, o processo inicial da delaminação foi substituido pela invaginação, e, ali, como aqui, o orificio de invaginação em geral se fecha, embóra possa algumas vezes ser accidentalmente utilizado, adaptando-se a necessidades funcçionaes.

A formação de uma abertura é facil de conceber na planula primitiva determinada pelas condições que ficaram descriptas. A nutrição começou a effectuar-se especialmente pelo folheto entérico, o folheto dérico especializou-se para os actos da vida propriamente animal, e a ingestão dos alimentos, que antes se fazia por toda a superficie externa, circumscrevendo-se cada vez mais, particularisou-se finalmente a um ponto isolado. Uma forte corrente alimentar de sentido centripeto produziu então ahi duas ordens de acções: uma mechanica, tendendo á invaginação d'esse ponto; outra physiologica, pondo em acção a irritabilidade do exoderme e suscitando a proliferação dos seus elementos. A conjunção d'estas duas acções determinou a formação de uma pequena invaginação, forrada de tecido dérico engrossado á entrada (*stomadæum* e *properistoma*), e a qual seguidamente, pela persistencia das mesmas causas, vencida a resistencia da sua extremidade fechada, se converteu n'uma verdadeira bocca, communicando o interior planular com o exterior.

Em relação, pois, ao problema especial aqui proposto, podêmos concluir que é plausivel a hypothese de uma bocca primitiva constituida por inrupção.

*

A analyse que acabamos de fazer dos pontos fundamentaes da theoria da Planula de Ray-Lankester levar-nos-hia á conclusão de que é legitima essa doutrina.

Cabem-lhe, todavia, reparos, muito especiaes e importantes.

Ha que ponderar, effectivamente, que, contrariamente ao que acontece com a gastrula, não tem a planula representantes actuaes nos quadros taxonomicos, e a sua revelação nos provém unicamente da ontogenia na qual nos apparece como phase transitoria de desenvolvimento. Nenhum organismo definitivo existe, cuja structura morphologica se reduza a uma simples vesicula bifoliada, destituida de abertura. Este facto, é certo, não invalida a noção de uma planula primitiva, mas traduz para essa phase do desenvolvimento phyletico um gráo infimo de fixidez, que lhe não permittiu perpetuar-se com os seus primitivos caractéres, como aconteceu com a blastula e a gastrula primitivas.

Que a planula existiu, é, na ordem de idéas em que temos raciocinado, fóra de duvida. O que parece contestavel é que constituisse um *estadio* de evolução morphologica, isto é, uma fórmula relativamente fixa, como são as que actualmente inscrevêmos nos nossos quadros, e que representasse n'um dado momento o termo de uma transformação definida iniciada na fórmula blastular.

Ray-Lankester admite, é certo, que a planula adquire uma bocca, mas este facto para elle é secundario, e o seu typo de referencia phyletica é a *planula sem bocca*. É n'este ponto que discordamos da sua theoria.

A aquisição de uma abertura buccal é o complemento necessario de todo o trabalho evolutivo mediante

o qual a blastula se diferenciou em folheto dérico e folheto entérico e adquiriu uma cavidade gastrica. O simples estado intermediario de bifoliação é apenas uma phase extremamente transitoria d'esse desenvolvimento. De mais, é de crer que logo que se iniciou a diferenciação dos folhetos, a área de introduccção das materias alimentares começou a circumscrever-se, e successivamente se realisou a depressão preparatoria da ruptura buccal. Assim a formação dos dois folhetos e a da bocca tiveram o character de simultaneidade, e a phase de desenvolvimento que ellas caracterizam só se deve considerar terminada e definida com a abertura da bocca.

Este modo de ver, inteiramente harmonico com as condições attribuidas à constituição da planula primitiva e da sua bocca, tem por outro lado a vantagem de responder ao argumento da actual falta de representacção taxonomica da planula, o qual, embora não tenha valor decisivo, é todavia ponderoso.

Do que têmos exposto conclue-se que a theoria da Planula tem a seu favor os seguintes argumentos:

- 1.º) A reproducção da fórma bifoliada no desenvolvimento ontogenico de todos os Metazoarios.
- 2.º) A homologia dos folhetos planulares em toda a serie.
- 3.º) A existencia do processo delaminativo em alguns Metazoarios.
- 4.º) A reductibilidade do processo invaginativo ao de delaminação, e irreductibilidade inversa.
- 5.º) A explicação natural e plausivel da primitiva de-

laminação blastular e formação também primitiva de uma bocca inruptiva.

