

A EMBRIOLOGIA DE *BUGULA FLABELLATA* (J. V. THOMPSON) (*Bryozoa Ectoprocta*). *

por Diva Diniz Corrêa

(Com 8 estampas)

	PÁGS.
1 — Introdução	7
2 — Material e Técnica	12
3 — Noções sôbre a Sexualidade	12
a) Gonocorismo e Hermafroditismo	12
b) Inseminação e Autogamia	13
c) Número de Gonócitos Femininos	16
d) Maturação	17
4 — Clivagem e Formação dos Folhetos Germinativos	18
a) 1.º ao 5.º Passo de Segmentação	18
b) 6.ª Clivagem e Gastrulação	22
5 — Organogênese larval	26
6 — A Reprodução na Totalidade da Colônia	37
7 — Resumo	41
8 — Summary	46
9 — Bibliografia	51
10 — Estampas	55

I — Introdução

A opinião geral a respeito da importância dos *Bryozoa* modificou-se fundamentalmente durante os últimos 50 anos, tanto na Paleontologia quanto na Zoologia. O valor estratigráfico dos *Bryozoa* ignorava-se ainda, quando autoridades como August Emanuel Reuss e Anders H. Hennig pesquisaram, na segunda metade do século passado (1846-1896), o Mesozóico e Cenozóico da Europa. Da introdução do trabalho de Voigt (1930, p. 379 e seg.), depreendo que os *Bryozoa* foram reconhecidos como fósseis-índices excelentes, primeiramente nos estudos do Paleozóico norte-americano, e depois nos do Cretáceo europeu. Sômente a discriminação rigorosa das espécies levou a tal conhecimento (Voigt 1932, p. 286). Na análise comparativa das camadas paleozóicas da América do Norte, prefere Bassler (1922, p. 376 e seg.), os *Bryozoa* a todos os outros grupos. Dêstes, os *Crinoidea* e *Crustacea* são geralmente escassos; os *Mollusca*, em determinadas formações quasi ausentes, e muitas vêzes mal conservados; os *Vertebrados*, raros e restritamente localizados e os *Braquiópodos*,

(*) Tese de doutoramento na Secção de História Natural da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo.

embora tão frequentes quanto os Briozoos, contêm espécies de distribuição vertical demasiadamente ampla. Acrescento ainda a tentativa de resolver o problema do limite entre o Carbonífero e o Permiano nos Montes Urais, pela ocorrência de certos gêneros de Bryozoa (Nikiforova 1936). Segundo Bassler, os Bryozoa das rochas mesozóicas da Europa, são tão importantes quanto os paleozóicos norte-americanos, sendo as briozoofaunas cenozóicas abundantes nos dois continentes, e, em ambos, de grande valor estratigráfico.

No campo da Zoologia, os Briozoos figuram frequentemente como "Vermidiens", isto é, animais que se afastam do tipo dos Vermes, aos quais, porém, pertencem em sentido geral. Como Vermes, subentendemos aqui, apenas os Annelida. No grande Tratado de Kükenthal-Krumbach encontramos ainda o sistema das preleções de Bütschli (1921), que mantém o conceito coletivo, popular, do filo Vermes, subdividido em três sub-filos: Amera (Classes: Plathelminthes ou Platodes e Nemathelminthes ou Aschelminthes), Oligomera (classes: Tentaculata, Brachiopoda, Chaetognatha, Branchiotremata) e Polymera ou Annelida (classes: Chaetopoda, Hirudínea, Gephyrea). O agrupamento mais precário deste sistema é o dos Oligomera Schepotieff (1908, p. 470), pois abrange Protostomia Hypogastrica e Deuterostomia (Pleurogastrica). Tal heterogeneidade reduziu o valor taxonômico do conceito Oligomera. Foram considerados então, os Tentaculata, como um dos filios menores ("kleinere Tierstämme"), que pouco contribuiriam para o entendimento dos principais planos de estrutura ("Baupläne"), do reino animal. A fragmentação dos Oligomera em 5 filios, como foi realizada no bom Tratado dos Invertebrados de Borradaile e outros (1941), diminuiu ainda mais o valor morfológico-comparativo dessas pequenas unidades, taxonomicamente juxtapostas.

A necessidade de separar os componentes do sub-filo Oligomera, de Schepotieff, é premente. "Ao contemplarmos os Deuterostomia", disse Heider (1914, p. 511), na sua síntese da filogênese dos Invertebrados, até agora não superada, apenas completada, "vemo-nos transferidos para um novo reino. É como se pisássemos um novo continente. Para julgarmos este grupo, sem preconceitos, convem eliminarmos o pensamento costumeiro e as lembranças adquiridas no estudo dos Vermes, Moluscos e Artrópodos. Tentou-se repetidamente e de vários pontos desta série, aproveitar critérios relativos aos animais com trocófora, para entender os Deuterostomia. De fato, não raramente, tais ensaios criaram confusão". Suprimo os exemplos, com os quais Heider sintetizou decênios férteis em estudos de morfologia comparativa (ibid., p. 511-512). Adoto o filo chamado "Oligomera", "Tentaculata", ou "Molluscoidea", no sentido de Heider (1928, p. 289), para Phoronídea, Bryozoa (Ectoprocta e Entoprocta; Goette 1921, p. 278-281; Marcus 1939, p. 253 e seg.) e Brachiopoda. Devo ainda acrescentar que possivelmente haja um parentesco mais íntimo entre as duas primeiras classes. A reunião dos Phoronídea, Bryozoa e Brachiopoda num filo, baseia-se, é verdade, mais em razões anatômicas que embriológicas (Marcus 1936, p. 131), mas o mesmo dá-se com a unidade reconhecidamente natural dos Articulata (Annelida e Arthropoda; Cuvier, K. E. v. Baer, Hatschek e outros).

Noções importantes sobre os Tentaculata foram adquiridas no século atual. Assim conhecemos hoje, graças a Conklin (1902), a segmentação

e a celomogênese dos Brachiopoda. Apesar de não ter alcançado a merecida repercussão, também constitue descoberta extremamente valiosa o confronto da larva de *Cephalodiscus* (Enteropneusta (*), Pterobranchia), com a de *Bugula* (Bryozoa Ectoprocta), publicado por Braein (1911). Foi elucidado por vários autores o fechamento do blastóporo, de trás para diante, nos embriões dos Tentaculata dotados de intestino (Heider 1914, p. 469). O blastóporo conserva-se nêles, como porta faríngea, no ponto de união do estomodeo ectodérmico com o mesênteron (mesodeo) endodérmico (enterodérmico). Nos casos em que não existe um blastóporo aberto, devido à gastrulação realizada por delaminação, o estomodeo, originado por invaginação no ectoderma, permite homologar a porta faríngea ao blastóporo. Dá-se o mesmo nos Entoprocta, destituídos de sutura prostomial (Marcus 1939, p. 241-245), mas com invaginação do arquênteron.

Definidos como Protostomia, devido ao destino do blastóporo, os Phoronidea, Bryozoa e Brachiopoda apresentam-se hoje como classes dum filo (Tentaculata ou Molluscoidea), aproximado aos Deuterostomia (Heider 1914, p. 409-410, 512-513; 1928, p. III, 289). Os Tentaculata concordam em numerosos caracteres importantes com os Enteropneusta (Marcus 1934, p. 536, 589-593). Desta forma surge um novo conceito da posição dos Tentaculata, de cujas espécies atuais os Bryozoa perfazem mais de 90%. Qualquer nexa entre Protostomia e Deuterostomia parece imaginável somente na base dos Bilateria (Heider 1914, p. 511-512). Mantendo-se a posição dos Enteropneusta na raiz dos Deuterostomia, consequentemente devemos iniciar os Protostomia com os Tentaculata (Marcus 1934, p. 593; van der Horst 1939, p. 610, 612, 648-649). Tal posição no sistema reveste êstes de suma importância para a morfologia comparativa, principalmente a maior classe dêles, os Bryozoa.

