



OS CONCEITOS DE FORMA GASTRULAR E METAZOÁRIO NA FORMULAÇÃO DA TEORIA DA GASTREA DE ERNST HAECKEL¹

Guilherme Francisco Santos

Doutor em Filosofia pela Universidade de São Paulo (USP)

guimafsantos@gmail.com

Resumo

O objetivo deste artigo é apresentar e analisar sucintamente os elementos centrais da teoria da gastrea de Ernst Haeckel. O núcleo de tal teoria se constitui da relação entre duas noções principais, a saber, a noção de forma gastrular e de metazoário. A teoria da gastrea é um conjunto de formulações que visa estabelecer uma definição de metazoário a partir da noção de forma gastrular. O argumento central da teoria da gastrea articula essas duas noções para organizar a partir de estudos de embriologia comparativa uma visão geral da história evolutiva do reino animal. A noção de forma gastrular define o metazoário como o organismo que apresenta na sua ontogênese um estágio embrionário cuja forma possui como uma de suas características fundamentais a posse de duas camadas germinativas. Com a definição de metazoário, Haeckel estabeleceu os critérios para a distinção entre os verdadeiros animais (metazoários) e os protozoários, de modo a precisar os limites entre o reino animal e o reino dos protistas.

Palavras-chave: Teoria da gastrea. Metazoário. Morfologia evolutiva. Evolucionismo. Ernst Haeckel.

Abstract

The purpose of this article is to present and briefly analyze the central elements of Ernst Haeckel's theory of gastrea. The core of this theory is the relationship between two main notions, namely, the notion of gastrular form and of metazoan. The theory of gastrea is a set of formulations that aims to establish a definition of metazoan from the notion of gastrular form. The central argument of gastrea theory articulates these two notions in order to organize, from comparative embryology studies, an overview of the evolutionary history of the animal kingdom. The notion of gastrular form defines the metazoan as the organism that presents in its ontogenesis an embryonic stage whose form has as one of its fundamental characteristics the possession of two germ layers. With the definition of metazoan, Haeckel established the criteria for the distinction between true animals (metazoans) and protozoa, in order to clarify the limits between the animal kingdom and the kingdom of the protists.

Keywords: Theory of gastrea. Metazoan. Evolutionary morphology. Evolutionism. Ernst Haeckel.

1 Retomamos e desenvolvemos aqui algumas ideias e partes da nossa dissertação de Mestrado, conferir Santos (2011).

1 Introdução

Ernst Haeckel (1834-1919) formulou na década de 1870 a teoria da gastrea enquanto uma aplicação particular de sua lei biogenética fundamental com o objetivo precípua de estabelecer e compreender os primeiros estágios do desenvolvimento ontogenético-filogenético dos animais. Do ponto de vista de sua concepção de morfologia evolutiva isto quer dizer que tal empreendimento envolvia a busca por uma resposta compreensiva para um conjunto amplo de questões, tais como, quanto às etapas críticas mais fundamentais do desenvolvimento de um indivíduo animal (ou de sua ontogênese), quanto à forma animal fundamental (que poderia eventualmente conferir uma unidade de forma aos diversos ramos animais), quanto à forma primordial dos animais (ou seja, em termos evolutivos, a forma original, primitiva). O cerne desta teoria é constituído por meio da articulação das noções de forma gastrular e de metazoário. Tal como sabemos, tanto a noção de metazoário quanto a noção de forma gastrular (ou conceitos a esta conexos, como os de gástrula, gastrulação etc.) lograram seu estabelecimento na cultura das ciências da vida, em termos científicos e históricos, embora nem sempre o próprio nome de Haeckel seja lembrado junto a tais referências. O que este artigo se propõe a pôr em relevo e explicitar, ainda que de modo abreviado², é o modo como se formulam e entrelaçam essas duas noções para a constituição da teoria da gastrea. Nesta direção intentamos contri-

2 Uma descrição e análise pormenorizadas da teoria da gastrea, de seus elementos constituintes, do contexto histórico e teórico no qual foi formulada, bem como de seus principais desenvolvimentos, podem ser encontrados em Santos (2011).

buir para o resgate do significado e relevância das ideias mobilizadas pelo autor para a formulação da teoria da gastrea, bem como quanto ao modo de sua articulação. Adicionalmente, este artigo pretende marcar o centenário de morte de Ernst Haeckel, recentemente celebrado no ano de 2019.

Haeckel foi um zoólogo alemão cujo pensamento exerceu profunda influência no cenário científico e intelectual da segunda metade do século XIX e início do século XX cuja obra se compõe de um vasto e diversificado conjunto de trabalhos em zoologia marinha, teoria biológica e divulgação das ciências da vida. A sua obra tem como marco geral a proposição de uma morfologia evolutiva, cujo objetivo principal foi o de sintetizar duas perspectivas, não apenas distintas, mas aparentemente antitéticas, isto é, a perspectiva morfológica (goetheana) e a perspectiva evolutiva (darwiniana) (cf. BREIDBACH, 2006b, p. 282-3). Destacam-se dentre os seus resultados a formulação da lei biogenética fundamental, a organização do sistema natural por meio de árvores filogenéticas e a teoria da gastrea. A consecução desta trajetória de pesquisa revela desde seu início a participação de elementos e motivos tipicamente românticos (cf. RICHARDS, 2008, p. 13-6), dos quais podemos salientar uma reiterada reverência à natureza, simbolizada por vezes em termos míticos (cf. BREIDBACH, 2006a, p. 21) e a sua perspectiva de inter-relação entre as formas da arte e as formas da natureza. Na sua juventude, Haeckel foi profundamente influenciado por leituras na área das ciências naturais, particularmente pelos relatos das expedições científicas do naturalista alemão Alexander von Humboldt (1769-1859)³. Haeckel estudou medicina e biologia nas universidades de Berlim, Wurtzburg e

3 Cf. Wulf (2016, p. 421-41).

Jena. No seu período de formação desenvolveu estudos e pesquisas sob a orientação de destacados professores e cientistas. Além do renomado fisiologista e anatomista alemão Johannes Müller (1801-1858), estavam dentre seus mestres Matthias Schleiden (um dos formuladores da teoria celular), o patologista Rudolph Virchow (1821-1902) e o anatomista Carl Gegenbaur (1826-1903)⁴. Além disso, deve-se destacar que as aulas do botânico Alexander Braun (1805-1877) em Berlim, influenciaram-no em várias de suas ideias no campo da morfologia⁵. Haeckel foi professor de zoologia por quase cinquenta anos na Universidade de Jena⁶, instituição que teve Goethe como um de seus colaboradores e onde lecionaram diversos expoentes do idealismo e do romantismo alemão, como Hegel, Fichte, Schelling e Schiller⁷. Ao longo de sua carreira desenvolveu inúmeras pesquisas em zoologia marinha de invertebrados, com destaque para os radiolários, as esponjas e as medusas.