Contra a doutrina de Lankester levantam-se por outra parte as seguintes objecções:

- 1.º) A falta de actual representação taxonomica da planula.
- 2.º) A necessidade de admittir a simultaneidade dos processos de bifoliação blastular e de formação buccal.

N'estas condições a theoria da Planula é apenas parcialmente accetivel, e, portanto, tal como a propõe o seu auctor, tem de ser regeitada, como já o foi a da Gastræa.

Resta-nos ver n'uma e n'outra se existem modificações possiveis que lhes dêem a plausibilidade que lhes falta.

É esse o objecto do seguinte e final capitulo.

IV

Gastrula e Planula. As theorias de Hæckel e de Ray-Lankester. Conclusão

«Indicarei o que estabelece desde logo uma *diferença fundamental* (coexistindo com uma *concordancia fundamental*) entre a theoria da Gastræa de Hæckel e a theoria da Planula.»

RAY-LANKESTER.

Analysámos separadamente as duas theorias phylogenicas de Hæckel e de Ray-Lankester, e concluimos que nenhuma d'ellas correspondia absolutamente ao fim a que ambas se propunham, embôra em muitos pontos fossem a expressão real dos factos. O complemento natural d'essa critica puramente negativa é agora a definição da doutrina que deve substituir as theorias rejeitadas. Essa doutrina deduz-se logicamente do estudo comparado das mesmas theorias.

As concepções de Hæckel e de Lankester *concordam fundamentalmente* em derivar os Metazoarios de uma fórma primitiva bifoliada, de origem blastular, e n'este ponto, como vimos, estão ambas na verdade. Ha por outro lado uma *diferença fundamental* entre essas doutrinas: a gastræa tem uma bocca, e a planula não; a bifoliação gastræana faz-se por invaginação, e a bi-

foliação planular por delaminação; e, como também ficou estabelecido, em relação á primeira d'estas divergencias está na verdade a theoria da gastræa, e no tocante á segunda a razão é pela theoria da planula. Ora, n'estes termos, attribuindo por um lado uma bocca á planula, e por outro o processo delaminativo á génese da gastræa, as duas theorias tornam-se absolutamente identicas sob as denominações synonymicas de *theoria da gastrula ou gastræa delaminada*, ou *da planula stomatisada*, constituindo uma unidade doutrinal, em que se acham resolvidas as difficuldades levantadas pelas originaes theorias que serviram de objecto a este estudo.

É, porém, legitima uma similhante conjuncção e fusão de doutrinas? Perante os factos e considerações expostas nos anteriores capitulos, é mais do que legitima, é logica, por isso que as duas theorias comparadas tem pontos verdadeiros e fundamentaes communs, e aos termos vulneraveis de cada uma correspondem soluções accitaveis na outra.

Pronunciâmo-nos, pois, por uma theoria da *gastræa delaminada*, preferindo esta nomenclatura á que acima lhe démos como synonyma, porque em si o termo *gastræa* abrange n'uma só palavra a composta expressão *planula stomatisada*; porque a *planula* é apénas uma phase transitoria na constituição da gastræa, termo final de uma evolução definida; e finalmente porque a gastræa tem na sua etymologia grammatical caracterizada a importante differenciação morpho-physiologica de que ella é o typo primordial.

Esta theoria da *Gastræa delaminada* póde formular-se nos seguintes termos:

- 1.º) A gastræa é a fôrma ancestral de todos os Metazoarios e constitue uma derivação dos Protozoarios.
- 2.º) A gastræa é uma fôrma hypothetica do desenvolvimento phylogénico caracterizada por um corpo escavado, symetrico em relação a um eixo unico e inarticulado, cuja parede é constituida por duas camadas cellulares distinctas, mas homogeneas cada uma d'ellas, e dotado de uma abertura n'um dos pólos do eixo.
- 3.º) A camada cellular exterior tem o nome de *ectoderme* e desempenha funcções propriamente animaes; a interior denomina-se *endoderme* e cabe-lhe o desempenho das funcções da vida vegetativa.
- 4.º) A cavidade interior constitue um estomago primitivo, de que o orificio que lhe serve de communicação para o exterior é uma bocca primitiva, e áquella e a esta cabem respectivamente os nomes de *progaster* ou *archentéron*, e *prostoma*. O bordo buccal, transição do ectoderme para o endoderme, é denominado *properistoma*, e o canal buccal que se lhe segue, *stomadæum*.
- 5.º) A existencia da fôrma ancestral — gastræa — é attestada não só pelos seus actuaes representantes as *Gastreadas* e o *Olynthus*, mas tambem pela sua reproducção na ontogénese de todos os Metazoarios, já explicitamente na evolução palingene-

tica, já obscurecida por perturbações cœnogenicas.