A nossa atenção dirigir-se-á especialmente à embriologia, pois a estrutura menos diferenciada do organismo em formação, revela mais nitidamente os seus traços fundamentais. Além disso, os Briozoos desenvolvem-se com metamorfose, passando por uma fase larval de vida livre. Em muitos animais sêsseis ou pouco móveis no estado adulto, p. e., Anthozoa, Phoronidea, Brachiopoda, Echiuroidea, Cirripedia, Echinoderma e Ascidiacea, a larva mostrou-se especialmente elucidativa para o entendimento dos organismos metamorfoseados. Êstes são nos Briozoos muito complexos. São quasi todos fixos ao substrato, e combinam prosopigia e tentáculos aproximadamente radiais (Stelmatopoda), com o aspecto geral de Deuterocoelia verdadeiros. Cuticularização, hermafroditismo, gemação, formação de colônias e alta capacidade regenerativa ocorrem, em vários grupos de animais sêsseis, sem justificar agrupamentos sistemáticos. Porém, se tais caracteres são encontrados em Protostomia ancestrais, como os Briozoos, poderiam aí ser morfológicamente significativos. "Se for mantida a idéia dum certo nexa geral de todos os organismos" (Goette 1921, p. 104), os Bilateria devem ser derivados dos Radiata (id. 1902, p. 60, 123; 1921, p. 99; Heider 1914, p. 470 e seg.).

(*) Van der Horst (1939) aplica o nome Enteropneusta, como designação dos Helminthomorpha, da terminologia aqui adotada, chamando o filo Hemichordata, um termo "que não somente pode significar que tem metade de uma corda, mas também que são meio Chordata, como se supõe quasi universalmente". (p. 606).

Acentuando a importância do estudo embriológico dos Briozoos, não pretendo acrescentar o esquema de uma larva primordial ao hipotético "Briozoo, ancestral, solitário e vermiforme" de Silén (1944, p. 68). A maioria dos autores considera o Cyphonautes, como a larva primordial (Prouho 1892, p. 627; Kupelwieser 1905, p. 40; Borg 1926, p. 488; Cori 1941, p. 334); segundo Silén (1944, p. 89), seria um tipo cenogenético. Abstraindo de questões de segunda ordem, chamo a atenção para a vantagem de estudar principalmente a embriologia, quando se trata: 1.º — verificar numa classe dos Bilateria, a promorfologia, i. é, as direções (eixos) e planos do corpo; e 2.º — definir num grupo dos Coelomata, o caráter da cavidade do corpo, revestida por uma camada, problemática desde os tempos de Prouho (1890, p. 421) até hoje (Davydoff 1928, p. 348-349; Marcus 1938, p. 107-114).

Como já foi dito, os estádios adultos dos Briozoos são altamente diferenciados; isto revela-se pela dificuldade em relacionar filogeneticamente as várias unidades da classe. Os Phylactolaemata (Lophopoda) e os Cyclostomata (Stenostomata Borg; Stenolaemata Marcus), são considerados primitivos em relação à forma zoecial e ao desenvolvimento dos botões polipidiais, que se encontram, desde o início, na sua posição definitiva (Borg 1926, p. 485-486). O brotamento dos cistídios é tomado por mais simples nos Cheilostomata e Ctenostomata (Gymnolaemata da terminologia de Borg l. c., p. 490 e Silén 1944, p. 97, 98, 106; Eurystomata Marcus 1938, p. 116). Desde que Barrois (1877, p. 87), qualificou de secundariamente abreviado o brotamento da colônia (zoário), dos Phylactolaemata e Cyclostomata, o dos Eurystomata, com paredes cistidiais individuais, foi sempre tido por ancestral. Silén, porém, não admite mais esta idéia (1944, p. 66, 99). A formação do polipídio distante do orifício (id. 1942, p. 42), que é sem dúvida, a regra nos Eurystomata, interpreta Silén como transformação do estádio primordial. Vê êste, conservado porém, no brotamento dos sacos embrionários ("embryonaries") de *Sundanella*, *Nolella* e *Labiostomella*, e daí deduz o caráter secundário da colônia dos Eurystomata. Interpreta-se assim muito diversamente a organização dos Briozoos adultos.

Os dizeres da embriologia são menos ambíguos. Nos Phylactolaemata o desenvolvimento é quasi direto, como em outros animais da água doce. Ausência de larva é, entre os Tentaculata, fenômeno excepcional e decididamente não primitivo. Os Cyclostomata possuem poliembrionia, e tal interferência da propagação vegetativa na gamogonia é tida, geralmente, por fenômeno secundário (Marcus 1940a, p. 34). Estas especializações embriológicas ainda não definem a posição dos Phylactolaemata e Cyclostomata no sistema dos Bryozoa, pois conhece-se a mistura de caracteres "adiantados" e "primitivos" em várias unidades zoológicas, p. e., na família Aeolosomatidae dos Oligoquetos límnicos (du Bois-Reymond Marcus 1944, p. 7). Qualquer que seja a colocação dos Phylactolaemata e Cyclostomata, entre os Bryozoa restantes, os Eurystomata, com embriologia menos abreviada, recomendam-se mais para esclarecer a morfologia de Bilateria (Coelomata) ancestrais. Visto que destes se conhece o desenvolvimento de representantes dos Ctenostomata, Cheilostomata Ascophora, e Anasca Coelostega (Coelostega Harmer 1926, p. 188), pelos trabalhos

da Dra. Pace (1906) e Marcus (1938, p. 79-109; 1941, p. 27-41), empreendi o exame duma espécie dos Cheilostomata *Anasca Malacostega*.

Bugula flabellata (J. V. Thompson) recomendou-se por várias razões como objeto de estudo embriológico. A espécie vizinha, *B. calathus* Norman, constituiu o material da análise de Vigelius (1886), trabalho muito bom, mas já um tanto antiquado, cujas figuras reencontramos como paradigma do desenvolvimento dos Ectoprocta, reproduzidas em vários livros do século passado (p. e., Heider 1893, p. 1.191 f. 692) e do atual (p. e., Canu e Bassler 1920, p. 44; Parker & Haswell 1940, p. 656). A espécie é vivípara, i. é, larvas completas saem das bolsas incubadoras (oécios). Por isso, a embriologia pode ser estudada em colônias conservadas, que contêm simultaneamente, muitas fases ontogenéticas, nos vários níveis do zoário (Fig. 55) (Marcus 1938, t. 23 f. 63; *B. avicularia* L.). Os ovos eliminados por indivíduos de espécies ovíparas, precisam ser conservados em lotes sucessivos, processo dificilmente exequível nas condições atuais do nosso laboratório. Os ovos de *B. flabellata* já são inicialmente grandes (Figs. 1, 5, 55A) em oposição aos de *B. neritina* (L.), a espécie mais comum do gênero na baía de Santos. Com o seu crescimento multi-serial combina *B. flabellata* grande número de zoécios oviceados (Fig. 55). É vastamente distribuída, possivelmente em parte (Marcus 1940, p. 191) devido às larvas que se fixam em navios. Colônias assim fundadas podem ser transportadas a novas costas, e emitirão larvas. Disponível nas estações biológicas do Atlântico oriental e ocidental, do Mediterrâneo, da África do Sul e da Califórnia *B. flabellata* poderia, após a descrição da sua ontogênese normal, tornar-se um dos objetos da embriologia experimental.

Tive de comparar as minhas verificações, principalmente com as do trabalho de Vigelius (1886), acima referido, e, além disso, com o capítulo de Calvet (1900, p. 74-122) que trata do desenvolvimento de *B. sabatieri* Calvet. Ainda há algumas observações de Marcus (1938, p. 80, 90 e seg.) relativas a um parco material de *B. avicularia*.

