

REAL ACADEMIA DE MEDICINA DE VALENCIA

Reflexiones
en torno a algunos conceptos
de Anatomía Comparada

DISCURSO DE RECEPCION

DEL ACADEMICO ELECTO

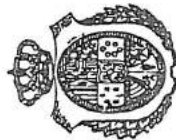
ILMO. SR. DR. D. VICENTE DUALDE PEREZ

DISCURSO DE CONTESTACION

POR EL ACADEMICO DE NUMERO

ILMO. SR. PROF. DR. D. VICTOR SMITH AGREDA

LEIDOS EL DIA 26 DE OCTUBRE DE 1976



VALENCIA

DISCURSO DE RECEPCION
DEL ACADEMICO ELECTO

Ilmo. Sr. Dr. D. VICENTE DUALDE PEREZ

Depósito Legal. V. 3105. - 1976

Industrias Gráficas ECIR. - Hist. Diago, 13. Valencia-7. 1976

DENTE ;
SEÑORES ;
ACADÉMICOS ;
S ;

Esta Real Academia de Medicina va a acogerme como Académico de Número, uno de los más bir un universitario, permitidme ilustres académicos gran emoción que me embarga y os exprese de agradecimiento por haber tenido la gentileza de elegir llegar particularmente a los académicos que ponerme y de modo especial al profesor Smith este acto, contestando mi discurso de recepción. de demostrar mi gratitud por vuestra gentileza, mismo mi total entrega para colaborar en las i no regatearé esfuerzo alguno. Soy consciente tal colaboración entraña, pero la preocupación guro se verá recompensada con creces por la recibir vuestras sabias enseñanzas.

La docta Corporación tiene asignado para docer o obligado —y lo hago con gran satisfacción apartir este alto honor que me dispensais, con la consecuencia, ruego consideréis que mi agradecimiento de todos ellos. Quiero también hacer ción de Catedrático de Instituto no se halla ni nombramiento como académico, dado que ero que con tal título accede a esta Academia a cortesía, sino como demostración de afecto, este honor que de vosotros recibo a mis com-

hora tan transcendental de mi vida, rendir un a mi querido padre (e. p. d.), que como Jefe

de los Servicios Municipales Veterinarios de nuestro pueblo natal, supo batallar con la dignidad de los grandes caballeros, para dignificar nuestra querida profesión, en una época en la que eran aún incomprensidas por muchos las altas misiones que en orden a la sanidad y al fomento pecuario tiene encomendadas.

Desco también rendir un breve homenaje a todos los colegas veterinarios que me precedieron como Académicos Numerarios. De acuerdo con la información que he podido recopilar (posiblemente incompleta, por la destrucción de que fue objeto el archivo de esta Academia), por orden cronológico fueron los siguientes: Ilmos. Sres. D. Camilo Gómez y Roda (que según parece fue el primer nombrado), D. Antonio Gómez Millet y D. José Martín Valero, todos ellos ingresados en el pasado siglo; y a partir del año 1900, D. Ramón Gómez Pérez, D. José Orensanz Moliné, D. Enrique Arciniega Cerrada y D. Primo Poyatos Page. Cabría añadir a esta relación el nombre del Dr. D. Tomás Peset Aleixandre, que si bien ingresó como médico, era a su vez veterinario. Creo que merece ser citada la grata circunstancia de que el Dr. Orensanz, que dejó su sillón al ser trasladado a Madrid por razón de su cargo oficial, pese a su avanzada edad, sigue disfrutando de un bien merecido descanso tras su jubilación.

Vengo a suceder en el sillón de esta Academia, al que fue nuestro querido amigo y entrañable compañero, el Ilmo. Sr. D. Primo Poyatos Page, que hizo su ingreso el día 15 de octubre de 1947, con un discurso titulado *El carbunco bacteriano en la provincia de Valencia*, actuando como padrino y portavoz de la Academia, el Dr. Vidal Jordana. Por una de esas curiosas casualidades que la vida nos depara, el Dr. Poyatos entregaba su alma al Supremo Hacedor en la tarde del mismo día del año 1974. Ocupó, pues, su sillón de Académico exactamente veintisiete años, durante los cuales supo hacer realidad con toda dignidad aquella consigna que él mismo se impuso al pronunciar su discurso de ingreso: «Trabajar para hacer el bien».

En apretada síntesis trataremos de glosar la brillante trayectoria profesional de nuestro predecesor, no sólo por el frío imperativo de una norma protocolaria, sino preferentemente como cálido y justo homenaje del que se hizo acreedor con todo merecimiento, por su personalidad científica y sus grandes cualidades humanas.

Nació en Ribagorda (Cuenca), el 6 de octubre de 1901, aunque por los muchos años que vivió en Valencia se sentía como un valenciano más. Después de iniciar en Madrid la carrera de Ciencias, cursó con singular aprovechamiento los estudios de Veterinaria en las Facultades de Madrid y León. Poco después de terminar su carrera, en el año 1926, tras duras oposiciones, ingresa con el número dos en el Cuerpo Nacional Veterinario, siendo destinado a la Inspección Veterinaria de la Aduana de Valencia de Alcántara (Cáceres) y desempeñando luego sucesivamente las Jefaturas Provinciales de Ganadería en las pro-

vincias de Palma de Mallorca, León y Valencia, tomando posesión de esta última en junio de 1940 y permaneciendo al frente de la misma hasta su jubilación, en 1971.

En todas estas Jefaturas desarrolló una intensa y meritoria labor, tanto de fomento ganadero como de sanidad veterinaria, pero es en la de Valencia por su dilatada permanencia donde dicha labor adquiere mayores dimensiones. Diezmos considerablemente los efectivos ganaderos provinciales como consecuencia de nuestra guerra civil, acomete el Dr. Poyatos la ingente tarea de estructurar un plan de reconstrucción de la ganadería valenciana, tanto en el orden cuantitativo como cualitativo. Marca las directrices de una mejora zootécnica y afronta con decisión la lucha contra las principales enfermedades infectocontagiosas del ganado, realizando campañas anticarbuncos, antirrábicas, contra el mal rojo, peste aviaria, etc., que tantas pérdidas causan a la ganadería, constituyendo muchas de tales enfermedades por su carácter antroponóxico un evidente peligro para la especie humana. En el año 1963 tiene que enfrentarse con el gravísimo problema que plantea a la ganadería porcina y en general a la economía nacional, la terrible epizootia de Peste Porcina Africana, enfermedad exótica introducida en nuestro país por aquellas fechas.

Pero esta labor, callada la mayor parte de las veces, tropieza en muchas ocasiones con la incompreensión del ganadero, que gracias a Dios se va percatando ya de su necesidad, pero que entonces solamente la comprensión humana y el firme convencimiento del cumplimiento del deber, cualidades de las que Poyatos estaba sobrado. eran capaces de vencer.

Su gran inquietud profesional por mejorar la ganadería provincial, lo llevó en 1963 a crear, mediante convenio entre la Dirección General de Ganadería y la Excma. Diputación, el Servicio Provincial de Mejora Ovina, con el establecimiento en Picasent de las adecuadas instalaciones para un rebaño piloto. Fue ésta una de las grandes ilusiones de su vida profesional, en la que puso un gran cariño, siendo la verdadera alma del servicio que ha venido realizando desde su creación una magnífica labor de mejora ganadera en orden a selección, control de rendimientos, cesión a los ganaderos de reproductores con *pedigree*, etcétera. En esta misma línea de inquietudes, fue uno de los principales artífices de la Asamblea Nacional de Avicultura, Cunicultura y Apicultura, celebrada en Valencia en noviembre de 1947.

De su pluma salieron varias publicaciones, folletos, artículos periodísticos y conferencias, para dar a conocer a ganaderos y público en general las medidas de índole sanitaria y de fomento ganadero, encaminadas a la conservación y mejora de la riqueza pecuaria que le estaba encomendada. Merecen destacarse entre sus publicaciones. *El Cooperativismo Ganadero*, *Proyecto sobre el Plan General de Fomento y Mejora Ganadera de la provincia de Valencia*, *La Equinococosis e Hidatidosis en la provincia de Valencia* (discurso pronunciado

en la sesión inaugural de esta Academia en el año 1957) y la Ponencia de la Subcomisión de Ganadería en el Estudio general sobre inversiones en la economía valenciana (1968-1971).

Durante su permanencia en León, desplegó actividades docentes en la Facultad de Veterinaria de aquella capital. Así, en el año 1932 ganó por concurso-oposición una plaza de Auxiliar en dicha Facultad, y en 1933 el Ministro de Educación y Ciencia (entonces Instrucción Pública), a propuesta del Claustro, le nombra Profesor Encargado de Curso de las Cátedras de Industrias Lácteas y Zootecnia Especial, cuya función desempeñó hasta 1936.

En varias ocasiones vio merecidamente premiada su gran labor profesional. Así, estaba en posesión de la Medalla de Plata de las Murualidades Escolares, de la Encomienda Ordinaria y de la de Número de la Orden Civil del Mérito Agrícola, y el Excmo. Ayuntamiento de Valencia le concedió la Medalla de la Gratitud, con motivo de la labor sanitaria desplegada durante la trágica riada de octubre de 1957, al frente del Servicio de recuperación de animales muertos y materias contumaces.

Por último, de sus grandes cualidades humanas habla por sí sólo el magno homenaje que la Veterinaria valenciana le ofreció el día 11 de diciembre de 1949, donde se dieron cita para expresarle su más sincero afecto y cordial amistad, junto a los veterinarios de la provincia, el propio Director General de Ganadería y las representaciones oficiales de todos los estamentos provinciales.

* * *

Tres circunstancias han influido en la elección del tema que vamos a desarrollar. En primer lugar, el hecho de acceder a esta Real Academia por nuestra condición de veterinario, lo que nos obliga a tratar de alguna cuestión relacionada con esta parcela del saber. En segundo lugar, hemos tenido en cuenta que se nos ha adscrito a la Sección de Ciencias Fundamentales, y de acuerdo con lo establecido en el artículo 17 de los Estatutos de esta Corporación, deberá ser tratada por el recipiendario alguna cuestión sobre materias propias de la sección cuya vacante vaya a ocupar. Por último, los problemas en torno a la Anatomía Comparada, siempre han atraído nuestra atención y desde hace bastantes años venimos reflexionando sobre ellos, e incluso ha constituido una constante preocupación dentro de nuestra actividad docente inculcar a nuestros alumnos estas ideas por considerar que junto a su carácter informativo, poseen un innegable valor altamente formativo.

Queremos con ello significar que el tema que hemos elegido no ha sido elaborado como una simple obligación protocolaria impuesta por la reglamentaria necesidad de estructurar un discurso de ingreso, sino que es el fruto de varios años de reflexión en torno a unas cuestiones que nos ha preocupado

desde hace bastante tiempo y sobre las que en varias ocasiones hemos redactado notas, recogido ideas e incluso publicado artículos, que con motivo de este discurso nos ha parecido oportuno ordenar y someter a vuestra benévola consideración.

Y sin más preámbulos pasamos a dar lectura a nuestro trabajo, que lleva por título: **Reflexiones en torno a algunos conceptos de Anatomía Comparada.**

I

BOSQUEJO CRONOLÓGICO DEL PENSAMIENTO SOBRE EL CONCEPTO DE ANATOMÍA COMPARADA

No es nuestro propósito realizar una revisión histórica exhaustiva del problema que nos ocupa. Nuestro objetivo, mucho más modesto, pretende tan sólo señalar los hitos cronológicos más sobresalientes en torno al concepto de la Anatomía Comparada, que nos puedan servir como obligada introducción al tema que pretendemos desarrollar.

En este aspecto, podríamos establecer tres etapas, que representan otros tantos criterios conceptuales.

Primera etapa: La comparación estática

Esta primera etapa se halla vinculada al concepto fijista de las especies. Por las razones que más adelante serán analizadas, durante un largo período de tiempo que prácticamente abarca desde la época más antigua hasta la primera mitad del siglo XIX, los intentos de comparación de las estructuras animales y del hombre, no pueden ser calificadas de anatomía comparada, sino de simples «comparaciones anatómicas», por cuanto se limitan a buscar parecidos sin investigar parentescos, hecho totalmente lógico si se piensa que la inmutabilidad específica preside el pensamiento biológico de esta dilatada época.