Paralelamente às investigações empíricas, Haeckel valorizava e praticava uma intensa atividade especulativa, que considerava fundamental e indissociável do trabalho do naturalista. Formulou deste modo uma ampla teoria morfológica com uma perspectiva evolucionista que buscava conjugar os avanços das

4 Cf. Richards (2008, p. 26-30) e Bölsche (1903, p. 51-81).

5 Rinard apontou e analisou as relações de Haeckel com seus mestres Müller e Braun e as influências teóricas daí resultantes, com destaque para concepção de método científico e para a questão da individualidade orgânica (cf. RINARD, 1981, p. 251-2).

6 A Universidade de Jena mantém um instituto dedicado à preservação da obra haeckeliana, a Ernst-Haeckel-Haus, que funciona como um centro de pesquisas, museu e arquivo dos manuscritos originais, livros, cartas, desenhos, retratos, fotografias e gravuras de Haeckel, sediada na casa em que o autor viveu e trabalhou por décadas em Jena e que ele denominou "Villa Medusa".

7 Desde 1934, o nome oficial da Universidade de Jena é Universidade Friedrich-Schiller de Jena, em homenagem ao historiador, filósofo e poeta alemão.

áreas da anatomia comparativa, da embriologia e da paleontologia numa visão geral compreensiva sobre a forma orgânica. A morfologia, para Haeckel, era a ciência capaz de fazer elevar a nossa compreensão dos fenômenos da geração, do desenvolvimento e da evolução dos seres vivos (cf. HAECKEL, 1866, I, p. 8). Para ele, desenvolver a compreensão da criação das formas orgânicas sob uma perspectiva natural é tarefa central da biologia, motivo pelo qual ele compreende que a teoria evolucionista é a base que oferece o efetivo caminho para “a explicação das verdadeiras causas da natureza orgânica” (HAECKEL, 1930 [1879], p. 4). Dentro da perspectiva da morfologia evolutiva, uma das principais contribuições teóricas de Haeckel constitui-se na elaboração da teoria da gastrea na qual ele formulou o conceito de forma gastrular e alcançou, com isso, a definição fundamental de metazoário para a compreensão da forma geral dos animais.

O desenvolvimento da teoria da gastrea é uma decorrência direta dos trabalhos de Haeckel sobre esponjas calcárias, os quais foram desenvolvidos entre o final da década de sessenta e a primeira metade da década de setenta. Os resultados desse trabalho foram paulatinamente sintetizados no curso da investigação e vieram a público através de diversos artigos e monografias dentre eles: um ensaio de 1870 “Sobre o Organismo das Esponjas e sua Afinidade com os Corais” (*Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Corallen*), os três volumes da *Monografia das Esponjas Calcárias (Die Kalkschwämme, Eine Monographie)* de 1872, e um conjunto de quatro ensaios publicados entre 1873 e 1876, na *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medicin*, o peri-

ódico científico de ciências naturais e medicina de Jena. Esses quatro ensaios são: “A Teoria da Gastrea, a Classificação Filogenética do Reino Animal e a Homologia das Camadas Germinativas” (*Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter*, setembro, 1873), “A Gástrula e a Clivagem do Ovo dos Animais” (*Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere*, outubro, 1875), “Os Gastreados do Presente” (*Die Physemarien (Haliphysema und Gastrophysema), Gastraeaden der Gegenwart*, agosto, 1876) e “Suplementos à Teoria da Gastrea” (*Nachträge zur Gastraea-Theorie*, novembro, 1876). Os quatro ensaios foram reunidos em 1877 numa publicação sob o título de *Estudos sobre a Teoria da Gastrea*, que formou o volume II dos *Estudos Biológicos (Biologische Studien)*. A teoria da gastrea ocupou lugar de relevo no pensamento morfológico de Haeckel sendo uma referência importante em todas as suas obras posteriores, com destaque para a *Antropogenia ou história evolutiva do homem (Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen)*, desde a sua primeira edição de 1874.

Iniciaremos nossa exposição com um arrazoado sobre a lei biogenética fundamental de Haeckel, que constitui o alicerce teórico da teoria da gastrea, ao que apresentaremos o modo como os seus supostos fundamentais se articularam com um conjunto de pesquisas embriológicas para a formulação dos conceitos de forma gastrular e de metazoário.

2 A teoria da gastrea e a lei biogenética fundamental

A teoria da gastrea é uma ampla síntese teórica cujo objetivo principal é demonstrar a existência, natureza e significado de um organismo denominado *gastrea*. A *gastrea* é um organismo hipotético cujo grupo não é mais representado diretamente por nenhum indivíduo vivo, ou seja, a *gastrea* é um organismo extinto (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 157). A sua importância reside em dois pontos. Em primeiro lugar, a *gastrea* seria o organismo que na história da evolução orgânica teria apresentado pela primeira vez a verdadeira forma animal e, por conseguinte, apresentado tal forma na sua maior simplicidade. Em segundo lugar, a *gastrea* seria a forma que corresponderia ao tronco principal, ou seja, à forma-raiz (*Stammform*) a partir da qual teriam surgido posteriormente (*hervorgegangenen*), em termos evolutivos, todas as demais formas animais (HAECKEL, 1874 [1873], p. 150). O sentido geral da síntese operada por Haeckel põe-se manifesto no próprio título da obra dedicada ao desenvolvimento da teoria da *gastrea*, o qual indica a estreita relação que será estabelecida entre “a classificação filogenética do reino animal e a homologia das camadas germinativas” (*die Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter*) (HAECKEL, 1877 [1873], p. 1).

O argumento central da teoria da *gastrea* é estruturado a partir da noção de *recapitulação das formas orgânicas*. Tal noção constitui-se no núcleo da lei biogenética fundamental de Haeckel que objetiva estabelecer uma relação causal entre filogênese e ontogênese para a compreensão das leis do desenvolvimento

das formas orgânicas. É necessário então que façamos uma inspeção, ainda que geral, sobre a lei biogenética fundamental. Em primeiro lugar é preciso que se diga que “biogênese” significa aqui o processo geral do desenvolvimento e evolução dos seres orgânicos, ou o conjunto articulado de tais processos, no seu sentido mais amplo. Em acordo estrito com teorias evolucionistas anteriores e em particular com o darwinismo essa teoria propõe um princípio biogenético geral segundo o qual a concordância de forma verificada entre organismos deve-se à ancestralidade ou origem genealógica comum.

Mesmo uma apresentação sumária e preliminar da lei biogenética fundamental requer que se coloque desde o princípio em destaque o problema do uso ambíguo do termo “forma”. As enunciações anteriores, aliás, já permitiram entrever esse uso problemático de “forma”, o que decorre às vezes do seu uso num sentido não específico e das dificuldades inerentes ao problema do estatuto ontológico da forma genérica em relação ao ser individual. O termo forma pode ser aplicado aqui num sentido ordinário como a espécie, enquanto um agrupamento dado de indivíduos orgânicos que mantêm alta identidade morfológica e fisiológica. Mas tal uso implica poder indicar o estatuto daquilo que lhes confere identidade. Para satisfazer tal exigência, a forma pode significar então uma essência ou tipo ideal que confere o caráter formal dos indivíduos a partir de um plano de existência distinto daquele dos indivíduos. Tal proposição inscrever-se-ia numa visão dualista. Outra solução é conceber a forma como uma dada natureza compartilhada por tais indivíduos em termos de sua estrutura e de propriedades estritamente físicas. Tal solução não se exime, contudo,

da responsabilidade de indicar a fonte de tal natureza comum. Devido ao seu monismo, Haeckel não se alinha, evidentemente, ao uso da expressão forma nem como espécie essencial, nem como tipo ideal separado. Por outro lado, ele aponta a insuficiência da utilização de “forma” como designação genérica e arbitrária a um determinado conjunto de indivíduos que mantém certo grau de identidade. Sua própria proposta morfológica é o resultado de um esforço dirigido à fundamentação de uma noção abstrata de forma na qual ela é concebida como um fenômeno manifestado pelos corpos orgânicos.