Dentre as outras espécies do gênero *Bugula*, *B. flabellata*, uma das mais vistosas, atraiu cedo o interêsse dos zoólogos. Nitsche (1869, t. 1 f. 1-6) desenhou a larva, de natação livre e a sua fixação em traços gerais, estudando Barrois (1877, p. 187-190; 1886, p. 7-21), o mesmo assunto pormenorizadamente. Algumas referências à larva de *B. flabellata* encontram-se ainda nas notas de Pergens (1889). A biologia e as reações da mesma foram descritas por Grave (1930, p. 384-385). A biologia larval de *B. neritina* foi estudada por McDougall (1943, p. 338-339) e principalmente por Lynch (1947); a proteção de navios e outros substratos contra a colonização por estas larvas, por Miller (1946).

A literatura a respeito da embriologia briozoológica geral está indicada nas passagens da exposição seguinte que necessitaram de referências comparativas.

* * *

Deixo aqui o meu maior agradecimento à Exma. Sra. D. Eveline du Bois-Reymond Marcus e ao meu professor.

2 — Material e Técnica

Recebi uma grande colônia dragada na baía de Santos, em 1938, e fixada com sublimado. A tingibilidade do material tinha diminuído devido à permanência demorada em álcool; todavia, consegui coloração satisfatória dos núcleos, aplicando um mordente (alumen de ferro), antes de usar a hematoxilina. A coloração plasmática pela eosina continuou muito difícil nos embriões não gastrulados e ainda após a gastrulação. As fases de segmentação foram analisadas em ramos totais, corados e diafanizados em óleo de cravo. Elas foram, juntamente com os estados ontogenéticos adiantados, cortadas em série (8 microns). Modelos que fiz, em plastilina, facilitaram grandemente o entendimento dos planos de clivagem. Ulteriormente abri os oócios e virei os embriões totais, técnica que contribuiu sobremaneira para a compreensão das fases entre a gastrulação e a formação da larva, pois obtem-se assim todas as vistas polares e laterais do mesmo objeto.

3 — Noções sôbre a Sexualidade

a) Gonocorismo e Hermafroditismo

A nossa noção da sexualidade dos Bryozoa Ectoprocta acha-se presentemente na situação seguinte: a grande maioria das espécies é colonial e individualmente hermafrodita.

Todavia, na ordem Stenostomata (Cyclostomata), ocorre, várias vêzes, gonocorismo individual. De colônias dióicas há poucas observações (Harmer 1891, p. 145; 1893, p. 206, etc.), e, segundo Borg (1924, p. 21-22; 1926, p. 342-343), tratar-se-ia nestes casos, na realidade, de uma protandria muito acentuada.

Separação dos sexos, colonial ou individual, não foi descrita dos Ctenostomata, nem dos Phylactolaemata. A embriologia dos últimos é suficientemente conhecida para que possamos, baseados nas espécies pesquisadas, generalizar a existência nesta super-ordem de colônias monóicas e indivíduos hermafroditos.

Nos Cheilostomata, sub-ordem que abrange mais de 80% das espécies da sub-classe Ectoprocta, foram encontradas até agora colônias monóicas, compostas de indivíduos hermafroditos, na maioria dos casos, e gonocorísticos na minoria. Todos os indivíduos de *Hippothoa hyalina* (L.) são gonocorísticos (Jullien 1888, p. 29-32; Marcus 1938, p. 75-77). Em duas espécies da família Flustridae, *Flustra membranaceo-truncata* Smitt (Vigelius 1884, p. 63) e *Carbasea indivisa* Busk (Stach 1938, p. 395), observa-se, quasi sempre, o mesmo fenômeno, ocorrendo porém excepcionalmente, indivíduos hermafroditos. Numa espécie incerta (Joliet 1877, p. 237) dos Cheilostomata Ascophora e ainda em outra, *Tendra zostericola* (Nordm.), das Membraniporidae (Cheilostomata Anasca), foi pretendida unisexualidade, mas esta provavelmente não existe e sim faltaria simultaneidade no aparecimento de células germinativas nos dois sexos (Repiachoff 1875, p. 130). Indivíduos unisexuados são os de *Thalamoporella evclinae* Marcus (1941, p. 27 e seg.) e provavelmente o gênero *Thalamo-*

porella em geral. Em *Synnotum aegyptiacum* (Aud.) dos Cheilostomata Anasca, ocorrem os dois sexos em indivíduos diferentes, reunindo, porém, a mesma colônia, indivíduos masculinos e femininos (Marcus 1941a, p. 229). As colônias são assim, monóicas ou hermafroditas e os indivíduos gonocóricos, i. é, de sexos separados.

No meu material de observação, *B. flabellata*, trata-se de uma espécie com colônias monóicas (Fig. 55) constituídas de zoóides (zoécios) hermafroditos (Figs. 56-60 o, s).

b) Inseminação e Autogamia

O fenômeno da inseminação nos Bryozoa não foi observado nos trabalhos de Pronho (1892, p. 585), Harmer (1893, p. 212; 1898, p. 126), Bonnevie (1907, p. 587), Marcus (1926a, p. 73), Borg (1926, p. 413) e Silén (1945, p. 8).

Na resenha de Marcus (1926, p. 31) acham-se apontadas várias opiniões relacionadas com êste problema da sexualidade nos Bryozoa.

A inseminação foi vista sem grande dificuldade e em poucos minutos de observação em *B. sabatieri* por Calvet (1900, p. 81) e em *B. avicularia* por Gerwerzhagen (1913, p. 5). Segundo as verificações dêstes últimos, em animais vivos, a inseminação realiza-se em óvulos libertos do ovário, quando se encontram na cavidade do zoécio, prontos para serem transferidos para o oécio. Êstes achados não foram, todavia, confirmados pelos cortes (Marcus 1938, p. 80).

Em *Lophopus crystallinus* (Pall.) dos Phylactolaemata, a inseminação realiza-se em ovócitos de 1.^a ordem, situados ainda no ovário, e com volume definitivo (Marcus 1934, p. 574-576). Penetração de espermios, em gonócitos femininos ováricos, de uma espécie não indicada de *Plumatella*, também dos Briozos límnicos (Phylactolaemata) foi descrita por Kraepelin (1892, p. 20 t. 2 f. 57); o autor fala, é verdade, em "fecundação", mas acrescenta que não viu a coalescência do "núcleo" do espermatozóide com o "nucléolo" ovular. A observação foi contestada por Braem (1897, p. 21) e o próprio Kraepelin considerou mais tarde (1896, p. 508) os espermios como fagócitos.

Em várias espécies da 2.^a secção dos Gymnolaemata Cheilostomata, os Ascophora, foi observada inseminação monosperma precoce, de ovócitos no período de crescimento. Em *Siniopelta costazii* (Aud.) o ovócito após a inseminação aumenta o seu diâmetro maior, passando de 0,022 para 0,155 mm., e em *Rhynchozoon phrynoglossum* Marcus, cresce de 0,02 mm. para 0,120 mm., portanto volume 200 vezes maior.

Em representantes da 1.^a secção dos Bryozoa Cheilostomata, os Anasca, *Crassimarginatella leucocypha* Marcus e ainda em Ctenostomata, *Alcyonidium mamillatum* Alder e *Nolella gigantea* (Bsk), foi verificada inseminação de ovócitos ainda em crescimento (Marcus 1938, p. 81).

Tendo em vista averiguar êste ponto da biologia do gênero *Bugula*, em virtude das opiniões divergentes dos vários autores, mesmo dentro dos Anasca, examinei ovócitos no ovário e circundados pelas células foliculares. Felizmente as minhas observações esclareceram o assunto, até agora obscuro, da inseminação em *Bugula*. Em consideração à semelhança anatô-

mica das suas numerosas espécies, creio poder estender os meus resultados aos membros restantes do gênero.