Durante este largo período la comparación anatómica preocupa a varios hombres de ciencia por motivos muy diferentes. Citemos, en primer lugar, al genial médico de Pérgamo, el anatómico y fisiólogo GALENO (130-200), que como se sabe, nunca diseccionó el cuerpo humano, examinando solamente la organización de diversos animales, en especial del mono, aplicando las descripciones de las estructuras orgánicas estudiadas a la anatomía del hombre. La obra de GALENO, que asienta la anatomía humana en una simple comparación anatómica de semejanza, será considerada como infalible durante más de quince

más sencillos a los más
áspera de esta escala al
brino CHARLES BONNET
encionar los trabajos del
anatómico comparativo,
tes investigaciones com-
míferos, llegando incluso
de esta forma a las ideas

anatomía comparada iban
de la escuela francesa,
R, y con las ideas evolu-
urante dicho siglo.

1817, la primera edición
o según su *organización,*
ales y de introducción a
pio de correlación» (1).
n organismo no funcio-
de tal manera que todo
os responden a un plan
rollan de una forma o
arcialmente la estructura
adose en dicho principio
independientes unos de
uctural, quedan reunidos

es de la verdadera ana-
la abstracción que tan

endente y curiosamente
del fijismo de las espe-
de organización suponía
re los distintos grupos
cierto es que el genio
s especies, sosteniendo
táneo y rival LAMARCK

tan obvio, que con ante-
o el mérito de este cien-
ipal para estructurar los
constituir la idea central

(1744-1829), defensor de las ideas transformistas basadas en la herencia de los caracteres adquiridos (1).

Segunda etapa: La comparación dinámica, filogenética o histórica

Con la llegada del siglo XIX, habría de implantarse de modo definitivo el evolucionismo, merced a la ingente obra de CHARLES DARWIN (1809-1882), en colaboración con su colega y amigo WALLACE (1823-1913). Las ideas evolucionistas, juntamente con el principio de correlación de CUVIER, influirán tan poderosamente en la forma de enfocar la anatomía comparada, que con razón podemos afirmar sin hipérbole, que *la verdadera anatomía comparada nace cuando muere el fijismo*.

Junto a estos hechos merece destacarse de modo preeminente la decisiva influencia que imprimieron también en esta época las ideas del poeta y filósofo alemán GOETHE (1749-1832), con su *Teoría de la metamorfosis de los órganos*, que condujo a establecer por OKEN y GEGENBAUER, la llamada *Morfología idealista*, que intenta representar especies de tipo «abstracto» en las que resulten esquematizados los órganos esenciales de un animal o grupo de animales. Nace así la MORFOLOGÍA, término introducido con gran fortuna por GOETHE para denominar a la ciencia que estudia la organización de los seres vivos, las relaciones que existen entre sus órganos, su génesis y su comparación con los de otros seres vivos. Nos interesa destacar este concepto goethiano de la Morfología porque habremos de volver sobre él cuando más adelante sometamos a discusión la correcta interpretación de este vocablo.

Las ideas evolucionistas, la morfología idealista y los tipos de organización establecidos por CUVIER, abren las puertas a los métodos de exploración histórica de la anatomía comparada, sucediéndose en poco tiempo una serie de aportaciones que habrían de resultar definitivas para conseguir la comparación filética de las estructuras animales.

Dentro de este gran movimiento científico cabe citar, en primer lugar, a RICHARD OWEN (1804-1892), con la introducción de los fecundos conceptos de *órganos homólogos* y *órganos análogos*, aportación trascendental para lograr la correcta interpretación de los planes de organización y su comparación.

Mención especial merece también el ya citado CARL GEGENBAUER (1826-1903), principal introductor del método histórico de exploración según las ideas

(1) Tal fue la obsesión de CUVIER en este sentido, que como se sabe, para explicar al existencia de faunas fósiles sucesivas, llegó a elaborar su tan conocida *Teoría de los cataclismos*. Estos de vez en cuando habrían destruido las faunas preexistentes y habrían sido seguidos de la generación de nuevas formas de vida. Siguiendo esta teoría, uno de sus más destacados seguidores, D'ORBIGNY, tuvo que admitir hasta veintiseis creaciones sucesivas a través de los períodos geológicos.

darwinianas, en la anatomía comparada, investigando con un enfoque filogenético el grado de parentesco recíproco entre las distintas especies animales.

Los seguidores de DARWIN, entre los que destacan HAECKEL, HUXLEY y MÜLLER, realizan asimismo aportaciones muy valiosas.

A HAECKEL (1834-1919) se debe la introducción en su *Generelle Morphologie der Organismen* (1866) del término *filogenia* (historia de la estirpe), como paralelo al de *ontogenia* (historia del individuo) para designar la ciencia que tiene por objeto descubrir las relaciones de afinidad y hasta donde sea posible, la genealogía de los organismos (1).

De la mano de HAECKEL una nueva vertiente viene a unirse a las ya establecidas para completar las investigaciones en torno a la anatomía comparada. Nos referimos a los estudios embriológicos que tanto han contribuido al conocimiento de la ciencia que nos ocupa. Ya HUXLEY (1825-1895) había previsto la importancia de la embriología en este aspecto y la colocó en la posición de árbitro de las relaciones morfológicas, profetizando el papel predominante que llegaría a ocupar en la anatomía comparada evolutiva. Pero fue HAECKEL, en colaboración con MÜLLER, quien sentó las bases de esta doctrina embriológica al enunciar, en 1866, su famosa *Ley biogenética fundamental*, que como se sabe afirma, que *la ontogenia es una recapitulación en forma abreviada y a menudo modificada de la filogenia*, o en otros términos: «En su desarrollo embrionario todo individuo repite sucesivamente los diversos estados por los que ha pasado su especie hasta llegar a la actual». Aunque la validez de esta ley está sujeta a una serie de puntualizaciones, es indudable que tiene un gran valor como aportación de la embriología al hecho evolutivo, pues ayuda a comprender la existencia de tipos de organización comunes a grupos de animales que en estado adulto muestran un aspecto muy diferente y que, sin embargo, se parecen extraordinariamente cuando lo que se compara son sus embriones.

Señalemos, por último, que la feliz conjunción entre la filogenia y la embriología, entendiéndose ésta como una morfología dinámica, ha dado lugar a la introducción, en 1927, por SEWERTZOFF, del concepto de *Filembriogénesis*, que ha venido a coronar brillantemente la correcta interpretación de una de las principales bases en que se asienta la actual anatomía comparada.

(1) La Filogenia con harta frecuencia es confundida con la Evolución. Para nuestro propósito, debemos dejar bien clara la diferencia entre ambas. Como hace observar muy acertadamente ALVARADO, R., y cols., la evolución intenta dar explicación a los mecanismos en virtud de los cuales se ha producido la diversificación de los seres vivos y para ello recurre a pruebas objetivas. La filogenia, aunque apoyada en el hecho evolutivo, es una ciencia razonablemente especulativa, pues trata de descubrir el parentesco entre los distintos grupos de organismos reconstruyendo su árbol genealógico para averiguar cómo han sido derivados unos de otros. De ello se infiere que en las investigaciones de anatomía comparada, las aportaciones valiosas serán las que provengan de los estudios filogenéticos.

Tercera etapa: La comparación tipológica u homomórfica

En las últimas décadas la anatomía comparada ha sufrido un intento de impulso renovador, merced a la implantación de nuevos métodos y caminos aportados especialmente por la escuela de NOVIKOFF, estudios que han encontrado un favorable eco en numerosos autores, tales como COLOSI, NÉMEC, BERTALANEFY, KRIEG, etc.

Para NOVIKOFF, según el mismo escribe: «El paralelismo observable en la estructura de numerosos órganos, en los diferentes grupos de animales, expresa un principio mucho más amplio que el de la mera homología», y añade: «Por otro lado, si extendemos nuestros estudios comparativos de varios órganos sobre la totalidad del reino animal, llegaremos a la conclusión de que, en su mayoría, los órganos que muestran paralelismo se presentan precisamente en las formas filogenéticamente no relacionadas», es decir, que según NOVIKOFF, la filogenia o método histórico, es insuficiente para explicar muchos paralelismos anatómicos, que, en consecuencia, obedecerán a razones distintas a las del propio parentesco evolutivo.

Tales paralelismos no homológicos, tampoco serían debido, según el autor, a meras analogías convergentes, y así dice en una de sus publicaciones: «Al lado de los fenómenos realmente análogos, a saber: de aquellos que claramente pueden interpretarse como de índole causal provocados por vía secundaria, debido a un ejercicio intenso de los órganos, y que por ello merecen designarse como analogías en el sentido estricto de la palabra, tanto en el reino animal como en el vegetal existen un gran número de paralelismos que apenas pueden considerarse como adaptaciones secundarias a una determinada función... La mayoría de estos paralelismos —sigue diciendo— no son explicables ni por las razones de parentesco ni por un ejercicio secundario. Según su naturaleza, ellos se encuentran tan alejados de las analogías en sentido estricto, como (y probablemente aún más) de las homologías».

No es de extrañar, tras lo dicho, que el autor se plantee la necesidad de formular nuevas hipótesis y establecer nuevos criterios, que den una satisfactoria explicación a sus puntos de vista. En base a ello formula el concepto de *homomorfismo* u *homomorfia*, como una tercera categoría de paralelismo de formas que obedecería a ciertas potencias intrínsecas del desarrollo que seguirían de un modo independiente el mismo camino, logrando así semejanzas estructurales independientes del origen común o del ejercicio de la misma función.

El homomorfismo sería así probablemente, una consecuencia del hecho de que la materia viviente no es susceptible de formar los órganos específicos, sino siguiendo un número relativamente restringido de vías, sólo dentro de ciertos límites. Cuando NOVIKOFF intenta aclarar la esencia misma de las homomor-

fías, confiesa que no nos hallamos en condiciones de poder averiguar las causas intrínsecas de las mismas, quedando sólo la posibilidad de dar una explicación hipotética, basada en la existencia en la materia viviente de ciertas «potencias o tendencias del desarrollo».

La introducción del principio de homomorfia en anatomía comparada ha exigido la ampliación de los métodos de investigación utilizados en esta disciplina. Además del enfoque histórico, filogenético, basado sobre la consideración de las homologías, NOVIKOFF adopta en sus estudios el *método tipológico* con la consecuente investigación de las leyes internas que rigen la morfogénesis del reino animal (*aspecto nomotético*).

En la tesis de NOVIKOFF, dos aspectos consideramos que deben ser comentados. Destaquemos, en primer lugar, que, como se puede deducir de lo expuesto, para el citado autor, las analogías se enfocan con un criterio netamente lamarckiano. Recordemos cómo afirma, refiriéndose a los fenómenos realmente análogos, que son «provocados por vía secundaria debido a un ejercicio intenso de los órganos». Tal punto de vista es el que sustentó LAMARCK en su célebre *Philosophie zoologique* (1809), en la que se sientan las bases de la doctrina de la evolución según el principio de la *herencia de los caracteres adquiridos* y sobre la que nos diría: «la función crea al órgano necesario para realizarla, el uso, la perfección, y el desuso, lo hace entrar en regresión y desaparecer». La doctrina evolutiva por selección natural de la escuela neodarwinista, asentada en la pervivencia de los caracteres más idóneos surgidos no por la acción del medio ambiente, sino por una mutación, que conduce a convergencias adaptativas cuando varios animales habitan el mismo medio, consideramos que se halla demasiado sancionada por la ciencia para que pueda ser substituida por la vieja doctrina lamarckiana.

De otro lado, ¿por qué las analogías deben ser admitidas con un criterio tan restrictivo? ¿por qué no pueden extenderse a todos los *phyla* del reino animal por alejados que se hallen éstos genéticamente? A poco que se piense, se puede llegar a la conclusión de que no existe ninguna razón de peso que impida la aparición de órganos análogos dentro de una amplia convergencia adaptativa creada por selección natural que ha actuado en el mismo sentido sobre mutante altamente idóneas para un determinado medio.