Para Haeckel, o fenômeno da forma dos organismos é de caráter estritamente natural ou, mais precisamente, manifesta-se segundo determinadas leis naturais. A compreensão das leis naturais produtoras das formas orgânicas é propriamente o objetivo da morfologia. Ele assume isto, sobretudo, na medida em que crê ser possível explicar o fenômeno da forma recorrendo tão somente a duas ordens de características físicas presentes nos organismos. Em primeiro lugar, ao modo como se organizam o todo orgânico e suas partes. E, por outro lado, à sua capacidade de transformação ou desenvolvimento. Podemos inicialmente sintetizar o seu entendimento da forma como sendo a configuração geral interna e externa própria de cada organismo, configuração esta que o organismo assume em função de sua herança genealógica, que pode variar devido à necessidade de adaptação ao meio e que ele transmite à sua descendência. Desse modo, o fenômeno da forma apresentada pelos organismos envolve a articulação de aspectos estruturais e evolutivos.

Assim, a lei biogenética fundamental parte da noção de que a concordância de forma verificada entre organismos deve-se à sua ancestralidade comum. Nesse sentido, a concordância de forma pode ser concebida de modo geral em pelo menos três níveis. A concordância de forma verificada entre indivíduos, que indica o seu pertencimento a uma mesma espécie orgânica. A concordância de forma verificada entre espécies, que indica o seu pertencimento a um mesmo gênero, o que é aplicável igualmente, em escala, aos demais *taxa* (isto é, famílias, ordens, classes etc.). A concordância de forma verificada entre estágios embrionários de indivíduos de distintas espécies, o que indica algum nível de parentesco genealógico (filogenético). Em qualquer dos três casos a concordância de forma é índice de uma ancestralidade comum. Além disso, na medida em que esses três níveis não são concebidos como estanques, mas como dimensões inter-relacionadas de um mesmo e único processo biogenético, a concordância de forma pode ser verificada também entre os distintos níveis. Isso significa que a concordância de forma pode ser verificada, por exemplo, entre a forma que aparece (manifesta-se fenomenicamente) num indivíduo orgânico de uma determinada espécie e a forma que aparece num estágio embrionário dum indivíduo de outra espécie. Ou entre a forma de uma espécie e a de dado um estágio embrionário etc.

A concordância de forma verificada entre espécies, estágios embrionários e indivíduos orgânicos, considerada na perspectiva interníveis apontada atrás, produziu ao longo da história do pensamento biológico um conjunto de investigações sobre as relações entre as séries do desenvolvimento orgânico, cujas teo-

rias resultantes foram denominadas de teorias do paralelismo ou teorias da recapitulação⁸. Na concepção de Haeckel, a concordância de forma permitia concluir pela existência de uma íntima conexão entre ontogênese e filogênese. Mais do que uma similaridade, ele via de fato uma conexão de tipo causal entre a série do desenvolvimento individual e a série de evolução da espécie. Independente do entendimento de como Haeckel justifica esse tipo de conexão causal entre filogênese e ontogênese, é relevante verificar a sua exposição quanto ao princípio biogenético, da qual se pode extrair o valor atribuído por ele às provas embriológicas, isto é, aos resultados das pesquisas sobre desenvolvimento orgânico individual e às análises da embriologia comparativa.

A ontogênese, isto é, o desenvolvimento do indivíduo orgânico na série de alterações de forma pelas quais passa cada organismo individual durante o curso completo da sua existência individual é condicionada pela filogênese, isto é, pelo desenvolvimento do ramo orgânico (série filética) ao qual ele próprio pertence. [...] A ontogênese é a curta e rápida recapitulação da filogênese, dependente das funções fisiológicas da herança (reprodução) e da adaptação (nutrição). O indivíduo orgânico [...] repete durante a rápida e curta passagem pelo seu desenvolvimento individual as mais importantes daquelas mudanças de forma que seus antepassados atravessaram durante o lento e longo curso do seu desenvolvimento paleontológico, segundo as leis da herança e da adaptação (HAECKEL, 1866, II, p. 300)⁹.

Para Haeckel, a lei biogenética fundamental era capaz de explicar os fatos da concordância de forma verificados nos estudos de anatomia e embriolo-

8 Cf. Russell (1916, p. 89-95); Gould (1977, p. 13-68); Santos (2011, p. 84-96).

9 Esta síntese clássica da lei biogenética fundamental é a conclusão das teses 40, 41 e 42 da seção denominada de *A Conexão Causal do Desenvolvimento Individual e Filético* (isto é, ontogenético e filogenético), que se encontra no segundo volume da *Morfologia Geral dos Organismos* (HAECKEL, 1866).

gia comparativa, atribuindo-os à ancestralidade comum. Em particular, a sua perspectiva evolucionista permitia compreender as causas das mudanças de forma verificadas na embriogênese. O embrião recapitulava o processo construtivo da série filética de sua espécie no curso da evolução, passando pelas formas que representariam os estágios principais deste percurso. Por outro lado, uma vez assumida tal perspectiva, poder-se-ia retirar lições no sentido inverso. Ou seja, decorrente do mesmo princípio geral, a embriologia comparativa ofereceria elementos para a compreensão do percurso percorrido pela forma orgânica na sua trajetória evolutiva, na série filética, na medida em que os estágios principais da embriogênese são recapitulações de suas formas orgânicas ancestrais, aproximadamente na mesma ordem sequencial de desenvolvimento. Em suma, a recapitulação das formas orgânicas não seria um fenômeno verificável e aplicável somente na esfera da anatomia comparativa. Nessa última a relação entre forma principal e secundária, entre forma original e derivada pode-se entrever apenas pela análise da estrutura da forma plenamente desenvolvida, sua complexidade, modo de conexão das partes etc. É, sobretudo, na embriologia que a noção de recapitulação é verificável e aplicável porque nela o sentido da relação entre as formas e do modo como elas se estruturam sequencialmente está empiricamente manifesto. Articulado o significado da concordância de forma, enquanto ancestralidade comum, com a noção de recapitulação das formas orgânicas na embriogênese, Haeckel extrairá os principais resultados de seus estudos com esponjas calcárias, os quais irão culminar, enfim, na formulação da teoria da *gastrea*.