Em *B. flabellata* dá-se inseminação monosperma precoce, dos ovócitos jovens. Verifiquei espermios em gonócitos femininos ainda no início do período de crescimento. Nesta fase os ovócitos encontram-se totalmente envolvidos pelo folículo. O diâmetro máximo dos ovócitos mais jovens inseminados foi de 0,019 mm., sendo o mesmo de 0,050 mm. nos ovócitos completamente crescidos. A cabeça do espermatozóide destaca-se muito visivelmente no plasma (Figs. 57, 60) e situa-se geralmente muito próximo do núcleo feminino ou encosta-se mesmo à membrana nuclear. A cauda do espermio não é visível nos inúmeros cortes observados. Há, além disso, cabeças de espermatozóides entre as células foliulares, não sendo visíveis aí as respectivas caudas.

A minha observação confirma os achados de Marcus nos *Ascophora* e numa espécie dos *Anasca*, mas está em completo desacôrdo com as observações de Calvet e Gerwerzhagen, anteriormente citadas, e relativas ao gênero *Bugula*.

O fenômeno da inseminação precoce condiz perfeitamente com a ligeira proterandria, que é a regra em *Bugula*, e torna altamente provável a autogamia em *B. flabellata*.

Concordam os observadores anteriores no tocante à simultaneidade na produção de espermatozóides e óvulos em *Bugula* (Nitsche 1869, p. 1-6; Vigelius 1886, p. 512; Gerwerzhagen 1913, p. 5). Calvet porém, já notou a existência de um certo avanço dos testículos, ligeira proterandria.

Querendo verificar a possibilidade de autogamia em *Bugula*, procurei nas séries de cortes, testículos bastante desenvolvidos ao lado de ovários precocemente inseminados. Foram encontrados, e os mesmos diminuem progressivamente, à medida que se efetua o crescimento dos ovócitos. Células germinativas femininas, muito grandes, mas ainda presas ao ovário, apresentam-se conjuntamente com testículos já involuídos ou quasi desaparecidos (Fig. 60). Quando os ovócitos, depois do período de crescimento intenso, possuem volume definitivo, os testículos sempre se mostram em plena regressão, havendo dêles apenas vestígios.

Observei ainda material total e êste revelou testículos amplamente desenvolvidos ao lado de ovócitos jovens inseminados. A proterandria observada aumenta portanto a possibilidade de autogamia individual, visto ocorrerem testículos com produção ativa de espermios ao lado de ovários com ovócitos já inseminados.

Não havendo concomitância da espermatogênese e ovogênese dentro do mesmo zoécio, entende-se que os espermios produzidos antecipadamente e aptos para a fecundação, inseminem os ovócitos ainda muito jovens.

Têm sido discutidas na literatura as possibilidades da passagem de espermatozóides de um zoóide para outro, premissa da suposta fecundação recíproca em *Bugula*. O poro descoberto por Gerwerzhagen (1913, p. 5) e últimamente discutido por Silén (1945, p. 24-25) existe de fato, no gênero presente e foi visto por mim em alguns dos botões polípidiais existentes na ponta de crescimento de *B. neritina*. Achava-se o mesmo ao lado da bôca, analmente colocado e no interior da coroa de tentáculos.

Se Silén tivesse examinado, de cima, com a lupa, botões ou polipídios evaginados, antes da passagem do ovo, o seu desenho (1945, p. 16) do poro de *Callopora dumerilii* (Aud.) teria ficado melhor.

Além de *B. neritina* posso acrescentar ainda *Conopeum commensale* Kirkpatrick & Metzelaar à lista (Marcus 1938, p. 86-87) das espécies providas de “poro supra-neural”. Nesta última espécie, ovípara, vi o poro numa colônia vivente. Sendo precárias nos Bryozoa, as designações dorsal e ventral (Marcus 1936, p. 133) e antecipado falar nêles em celoma, evito os têrmos “poro dorsal” ou “poro celomático” apesar de reconhecer com Heider e Marcus as relações morfológicas entre Bryozoa e Coelomopora.

A existência de poro supra-neural em todos os polípídios de *Bugula*, sejam estêreis ou dotados de gônadas, torna possível a fecundação recíproca. As condições sexuais, que verifiquei, proterandria combinada com inseminação precoce, dispensam tal tipo de fecundação. Geneticamente possuem os indivíduos de uma colônia de Briozoos constituição idêntica, pois surgem todos por brotamento da mesma ancéstrula, i. é, da mesma larva metamorfoseada. Assim sendo, a fecundação mútua não oferece vantagem sôbre a autogamia; apresenta-se antes precária a passagem dos espérmios pela água.

Nas espécies proterândricas de Briozoos com hermafroditismo zooidal e órgão intertentacular, que ocorre sômente nos indivíduos em fase feminina, a autogamia é quasi certa. Digo “quasi” porque a passagem de espérmios pelas comunicações interzoeciais (placa em roseta; câmara de poros; veja Marcus 1938, t. 20 f. 54, s), nunca pôde ser excluída. Ao lado de tal tipo conhece-se o de gonocorismo zoecial (Marcus 1941, p. 28 e seg.). *Thalamoporella evelinae* possui colônias masculinas e colônias hermafroditas com separação zoecial dos sexos. As fêmeas são providas de órgão intertentacular ou post-tentacular (l. c., p. 30); os machos, de poro supra-neural (p. 32). Nestas condições, a fecundação mútua é indispensável. Seja porém lembrado, que sômente cinco, das cêrca de 2.500 espécies dos Gymnolaemata Cheilostomata são, com certeza, zoecialmente gonocorísticas.

No gênero *Bugula*, unicamente um caso excepcionalmente feliz, durante a observação de colônias viventes, permitiria estabelecer a passagem de espérmios pelo poro e conseqüente fecundação mútua. Mesmo depois de ter encontrado espérmios aderentes aos tentáculos de polipídios vivos (f. 33) de *Farrella repens* (Farre), espécie provida de poro supra-neural, considerou Marcus (1926a, p. 73) a autogamia provável, e esta parece realmente verossimil em todos os Eurystomata com zoécios hermafroditos.

A presença de poro em espécies como as do gênero *Nolella* (Marcus 1938, p. 87) com desenvolvimento do germe em um “embryonary” intra-zoecial, considera Silén (1945, p. 24-25) um índice de fecundação mútua, com passagem dos espérmios pelo poro. Quanto à ponta dos tentáculos, aludida por Silén, como caminho dos espérmios, faltam até agora observações; a estrutura histológica da mesma (Calvet 1900, p. 34 t. 1 f. 6, b: *Bugula*; Marcus 1934, f. 6: *Lophopus*) não torna possível tal função.

Simultaneidade da maturação de gonócitos masculinos e femininos condiz bem com os casos de autogamia e inseminação dos óvulos na cavidade zoecial. Proterandria e inseminação precoce, dos ovócitos ainda no

ovário, acompanhadas por autogamia, oferecem outro conjunto endharmônico.

Proterandria e inseminação precoce por espermio alheio, i. é, provindo de outro zoécio, significaria saída dos gonócitos masculinos do zoécio A e entrada no vizinho B, pois somente numa delimitada zona da colônia, ocorrem, num dado momento, testículos maduros e ovócitos em crescimento. Para sair do zoécio A, os espermios deveriam vencer a correnteza produzida pelos cílios tentaculares do seu polipídio materno. Seria possível imaginar reotaxia positiva inicial dos espermatozóides e, assim, a saída deles. Mas, pouco depois, os gonócitos masculinos deveriam ser puxados centripetamente pelo movimento turbilhonar dos cílios. Nesta ocasião, parece difícil crer, pelo menos em espécies ramificadas como *Bugula*, que os espermios não entrem no zoécio de origem.

c) Número de Gonócitos Femininos

Em muitas espécies vivíparas, sejam de desenvolvimento endozoecial, sejam providas de oécios, há sucessão no desenvolvimento dos ovos, pois em geral o espaço interno do oécio pode conter apenas um ovo. Pertencem a este tipo os Cheilostomata Ascophora, na maioria providos de oécios hiperstomiais, e também os Anasca, como p. e., as espécies de *Flustra* (Vigelius 1884, p. 60) e *Bugula* (id. 1886, p. 511) dotadas de oécios endo-zoeciais e hiperstomiais, respectivamente. Tendo ocupado, o ovo da 1.^a geração, o oécio sobreposto ao zoécio materno, o ovócito da 2.^a geração cresce no ovário (Fig. 55). Neste ínterim dá-se o progresso da segmentação, gastrulação, organogênese e histogênese do 1.^o embrião (Marcus 1938, p. 92).