Sin embargo, lo que sí parece lógico, es la existencia de potencias morfogénicas internas que conducen a una diferenciación paralela e independiente de estructuras dentro de un abanico relativamente restringido de posibilidades, como lo demuestran los polifletismos (adquisición de la tetrapodia, acceso reiterado a la metamería, llegada como mínimo dos veces a la homeotermia, etcétera). Tales hechos vienen a demostrar la unidad esencial de la vida, que recurre por sus propias exigencias unitarias y de significación a soluciones se-

mejantes, a veces en etapas cronológicas distintas (*iterativismo heterocrono* de CRUSAFONT).

Mientras posteriores investigaciones no demuestren lo contrario, consideramos que el método histórico, filogenético, interpretado según la doctrina neodarwinista y remodelado a la luz de las recientes aportaciones genéticas, resulta válido y suficiente para interpretar la Morfología. Tomando como base estas directrices, intentaremos a continuación, aunque sea en apretada síntesis, tratar de interpretar algunos conceptos de Anatomía Comparada.

II

LAS BASES DE LA ANATOMÍA COMPARADA. LA ABSTRACCIÓN MORFOLÓGICA

Una vez más hemos de destacar el hecho de que *la verdadera anatomía comparada nace cuando muere el fijismo*, porque sólo partiendo de esta premisa es posible comprender porqué los pilares maestros de la ciencia que nos ocupa se hallan representados por la *Embriología* y la *Paleontología*, fuentes fundamentales de la *Filogenia*, que constituye el instrumento maestro de toda razonable especulación morfológica.

La *Embriología* como base de la Anatomía Comparada, debe ser entendida como una «morfología dinámica». El entronque básico entre ambas debe buscarse en la ya citada *ley biogenética fundamental*, cuya verdadera significación e interpretación no siempre ha sido realizada correctamente, lo que ha llevado a algunos a su aplicación exagerada, frente a quienes se han manifestado unos acérrimos detractores de la misma.

La primera cuestión a plantearse es el hecho de que el desarrollo de un organismo —su ontogénesis— se debe no sólo a causas filogenéticas, sino también a nuevas adquisiciones que no tienen ninguna significación histórica. De acuerdo con esto, ya HAECKEL distinguió entre caracteres embrionarios *palingenéticos*, es decir, elementos arcaicos característicos de una organización primitiva y, por tanto, con significado filético, y caracteres *cenogénéticos*, elementos recién adquiridos para adaptarse a las nuevas condiciones de existencia, pero que son capaces de desarrollarse y enmascarar a los palingenéticos, que pueden quedar reducidos a vestigios residuales como único testimonio. Uno de los mayores errores que puede cometerse al interpretar la ley biogenética —y a menudo se ha incurrido en él— es no discernir los caracteres cenogénéticos, de los debidos a la palingenesis.

Otra de las grandes equivocaciones cometidas al aplicar la ley que nos

ocupa, ha sido la de querer comparar la ontogenia de un determinado animal con el estado adulto del que se supone su antecesor. En verdad no son los estados finales de dos o más linajes emparentados los que más se asemejan y mejor se homologan, sino sus estadios embrionarios, porque en ellos convergen más caracteres palingenéticos. La validez de la ley biogenética debe situarse sobre todo al nivel embrionario, o mejor dicho —tal como señala GADEA— pedomorfo-genético, no a nivel adulto o gerontomórfico.

Esta forma correcta de interpretar la ley de HAECKEL ha sido expuesta magistralmente, entre otros, por DE BEER (1938). Como este autor sostiene la interpretación de la ley biogenética, requiere además tener en cuenta una serie de procesos que influyen decisivamente sobre la ontogenia y la modifican más o menos profundamente. Entre estos procesos destacan, por su importancia, la heterocronía, cenogénesis, neotenia, aceleración, arqueolaxis, etc.

Desde el punto de vista filogenético con proyección hacia la anatomía comparada, la *Paleontología* debe ser concebida como una «morfología pretérita», pues el conocimiento de las formas fósiles nos permite descubrir en muchas ocasiones la esencia íntima de las homologías anatómicas. Sin entrar en detalles que nos llevarían demasiado lejos y nos apartarían de nuestro objetivo, señalaremos tan sólo que las aportaciones paleontológicas a la anatomía comparada se centran en los tres puntos siguientes:

a) La existencia de «series filogenéticas fósiles», cuyos términos se suceden rigurosamente en el tiempo, de tal manera que cualquier término de la serie deriva del que le precede por modificación, siempre en el mismo sentido de sus caracteres anatómicos (*ortogénesis*). Uno de los ejemplos clásicos de ortogénesis, quizá el mejor documentado, lo constituye la serie evolutiva de los équidos, en la que puede observarse la evolución ortogénica de todas las partes esqueléticas: reducción de los dedos laterales de las extremidades, desarrollo del dedo central, hipsodoncia progresiva de los molares, complicación de los repliegues de esmalte de la corona, desarrollo progresivo de la región facial del cráneo, etc., datos todos ellos de gran valor para interpretar correctamente la anatomía comparada de estas especies, con un criterio filogenético.

b) Las «formas sintéticas» que reúnen los caracteres de dos o más linajes que posteriormente aparecen diferenciados. El estudio de estas formas ha permitido sacar importantes conclusiones en torno a la anatomía comparada de la dentadura de los mamíferos carnívoros.

c) Las «formas que ocupan una posición intermedia» entre grupos de animales luego diferenciados, tales como las *Arqueonitidas* y *Teromorfos*, que han aportado valiosos conocimientos para explicar diversos aspectos de la

anatomía comparada entre aves y mamíferos a través de su entronque con los reptiles.

* * *

Tras las consideraciones que acabamos de realizar, veamos ahora qué carácter imprime la filogenia al concepto de anatomía comparada. La Anatomía *sensu stricto* debe buscar los caminos de la Filogenia y, por tanto, los de sus fuentes (Embriología y Paleontología) si quiere elevarse a la categoría de Anatomía Comparada, es decir, si quiere encontrar una razonable interpretación homológica y no analógica de las estructuras. Pero la comparación anatómica no puede esclavizarse a la «horizontalidad» del proceso analítico, sino que debe elevarse hacia la «verticalidad» de la interpretación abstracta. Sólo cuando la anatomía deja de «rastrear» el hecho concreto para someter éste a una abstracción razonablemente especulativa basada en la filogenia, se está en el camino correcto para que la Anatomía Comparada sea una verdadera Morfología.

En efecto, cuando el anatómico (no morfológico) intenta estudiar la estructura de un animal elabora un protocolo analítico, descriptivo (macro o microscópico). Este análisis, por muy minucioso y detallado que sea, no conducirá nunca hacia la anatomía comparada. La misión del morfológico no debe quedar limitada a esto, sino que deberá intentar incrustar aquel estudio analítico en su correspondiente «nicho», de acuerdo con un devenir que intenta aclarar la genealogía evolutiva del animal estudiado.

Las geniales aportaciones de OWEN ya citadas, en torno a las homologías y analogías, sentaron las bases fundamentales para la consecución de los objetivos comparativos a que deben tender los estudios anatómicos. Bueno será recordar al respecto, que el propio introductor de dicha terminología define las homologías como: «igualdad de origen, igualdad de estructura e igualdad de posición». Toda igualdad necesita, para poder establecer un proceso previo de comparación, y si tenemos en cuenta que los fenómenos de *radiación adaptativa* han camuflado profundamente en muchos casos tal posibilidad a nivel puro y estrictamente analítico, resulta obvio que la comparación correcta sólo será posible cuando no quedemos esclavizados por una investigación analítica, sino que nos liberemos de ella para elevarnos con una elaboración mental hacia un proceso de síntesis. Sólo entonces se encontrará el anatómico en condiciones para poder distinguir el «oro de ley» de la filogenia (*homologías*) de la «moneda falsa» (*analogías*) y, en consecuencia, de situar los resultados del proceso analítico en el eslabón del devenir evolutivo a que correspondan.

Desde el punto de vista anatómico, hay pues una neta diferencia entre lo analítico y lo sintético: lo primero es un modelo concreto basado en unas estructuras «reales»; lo segundo es la consecuencia de un proceso mental de

«abstracción», que da lugar a «modelos morfológicos ideales», que son tipos de organización con un valor tanto o más preciso que sus originarios modelos concretos sobre los que se apoyan, y que resultan imprescindibles para poder establecer comparaciones. Así, pues, si el proceso analítico es propio de la anatomía *sensu stricto*, el proceso sintético es objeto de la Morfología.

La Morfología es, en consecuencia, una anatomía comparada vista a través de un esquema ideal de organización que permite llevar a cabo tal comparación. Es decir, la morfología toma de la anatomía los elementos básicos para desarrollar un proceso sintético, proyectándose luego esta elaboración mental hacia la comparación de estructuras reales.

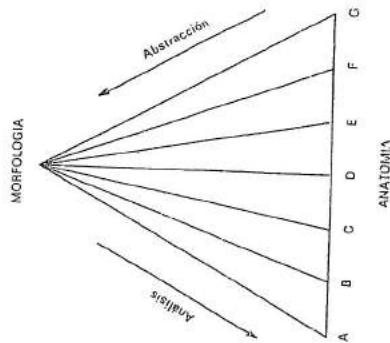


Fig. 1.—Esquema representativo de la diferencia entre Anatomía (análisis) y Morfología (síntesis). Los órganos homólogos o bien los individuos que se comparan se representan por A, B, C, D, E, F y G (original).

En un intento de representación gráfica del problema que nos ocupa, demos establecer un diagrama triangular como el de la figura 1. En la base del triángulo situamos el proceso analítico que recae sobre distintos órganos homólogos (o si se quiere, sobre modelos concretos de animales). Esta base, que representa la investigación anatómica, no permite establecer comparaciones correctas a «nivel horizontal». Sólo cuando por un proceso de síntesis se asciende por los lados del triángulo hasta llegar al vértice superior, se podrá establecer un modelo abstracto que permita la correcta comparación de homologías, como consecuencia de la convergencia que presentarán los distintos «tipos de organización» elaborados. En este vértice superior se encuentra, por tanto, situada la Morfología.

Para fijar mejor estas ideas, podemos referirnos al caso concreto del *quiritido*. Con el solo estudio anatómico de los distintos tipos de extremidades de los vertebrados tetrápodos no es correcto establecer comparaciones, porque el tamaño, forma, número, etc., de los huesos del esqueleto de cada uno es diferente. La morfología surge cuando tras el estudio de todos ellos hemos logrado

crear un *modelo ideal* que en abstracto representa el tipo de organización básico del quiriódo, de tal manera, que cualquier *modelo concreto* (el del caballo, por ejemplo) puede ser comparado con otro modelo concreto (el del hombre, por ejemplo) a través de dicho *modelo ideal*.

Es curioso y al mismo tiempo significativo de las consideraciones expuestas, la frecuencia con que realizamos abstracciones morfológicas, aunque muchas de ellas nos pasen desapercibidas. Así, el modelo de «célula» es algo con lo que estamos tan familiarizados, que rara vez pensamos que se trata de una elaboración abstracta (nunca nos referimos al describirla a un tipo de célula en particular) y precisamente por esta circunstancia su conocimiento nos permite descender al análisis en los casos concretos en que lo deseemos, estableciendo homologías entre los distintos tipos celulares estudiados.

* * *

La filogenia, ya lo hemos dicho, constituye el instrumento maestro de toda razonable especulación morfológica, permitiendo valorar correctamente muchas homologías que sin esta singladura carecerían de sentido lógico o serían equivocadamente interpretadas. La abstracción morfológica puede entonces proyectarse hacia el hecho concreto de una comparación de estructuras anatómicas, que encontrarán una interpretación satisfactoria dentro de la dinámica evolutiva, rebasando los límites de las estáticas superposiciones. Bastarán los siguientes ejemplos para poner de relieve este hecho:

—El cayado aórtico de las aves y del hombre (o de cualquier mamífero), no son homologables. La situación derecha del primero e izquierda del segundo no significa que hayan sufrido un cambio de posición, sino que ambos, por vías diferentes, proceden del doble cayado aórtico de los reptiles.