3 A noção de forma gastrular

Haeckel definiu uma forma orgânica animal que ele chamou de gástrula. A forma da gástrula, ou simplesmente forma gastrular, *Gastrula-Form* (cf. HAECKEL, 1877 [1873], p. 13), foi definida como (1) uma estrutura corporal composta de duas camadas de células, a camada interna ou endoderme e a camada externa ou ectoderme, as quais se encontram justapostas e estreitamente unidas consistindo desse modo na única parede corporal dessa estrutura (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 150); (2) as camadas são inequivocamente distintas em termos morfológicos, na medida em que, apesar dessa estreita união, as células que compõem cada uma das camadas são em conjunto mutuamente diferentes das células de sua camada vizinha quanto ao seu formato e dimensão (HAECKEL, 1874 [1873], p. 155); (3) o formato do corpo é, em geral, globular ou ovular, sendo que ele contém um eixo único que atravessa o corpo passando por dois polos bem definidos (HAECKEL, 1874 [1873], p. 18); (4) o corpo uniaxial da gástrula é não segmentado, não tem apêndices e é oco, dotado de uma cavidade simples (HAECKEL, 1874 [1873], p. 154); (5) a ectoderme recobre todo corpo limitando-o em relação ao ambiente externo, enquanto que a endoderme recobre toda a cavidade simples; (6) a cavidade simples é o intestino primitivo do organismo (*progaster*) e ela se abre para o exterior do corpo num dos polos do eixo através de um orifício que é sua boca primitiva (*prostoma*) (HAECKEL, 1874 [1873], p. 154); (7) a cavidade e as duas camadas são os únicos órgãos presentes e nesse sentido as camadas, de acordo com suas distintas funções, são re-

feridas como camada vegetativa ou nutritiva (endoderme) e camada animal (ectoderme), que é a responsável pelo contato e relação com o meio exterior (HAECKEL, 1874 [1873], p. 155 e 159) e (8) a clara distinção das duas camadas de células verificada desde o início por seus aspectos morfológicos e fisiológicos, persiste, embora de modo diverso, ao longo de toda a vida do organismo (HAECKEL, 1874 [1873], p. 142-3 e 150).

A definição da forma gastrular assim descrita foi construída a partir de uma investigação que combinou manifestamente o uso de princípios teóricos gerais de sua morfologia evolutiva com investigações empíricas (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 142 e 153). Os elementos empíricos dessa investigação de Haeckel não foram buscados primordialmente na anatomia comparativa, ao contrário, concentrou-se em dados provenientes de diversos estudos em embriologia comparativa¹⁰. A teoria das camadas germinativas formava um dos pilares dessas investigações (HAECKEL, 1874 [1873], p. 143). Tal teoria trata das primeiras camadas de células que constituem o embrião animal, do papel específico por elas desempenhado no desenvolvimento subsequente do organismo e da eventual universalidade de tais formações embrionárias elementares em todos os grupos animais. As pesquisas empíricas que Haeckel desenvolveu para esse empreendimento foram dirigidas primordialmente à embriologia das esponjas calcárias. Podemos dizer que a estratégia e estilo de Haeckel para o desenvolvimento de suas pesquisas empíricas, isto é, um tipo de estratégia explicitamente

10 Com destaque para as pesquisas de Thomas H. Huxley (1825-1895) com medusas e de Alexander Kowalevsky (1840-1901) com diversos grupos, com destaque para a sua descoberta da homologia de estágios de desenvolvimento da ascídia e do anfioxo (cf. SANTOS, 2011, p. 30-4).

orientada por uma visão teórica morfológica, foi o que proporcionou a ele as condições para a formulação do conceito de forma gastrular.

Haeckel identificou inicialmente a forma gastrular a uma estrutura orgânica observada por ele na embriogênese das esponjas, um estágio determinado do seu desenvolvimento embrionário. Baseado nos seus princípios teóricos gerais e nos resultados de investigações com outros grupos animais, Haeckel generalizou a presença desse estágio identificado à forma gastrular para todos os animais. Para ele, no desenvolvimento individual de todos os animais há um determinado estágio embrionário que corresponde à forma gastrular, o estágio que ele denominou então de gástrula. Como o estágio gastrular é compartilhado por todos os animais e somente pelos animais, Haeckel afirmou: “A gástrula é a forma embrionária do reino animal mais importante e sugestiva” (HAECKEL, 1874 [1873], p. 154). Como informou ele: “Eu apliquei esse nome [gástrula] ao mais prematuro estágio do desenvolvimento, no qual o corpo do embrião animal exhibe a mais simples forma individual concebível” (HAECKEL, 1874 [1873], p. 154). Tal declaração indica ao mesmo tempo a relevância do aspecto racional do método por meio do qual ele alcança a definição da forma gastrular. A noção de forma gastrular aparece pela primeira vez na sua *Monografia sobre as Esponjas Calcárias*, publicada em 1872. Nessa obra são apresentadas ilustrativamente diversas espécies de esponjas calcárias no estágio embrionário que apresenta a forma gastrular, como a *Leuculmis echinus*, ilustrada na figura 1 ao final, com as descrições dos principais detalhes morfológicos distintivos, isto é, a organização anatômica geral ovular, a presença de uma cavidade

interna, a presença de uma única abertura para o exterior (o *prostoma* ou boca primitiva), as duas camadas de células superpostas, sendo que as células de cada uma das camadas apresentam-se já com formas bastante distintas e, enfim, a posição diferencial de tais camadas, uma delas voltada para o interior do organismo (endoderme) e a outra para o exterior (ectoderme).

A forma gastrular é a forma animal na sua generalidade, encontrando-se universalmente presente em todos os indivíduos desse grupo geral de organismos, num estágio particular de seu desenvolvimento. Segundo Haeckel, “a gástrula repete-se na sua composição e forma essenciais [*wesentlichen Zusammensetzung und Form*] como a condição primária do desenvolvimento individual em representantes de todos os grupos animais” (HAECKEL, 1877 [1873], p. 20). Ele nos explica como empreendeu a localização efetiva do estágio de gástrula no desenvolvimento dos indivíduos de todos os grupos animais. Partindo de uma definição inicial quanto à forma do ser mais simples concebível, ele descreve a completa organização e estrutura dessa forma básica na ontogênese das esponjas calcárias, alcançando assim a noção de forma gastrular (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 155). Ele verifica então a presença da estrutura geral da forma gastrular na ontogênese dos indivíduos dos diversos grupos. No ramo (*Stamme*) dos zoófitos ou celenterados, ele verifica que além das próprias esponjas, a forma gastrular encontra-se largamente distribuída entre pólipos, medusas, ctenóforos e corais (HAECKEL, 1874 [1873], p. 155-6). No ramo dos vermes a gástrula pode ser verificada na sua forma exata em parte dos casos, enquanto noutros apareça um pouco modificada (HAECKEL, 1874 [1873], p. 156). Ele identifica uma am-

pla presença da forma gastrular no ramo dos equinodermos. Por outro lado, no ramo dos artrópodes Haeckel observa que a gástrula não se apresenta na sua simples forma original, mas que “é muito fácil reduzir as primeiras formas embrionárias” dos estágios larvais dos artrópodes à forma de gástrula (HAECKEL, 1874 [1873], p. 156). Ele verifica também a presença de modo geral da forma gastrular no ramo dos moluscos. Por fim, no ramo dos vertebrados ele reconhece que a forma gastrular original apresenta-se apenas dentre os anfioxos, motivo pelo qual é necessário então supor uma continuidade entre esse grupo particular e os demais vertebrados para poder estabelecer a ligação do estágio de gástrula dos vertebrados em geral com a estrutura gastrular original (HAECKEL, 1874 [1873], p. 156).