Em *Flustrella hispida* (Fabr.), espécie vivípara dos Cheilostomata, cujos ovos se desenvolvem no átrio, entram 4-5 ovos simultaneamente, tornando-se este, câmara incubadora intra-zoecial (Pace 1906, p. 451). Ocorrem ao mesmo tempo até 3 ovos nos oécios espaçosos de *Thalamoporella rozieri* (Aud.) (Waters 1909, p. 124, 142), até 4 em *Th. californica* Levinsen (Hastings 1930, p. 717) e até 6 em *Th. evelinae* (Marcus 1941, p. 35). *Scruparia chelata* (L.) podendo conter até 7 embriões (Hastings 1941, p. 469) apresenta atualmente o número máximo de gemes abrigados conjuntamente num oécio hiperstomial.

Em *Carbasa indivisa* (Stach 1938, p. 396), desenvolvem-se até 7 ovos em outros tantos sacos incubadores formados como evaginações vestibulares.

Encontrei no meu material de *B. flabellata* um oécio contendo dois embriões. Ambos apresentavam estado de segmentação normal e aproximadamente na fase entre 16 e 32 blastômeros. As paredes oeciais mostravam-se visivelmente distendidas devido ao excesso de volume contido entre elas. Os oécios de *Bugula* normalmente contêm apenas 1 embrião (Figs. 5-9), e casos anormais da entrada de 2 ovos parecem raros. Pelo menos nas numerosas séries cortadas por mim, não se repetiu a observação.

Dois embriões, simultâneos no seu desenvolvimento, foram encontrados em *Tendra zostericola* (Paltchikowa-Ostroumowa 1925, p. 102).

Com grande probabilidade, trata-se no caso dos embriões gêmeos de *B. flabellata*, de dois ovos provindos de zoóides vizinhos. Deduz-se isto da natureza do ovário dessa espécie, que contém, em regra, apenas dois ou três ovócitos em crescimento simultâneo. Mesmo êstes apresentam-se com volumes diferentes, e mostram sucessão cronológica na produção dos ovos, correlatada com a sequência das gerações. O único ovo que se solta do ovário, é encaminhado para o oécio. Sòmente após a saída da larva adulta para a sua curta vida livre, o ovo seguinte poderá entrar na bolsa incubatória.

Ao lado de ovários, com ovócitos em fases sucessivas de crescimento (Fig. 59), há outros cujos ovócitos possuem em geral dimensões concordantes (Fig. 58). Nestes notei ausência de inseminação. Esta coincide, evidentemente, com determinado estágio de crescimento, que é alcançado com certa discrepância cronológica, pelos gonócitos do mesmo ovário.

De *Callopora dumerilii*, igualmente vivípara e provida de oécios hiperstomiais, indicou Silén (1945, p. 22) também três ovos sucessivamente desenvolvidos. *Labiostomella gisleni* Silén, contém mais de 100 ovócitos (Silén 1944, p. 16). A espécie é vivípara, desenvolvendo-se o germe em um saco embrionário. Contudo, não se refere o autor ao número de gerações.

Outro tipo é representado por *Farrella repens* e *Electra pilosa* (L.) ambas espécies ovíparas, nas quais foram observados até 10 e 17 ovos simultâneos respectivamente (Marcus 1926a, p. 76-79). *Electra tenella* (Hcks.), examinada por mim, pertence também ao tipo ovíparo e possui ao mesmo tempo grande número de ovócitos, completamente crescidos, no mesmo ovário. Contrasta com êstes achados outra espécie do gênero *Electra*, *E. bellula* (Hcks.), comum na baía de Santos. Apesar desta espécie eliminar os ovos do zoécio para a água, como o fazem as espécies múltiparas, *E. pilosa* e *E. tenella*, ela produz, mesmo em colônias vigorosas, apenas um ovo de cada vez (Marcus 1938, p. 89). Estamos assim, longe da generalização antecipada de Calvet (1900, p. 294) que correlatou, sem hesitação, oviparidade com ovos numerosos. Excluindo as exceções acima relatadas, confirma-se por outro lado, a segunda parte da antítese do autor francês: pequeno número de ovos, é a regra nas espécies chamadas vivíparas, de cujas câmaras incubadoras saem larvas.

d) Maturação

A maturação processa-se em *B. flabellata* na cavidade zoecial, quando o ovo se encaminha para o oécio. Em ovos soltos do ovário, que flutuam no líquido da cavidade do zoécio, encontrei emitida a 1.^a célula polar. Todos os ovos ocorrentes no oécio apresentaram sempre as três células polares (Fig. 5).

O ovo é levado para o oécio na fase de polipídio evaginado, saindo da cavidade do corpo pelo poro supra-neural, como foi, pela primeira vez, visto e desenhado por Gerwerzhagen (1913, f. 1 a, p. 5). Neste processo, o ovo esférico, enquanto na cavidade zoecial, deforma-se muito. Primeiramente achata-se entre o polipídio e o cistídio, e, durante a passagem pelo poro é de tal maneira comprimido que assume a configuração

de um haltere. Entende-se, nestas circunstâncias, o deslocamento das células polares, em fases de 16 blastômeros (Fig. 18) afastadas do polo animal. As três células situaram-se quasi numa das extremidades do eixo maior do embrião, o ântero-posterior. Nas indicações de Vigelius (1886, p. 516) relativas a *B. calathus*, e nas figuras de *B. avicularia* (Marcus 1938, t. 22 f. 69), as células polares encontram-se no polo apical. A possibilidade de se realizarem, em outras espécies de *Bugula*, as divisões de maturação no oócio, em que o ovo volta à forma original, deve ser admitida. Do mesmo modo como nos desenhos de *B. avicularia*, observei no meu material os polócitos, às vêzes, na posição conhecida da maioria dos animais, mas geralmente achavam-se deslocados.

4 — Clivagem e Formação dos Folhetos Germinativos

a) 1.º ao 5.º Passo de Segmentação

Encontrando-se no oócio, o ovo arredonda-se novamente (Fig. 5). Acusa então volume de 55.296 microns cúbicos (Fig. 55A). A larva pronta para a eclosão (Fig. 55D) mede 2.048.000 microns cúbicos. O ovo situa-se entre o endo-oócio (Fig. 5, n) e a vesícula membranosa (Fig. 5, t) que é provida distalmente de uma concavidade central (embrióforo). Esta pode faltar em oócios que ainda não receberam o ovo da 1.ª geração (Fig. 57). Silén (1945, p. 8 e seg.) propôs o termo endo-oócio em substituição ao de vesícula membranosa (ou vesícula inferior), considerando “vagas” as denominações anteriores (p. 10). Visto que a designação “endo-oócio” foi introduzida (Levinsen 1909, p. 57), para a camada (n) visível na Fig. 5, Silén substituiu-a pela de “parede interna do ecto-oócio”. Em *Callopora dumerilii*, o objeto da pesquisa de Silén, esta parede não é calcificada; em outras espécies apresenta-se calcárea (Levinsen, l. c., t. 24; Harmer 1926, p. 202 f. 1B). Ocorrem ainda casos, em que o ecto-oócio, puramente celular, se combina com endo-oócio calcificado (Harmer l. c., f. 1A). A meu ver parece pouco útil falar em parede externa e interna do ecto-oócio e ainda abolir o termo vesícula membranosa, próprio para um órgão nunca calcáreo.