—Los huesecillos del oído medio del hombre, son homologables a los de los restantes mamíferos, pero no representan una segmentación del único que poseen las aves (la columela). Este es homólogo solamente del estribo. Los otros dos elementos, el martillo y el yunque, son homólogos de los huesos articular y cuadrado, respectivamente, que forman la articulación de la mandíbula en los vertebrados inferiores.

—La significación morfológica de la histomería nefral de los mamíferos sólo encuentra una satisfactoria explicación si se conocen los antecedentes filéticos de estos órganos, que permitirán además identificarlos con el meta-nefros del riñón primitivo y conocer las estrechas relaciones nefrogonadales.

—En la homologación del músculo esternocleidomastoideo del hombre con el esternocéfálico y braquicefálico de los équidos, bóvidos, cerdo, perro, etc., y otros mamíferos, juega un papel de primer orden el conocimiento de la tra-

vectoria filogenética de la musculatura branquial, junto con el destino embriológico de los somitas, pues la falta de clavícula de estas especies modifica no sólo las inserciones, sino la propia configuración de dichos músculos. Otro tanto ocurre con la homologación de la musculatura que deriva de la hipobranquial de los vertebrados inferiores.

III

EL FACTOR ADAPTACIÓN EN ANATOMÍA COMPARADA

La adaptación orgánico-funcional de los seres vivos en virtud de la cual adquieren estos una organización adecuada para vivir en sus ambientes propios y realizar armónicamente las funciones fisiológicas, ha dado lugar a una amplia divergencia de formas (*radiación adaptativa* de SIMPSON), que en no pocas ocasiones dificulta la correcta interpretación filética de las homologías y por tanto incide de forma notoria en los estudios de anatomía comparada.

El nudo gordiano de la cuestión se centra, como es sabido, en la existencia de los llamados *caracteres constitucionales* y *adaptativos*, que es preciso llegar a discriminar con toda precisión, si no se quiere incurrir en lamentables equivocaciones. Los caracteres constitucionales que definen el plan de organización básico de cualquier grupo de animales que tengan un antepasado común, son los que permiten al morfólogo determinar las correctas homologías. Con los adaptativos deberá realizarse la correspondiente abstracción morfológica para reconstruir un arquetipo que permita las adecuadas comparaciones. La embriología puede aquí desempeñar un papel de primer orden.

Las radiaciones adaptativas por su misma naturaleza, engarzan armónicamente la anatomía comparada con la fisiología comparada. Esta circunstancia induce a considerar, hasta qué punto la actual tendencia de los estudios anatómicos a ser concebidos como una integración del individuo no inerte, sino vivo y operante, es decir, con una impronta funcional y aplicativa, puede facilitar la interpretación morfológica.

No cabe duda, que la función viene condicionada por el substrato anatómico, pero también es cierto que se rige por la ley de la analogía y esta es el pecado capital de la anatomía comparada, ya que puede conducir a especulaciones erróneas. La diversidad funcional es una consecuencia lógica de la adaptación anatómica y por ello se justifica plenamente que los estudios anatómicos no queden circunscritos a las descripciones puramente estáticas, inertes, sino que se proyecten hacia lo dinámico, lo vivo; pero esto no significa que la función en sí pueda ser utilizada como instrumento válido en el campo

de la anatomía comparada, si no es con mucha cautela. En fin de cuentas, sobre el basamento homológico de los caracteres constitucionales, la función va ligada a la radiación adaptativa que enmascara en mayor o menor grado la organización anatómica.

Constituye un elocuente ejemplo de cuanto decimos el estudio comparativo del esqueleto humano y del de las aves. Sobre una base de caracteres constitucionales que representan su indudable parentesco dentro de los vertebrados, la valoración morfológica de los rasgos adaptativos queda notablemente influida por su divergencia funcional, orientada hacia el enderezamiento y el bipedismo del primero y hacia el vuelo en el segundo.

El esqueleto de las aves constituye todo un modelo armónico de piezas óseas, dedicado a una finalidad: el vuelo. La mayor parte de los huesos muestran una tendencia clara hacia la reducción de peso, dada su neumatización, al hallarse en comunicación con los sacos aéreos del aparato respiratorio; la columna vertebral, a excepción de la región cervical, presenta una gran rigidez, llegando incluso a soldarse las últimas vértebras dorsales con las lumbares y las sacras para formar un hueso único, el *sinsacro* o *lumbosacro*, que actúa así como una especie de fusilaje de avión durante el vuelo; la gran longitud de la región cervical formada hasta por veinticinco vértebras de gran movilidad, dan una gran agilidad al cuello que compensa así la escasa que presentan los ojos, y su forma de S protege elásticamente al encéfalo de sacudidas después del salto o del vuelo; las costillas con el fin de dar rigidez a la caja torácica que durante el vuelo permanece inmóvil, se hallan osificadas en toda su longitud, poseen una *apófisis uncinada*, que establece una unión ligamentosa con la cara externa de la costilla que sigue caudalmente, y las posteriores se hallan soldadas al *sinsacro*; el esternón se prolonga en la región ventral con una prominente *quilla* o *carena*, que constituye una extensa superficie de inserción para los potentes músculos del vuelo (pectorales); los huesos de la cintura escapular se hallan vinculados sólidamente a los del tronco, porque los miembros torácicos soportan la fuerza impulsora para el movimiento durante el vuelo y las clavículas se fusionan en el extremo distal formando una horquilla, actuando así de soporte de contención para evitar que los hombros se aproximen demasiado entre sí y al tronco cuando se mueven las alas. Por último, la especialización de las extremidades anteriores transformadas en alas, afecta especialmente al autopodio que ha sido objeto de amplias reducciones y fusiones, presentando solamente cuatro huesos carpianos (los dos distales soldados a los metacarpianos), dos metacarpianos (el segundo y el tercero) soldados por sus extremos, a los que se añade un esbozo del primero, y tres dedos rudimentarios.

La singular adaptación orgánico-funcional del esqueleto humano está orientada al bipedismo perfecto. No se trata de un bipedismo ya conocido en otros

grupos (como el de las mismas aves, por ejemplo), sino de una actitud postural absolutamente inédita y cuya adopción habrá de comportar un cortejo enorme de reajustes y de combinaciones biomecánicas, cada una de las cuales tendrá su especial significación. La postura bípeda facilita un tipo de locomoción lleno de posibilidades nuevas. Aunque pueda parecer que con el uso de sólo dos extremidades se pierde base de sustentación, los dispositivos biomecánicos que dicha actitud postural ha provocado compensan con creces esta aparente deficiencia. La gran capacidad de separación de los miembros inferiores, la variedad cuantitativa y cualitativa de tipos de locomoción tales como trepar, ascender, descender, cambiar rápidamente de rumbo, etc., todo ello facilitado por la perfecta disposición de los músculos; la acción supinadora, la disposición plantigrada singular y única, etc., son claro exponente de la superioridad orgánico-funcional del enderezamiento y bipedismo humano, que encuentra su máxima perfección biomecánica con la que se ha venido en llamar *capacitación finalista* (ESCOLAR, SMITH AGREDA y cols.), mediante la manipulación, como consecuencia de la liberación de la mano del servicio locomotor. Esta liberación llega a tal grado, que se divorcia completamente en sus funciones de las que son propias de las extremidades inferiores, de tal manera que incluso este divorcio tiene su traducción cerebral en el sentido de que las áreas que rigen los movimientos de ambos pares de extremidades se han separado en el hombre en comparación con los póngidos; por eso, como dice CRUSAFONT, si estos últimos se pueden considerar cuadrumanos, los homínidos son bimanos y bípedos.

Los rasgos más sobresalientes de la posición erecta y del bipedismo afectan al dorso del cuerpo (*retrosoma*) y a las extremidades inferiores. El eje esquelético del retrosoma, la columna vertebral, actúa por su posición como el eje de transmisión de líneas de fuerza. En su extremo superior forma un ángulo recto con la base del cráneo, debido a que el agujero occipital a nivel del cual se articula, se halla completamente debajo de la cabeza. Pero la característica más acusada del raquis es la de prestar cuatro curvaturas, que de arriba abajo son cóncavas alternativamente hacia atrás y hacia delante, de modo que el equilibrio del cuerpo sobre la pelvis es perfecto y la postura vertical se realiza de forma ideal. De otra parte, funcionalmente estas curvaturas proporcionan una mayor elasticidad y resistencia (1). Las líneas de fuerza transmitidas por la columna vertebral, se continúan a lo largo de las extremidades inferiores hasta su apoyo plantar. Tales extremidades, por su especial disposición logran dirigir el equilibrio del cuerpo no sólo en la estática, sino

(1) Como se sabe, la resistencia de una columna viene dada por la fórmula $R = C^2 + I$, siendo C el número de curvaturas. En consecuencia, como la columna vertebral tiene cuatro curvaturas, su resistencia es 17 veces mayor que si fuera recta.

también durante la marcha. El apoyo plantar consigue una base de sustentación en cuyo centro se sitúa el centro de gravedad. El esqueleto del pie presenta una curvatura longitudinal cóncava que da lugar a la existencia de tres puntos de apoyo (trígono calcáneo, cresta del cuboídes-quinto metatarsiano y cabeza del primer metatarsiano), que se distribuyen el sistema de fuerzas en que se descompone la que se transmite a lo largo del eje esquelético formado por el estilopodio y zeugopodio, que forman una columna vertical recta (a diferencia de lo que ocurre con los otros mamíferos), que descansa en el tarso. La cintura pelviana que matiza el apoyo del pie adaptándolo al enderezamiento de todo el cuerpo es grande, especialmente a nivel del ilion que adopta una forma de pala ancha, desplazando hacia delante la sínfisis isquio-pubiana, con lo que se logra un receptáculo que recibirá el peso de las vísceras abdominales y pelvianas del presoma, que por la posición erecta apoyarán en él. La extremidad superior, liberada del apoyo, posee un cubito y un radio con movimiento de pronación y supinación, y una mano pentadáctila con gran capacidad manipulante, tanto instrumental como mímica, puesta al servicio de la inteligencia, debido al perfeccionamiento y flexibilización de sus articulaciones y a la capacidad de oposición del dedo pulgar. En el hombre la mano no se ha especializado como «herramienta» para una determinada función (volar, excavar, nadar, desgarrar, etc.), sino para «fabricar herramientas».

Quedan los dos ejemplos citados, cuyos rasgos han sido expuestos en aquella síntesis, como exponente de una gran divergencia adaptativa desarrollada sobre el mismo modelo constitucional. Esta divergencia esquelética, en virtud del principio de correlación orgánica quedará lógicamente reflejada en el sistema muscular, responsable activo del movimiento que se adaptará en cada caso a su misión específica (vuelo y estación bípeda erecta).

Factores que condicionan la radiación adaptativa.—Dentro de la problemática de las adaptaciones en el campo de la anatomía comparada, consideramos importante exponer aquellos factores que de acuerdo con los conocimientos actuales las condicionan.

Las aportaciones de los últimos años en torno a la fisiología del desarrollo, especialmente aquellas que caen dentro del campo de la genética, han demostrado que las adaptaciones orgánico-funcionales obedecen a causas no sólo genéticas, sino también somáticas. La intervención de las mutaciones y de la selección natural de acuerdo con la concepción neodarwinista, resulta por sí sola insuficiente para explicar los grandes procesos adaptativos que se traen en profundos cambios morfológicos, acaecidos en periodos de tiempo no demasiado largos. La intervención exclusiva del genotipo supondría un cambio genético tan profundo entre las formas primitivas y las actuales difícil, si no

imposible de comprender por mutaciones genéticas sucesivas, que además tendrían que conservar un sentido ortogenético.

Por supuesto que lo dicho no significa que los caracteres no estén regidos por el idiotipo. Lo que se quiere señalar es que un cambio orgánico grande no supone necesariamente otro cambio también importante en los genes. Lo más probable es que el cambio genotípico de una adaptación sea pequeño, pero se desarrolle una acción mediatizante estimuladora o represora de la acción fenogénica.

Entre los factores que mediatizan la función del idiotipo se han señalado: las acciones limitantes topológica y constitucional; la polaridad del organismo vinculada a los gradientes metabólicos; el sistema nervioso; los sistemas genéticos represores y el factor trófico-humoral. En aras a la brevedad nos ocuparemos solamente de los dos últimos porque no sólo son los más importantes, sino también los que aportan mayor luz a los problemas de anatomía comparada.