Assim, é da presença generalizada da estrutura geral da forma gastrular na sua composição e forma essenciais que Haeckel depreende a homologia do estágio gastrular em todos os animais. Mas ele adverte que “somente as duas camadas germinativas primárias e a cavidade intestinal primitiva, que elas anexam, podem ser consideradas como completamente homólogas, em sentido estrito, por todo o reino animal” (HAECKEL, 1874 [1873], p. 159). As camadas germinativas primárias referidas por ele são as duas primeiras camadas de células do embrião. A advertência se deve a que a forma de vários dos estágios gastrulares efetivamente observados apresentam elementos adicionais específicos que não podem ser considerados homólogos. Haeckel empreende então uma nova inspeção nos ramos do reino animal para discutir essas distinções morfo-

lógicas presentes nos estágios gastrulares e avaliar o seu peso para o problema do estabelecimento da efetiva homologia.

Até este ponto, valendo-se da embriologia comparativa, a noção de forma gastrular encontra-se já contribuindo para o estabelecimento da verdadeira natureza animal. Isto é, um animal seria um organismo que apresenta a forma gastrular numa das fases do seu desenvolvimento individual. Com isto, essa forma de abordagem embriológica estaria já contribuindo para os estudos de anatomia comparativa e, principalmente, para a organização taxonômica dos organismos, uma vez que os verdadeiros animais apresentar-se-iam como distintos dos animálculos unicelulares. Mas a compreensão geral da forma dos verdadeiros animais (*die eigentlich Thiere*) (cf. HAECKEL, 1872, p. 212) requererá também a incorporação do entendimento da dimensão evolutiva envolvida na constituição da sua natureza, de modo a superar os problemas que atrás delineamos em relação à confirmação da homologia. É no enfrentamento desta questão e por meio da conjugação destas perspectivas, embriológica e evolutiva, que Haeckel forjará à ideia da *gastrea*, enquanto o animal primordial do qual evoluíram todos os demais ramos animais e ao conceito pleno de metazoário, o qual, ao expressar a forma gastrular em algum ponto do seu desenvolvimento, reúne as condições de delinear inequivocamente o reino dos verdadeiros animais.

4 A gastrea e o conceito de metazoário

Os metazoários constituem uma das duas divisões do reino animal, quando consideramos tal reino num sentido amplo¹¹. Segundo Haeckel, “o conjunto do reino animal divide-se em duas partes principais” (HAECKEL, 1874 [1873], p. 150): o grupo dos protozoários e o grupo dos metazoários. Os conceitos de metazoário e de protozoário são definidos, evidentemente, de modo contraposto. A divisão entre esses dois grandes grupos é estabelecida quanto à forma e segundo as suas relações evolutivas. De acordo com a ordem de aparecimento evolutivo e com o grau de desenvolvimento estrutural essa divisão forma “o grupo mais antigo e inferior dos protozoários (*Urthiere*) e o grupo mais recente e superior dos metazoários (*Darmthiere*)” (HAECKEL, 1874 [1873], p. 150). Os protozoários são considerados animais primitivos (*Urthiere*) e de constituição corporal mais simples (“inferior”), enquanto os metazoários são os animais dotados de intestino ou simplesmente animais intestinais (*Darmthiere*) com

11 O sentido amplo e ordinário de animal, que os distingue tradicionalmente das plantas, é aquele atribuído aos organismos que apresentam certas propriedades fisiológicas típicas como a sensação, o movimento voluntário e a nutrição por ingestão de matéria orgânica, sentido este que Haeckel já havia criticado na *Morfologia Geral*, na medida em que este modo de ver não dava conta de expressivas distinções morfológicas, dentre outros problemas (cf. HAECKEL, 1866, I, p. 191-4). Neste sentido é que Haeckel proporá já na *Morfologia Geral* (1866) e em seus trabalhos subsequentes uma reorganização significativa do sistema de classificação dos organismos, o que inclui a criação do reino *neutro* dos protistas. A concepção própria de Haeckel, no que se refere ao entendimento da natureza animal, se contrapunha, por exemplo, à visão então difundida de Ehrenberg (1795-1876) sobre os infusórios segundo a qual esses diminutos animais (animálculos) teriam uma organização perfeita, completa, isto é, seriam dotados de órgãos, do mesmo modo como o são os animais superiores.

constituição mais complexa (“superior”). Haeckel oferece na sequência desse texto uma caracterização morfológica determinada dos dois grupos:

Os protozoários nunca formam camadas germinativas, nunca possuem um verdadeiro canal intestinal e, especialmente nunca desenvolvem tecidos diferenciados; [...] Os metazoários sempre formam duas camadas germinativas primárias, sempre possuem um verdadeiro canal intestinal [...] e sempre desenvolvem tecidos diferenciados; estes tecidos sempre surgem a partir apenas das duas camadas germinativas primárias (HAECKEL, 1874 [1873], p. 150).

Verificamos desse modo que as características primordiais da forma gastrular são tomadas para o estabelecimento do limite morfológico entre protozoários e metazoários. Esses dois caracteres essenciais apontados são a formação de camadas germinativas e a posse de um canal intestinal, presentes no estágio embrionário básico do animal. Além disso, Haeckel aponta a necessidade de que o organismo apresente tecidos diferenciados. Esse caráter da constituição madura do animal decorre da continuidade da distinção original das camadas germinativas, conforme a definição de forma gastrular apresentada anteriormente.

Haeckel prossegue ainda indicando as relações existentes entre o grupo dos protozoários e dos metazoários quanto à sua conexão genealógica. Segundo ele, o grupo dos metazoários originou-se do grupo dos protozoários (HAECKEL, 1874 [1873], p. 150). As distinções morfológicas e o distinto grau de complexidade estrutural dos dois grupos são uma decorrência da relação evolutiva existente entre eles, partindo das formas originais mais simples para as mais complexas e derivadas.

O conceito de metazoário permitirá a Haeckel estabelecer uma definição mais clara da natureza animal e conseqüentemente os limites definidos do reino animal. Constituem o reino dos verdadeiros animais, os zoófitos, vermes, equinodermos, artrópodes, moluscos e vertebrados, na medida em que os organismos no interior de tais ramos apresentam plenamente as características contidas na definição de metazoário. Malgrado sua proximidade com os metazoários, os protozoários devem ser mantidos num reino à parte do dos animais, dado que eles não atendem àquela definição.