- 6.º) A gastræa derivou-se da planæa por delaminação do seu folheto e aquisição de uma abertura buccal por inrupção.
- 7.º) A existencia do processo delaminativo é comprovada pela sua actual realisação n'algumas Esponjas e Hydroides, particularmente observada na Geryonia, e pela irreductibilidade d'este processo aos outros que a ontogenia nos patenteia.
- 8.º) A formação de uma bocca inruptiva é indicada pela ruptura da parede gastrular observada nos casos de gastrulação delaminada, e pelo interior, prolongamento buccal do ectoderme constituindo o *stomadæum*.
- 9.º) As aberrações cœnogenicas explicam-se quanto á fórma e processo da bifoliação pela *segregação precóce*, por phenomenos de adaptação relacionados com a separação mais ou menos accentuada de um vitellio plastico ou germinativo e de um vitellio de nutrição, pela abundancia e localisação d'estes em relação um ao outro, e pelas condições particulares que d'ahi resultam para o processo da segmentação e ulterior differenciação; quanto á bocca, dependem da coincidencia topographica e chronologica da sua formação com a existencia de uma abertura mechanicamente dependente dos processos cœnogenicos de gastrulação, o buraco de invaginação ou *blastoporo*, ~~e da verdadeira bocca.~~

- 10.º) A differença entre o meio interior e exterior da planæa determinou a differenciação das faces correspondentes dos elementos constitutivos da parede planæar, e ulterior delaminação d'esta.
- 11.º) A adaptação progressiva do folheto interno em formação ás funcções de nutrição, e da superficie externa aos actos da vida animal, circumscreveram cada vez mais a área destinada á entrada dos alimentos, reduzindo-a a um só ponto, que, deprimindo-se successivamente, acabou por se romper, formando-se assim o *prostoma*, o *properistoma* e o *stomadæum* por effeito da persistencia e intensidade da corrente alimentar centripeta concentrada n'esse ponto, e do trabalho de proliferação cellular ectodermica determinado por esta mesma causa como agente irritativo.

Tal é a theoria que se nos affigura corresponder melhor aos factos conhecidos e ao espirito actual da sciencia. É n'este sentido, e não como verdade incontrovertivel, que, terminando aqui o nosso estudo, concluimos a seu favor.

ERRATAS

Alguna precipitação na redacção e revisão motivou entre outros erros e lapsos mais importantes os que adiante se acham corrigidos.

- Pag. 25 Linha 40.^a A existencia da fórma ancestral — gastræa — é atestada, não só pelos seus actuaes representantes as Gastræadas e o Olynthus, mas tambem
- » 25 » 45.^a As aberrações cænogenicas explicam-se pela anteposição de phases (heterochronia) resultante da tendencia geral do processo ontogenico para o abreviamento e por
- » 34 » 14.^a abreviação, produzindo as heterochronias por anteposição de phases.
- » 46 » 2.^a 6.^a) Que muitas vezes esta nova abertura occupa o logar da primeira, ou coincide com ella antes do seu desaparecimento. (Alguns Gasteropodos [Bobretzky], Oligochetos terricolos, Vermes Nematoides e alguns Zoophytos);
- » 47 » 8.^a 2.^o A reproducção da fórma bifoliada

ERRATA

The name of the author of the paper is given in the title of the paper.

The name of the author of the paper is given in the title of the paper.

The name of the author of the paper is given in the title of the paper.

The name of the author of the paper is given in the title of the paper.

The name of the author of the paper is given in the title of the paper.

The name of the author of the paper is given in the title of the paper.

The name of the author of the paper is given in the title of the paper.



RÓ
MU
LO



CENTRO CIÊNCIA VIVA
UNIVERSIDADE COIMBRA

1329664070