El papel de los sistemas genético-represores.—Cuando JACOB y MONOD, en 1961, sentaron para los procariontes bacterianos las bases de la llamada *teoría del operón*, quedó demostrado que la acción de los genes (es decir, la síntesis del ARN_m) puede verse reprimida por un gen operador que actúa a modo de compuerta, abriendo o cerrando la actividad de dichos genes. A su vez, como se sabe, el gen operador estaría regulado en su actividad por substancias «represoras» (de origen también genético), que a su vez se hallarían influidas por determinados metabolitos «efectores». En resumen, que el efecto de un gen depende no solamente de la mera presencia del mismo, sino de su activación o bloqueo por obra de otros genes y metabolitos que despliegan su acción represora en ciertos momentos y en determinados lugares del organismo.

De acuerdo con esta teoría cuya vigencia se admite que puede extenderse a los organismos superiores, toda adaptación orgánico-funcional, si bien supone un cambio probablemente modesto del genotipo, se halla fuertemente influida por la función génica.

Un elocuente ejemplo de la acción represora lo encontramos en el control que sobre la actividad genética ejercen los constituyentes históricos de los cromosomas. Las investigaciones de STEDMAN han demostrado que en aquellas células en que la mayoría del ADN se halla unido a las histonas, como por ejemplo en los eritrocitos del pato, se forma muy poco ARN. Parece, pues, como si la represión de la síntesis del ARN se hallara en función de la presencia de histonas. Resulta significativo el hecho puesto de manifiesto, que las células espermáticas presentan el ADN unido a protaminas y no a histonas, con la cual éstas no podrán actuar como represores génicos en células que deben respetar todas las potencialidades de su cariotipo. Parece ser que las

histonas solamente actúan como represoras cuando se hallan unidas al ADN. Una hormona inductora de la síntesis proteica como la *ecdisona*, puede reconocer al complejo ADN-histona específico de un determinado «locus» y dar lugar a una separación de la histona (represor), permitiéndose entonces la síntesis del ARN_m. Según este punto de vista, la función hormonal jugaría un importante papel en la regulación de los sistemas genéticos represores. Además, la presencia de distintos tipos de histonas, puede dar lugar también a distintos niveles de represión.

De acuerdo con esto, desde el punto de vista hipotético, un gen determinado puede hallarse sujeto a distintos grados de represión en territorios orgánicos diferentes, explicando de este modo que un inductor no tenga la misma acción génica en todas las células.

En conclusión, existen mecanismos capaces de «conectar» y «desconectar» los genes, que responden a controles diversos de represión a nivel de un territorio orgánico e incluso celular. Podríamos decir que *los sistemas genéticos represores tienden a descentralizar el mecanismo de control de la célula*. Nos interesa mucho subrayar esta idea, porque como fácilmente se comprende, en ella puede estar la explicación —por lo menos en parte— de la existencia de caracteres adaptativos que crean divergencias dentro de la anatomía comparada, sobre un substrato génico poco modificado.

El papel de los factores trófico-humorales.—El examen detenido de las adaptaciones orgánico-funcionales pone de manifiesto que la mayoría de ellas obedecen a variaciones cuantitativas de los caracteres constitucionales. Podemos, por ejemplo, en el quiridio de los mamíferos, en las glándulas mamarias, en los arcos aórticos de los vertebrados, etc.

En este tipo de adaptaciones, al lado de los sistemas genético represores, es posible al decir de ALVARADO, S., que juegue un importante papel la acción trófico-humoral, es decir, que el mayor o menor desarrollo de un órgano se vea notablemente influido por el aporte durante el desarrollo embrionario, de una mayor o menor cantidad de alimento y hormonas como consecuencia del diferente desarrollo de los vasos sanguíneos. Quizá esto explicaría por qué cierto tipo de adaptaciones cuantitativas se verifican de modo convergente en animales genéticamente muy distantes. Ya hemos tenido ocasión de indicar el papel que las hormonas desempeñan para regular la actividad de determinados genes en determinados tejidos. Veamos brevemente la influencia de los factores tróficos. Para ello, puede servirnos de elocuente modelo la radiación adaptativa orgánico-funcional del quiridio de los mamíferos.

Dentro de las divergencias adaptativas, el quiridio por su estrecha vinculación a la función locomotora, es sin duda una de las partes del organismo con un abanico más amplio de caracteres adaptativos. Ello es especialmente

significativo en la actualidad dentro de los mamíferos, como lo fue en los reptiles durante la Era Secundaria. En general, como se ha indicado, se trata de adaptaciones que obedecen a variaciones cuantitativas de los caracteres constitucionales, pues se caracterizan, o bien por reducción de piezas óseas, o bien por su alargamiento y robustecimiento, pero no por la aparición de otras nuevas.

Circunscribiendo el problema a la anatomía comparada del hombre y de los mamíferos domésticos, observaremos que existe una progresiva especialización para la locomoción con una paralela reducción de los dedos del autopodio (1). Desde el perro, que todavía tiene los cinco dedos del mamífero primitivo con un pulgar inútil, pasando por el cerdo con cuatro, el vacuno, ovino y caprino con dos, hasta terminar en el caballo, que no tiene más que un solo dedo efectivo (fig. 2). No existen mamíferos domésticos con tres dedos, tipo representado dentro de la escuela zoológica por los rinocerontes.

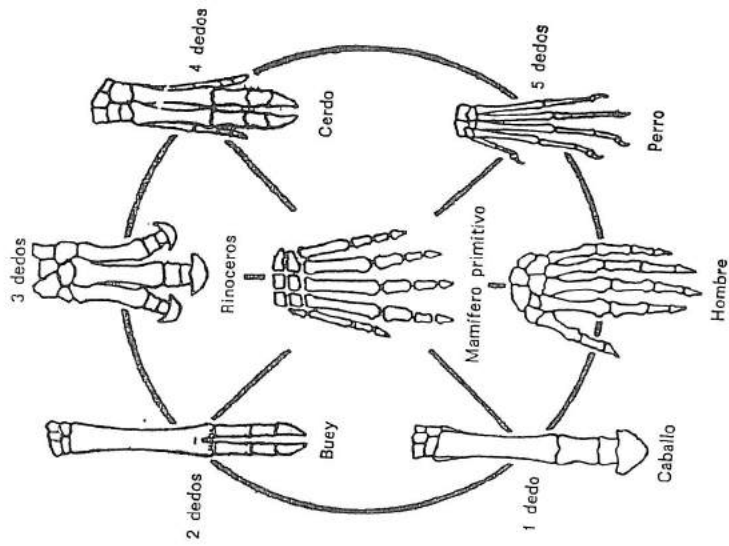


Fig. 2. — Disposición del autopodio en algunos mamíferos (Inspirado en Bergouinoux).

(1) Naturalmente que con esta afirmación no queremos significar que la reducción a que nos referimos representa una misma línea fletica, pues se trata de animales pertenecientes a grupos que por supuesto no se hallan dentro de la misma trayectoria evolutiva.

Empecemos por observar que en el autopodio del quiridio típico, al que se parece mucho el del hombre, existe un gradiente de desarrollo que se acompaña de un gradiente trófico, cuyo máximo está en el dedo medio y va disminuyendo hacia los lados hasta llegar a un mínimo en el dedo pulgar que incluso llega a desarrollar una falange menos que los otros cuatro. Esto se halla además de acuerdo con el hecho ciertamente significativo, de que la hipertrofia digital afecta siempre a los dedos centrales (incluso a uno sólo, como en el caso de los équidos), mientras que la reducción es progresivamente más acentuada a medida que nos vamos alejando hacia los lados. De otra parte, la reducción de los dedos laterales en especies, como los équidos o rumiantes, es más precoz en las extremidades posteriores que en las anteriores, lo cual puede encontrar una satisfactoria explicación en la disminución anteroposterior del gradiente trófico, de acuerdo con la polaridad del cuerpo. Por último, los casos teratológicos de caballos que han desarrollado más o menos perfectamente el segundo y el cuarto dedo, demuestran que no falta el mensaje genético para el desarrollo completo del autopodio, es decir, que el complejo génico sigue siendo adecuado para determinar el desarrollo de los dedos desaparecidos.

En resumen, los dedos centrales (e incluso los metacarpianos y metatarsianos), han ido acaparando la mayor parte de la sangre destinada al autopodio (y con ella los componentes nutricios y hormonales), hasta llegar en los équidos a concentrar dicho aporte sobre el dedo medio que adquiere un considerable desarrollo en detrimento de los restantes.

IV

CONSIDERACIONES SOBRE ALGUNOS DE LOS GRANDES PROBLEMAS QUE PLANTEA LA ANATOMÍA COMPARADA

Un enfoque panorámico de la Anatomía Comparada pone de manifiesto una serie de problemas de amplia proyección, cuya interpretación morfológica llega a ser apasionante por las dificultades que en no pocas ocasiones encierran. Con un criterio selectivo intentaremos seguidamente analizar de modo conciso algunos de ellos. Empecemos por considerar el:

Valor morfológico de la metamería.—La repetición de órganos a lo largo del eje corporal anteroposterior, unida en ocasiones a una segmentación anillada externa, da lugar, como sabemos, a la denominada metamería.

Dos cuestiones plantea la metamería en el campo de la Anatomía Com-

parada: Qué debe entenderse por verdadera metamería y cuál es su valor filético y, en consecuencia, qué posibilidades de homologación presentan los órganos metaméricos.

Respecto de la primera cuestión, la mayor parte de los autores se hallan de acuerdo en que la verdadera metamería se caracteriza por tres circunstancias: repetición o segmentación de órganos, originarse durante el desarrollo embrionario con la fundamental intervención del mesodermo (no posteriormente por crecimiento proliferativo) y por la progresiva formación de los metámeros o somitas en sentido cefalo-caudal y no al revés, de tal manera que los más antiguos son los situados en la región cefálica. De acuerdo con este criterio, no todos los animales segmentados son metaméricos. Tal ocurre, por ejemplo, con los Cestodos, a cuyas proglotis no se les puede dar el valor morfológico de unos metámeros porque no responden a las características señaladas: las últimas son las más antiguas, se originan por proliferación del escólex, y los órganos reproductores que se repiten en cada una de ellas presentan un diferente grado de desarrollo («maduración») a lo largo del cuerpo. Así, pues, desde el punto de vista de la Anatomía Comparada, las proglotis de las tenias y los órganos que contienen, no pueden ser homologados con los metámeros verdaderos.

La segunda cuestión surge de la circunstancia de que a la metamería han llegado durante su trayectoria evolutiva, por lo menos cuatro *phyla* del reino animal: Anélidos, Artrópodos, Moluscos (1) y Vertebrados, y en consecuencia cabe preguntarse hasta qué punto son homologables todas estas organizaciones de tipo metamérico. La contestación a esta pregunta parece clara. La vinculación filética de los tres primeros *phyla* a la protostomía (entre otras razones, cuya discusión nos llevaría demasiado lejos) acreditan su parentesco y, por tanto, su homologación metamérica. Por el contrario, los vertebrados, como constituyentes principales del *phylum Chordata*, no guardan ninguna vinculación histórica con los anteriores. Se trata, pues, de dos grandes líneas filéticas divergentes (Protóstomos y Deuteróstomos) y, en consecuencia, cabe pensar, que estamos ante un caso de iterativismo heterocrono. La causa de tal iterativismo ha de buscarse en una capacidad morfogenética para lograr soluciones semejantes, tendentes a conseguir un equilibrio corporal de la relación superficie/volumen que se ve desequilibrada a favor del segundo

(1) Los moluscos actuales han perdido la metamería debido posiblemente al cambio de posición del eje de diferenciación anteroposterior del cuerpo del embrión, como consecuencia del desarrollo de una masa visceral que da lugar a la aparición de un eje secundario dorsoventral. Pero los primitivos moluscos debieron ser metaméricos, como lo demuestra, entre otras cosas, haber descubierto en 1952 en las fosas oceánicas del Pacífico el monoplacóforo *Neopilina*, verdadero «fósil viviente» con organización metamérica.

con el aumento de tamaño; o bien, para solucionar determinadas condiciones estáticas y dinámicas (especialmente de la locomoción) que requieren una arquitectura orgánica diferente del simple aumento de tamaño de un órgano único.