Deve ser observado que a distinção entre protozoários e metazoários não pode ser identificada à distinção entre organismos unicelulares e pluricelulares. Embora seja certo dizer que todos os organismos unicelulares com características animais¹² são protozoários e que todos os metazoários são pluricelulares, esses conceitos não são coincidentes, como também não são os agrupamentos que deles decorrem. Como vimos, as características da estrutura pluricelular dos metazoários são marcadamente distintas daquelas dos protozoários. Essa distinção não ocorre apenas em relação aos protozoários unicelulares, mas também quanto àqueles protozoários de constituição pluricelular. Isto ocorre em primeiro lugar porque esses protozoários, apesar da constituição pluricelular, não apresentam uma diferenciação significativa de suas células, de modo que eles jamais possuem camadas celulares ou tecidos verdadeiros, ao contrário do que ocorre com os metazoários. Além disso, esses protozoários que se constituem como conjuntos persistentes de células, nunca formam órgãos com estruturas e funções distintas, em suma não apresentam um verdadeiro canal intestinal.

12 No sentido da nota 11 acima.

De posse do conceito de metazoário, retornamos agora ao problema da homologia das camadas germinativas e do canal intestinal em todos os animais, de modo a concluir nosso entendimento da noção de forma gastrular e de metazoário. Segundo a perspectiva evolutiva de Haeckel, as diversas formas apresentadas pelos animais encontram pontos expressivos de concordância que são devidos à sua origem comum. Sua interpretação genealógica das formas animais permite compreender também as diferenças particulares de conformação às adaptações pelas quais os organismos dos diversos grupos animais passaram ao longo da evolução (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 156-9). Podemos verificar agora que a nova inspeção de Haeckel dos ramos animais tem por objetivo poder encontrar nos estágios gastrulares de diferentes conformações nos diversos grupos animais a essência da noção de forma gastrular. Em qualquer dos casos em que não se verifique a alta identidade morfológica esperada pelos estágios gastrulares, é necessário poder *reduzi-los* à forma gastrular. Tal redução implica em poder entrever por sob a forma apresentada por esse estágio gastrular de conformação diversa a forma gastrular original. Diante disso, as diferenças morfológicas dos estágios gastrulares que apresentam diferente conformação são interpretadas como adaptações evolutivas secundárias que são derivações divergentes em relação à forma gastrular original.

Vimos que a existência de homologia das camadas germinativas e do verdadeiro canal intestinal nos diversos ramos animais era uma condição necessária para a validade da noção de forma gastrular e de metazoário. Sobre esse

ponto, Haeckel afirmou de modo inequívoco que as duas camadas celulares verificadas nos zoófitos

são em sentido estrito, sem dúvida, completamente homólogas com as duas camadas germinativas primárias dos embriões dos vertebrados, artrópodes, moluscos, equinodermos e vermes (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 159).

Contudo, ele dirigirá sua atenção a dois problemas relativos à confirmação dessa homologia em casos de estágio gastrular que apresentam conformação distinta em alguns ramos animais. O primeiro problema refere-se à existência de uma gema, anexo embrionário presente nos animais superiores, ao qual Haeckel se refere do seguinte modo:

As aparentes dificuldades no modo desta completa homologia causadas pela formação de uma gema nutritiva (e pela conseqüente saliência parcial aí incidente) na maior parte dos animais superiores são facilmente postas de lado e explicadas por adaptação secundária (HAECKEL, 1874 [1873], p. 159).

Aqui, a formação de uma gema nutritiva produz uma diferença de conformação do estágio gastrular. Essa diferença de conformação é assimilada ao modelo da forma gastrular original através da interpretação dessa variação como uma adaptação evolutiva posterior, transcorrida naqueles ramos animais cujos indivíduos apresentam tal estrutura no seu estágio gastrular. A diferenciação de caráter evolutivo é posterior (secundária) à sua forma gastrular original. Sua sugestão parece ser de que uma alteração morfológica ou, como nesse caso, a formação de um anexo embrionário é atribuída a uma necessidade oriunda do estilo de desenvolvimento embrionário adotado pelos organismos de certos ra-

mos animais. A adaptação se explica pelo fato de que nesses casos a existência de um período de desenvolvimento relativamente longo anterior à fase de independência do indivíduo, quer em estado larval, quer no seu estado de completo desenvolvimento, requer a provisão de uma reserva nutritiva para o embrião¹³. De qualquer modo o ponto central é que a variação é posterior e que apesar de afetar em alguma escala a conformação total do embrião, tal variação não turva a percepção da presença da forma gastrular original por sob a nova forma gastrular adotada.

O segundo problema refere-se à formação da mesoderme. No estágio gastrular dos organismos de diversos ramos animais, há a formação de uma camada germinativa adicional, intermediária à endoderme e ectoderme. Ele afirma inicialmente que a formação da mesoderme constitui-se num elemento que torna de fato a homologia incompleta (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 159), mas explica que:

A ontogênese dos zoófitos [*Pflanzenthire*] e dos vermes ensina-nos plenamente que esta camada germinativa intermediária é sempre derivada, enquanto um produto secundário de uma ou de outra das camadas germinativas primárias, ou talvez de ambas simultaneamente. Portanto, uma ou outra das camadas germinativas primárias deve necessariamente sofrer uma diferenciação que produz a mesoderme, e conseqüentemente esta não pode ser mais comparada, de modo exato, às duas camadas germinativas dos gastreados [zoófitos em geral] e esponjas, na sua forma inalterada e permanente (ectoderme e endoderme). Elas devem agora, como a própria camada mesodérmica, ser dis-

13 Haeckel não desenvolve o argumento, mas parece ser esse o seu sentido geral; O sentido que a ele atribuímos é consistente com a função nutritiva da gema para o embrião, reconhecida explicitamente por Haeckel na passagem, com a distribuição dessa estrutura (presença ou ausência) dentre os ramos animais, que é o centro de seu argumento, e, por fim, com o seu modelo de uma embriologia comparativa elaborada em perspectiva evolucionista.

tinguidas ao contrário como camadas germinativas secundárias (HAECKEL, 1874 [1873], p. 159).

Essa passagem que contém a interpretação de Haeckel sobre a formação da mesoderme é constituída de três afirmações articuladas. A primeira afirmação é de que a ontogênese dos animais inferiores (zoófitos e vermes) mostra que a mesoderme é, *em geral*, uma formação embrionária posterior em termos evolutivos. A base do argumento é em parte semelhante a do problema anterior. A afirmação baseia-se na condição diploblástica (com duas camadas celulares) desses animais inferiores. Na medida em que tais animais (zoófitos e vermes) não apresentam a terceira camada, isso indica (“ensina-nos”) em termos evolutivos que o aparecimento da mesoderme é um fenômeno posterior (secundário). Essa afirmação é dirigida igualmente para os vermes tanto quanto para os zoófitos na medida em que Haeckel crê que no subgrupo dos vermes de constituição mais simples, os acelomados, a forma é também diploblástica (HAECKEL, 1874 [1873], p. 150). A segunda afirmação é de que a mesoderme é na *ontogênese* uma formação posterior ao aparecimento das duas camadas germinativas primárias. Essa afirmação apoia-se na afirmação anterior de caráter evolutivo e em parte nos estudos empíricos da embriologia animal (cf. HAECKEL, 1874 [1873], p. 160-5). A mesoderme deve derivar de uma das camadas, ou das duas em conjunto, e embora não sendo clara a sua exata origem isto não diminui a evidência principal de que ela é uma formação derivada. A terceira afirmação é de que, levadas em conta as considerações anteriores, pode-se concluir que a presença da mesoderme impede efetivamente a homologia do estágio embrionário básico com a forma gastrular, mas que no período anterior à sua formação há de fato

um estágio embrionário constituído apenas pelas duas verdadeiras camadas germinativas primárias. Esse estágio embrionário prévio garante a homologia e a mesoderme deve ser considerada não no rol das camadas germinativas primárias, mas como camada germinativa secundária. Concebida como formação secundária a mesoderme deixa de interferir na forma bilaminar do estágio gastrular que lhe antecede, o qual, portanto, é perfeitamente homólogo à forma original da gástrula.