O ovo assume no oócio as mais variadas posições. O eixo, que considero o primário ovular, visto em *B. avicularia* (Marcus 1938, p. 93), pode estar verticalmente colocado (Fig. 6). As células polares dirigem-se ora para o teto do oócio, ou distalmente (Fig. 6), ora para a vesícula membranosa, ou lado proximal (Fig. 5). Direção horizontal, paralela ao assoalho da cavidade incubadora (Fig. 7) e inclinações do eixo tido pelo primário (Fig. 8) são também comuns. Os ovos ainda podem estar juxtapostos e achatados contra o teto do oócio, aderindo fortemente ao endo-oócio, ou ocupar posição oposta, repousados no tecido placentário da membrana vesiculosa. Há também ovos deslocados em sentido horizontal ou colocados centralmente. Em consequência disto a posição dos embriões no interior da cápsula incubadora pode ser bem diversa (Figs. 6-9), como foi acentuado por Vigelius (1886, p. 516), na sua pesquisa de *B. calathus*.

O ovo de *B. flabellata* é esférico (Fig. 1). A quantidade de vitelo é pequena e poderei incluí-lo no tipo de ovo oligolécito ou paucilécito.

O vitelo acha-se distribuído uniformemente, de maneira que os ovos pertencem ainda ao tipo dos isolécitos ou homolécitos. A segmentação é total e quasi igual. Nas primeiras fases não são perceptíveis diferenças no tamanho dos blastômeros. A formação do embrião é holoblástica, como sempre, quando a estrutura do ovo é isolécita (Heider 1909, p. 14).

A membrana vitelina torna-se visível no ovo abrigado no oócito (Fig. 5, v) e conserva-se ainda após a gastrulação. Como foi descrito por Vigelius (1886, p. 516), a membrana afasta-se um pouco da superfície ovular, situando-se as células polares no interstício desta maneira originado.

Os eixos do ovo são isópolos, tanto o primário ou ápico-oral, como os outros dois, normais a êle. Os últimos não podem, devido à esfericidade do ovo, ser chamados ântero-posterior e dextro-sinistral, como nos ovos elipsóides dos gêneros *Hippothoa*, *Hippodiplosia* e outros (Marcus 1938, p. 93).

O plano da 1.^a clivagem considero meridional, pois deve conter o eixo primário (Figs. 2-4). O polo animal não se acha definido por uma constante posição excêntrica do núcleo, nem pela colocação aí das células polares, ou por dimensões diferentes dos três eixos. Por essas razões torna-se, como em *B. avicularia*, impossível provar que a primeira fenda coincide com o eixo primário.

Ao interpretar como meridional o plano da primeira clivagem, baseio-me nos fatos seguintes. Todos os germes holoblásticos, de segmentação radial-simétrica, pesquisados a respeito, dividem-se meridionalmente no 1.^o passo da segmentação. Os estádios ulteriores à esta 1.^a fase da clivagem de *B. flabellata* assemelham-se muito aos dos *Ascophora*, já referidos, e nestes é meridional a direção do plano da 1.^a divisão do embrião elipsóide. Êste plano divide o ovo em duas metades ou dois blastômeros simétricos (Figs. 2-4, 12-14). Não se pode atribuir a êles uma posição nos dois lados do plano mediano ou uma sucessão no sentido ântero-posterior. Esta tentativa acha-se impossibilitada pela esfericidade do ovo e a consequente ausência de definição do segundo eixo, que permitiria, juntamente com o primário, localizar êstes primeiros blastômeros.

A interpretação do primeiro plano divisório, como meridional, torna provável a do segundo também, no mesmo sentido. Uma das duas direções do segundo plano coincide com uma do primeiro. Esta seria, com grande probabilidade, o eixo primário ovular. Conforme a regra de alternância, o segundo plano divisório coloca-se perpendicularmente ao primeiro (Fig. 13). A segunda clivagem dá origem a 4 blastômeros intimamente unidos entre si (Figs. 10, 11).

Admitida a premissa das duas primeiras clivagens serem meridionais, apresenta-se o embrião na fase de 4 blastômeros, composto de 4 quadrantes, um direito, um esquerdo, um anterior e um posterior, sem que seja possível indicar as direções dextro-sinistral ou ântero-posterior. A forma das 4 células ainda é esférica e o tamanho sem diferenças perceptíveis. Configuração idêntica dos germes de outras espécies de *Bugula*, em fase correspondente à esta encontra-se na literatura como p. e.: *B. calathus* (Vigelius 1886, t. 27, f. 30-31); *B. sabatieri* (Calvet 1900, t. 4 f. 3); e *B. avicularia* (Marcus 1938, t. 22, f. 69A, B).

O plano da terceira clivagem é perpendicular ao da primeira e da segunda (Figs. 15-17). Baseando-me nas interpretações já expostas tenho de considerar a direção da terceira clivagem como equatorial. Ela não contém a direção (eixo) que é a comum aos planos de ambas as segmentações anteriores. Os dois outros eixos isópolos, existentes, cada um, somente no plano da primeira clivagem ou no da segunda, caracterizam o plano da terceira segmentação. Percorrendo êste, o embrião, em direção latitudinal, divide os 4 blastômeros em 8. Resultam da terceira clivagem duas coroas superpostas de 4 blastômeros cada uma (Fig. 15). Êstes continuam com dimensões muito uniformes quer entre blastômeros da mesma coroa ou de coroas diferentes. Estas últimas correspondem às metades apical (dorsal) e oral (ventral). Os oito blastômeros são esféricos e dispostos ao redor de uma cavidade de segmentação, precursora do blastocela (Fig. 16, g).

Em *B. calathus* é a fase de 8 células igualmente a primeira em que a cavidade de segmentação aparece; Vigelius (1886, p. 518) descreveu-a com pequenas dimensões, mas distinta. A figura correspondente (t. 27 f. 32) foi ajustada por Heider (1893, f. 692A). Não obstante, continua, e ainda em posição horizontal invertida, na última edição do Tratado de Parker & Haswell (1940, p. 656 fig. 661A). Também *B. sabatieri* (Calvet 1900, p. 83 t. 4 f. 4) e *Siniopelta costazii*, sendo a última espécie, um representante dos Cheilostomata Ascophora, são providas de uma pequena cavidade de segmentação, depois da terceira clivagem.

Os planos da quarta segmentação dividem ao mesmo tempo todos os 8 blastômeros (Fig. 18). Devido ainda à isopolaridade dos eixos embrionários, não se pode determinar, se êstes planos são paralelos aos da primeira ou da segunda clivagens, entre si não discrimináveis. Os fusos de divisão possuem eixos longitudinais normais à direção aqui tida pela primária do ovo, em virtude da sua ocorrência nos planos tanto da primeira quanto da segunda clivagem.

Em *B. avicularia* a fase de 16 células mostra estrutura radial; o embrião é composto de duas coroas, cada uma com 8 blastômeros, colocando-se os planos da quarta divisão, meridionalmente, formando um ângulo de 45° com os planos meridionais da primeira e segunda segmentações (Marcus 1938, p. 94).

O embrião de 16 blastômeros de *B. flabellata* (Fig. 18) tem a forma alongada, não justamente elipsóide, mas com superfícies curvas mais acentuadas nas oito células marginais. Pequenas diferenças de forma podem ser aqui notadas, não somente entre os 8 blastômeros centrais, mas entre êstes e os marginais. Estas diferenças poderiam resultar da tendência que os blastômeros manifestam muitas vezes de se adaptarem uns aos outros. A tensão superficial força as células a perfazer tanto quanto possível um conjunto de forma esférica, i. é, de superfície mínima. Os blastômeros centrais, com um menor número de superfícies livres, tornar-se-iam mais deformados, devido à pressão por um maior número de lados; os marginais ficariam achatados nas superfícies de contacto com os centrais, e curvos nas superfícies livres.