La investigación de homologías de índole metamérica entre la especie humana y otros mamíferos se ve dificultada porque, a la largo de la trayectoria evolutiva de los vertebrados el fenómeno que nos ocupa ha experimentado una clara tendencia a desdibujarse en los organismos adultos, como consecuencia de pérdidas, fusiones y diferenciación de somitas, de tal manera que la metamería resulta mucho más clara y evidente en un pisciforme que en un mamífero. Por esta causa, para lograr una interpretación morfológica correcta de los somitas, se debe recurrir al establecimiento de homologías a nivel embrionario, ya que durante la ontogenia aquellos quedan mucho más claramente delimitados. Así, en el embrión humano se distinguen cuatro somitas cefálicos, ocho cervicales, doce dorsales, cinco lumbares, cinco sacros y uno o dos coxígeos. En los restantes mamíferos son, en líneas generales, semejantes, a excepción de los coxígeos que aumentan considerablemente (de doce a treinta y cuatro) de acuerdo con la longitud de la cola.

La metamería, ya lo hemos dicho, es una característica vinculada a las formaciones mesodérmicas. En los vertebrados afecta, por tanto, al esqueleto axial, musculatura, dermis y a aquellos «sistemas de aporte» a los que el mesodermis impone su arquitectura: nervios, vasos sanguíneos, órganos excretorios, etc. Por esta razón, el somita o segmento primitivo comprende varios elementos a partir de los cuales se desarrollan los órganos citados: *miómero*, *esclerómero*, *neurómero*, *angiómero*, *nefrómero*, *dermómero*, etc. La emigración durante la ontogénesis de estos componentes a diferentes territorios (especialmente en los vertebrados superiores) para formar los órganos que de ellos derivan, difuminará en el adulto la metamería embrionaria y creará, como ya hemos dicho, interesantes problemas de interpretación morfológica.

Tales problemas se ven acrecentados por la existencia de fenómenos metaméricos a nivel histológico (*histomería*) por la repetición en algunos órganos de unidades estructurales morfológicas (*histosistemas* de HEIDENHAIN), que permiten un mayor rendimiento en la misión que tienen encomendada. Son elocuentes ejemplos de organización histomérica, la *nefrona* y la *osteona* o sistema de HAVERS.

Para terminar estas consideraciones en torno a la metamería, detengámonos un momento en la interpretación morfológica de algunas particularidades de la musculatura derivada de los somitas cefálicos y cervicales, tan vinculada a la musculatura hipobranquial y branquial de los vertebrados primitivos.

Sabido es que uno de los criterios más acertados para determinar homo-

logías entre los músculos es su innervación, en razón a que los músculos derivados de un miómero están innervados por el mismo nervio, pues el contacto entre ambos elementos es muy precoz, ya que el primero en su emigración irá traccionando del nervio que recibe (neurómero), que se alargará lo necesario para cubrir el trayecto preciso. Sólo en muy raras ocasiones se produce una innervación secundaria mediante un nervio que se desarrolla más tarde. Debido a ello, los músculos resultantes de la fusión de varias partes derivadas de distintos miómeros, están innervados por varios nervios. Pero esta circunstancia debe ser complementada en muchas ocasiones para lograr correctas interpretaciones comparativas, con datos filogenéticos que nos permitan averiguar las homologías cuando un miómero origina varios músculos (todos innervados por ramas del mismo nervio), y en el caso concreto de la musculatura cefálica y cervical, determinar si el componente neuronal es encefálico o medular.

Consideremos, en primer lugar, el caso de los *músculos hipobranquiales* de los primitivos vertebrados, desarrollados a partir de los primeros somitas postbranquiales. En el hombre y, en general, en los vertebrados superiores, estos músculos son homólogos de los hioideos y de los intrínsecos de la lengua, innervados por el hipogloso, y se originan a partir del primer somita cervical. La homologación de estas formaciones musculares entre vertebrados anamniotas y amniotas no puede ser basada en la innervación porque en los primeros no existe el XII par craneal como tal, ya que éste aparece solamente en los amniotas. Ha de ser la filogenia, interpretada a través de la embriología comparada, la que nos aclarará: que los músculos hioideos e intrínsecos de la lengua del hombre y otros vertebrados superiores no pueden ser considerados músculos branquiales, sino axiales y, por tanto, no son homólogos de los branquiales de los vertebrados inferiores; que el nervio hipogloso es realmente un nervio raquídeo formado por la reunión de los dos o tres primeros espinales (occipito-espinales), lo que reafirma el carácter axial y no branquial de dichos músculos, y por último explica su situación topográfica por delante de otros músculos que proceden de somitas cefálicas y por tanto más anteriores.

Examinemos ahora algunos aspectos en torno a la anatomía comparada de la *musculatura branquial* de los primitivos vertebrados. Empecemos por recordar que tal musculatura se desarrolla solamente a partir de la región hipomeral del mesodermo y que su innervación corre exclusivamente a cargo de los pares de nervios craneales. Dentro de la anatomía comparada de esta musculatura, vamos a fijarnos solamente en la interpretación morfológica de los músculos digástrico y esternocleidomastoideo de la especie humana.

Hace observar ROMER muy acertadamente, que los mecanismos para la abertura de la boca no han sido tomados muy en serio por los vertebrados. En las aves existe con este fin un *músculo depresor de la mandíbula*, que de-

riva del haz anterior del constrictor hioideo de los pisciformes y está innervado por el VII par craneal. En el hombre y mamíferos, en general, no existe músculo homólogo del citado, aunque sí análogo. Es naturalmente el *músculo digástrico* procedente del segundo somita céfalico, innervado también por el nervio facial. Una vez más, es pues engañosa la innervación como elemento investigador de homologías. De acuerdo con los hechos filogenéticos, el vientre posterior del músculo digástrico deriva efectivamente de un haz muscular hioideo primitivo (por eso está innervado por el VII par craneal), pero distinto del que forma el músculo depresor de las aves. El vientre anterior deriva de la musculatura del arco mandibular, procediendo por tanto del primer somita céfalico, estando, en consecuencia, innervado por el V par craneal. La interpretación morfológica del digástrico se agudiza en aquellas especies como el cerdo o el perro, en que apenas se distingue la separación de los dos vientres.

La anatomía comparada del *músculo esternocleidomastoideo* del hombre resulta realmente compleja. Formado a expensas del segundo y tercer somita cervical, tiene su antecedente filético en el músculo elevador de los arcos branquiales, del que deriva además el músculo trapecio. Pese a hallarse innervados estos músculos por el accesorio espinal, dado que las fibras de este nervio en los amniotas se hallan tan estrechamente asociadas con el vago, los músculos citados se consideran típicamente branquiales y no axiales (1).

El músculo esternocleidomastoideo no está desarrollado como tal en los mamíferos domésticos, debido especialmente a la falta de clavícula. La porción que debía nacer de ella lo hace en la *pars clavicularis* del músculo deltoides. La otra porción, la que nace en el esternón, es independiente. Así, pues, en lugar del esternocleidomastoideo se encuentran dos músculos que actúan cada uno por su cuenta: el *braquiocefálico* y el *esternocéfálico*. Los dos constan de varias partes más o menos separadas, cuya disposición y comportamiento es muy diverso, según la especie considerada (fig. 3).

El músculo braquiocefálico está compuesto en el caballo por tres partes denominadas: *cleidobraquial*, *cleidomastoideo* y *cleidotransverso*; en los rumiantes y cerdo por otras tres: *cleidobraquial*, *cleidomastoideo* y *cleidooccipital*, y en el perro por el: *cleidobraquial*, *cleidomastoideo* y *cleidocervical*. El músculo esternocéfálico del caballo sólo posee una porción denominada *esternomandibular*; en los bovinos y caprinos se halla formado por el *esternomandibular* y el *esternomastoideo*; en los ovinos por el *esternomastoideo*, igual que en el cerdo; y por último en el perro tiene dos componentes, el *esternomastoideo* y el *esternococcipital*. Seguidamente esquematizamos todas las homologías citadas:

(1) No obstante, en los mamíferos el trapecio puede tener un origen doble, pues está innervado también por algunos nervios espinales además del accesorio.

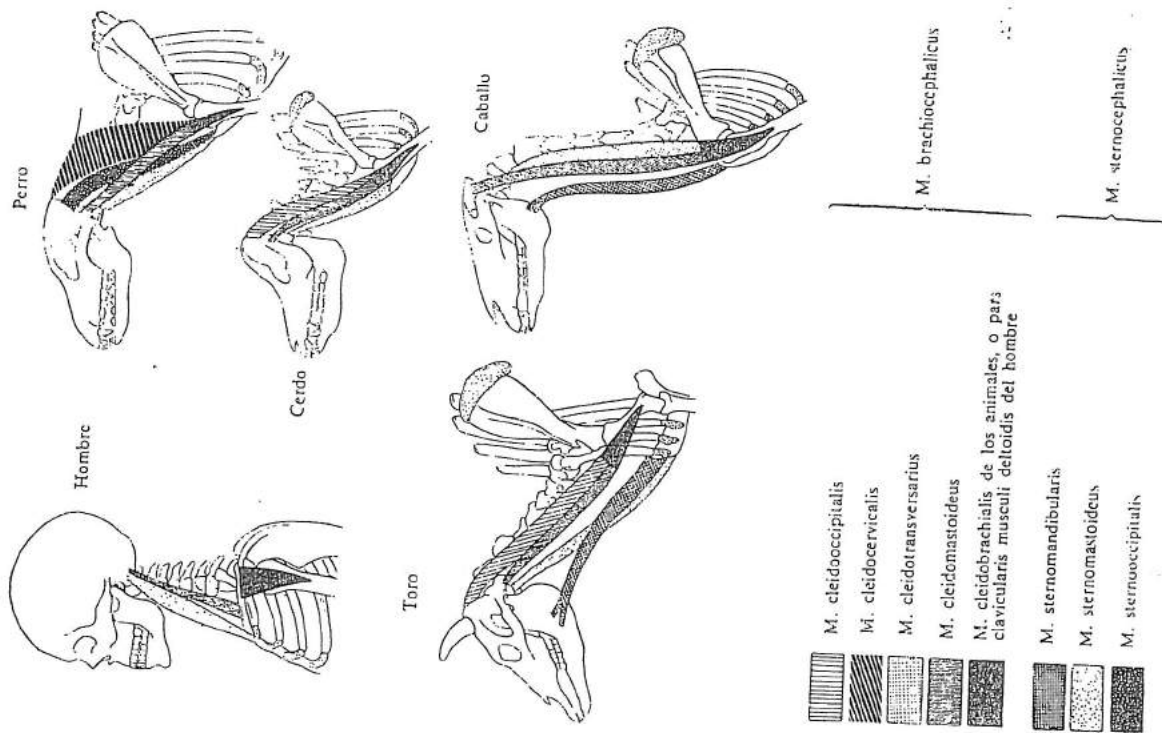


Fig. 3.—Esquemas de las homologías del músculo esternocleidomastoideo en el hombre y mamíferos domésticos (Schwarze).

M. ESTERNOCLEIDOMASTOIDEO

	<i>M. braquiocefálico</i>	<i>M. esternocéfálico</i>
Caballo	M. cleidobraquial M. cleidomastoideo M. cleidotransverso	M. esternomandibular
Bovino y Caprino	M. cleidobraquial M. cleidomastoideo M. cleidooccipital	M. esternomandibular M. esternomastoideo
Ovino	M. cleidobraquial M. cleidomastoideo M. cleidooccipital	M. esternomastoideo
Porcino	M. cleidobraquial M. cleidomastoideo M. cleidooccipital	M. esternomastoideo
Perro	M. cleidobraquial M. cleidomastoideo M. cleidocervical	M. esternomastoideo M. esternococcipital

Valor morfológico del complejo nefrogonadal.—La interpretación morfológica de los órganos excretores y de las gónadas, ofrece también una interesante problemática dentro del campo de la Anatomía Comparada. La unidad nefral (*protonefridio*, *nefridio*, *nefrona*, etc.), se halla ampliamente representada como formación excretora dentro del reino animal, y muestra una particular vinculación al componente gonadal. Las relaciones que estas estructuras establecen con las cavidades celomáticas, la mutua vinculación citada y la semejanza estructural de las formaciones excretoras, pueden hacer pensar, entre otras causas, en la existencia de evidentes homología del complejo nefrogonadal en distintos grupos de animales. Sin embargo, un análisis más profundo de la cuestión, basado especialmente en hechos filogenéticos y embriológicos, pone de manifiesto, que el problema no es tan sencillo como a simple vista parece.