Com o enfrentamento desses dois problemas, Haeckel conclui as grandes linhas da comprovação da homologia das duas camadas germinativas primárias e do canal intestinal em todos os ramos animais. Como afirma ele,

a aceitação da [forma gastrular] está firmemente estabelecida pela homologia ou identidade morfológica da gástrula, nos mais diferentes grupos animais (HAECKEL, 1874 [1873], p. 157).

Haeckel apresentou os resultados dessa investigação comparativa num quadro onde ele indicou ilustrativamente a forma de oito estágios gastrulares de distintos animais. O quadro contém representantes de todos os seis principais ramos animais, sendo que os equinodermos, artrópodes, moluscos e vertebrados têm um representante cada, enquanto que os zoófitos e vermes têm dois representantes cada. É apresentada, para cada um dos casos, a estrutura geral da gástrula, bem como os elementos morfológicos que permitem reconhecer a presença da forma gastrular (ver figura 2 ao final).

Podemos sumarizar o exposto do seguinte modo. Haeckel elaborou uma noção de forma gastrular, concebida como a forma animal mínima. Aplicou tal noção ao estudo da embriogênese dos animais e localizou um estágio corres-

pondente amplamente distribuído nos seis ramos superiores dos animais, que denominou estágio de gástrula. Tal correspondência com a forma gastrular permitiu à Haeckel inferir a homologia entre os estágios de gástrula dos animais dos diversos ramos. Por fim, de posse do critério da presença do estágio gastrular, formulou o conceito de metazoário e delimitou de modo nítido o reino dos verdadeiros animais. Com isto se explicitam as noções de forma gastrular e de metazoário e se esclarece o modo como Haeckel concebe e garante a homologia das camadas germinativas e do canal intestinal em todos os metazoários. Tal homologia constitui-se no solo fundamental sobre o qual Haeckel erige a teoria da gástrula:

O conteúdo essencial da teoria da gástrula assenta-se sobre a concepção da verdadeira homologia do rudimento primordial do intestino (*Urdarm*), e dos dois primeiros folhetos embrionários em todos os animais (HAECKEL, 1874 [1873], p. 150).

5 Conclusão

Em síntese, podemos dizer que são as seguintes as principais afirmações de Haeckel em torno da teoria da gástrula. A concordância geral de forma dos estágios de gástrula de todos os metazoários implica na homologia de suas camadas germinativas primárias e do canal intestinal. A efetiva homologia dos estágios de gástrula de todos os metazoários implica numa ancestralidade comum. A forma gastrular em geral concebida como a forma básica mínima animal e verificada em todos os metazoários, implica na existência pretérita de um

antepassado de todos os metazoários enquanto o organismo original detentor da forma gastrular original. Esse organismo original é a forma orgânica raiz ou tronco original a partir do qual todas as demais formas animais surgiram e se ramificaram. Desse modo a homologia do estágio gastrular em todos os metazoários implica na existência pretérita da *gastrea* como organismo original e numa concepção do sistema genealógico-filogenético animal em bases monofiléticas. Assim, todos os ramos animais surgiram evolutivamente e se ramificaram a partir de um único tronco comum formado pela *gastrea*.

A teoria da *gastrea* é, por fim, uma das expressões mais eloquentes da sua abordagem sintética e morfológica para a compreensão dos fenômenos naturais e de contribuição para o desenvolvimento das ciências da vida. Num sentido importante ela é a culminação de uma série de esforços teóricos anteriores e, talvez, um de seus resultados mais consistentes na aplicação da lei biogenética. A teoria da *gastrea* tem como consequência a formulação clara dos contornos do reino animal a partir da distinção conceitual entre protozoários e de metazoários (para além da distinção entre o unicelular e o pluricelular), bem como as formulações posteriores de Haeckel para a organização da classificação dos grupos animais em árvores filogenéticas. Por outro lado, é com ela que a sua proposição de um reino neutro dos protistas (como a primeira formulação da ideia de um novo reino de seres orgânicos para além dos reinos animal e vegetal) ganha pleno significado.

Referências

BÖLSCHKE, W. *Haeckel, His Life and His Work*. Philadelphia, George W. Jacob Co., 1903 [1891].

BREIDBACH, O. *Visions of Nature: The Art and Science of Ernst Haeckel*. Munich, Prestel, 2006a.

BREIDBACH, O. The conceptual framework of evolutionary thought in the studies of Ernst Haeckel and Fritz Müller, *Theory in Biosciences*, 124, p. 265-80, 2006b.

GOULD, S. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Harvard University Press, 1977.

HAECKEL, E. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin, G. Reimer, 2 vol., 1866.

HAECKEL, E. *Die Kalkschwämme*. Eine Monographie. 3 Vol., Berlin, Verlag von Georg Reimer, 1872.

HAECKEL, E. The Gastrea-Theory, the Phylogenetic Classification of the Animal Kingdom and the Homology of the Germ-Lamellae. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 14, p. 142-165, 147-223, 1874 [1873].

HAECKEL, E. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. In: *Biologische Studien: Studien zur Gastraeatheorie*. Jena, Hermann Dufft, p. 3-57, 1877 [1873].

HAECKEL, E. *História da Creação Natural*. Porto, Chardron, 1930 [1879].

RICHARDS, R. *The Tragic Sense of Life: Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought*. Chicago, University Press, 2008.