Nas duas figuras da fase de 16 blastômeros de *B. calathus* e *B. sabatieri* (Vigelius 1886, t. 27 f. 33; Calvet 1900, t. 4 f. 5) apresentam-se as células marginais um pouco menores que as centrais. Tais aspectos, e

ainda os opostos, blastômeros externos maiores e internos menores, encontram-se também nas minhas preparações. As séries cortadas (Figs. 19-22), demonstram porém que não se trata de produtos de divisões desiguais, mas apenas de modalidades diversas de deformação mútua dos blastômeros, entre si, de volumes iguais.

O alongamento da fase de 16 blastômeros finaliza a estrutura homáxona do embrião de *B. flabellata*. Surge agora uma direção mais longa que as duas outras, continuando assim nos estádios seguintes da clivagem. Equidista do polo em que os entômeros se desenvolvem e do oposto, e coincide com a direção ântero-posterior que se concretiza na organogênese da larva. Os dois outros eixos do embrião apresentam-se depois da quarta clivagem pouco diferentes entre si; teoricamente podemos distingui-los como os futuros oro-apical e dextro-sinistral. A definição estrutural desta fase é difícil. O embrião não é mais homáxono. Rigorosamente monáxono também não é, pois não existe um eixo heterópolo. O eixo primário do ovo é apenas suposto, na sua verdadeira posição, em virtude do deslocamento das células polares. Devemos por isso, abstrair os polos apical e anti-apical, ambos invisíveis. Resta apenas a possibilidade de designar o eixo de extensão maior como eixo principal, apesar da sua isopolaridade, e dêste modo, aproximar o embrião de 16 blastômeros a um organismo radial simétrico, monáxono.

As quartas fendas formam-se normalmente à direção ântero-posterior. Reconduzindo o embrião de *B. flabellata*, cuja promorfologia só indiretamente é analisável (eixo primário aquele contido nos planos das clivagens, primeira e segunda) ao tipo de *Siniopelta* (Marcus 1938, p. 64) e de *Thalamoporella* (id. 1941, p. 43) os planos da quarta clivagem seriam paralelos aos da primeira.

A extensão da cavidade de segmentação (Figs. 20, 21, g) na fase de 16 blastômeros de *B. flabellata* é aproximadamente a mesma de *B. avicularia*, desenhada em corte óptico (Marcus 1938, t. 22 f. 69D). De *B. calathus* e *B. sabatieri* não há indicação correspondente. A julgar pelas figuras da fase seguinte (Vigelius 1886, t. 27 f. 13; Calvet 1900, p. 4 f. 6-7), a cavidade de segmentação destas espécies torna-se tão ampla apenas como blastocela no embrião de 32 células.

A quinta clivagem leva o embrião à fase de 32 células (Figs. 23-31), dispostas ao redor de um blastocela (Figs. 25, 26, h), bem mais amplo que a cavidade de segmentação.

Os eixos dos fusos desta segmentação têm posição meridional nos blastômeros da metade animal. Os planos divisórios são portanto latitudinais e, com isso, paralelos ao plano da terceira clivagem. Os 16 blastômeros (1-16) resultantes ocupam posições diferentes: 8 são apicais (1-8) e sobrepõem-se a outros 8 (9-16) confinantes com o equador do embrião. Entre os apicais, 4 células (1-4) podemos chamar polares pois circundam o polo animal. Os 8 blastômeros vegetativos da fase de 16 células (1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14) dividem-se heterogeneamente na quinta clivagem. Nos 4 centrais (1, 2, 9, 10), contíguos ao polo vegetativo, os planos divisórios assumem uma direção quase paralela à da terceira segmentação, ou melhor, formam ângulos de cerca de 45° com os planos das clivagens segunda e terceira. Originam-se assim 4 blastômeros (29-32) ao redor do polo vegetativo e mais dois direitos (18-20) e dois esquerdos

(17-19) dispostos para fora e para cima, tocando no equador do embrião. Nos blastômeros das extremidades do eixo ântero-posterior presuntivo (5, 6, 13, 14), os planos da quinta clivagem aproximam-se a um paralelismo com a fenda de clivagem tida por segunda. Ficam assim constituídas de maneira muito diferente as metades animal e vegetativa do embrião de 32 células. É composto dos seguintes anéis:

1.º	anel:	8	blastômeros apicais (1-8)	(4 dêstes, polares)	(1-4)
2.º	"	8	"	supra-equatoriais	(9-16)
3.º	"	12	"	sub-	(17-28)
4.º	"	4	"	anti-apicais (polares)	(29-32).

Nos trabalhos anteriores sôbre a embriologia de *Bugula* encontro figura aproximadamente concordante com as minhas (Figs. 27, 31), apenas na vista do lado oral de *B. calathus* (Vigelius 1886, t. 27 f. 34); indicações porém, da maneira como a quinta clivagem se realiza, não são contidas nas publicações a respeito do desenvolvimento de *Bugula*. O meu achado liga os *Anasca*, de segmentação total, adigual, com os *Ascophora* do mesmo tipo, *Schizoporella unicornis* (Johnst.) pesquisada por Barrois (1880, p. 14-15) e *Siniopelta costazii* (Marcus 1938, p. 95-96). Podemos nesta fase esboçar "a geografia geral" da blástula. O primeiro anel corresponderia ao futuro ectoderma apical, inclusive o órgão apical e o silhão palial. O segundo anel seria a presuntiva coroa ciliada. O terceiro anel formaria o ectoderma oral, inclusive o órgão piriforme e o saco interno. O quarto anel forneceria, além do ectoderma vegetativo, ainda os 4 entômeros, que aparecerão na fase seguinte, constituindo o esbôço do endoderma primário. A estrutura do embrião de 32 células de *B. flabellata* é bi-radial ou di-simétrica, caracterizada por um eixo heterópolo, no caso concreto, o ápico-oral e dois eixos isópolos, diferentes entre si. São êstes: o dextro-sinistral e o ântero-posterior, o maior do organismo, mas ainda sem diversificação das duas extremidades. O embrião de 32 blastômeros representa, entre as fases principais de divisão (2, 4, 8 etc. células), a última em que todas as células confinam com a superfície externa. Dispõem-se os componentes da fase 32 numa camada uni-estratificada, o blastoderma, situado ao redor de uma cavidade central, o blastocela. Com êstes caracteres, o embrião de 32 blastômeros de *B. flabellata* define-se como celoblástula sub-igual ("coeloblastula adaequalis" Heider 1909, p. 199).

b) 6.ª Clivagem e Gastrulação

O embrião atinge a fase de 64 células (Figs. 33, 34, 36-39) pelo 6.º passo divisório. Êste realiza-se, no material aqui estudado, quasi sincronicamente nos três anéis superiores do embrião de 32 blastômeros. Isto depreende-se da raridade de fases intermediárias, como as de 48 células, frequentes em *Siniopelta* (Marcus 1938, p. 96).

O anel inferior atraza-se na 6.ª clivagem (Fig. 32). As blástulas mais ricas em blastômeros que analisei eram constituídas de 60 blastômeros (Fig. 32). São blástulas porque todos os componentes se acham contíguos com o exterior perfazendo dêste modo, um blastoderma.

Entré as 6.^{as} divisões, a que transforma a blástula em gástrula, pertence à última etapa percorrida na fase chamada abreviadamente 6.^a clivagem. O embrião de 64 células não apresenta nenhum indício de crescimento (Fig. 55B). As suas dimensões são as mesmas do ovo após a emissão das células polares (Fig. 55A).

O estado final de 64 células apresenta-se como gástrula e compõe-se dos seguintes anéis:

1. ^o anel:	8 ectômeros	apicais (1-8)	(4 dêstes, polares)	(1-4)
2. ^o "	8 "	sub-apicais	(9-16)	
3. ^o "	16 "	supra-equatoriais	(17-32)	
4. ^o "	12 "	sub-equatoriais	(33-44)	
5. ^o "	12 "	supra-vegetativos	(49-60)	
6. ^o "	4 "	vegetativos	(61-64)	
7. ^o "	(interno):	4 entômeros	(45-48).	