Uno de los complejos nefrogonadales que merecen más atención como punto de arranque de posibles estudios comparativos, es sin duda el de los anélidos poliquetos. Su interpretación morfológica fue realizada por GOODRICH (1945) en un trabajo ya clásico.

Desde el punto de vista filético, para GOODRICH la forma primitiva del complejo que nos ocupa estaría constituida por un nefridio (de tipo protonefridial) y un canal genital o celomoducto completamente independiente de aquél. Ambas formaciones típicamente metaméricas y estrechamente relacionadas con las

cavidades celomáticas, tendrían un origen embrionario diferente: ectodérmico el nefridio, mesodérmico el celomoducto. A partir de esta disposición primitiva, supone GOODRICH que se han desarrollado los siguientes tipos de relación entre nefridios (proto- o metanefridios) y celomoductos: *protonefromixios* (pabellón del celomoducto implantado sobre el canal del protonefridio), *metanefromixios* (pabellón del celomoducto implantado sobre el extremo de un metanefridio, formando un tubo mixto que puede funcionar indistintamente como canal excretor o como canal genital), *mixonefridios* (pabellón del celomoducto fusionado con el del metanefridio, formando también un solo tubo de apariencia simple, capaz igualmente de cumplir funciones excretoras y gonadales). Obsérvese cómo en todas estas variantes la vinculación recíproca nefrogonadal es manifiesta.

Fijemos ahora nuestra atención en los vertebrados. Los distintos tipos de sistemas nefrales se derivan probablemente de una estructura primitiva, el *arquinefros*, formada por un par de conductos arquinefricos que se extienden a lo largo de todo el celoma. En cada conducto desembocan una serie de túbulos dispuestos metaméricamente. El extremo libre de cada túbulo se abre en el celoma por un nefrostoma ciliado. Asociado a cada túbulo hay un glomérulo vascular. Los diversos tipos de riñones de los vertebrados se pueden considerar como estados sucesivos que han ido evolucionando en una dirección anteroposterior, a partir del arquinefros original.

En los vertebrados anamniotas se han diferenciado en el embrión un *protonefros* y un *opisthonefros*. Este último, que es el único que queda en el adulto, ocupa niveles que en los amniotas forman tanto el mesonefros como el metanefros, y queda estrechamente vinculado en el macho al aparato reproductor mediante el conducto arquinefrico primitivo que formará el conducto de WOLFF, de tal manera que dicho conducto es a la vez uréter y gonococonducto expulsando por tanto la orina y los productos genitales. En los vertebrados amniotas y por tanto en el hombre y mamíferos domésticos, se desarrollan cronológicamente en una secuencia anteroposterior, un *protonefros*, un *mesonefros* y un *metanefros*. Este último es el único que persistirá para dar lugar al riñón del adulto y formará su propio conducto excretor independiente del de WOLFF, el cual seguirá actuando en el macho como gonococonducto.

Un análisis somero de las estructuras descritas descubre una serie de paralelismos que podrían inducir a la creencia de que su homologación es relativamente sencilla. Sin embargo, todas las especulaciones que se han llevado a cabo en este sentido se han visto erizadas de dificultades, existiendo todavía mucha confusión al respecto.

Entre los complejos nefrogonadales del tipo de los anélidos y los de los vertebrados, existen indudablemente muchos puntos de contacto que podrían tener un significado homológico. Entre ellos cabe destacar los siguientes: a) Su

disposición metamérica. b) La semejanza estructural entre el riñón embrionario de los vertebrados con túbulo pronefricos y hasta mesonefricos provistos de un ensanchamiento nefrostómico ciliado (especialmente en el arquinefro), con la que presentan los proto- y metanefridios que incluso pueden desembocar a cada lado del cuerpo en un solo conducto emisor común. c) La estrecha relación nefrogonadal. d) Su común vinculación a la cavidad celomática. e) La existencia en los procordados de típicos nefridios provistos de solenocitos.

Pero frente a estos hechos cabe citar otros que hacen surgir razonables dudas en torno a posibles homologías. Destaquemos entre ellos los dos siguientes: a) En los vertebrados todo el complejo nefrogonadal tiene su origen embrionario en el mesodermo (tanto el componente vascular como la lámina genito-urinaría), mientras que en los anélidos solamente el celomoducto tiene este mismo origen, ya que el tubo nefridial es ectodérmico. b) Los proto- y metanefridios típicos pertenecen a *phyla* encuadrados en la línea evolutiva de la protostomía, divergente de la deuterostómica propia de los vertebrados. Este alejamiento filético constituye sin duda un serio obstáculo para establecer homologías.

Tras lo expuesto queda la razonable duda de si los complejos nefrogonadales más primitivos son realmente homólogos, de los que poseen los animales más evolucionados como los vertebrados o bien, se trata de un caso de iterativismo heterócrono y, por tanto, de simples analogías. Como es natural, no vamos a establecer soluciones definitivas al problema, pero no nos resistimos a dejar de hacer una reflexión final.

A nuestro juicio, uno de los mayores escollos para admitir la homología, reside en la distanciación filética que existe entre las dos grandes líneas triblásticas de los protóstomos y deuteróstomos. Ahora bien, si se acepta un criterio monofilético para explicar la aparición del celoma (cuestión que será discutida más adelante), entonces quizá pudiera superarse el citado escollo, ya que la existencia de un único precursor celomado como punto de arranque de los metazoos triblásticos, podría justificar la aparición muy precoz en la base de la genealogía de este vasto grupo de animales, de un complejo nefrogonadal dedicado a comunicar el celoma con el exterior a través de celomoductos que funcionarían como gonoductos o nefrodutos, permitiendo la expulsión de los gametos y de los productos de excreción. Aunque luego la evolución de estas estructuras hubiese sido divergente a lo largo de las dos líneas evolutivas señaladas, su homología filética sería evidente, justificando además la persistente y universal vinculación de las mismas a la cavidad celomática. Este criterio se hallaría también de acuerdo con la teoría gonocélica del origen del celoma, propuesta por primera vez por BERGH, en 1885, y aceptada posteriormente por otros autores, teoría que postula que el celoma primordial fue una cavidad gonadal o gonocenterocele que fue sufriendo modificaciones

en el transcurso de la evolución. Tal modo de ver las cosas encajaría incluso con el mantenimiento histórico de las estructuras nefridiales en los antecesores de los vertebrados, e incluso en los procordados actuales. Sin embargo, cuando las necesidades excretoras se fueron complicando, pasando de ser simples evacuaciones a complejos mecanismos «elaboradores», es posible que en la línea de los vertebrados aparecieran de forma independiente nuevas estructuras, que fueron substituyendo a los nefridios primitivos, que acabaron por desaparecer al ir desempeñando cada vez una función menor (ROMER). Digamos por último, que resulta sugerente la idea de superponer esta sucesión cronológica de estructuras, con la que hoy se observa en el desarrollo embrionario de los vertebrados amniotas, cuyo pronefros podría ser el único representante actual de los antiguos nefridios.

Valor morfológico del celoma.—Hemos dejado para terminar esta exposición, una de las cuestiones más conflictivas y atrayentes de la anatomía comparada: la interpretación morfológica del celoma.

Cuando en el transcurso de la evolución hace su aparición el mesodermo y con él el celoma, adquiriéndose así el estado triblástico, se abren las puertas a la más importante etapa evolutiva de los metazoos, pues adquirida la condición celomada se produce la gran expansión y diversificación del reino animal dada la superioridad estructural y de diferenciación orgánico-funcional que permite el desarrollo de la tercera hoja embrionaria.

La característica más sobresaliente del estado triblástico es su condición celomada, de ahí que cualquier intento de interpretación comparativa entre el vasto grupo de animales provistos de mesodermo, no puede dejar de lado la significación morfológica del celoma.

A nuestro juicio, cualquier intento de valoración morfológica del celoma debe partir de los siguientes planteamientos básicos.

Primero.—El establecimiento de una clara distinción entre mesodermo (*mesoblasto* de HYMAN) y mesénquima, sino desde un punto de vista anatómico estricto no siempre fácil de discriminar, si por lo menos con un criterio de potencialidad morfológica basado en hechos filogenéticos y embriológicos.

De acuerdo con esta idea, deberá entenderse por mesodermo verdadero el *celotelio* o *mesotelio* (según la terminología de HYMAN), es decir, las estructuras que por lo menos en principio son de tipo mesoepitelial y forma una capa regular de células alrededor de una cavidad, el celoma o cavidad secundaria del cuerpo, en cuya capa celular es siempre posible distinguir una hoja parietal (*somatopleura*) y una visceral (*esplanopleura*).

Por el contrario, tendrán la significación mesenquimática aquellas forma-

ciones que ofrecen el aspecto o de células aisladas irregulares a menudo ameboidales o de un tejido conjuntivo desordenado, laxo, parenquimatoso (1).

Segundo.—La admisión de un criterio monofilético para explicar el origen del celoma que implica la unidad filética de todos los celomados y en consecuencia la posibilidad de homologación de todas las formaciones celomáticas. Esta postura defendida por numerosos autores, tales como SEDGWICK, PETER AXA, REMANE, JÜGERSTEN y ALVARADO, entre otros muchos, supone tratar de encontrar una explicación unitaria razonable al significado morfológico, embriológico y filético de las cavidades celomáticas, asunto del que luego nos ocuparemos.

De acuerdo con la postura monofilética, *todos los animales triblásticos son esencialmente celomados o con potencialidad para el desarrollo de una cavidad celomática, la tengan o no desde el punto de vista anatómico.* Subrayamos especialmente esta idea, porque nos ha de servir de base para apoyar las reflexiones que en torno a la interpretación morfológica del celoma haremos más adelante.

Tercero.—La existencia dentro de un monofilétismo básico, de una bifurcación precoz en dos grandes líneas filéticas, la de los *Protóstomos* y la de los *Deuteróstomos*, establecidas por GROBBEN, en 1908.

La protostomía, ligada a la segmentación espiral del huevo, gastrorrafía blastopónica, hiponeuria y esquizocelia celomática, ha evolucionado con una amplia irradiación hacia una cima anagenética representada por los insectos. La deuterostomía, vinculada a la segmentación radial del huevo, la isquilla o nototenia blastopónica, la epineuria y la enterocelia celomática ha desembocado en una cima mucho más alta, de gran envergadura, representada por los primates y el hombre (2).

Teniendo en cuenta que el celoma enterocélico es considerado por gran número de autores, como más primitivo que el esquizocélico, al que se atribuye un origen filético secundario, resulta obvio que la deuterostomía se pre-

(1) De acuerdo con HYMAN, el mesénquima puede tener en el embrión un origen tanto ectodérmico como endodérmico, pero el mesotelio siempre es de procedencia endodérmica o surge simultáneamente con él, aunque en su formación puedan participar los elementos migrantes desde el ectodermo, como se observa en los vertebrados. Estos conceptos de ecto- y endomesodermo no están nada claros, de ahí que no todos los autores se hallen de acuerdo con el criterio de la doctora HYMAN. Téngase, además, en cuenta, que el mesodermo puede estar incluso predeterminado como un esbozo blastodérmico antes de la gastrulación y que el valor morfogenético de las hojas blastodérmicas ha decaído mucho desde hace tiempo.

(2) En el hombre y otros vertebrados con huevos de segmentación discoidal, la celomación representa una desviación modificada del proceso enterocélico.

sentada como una diferenciación más precoz a partir del ancestral celomado, mientras que la protostomía habría derivado de aquella.