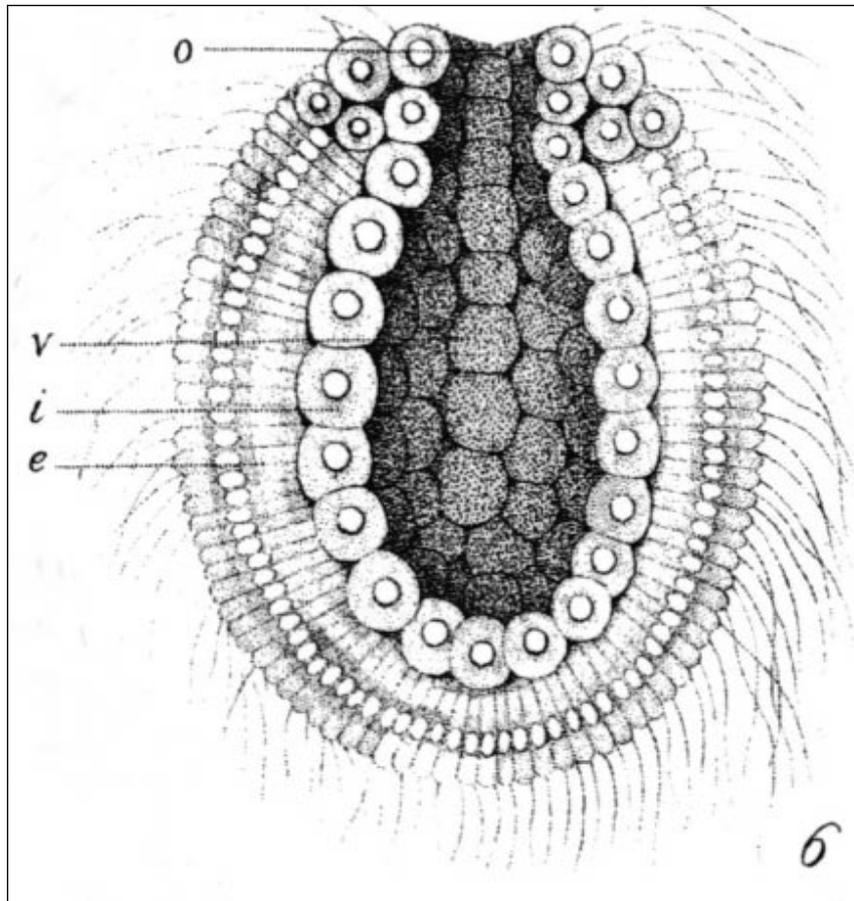
RINARD, R. The Problem of the Organic Individual: Ernst Haeckel and the Development of the Biogenetic Law. *Journal of the History of Biology*, 14, 2, p. 249-75, 1981.

RUSSELL, E. S. *Form and Function*. Londres, John Murray, 1916.

SANTOS, G. F. *A teoria da gastrea de Ernst Haeckel*. São Paulo: FFLCH-USP, 2011. Dissertação de Mestrado.

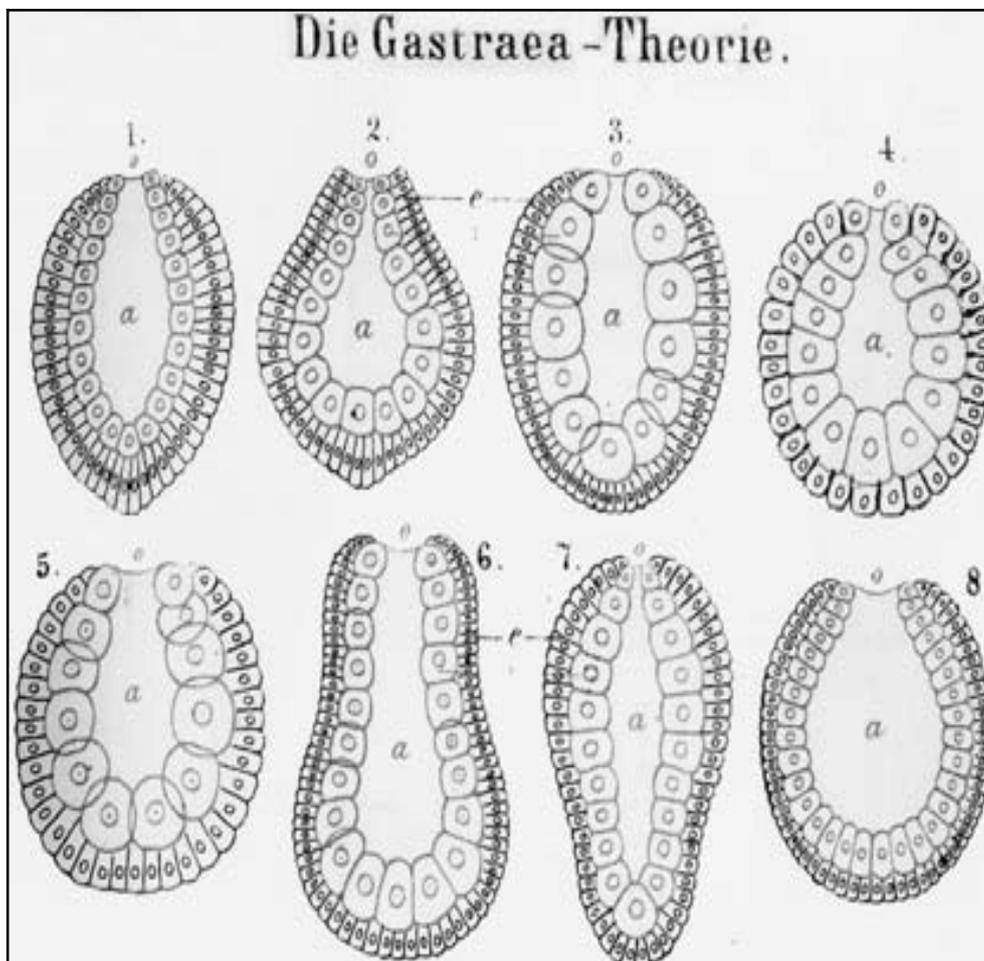
WULF, A. *A invenção da natureza: A vida e as descobertas de Alexander von Humboldt*. São Paulo, Planeta, 2016.

Figura 1

**Explicações da figura e referência da fonte:**

A forma gastrular concebida por Haeckel na teoria da gástrula. A imagem mostra o corpo da gástrula em corte longitudinal. O corpo exibe uma forma ovular com um eixo único longitudinal atravessando os dois polos do corpo. A camada celular interna ou endoderme é indicada pela letra 'i' e a camada celular externa ou ectoderme é indicada pela letra 'e'. A cavidade digestiva ou *progesta* (intestino primordial) é indicada pela letra 'v' e o orifício de abertura, o *prostoma* (boca primordial) pela letra 'o'. A imagem mostra um embrião de esponja (porífero) no estágio de gástrula. (HAECKEL, *Monografia das Esponjas Calcárias*, 1872, III, prancha 30, figura 9).

Figura 2



Explicações da figura e referência da fonte:

Quadro comparativo da forma dos estágios gastrulares de diversos metazoários. As imagens de um a oito mostram os estágios de gástrula em uma esponja (1), um coral (2), um verme acelomado (3), um tunicado (4), um molusco (5), uma estrela-do-mar (6), um crustáceo (7) e um vertebrado (8). Além da evidente semelhança de estrutura e configuração geral das oito gástrulas, Haeckel indica especificamente a homologia entre as suas partes. Com a letra 'a' indica-se a cavidade digestiva primordial (*progaster*), com a letra 'o' a boca primordial (*prostoma*). Nas quatro gástrulas centrais, indica-se com a letra 'e' a camada externa, ectoderme e com a letra 'i' a camada interna, endoderme. (HAECKEL, 1877 [1873], quadro I).



Esta obra está licenciada sob a licença [Creative Commons Atribuição – Não Comercial 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).