Sentadas las premisas que anteceden, trataremos a continuación de dar una razonable interpretación morfológica del celoma. En un intento de sistematización filética del problema, sería posible establecer los siguientes modelos que basamos esencialmente en lo que podríamos llamar gráficamente «competencia celotélico-mesenquimática». Tales modelos podrían ser denominados: *euceloma, celoma regresivo y celoma abortivo o pseudoceloma.*

El *euceloma* representa la forma típica cavitaria, perfectamente desarrollada, sin invasión mesenquimática y limitada por láminas celotélicas. En ocasiones puede manifestar una clara metamería con parejas de saculos, que se suceden en sentido cefalocaudal (anélidos), reducidos a veces a tres únicas parejas (trimetamerización), como es el caso de los equinodermos; o bien experimentar una notable disminución transformándose en una cavidad casi virtual como consecuencia del gran desarrollo de los órganos internos (corazón, pulmones, aparato digestivo, etc.), que con su empuje tienden a aproximar las hojas parietal y visceral (caso del hombre y restantes vertebrados). El euceloma se presenta tanto en la línea filética de los deuteróstomos (Equinodermos, Vertebrados), como en la de los protóstomos (Anélidos).

El *celoma regresivo* puede ser interpretado como una obliteración total o parcial del euceloma, debida a una invasión mesenquimática. Este modelo tiene sus más típicos representantes dentro de los protóstomos, en los Platelminios, Moluscos y Artrópodos.

En el caso de los platemintos, de gran importancia veterinaria por su carácter típicamente parasitario, la invasión mesenquimática es total, de tal manera, que han sido etiquetados de «acelomados» por aquellos autores que niegan la potencialidad celomática de todos los metazoos triblásticos, especialmente por la escuela anglosajona, representada por la venerable doctora HYMAN. Nosotros, de acuerdo con los postulados establecidos y siguiendo el criterio sustentado en los últimos Congresos de Zooflogenia, estimamos que la falta anatómica de cavidad celomática no presupone la carencia de una potencialidad morfológica que se nos manifiesta con una característica regresiva.

Apoya esta hipótesis el caso de celomas regresivos parciales, cuya invasión mesenquimática va acompañada de lagunas esquizocélicas que llegan a convertirse en hemocèles, pero que, sin embargo, conservan una representación aunque reducida del euceloma. Quizá el ejemplo más brillante de este modelo, es el que nos ofrecen los moluscos. En ellos, junto a un hemocèle lagunar típicamente mesenquimático, donde como consecuencia de la circulación abierta de estos animales existe una fusión de los elementos parenquimáticos con los hemáticos, se presenta una reducida cavidad eucelomática reno-gonadal-pericárdica.

Por último, el que denominamos *celoma abortivo*, es quizá el modelo sujeto a mayor número de controversias, por la dificultad que encierra su correcta interpretación morfológica. El nombre de *seudoceloma* con que también se le conoce, indica que se trata de una cavidad no homologable a la verdadera cavidad celomática. La opinión más generalizada actualmente, es que dicha cavidad es el blastocèle primario que persiste como tal. Este modelo encuentra su más genuina representación en los nematodos. No sólo por lo atrayente que resulta la difícil interpretación morfológica del pseudoceloma, sino también por la circunstancia de presentarse en un grupo tan extenso de animales parásitos de los domésticos, como veterinarios hemos sentido siempre gran curiosidad por el significado morfológico de esta amplia cavidad corporal pensando reiteradamente en este problema. Con la lógica reserva que su dificultad interpretativa entraña, suponemos que podría ser considerado este modelo como un celoma abortado. La razón fundamental de tal punto de vista asienta en observaciones de tipo embriológico. La segmentación del huevo de los nematodos es predeterminada. Durante ella se diferencia ya en la fase de ocho blastómeros, el denominado M. St. (GRASSE), que encierra el esbozo destinado a formar el mesodermo embrionario y en el que no se fragua ninguna cavidad, pasando estas bandas mesodérmicas a formar una sola capa que se adosa a la cara interna de la pared corporal, limitando así periféricamente la amplia cavidad blastocélica primitiva y quedando los órganos internos libres en el interior de ella.

De acuerdo con tales fenómenos embriológicos, la falta de diferenciación del celoma en estos animales, es pues un fenómeno secundario, por tanto sigue siendo válida la universalidad real o potencial del celoma en los metazoos triblásticos.

* * *

Hemos intentado resumir a lo largo de nuestra quizá mal hilvanada exposición, algunas de las atrayentes reflexiones que sugiere la filosofía de la Anatomía Comparada, intentando poner de relieve la comunión armónica que en estos estudios existe entre la Medicina y la Veterinaria, convergentes ambas en la gran ciencia madre que es la Biología. Nuestro propósito, que no sé si habremos logrado, ha ido orientado especialmente a subrayar que la abstracción, la síntesis, apoyada en la filogenia y en la embriología, es en definitiva la llave maestra para penetrar en los apasionantes secretos que encierra la correcta interpretación de las comparaciones anatómicas. La afirmación lineana *Classis et Ordo est sapientia*, *Genus et Species opera Nature*, séanos permitido para terminar parangonarla con esta otra que resume cuanto hemos expuesto; *Morfologia est sapientia*, mientras que *Anatomia sensu stricto*, *opera Naturae*.

Muchas gracias.

DISCURSO DE CONTESTACION

DEL ACADEMICO DE NUMERO

Ilmo. Sr. Prof. Dr. D. VICTOR SMITH AGREDA

EXCMO. SR. PRESIDENTE;
EXCMOS. E ILMOS. SRES.;
ILMOS SRES. ACADÉMICOS;
SRAS. Y SRES.;

Hoy me toca corresponder a una deuda contraída con esta Real Academia hace varios años cuando, a los tres de obtenida mi ciudadanía valenciana al ganar mi Cátedra, fui recibido en el seno de esta docta corporación. Al igual que entonces fui, tras mi discurso contestado por mi colega, el Prof. BARCIA, hoy tengo yo que responder al Prof. Dr. D. VICENTE DUALDE PÉREZ.

Este honor adquiere un doble significado por el hecho, no sólo de que penetre un compañero como numerario en esta Academia, sino por el hecho de que en realidad el Dr. DUALDE era ya desde 1953 miembro de la misma como Académico Correspondiente.

Es, por lo tanto, cerca de un cuarto de siglo el tiempo que su trayectoria ha venido en paralelo con la Academia. Es, por lo tanto, un compañero más, que ya era conocido de todos nosotros y que ahora va a ocupar por derecho propio uno de los sillones.

El Prof. DUALDE nació en Villarreal (Castellón), el día 9 de noviembre de 1923. Desde niño vivió ese ambiente del estudio de la Biología, que había de llevarle a cristalizar en la personalidad que hoy tiene, pues desde hacía cinco generaciones su familia venía directamente enraizada en el ejercicio de esta profesión veterinaria en su ciudad natal. No es extraño, pues, que desde su ingreso en el Instituto Nacional de Enseñanza Media de Castellón, sintiese inclinación por las Ciencias de la Naturaleza, y que al término del Bachillerato su vocación definida le llevase a la ciudad de Zaragoza a cursar su carrera en la Facultad de Veterinaria.

Su expediente fue consecuente con su educación, obteniendo el Premio Extraordinario de la Licenciatura, así como en el año 1960, sus ansias investigadoras cristalizaron en la defensa de su Tesis Doctoral sobre «Las investigaciones hematológicas en los óvidos de la raza merina», que leída en la citada Facultad de la Universidad Cesaraugustana, obtuvo la calificación de Sobresaliente «cum laudae», con Premio Extraordinario.

Su inquietud profesional le había llevado, ya en el mismo año de terminar su carrera, a ingresar en el Cuerpo de Veterinarios Titulares, consiguiendo por oposición, en 1953, el ingreso en el Cuerpo Nacional Veterinario.

Aquí se le asignan sucesivamente varios cargos, como la dirección del Laboratorio Pecuario Regional Murciano, de las Jefaturas Provinciales de Ganadería de Ciudad Real, Teruel y Valencia, ostentando esta última desde el año 1973. En todos estos cargos se ha distinguido por su extraordinario celo, desarrollando una excelente labor en pro de la ganadería, tanto desde el punto de vista higiénico y sanitario como de fomento pecuario.

En este quehacer profesional tan callado, hay que destacar su eficaz actuación en la provincia de Ciudad Real durante la grave epizootia de la fiebre catarral bovina (enfermedad hasta entonces exótica en nuestro país) —pero que habiendo penetrado por la frontera portuguesa, invadió rápidamente gran parte de los efectivos de las provincias próximas, causando una elevadísima mortalidad—, siendo el Prof. DUALDE una de las personas más distinguidas en su lucha y consiguiendo yugular la enfermedad antes de que se extendiera al resto de la nación. Su actuación fue destacada en felicitación del Gobierno Civil y autoridades provinciales.

Pasó después a Teruel, y allí demostró su gran capacidad de trabajo y organización desarrollando una amplia labor durante los doce años que ocupó dicha Jefatura. Allí creó, organizó y dirigió el Servicio Pecuario de la Excelsísima Diputación Provincial con el montaje de una explotación agraria ejemplar, dotada de un Centro de Mejora Ganadera, que cuenta con magníficas instalaciones y con un centro de inseminación artificial. Desarrolla campañas de lucha contra las principales epizootias; sanea desde la infraestructura los servicios higiénicos, proyecta y dirige la construcción a través de Ayuntamientos y Hermandades de un centenar de higiénicos abrevaderos que suprimen las antiguas y tradicionales charcas, erradicando, en consecuencia, las fuentes de contagio de gran número de enfermedades infecciosas y parasitarias. Estimula y potencia la sección de raceadores selectos y proyecta, dirige y lleva a efecto, entre otras muchas cosas, un plan integral de mejora ganadera en la Sierra de Albarracín.

Su inquietud por profundizar en los conocimientos biológicos, le lleva a cursar en tres años, como alumno libre y con brillante aprovechamiento en la Facultad de Ciencias de Madrid, la Licenciatura de Ciencias Biológicas, obteniendo la calificación de Sobresaliente.

Espíritu tan inquieto y consagrado, siente esa imperiosa necesidad humana de transmitir sus conocimientos a los demás y así su fuerte vocación por la docencia le hace opositar a las Cátedras de Institutos, obteniendo tras reñidas oposiciones en 1968 la Cátedra de Ciencias Naturales del «Instituto Benlliure» de la Universidad de Valencia, de la cual es titular. Su prestigio es reclamado

por la Universidad, donde inicia sus actividades en la Facultad de Ciencias como encargado del grupo de Biología General, durante el Curso 1969-70, siendo contratado como Catedrático de Zoología I en el año 1970-71 y 1972-1973. Aquí cristaliza su vocación investigadora donde dirige varias Tesinas.

Sería prolijo el referir los numerosos trabajos que tiene publicados ya, que aparte de artículos, reportajes, crónicas, etc., su núcleo de investigación se acerca al medio centenar. Por otro lado, le acompañan las condiciones natas del maestro que sabe profundizar en la exposición de los conocimientos adaptados a la mentalidad de quien lo capta, es decir, hacer lo difícil fácil, sin perder profundidad y este hecho no es una afirmación gratuita mía, sino que se halla plasmado en su libro de texto de Ciencias Naturales y en su Tratado de Biología.

Es, asimismo, miembro de diversas entidades científicas y ha desempeñado durante cinco años, en Teruel, la jefatura y dirección de la Sección de Ciencias Naturales del Instituto Turulense, adscrito al Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Esta labor callada, seria, con la modestia clásica del investigador y docente nato, ha sido, sin embargo, destacada por la concesión de la Encomienda de la Orden Civil del Mérito Agrícola y por la Medalla de la Academia Nacional de Veterinaria de Francia, como gratitud de la citada nación a sus trabajos en el campo de la hematología.

No quiero extenderme más, con el fin de que mis palabras no diluyan ese precipitado de profundos conocimientos que ha ido vertiendo en su discurso de recepción. Conceptos que contribuyen a aclarar esa serie de intrincados problemas que tanto preocupan al ser humano en relación a su origen y a su futuro... Creemos que su labor entre nosotros nos proporcionará profundas satisfacciones en el conocimiento de la Biología y en el del hombre..., ese desconocido, como decía Alexis Carrel.

Yo felicito al Prof. DUALDE y a la Real Academia por su incorporación como Miembro Numerario.