Se compararmos a fase de 64 células de *B. flabellata* com a trocófora, a larva típica dos Spiralia, os anéis 1.^o a 3.^o corresponderiam à episfera ou metade animal do embrião. A hiposfera ou metade vegetativa seria representada pelos anéis 4.^o a 6.^o. O anel interno equivaleria ao quarto quarteto (4a-4d).

Um confronto com a trocófora, o produto de uma segmentação rigorosamente determinada, não pode levar ao estabelecimento de homologias pormenorizadas, i. é, concordâncias provindas de ascendência comum, nítidas em todos os níveis do embrião.

Todavia, não me parece sem interêsse apontar certas semelhanças de caráter geral. A 6.^a clivagem leva, em *Bugula* e nos Spiralia, à separação dos dois folhetos germinativos primários, i. é, à gastrulação. No gênero aqui examinado e nos Protostomia de segmentação espiral, o embrião da fase de 64 blastômeros compõe-se de duas metades, uma apical e outra vegetativa, cada uma com 32 células. Além de confinarem 4 células com cada um dos polos, as calotas animal e vegetativa podem ainda ser comparadas mais de perto, como o mostra o esquema seguinte, no qual me sirvo da terminologia usada nos Polychaeta (Heider 1909, p. 83), protótipo dos Spiralia.

As 8 células do 1.^o anel de *Bugula* seriam comparáveis às 4 células em roseta, mais 4 células da cruz; as 8 células do 2.^o anel de *Bugula* comparáveis às 8 células intermediárias; 16 células do 3.^o anel de *Bugula*, comparáveis aos 16 trocoblastos primários. Embora também presente, a semelhança não é tão grande na metade vegetativa: 12 células do 4.^o anel de *Bugula*, comparáveis aos 12 ectômeros do 2.^o quarteto nos quadrantes a-c; 12 células do 5.^o anel de *Bugula*, comparáveis aos 4 componentes da placa somática mais 8 ectômeros do 3.^o quarteto; as 4 células do 7.^o anel de *Bugula*, comparáveis ao quarto quarteto (3 entômeros; um segundo somatoblasto ou mesentoblasto); as 4 células do 6.^o anel de *Bugula*, topograficamente comparáveis aos 4 macrômeros.

Não se trata, porém, de "provar", por meio do meu confronto entre as gástrulas dos dois grupos, que os Spiralia "descendem" dos Tentaculata da fauna atual. Esta tentativa deveria partir ou, pelo menos, incluir a discussão da embriologia dos Brachiopoda, cuja segmentação

mostra alusão ao tipo espiral. Com a comparação realizada visei citar relações gerais entre Tentaculata e Spiralia. Educada nas tradições da escola de Heider, estou convencida de que a morfologia comparativa dos animais fósseis e recentes contribue grandemente para entendermos os nexos históricos, certamente existentes entre os vários filis do reino animal.

Passo agora à descrição das clivagens, cujo conjunto chamamos 6.^a segmentação.

Os 8 ectômeros apicais (1-8) e os 8 sub-apicais (9-16) originam-se por uma fenda latitudinal, paralela à equatorial que dividiu os 8 blastômeros apicais da fase de 32 células. Os 16 ectômeros supra-equatoriais (17-32) resultam de uma divisão, cujos fusos se colocaram paralelamente ao equador. As fendas divisórias dispuzeram-se, portanto, meridionalmente nos 8 blastômeros supra-equatoriais do embrião de 32 células. Os 12 ectômeros sub-equatoriais (33-44) e os 12 supra-vegetativos (49-60) do 4.^o e 5.^o anéis respectivamente, da fase atual, provêm de fusos de mitose meridionais, sendo os planos de divisão, consequentemente paralelos ao equatorial da 3.^a clivagem. Surgem, desta maneira, das 12 células do anel sub-equatorial da fase de 32 células, dois anéis de 12 ectômeros cada um. Os 4 ectômeros vegetativos (61-64) e os 4 entômeros (45-48), do 6.^o anel e do anel interno, respectivamente, provêm da divisão latitudinal dos 4 blastômeros que se achavam ao redor do polo vegetativo na fase anterior.

A gastrulação processa-se por uma imigração polar paucicelular (Fig. 34), que se realiza no tipo de uma delaminação localizada. Nos 4 blastômeros, cujos vértices avançam para dentro do blastocela (h), da blástula de 60 blastômeros (Fig. 32), aparecem fusos de mitose radiais, de modo que os planos de clivagem se colocam paratangencialmente.

Um blastóporo não existe, como nunca em processos de delaminação. A ligeira depressão no centro da face vegetativa poderia ser chamada de pseudo-blastóporo (Calvet 1900, p. 461). Tratar-se-ia no pseudo-blastóporo de *B. flabellata* de uma concavidade no ectoderma. Em *B. sabatieri*, o pseudo-blastóporo seria possivelmente apenas um blastóporo não aberto, mas delimitado pela linha de contacto entre o ecto e o endoderma, e portanto, morfológicamente homólogo a um blastóporo verdadeiro. A diferença baseia-se no âmbito do material endodérmico, possivelmente diferente em *B. sabatieri* e *B. flabellata*. Na espécie de Calvet passam talvez para dentro do blastocela não somente os 4 produtos internos da 6.^a clivagem, mas também as 4 células vegetativas do 6.^o anel. A imigração destas dêr-se-ia durante a divisão seguinte (Calvet 1900, p. 84, 322). O exame exato do texto e das figuras (t. 4 f. 8-9; t. 10 f. 13 é ainda blástula) de Calvet mostra, que êle observou em *B. sabatieri* apenas a delaminação que verifiquei em *B. flabellata*, chamando-a "endocytulation" (p. 323); o passo ulterior, a "planulation indirecte", representada pela imigração do 6.^o anel da minha terminologia, não foi visto, mas, inferido por Calvet da configuração do embrião. Parece estranha a diversidade da gastrulação em duas espécies de *Bugula*. Todavia, esta realizada em dois processos sucessivos, foi observada por Calvet em várias espécies, como *Fenestrulina malusii* (Aud.), *Cryptosula pallasiana* (Moll) e *Bowerbankia pustulosa* (Ell. Sol.). Também em *Flustrella hispida*, excelente-

mente pesquisada pela Dra. Pace (1906, p. 455-456), o mesmo fenômeno foi verificado e possivelmente, ainda em *Alcyonidium albidum* Alder (Prouho 1892, t. 28 f. 60), havendo porém figura apenas da delaminação.

Casos de somente 4 entômeros são, p. e., *Tendra zostericola* (Repiachoff 1878, p. 416-417), *Schizoporella unicornis* (Barrois 1880, p. 15), *B. calathus* (Vigelius 1886, p. 519), *Alcyonidium polyoum* (Hass.) (Harmer 1887, p. 445-446), *Hypophorella expansa* Ehrenberg (Prouho 1892, p. 610), *Electra pilosa* (id. ibid.) e *Paludicella articulata* (Ehrb.) (Braem 1896, p. 55). Os autores citados descrevem, geralmente, a gastrulação, que sempre se realiza durante a 6.^a clivagem, como epibolia ou imigração polar. Não faltam, porém, indícios, seja no texto (Harmer l. c.) seja nas figuras (Repiachoff 1878, t. 19 f. 20-21B; Vigelius 1886, t. 26 f. 7-7a), de se tratar, pelo menos nas espécies *B. calathus*, *Tendra zostericola* e *Alcyonidium polyoum*, de um processo de delaminação.

Este tipo de gastrulação, observado em *B. flabellata*, ocorre do mesmo modo, durante a 6.^a clivagem, em *B. avicularia*, *Thalamoporella evelinae* e nos Ascophora dos gêneros *Microporella*, *Rhynchozoon*, *Siniopelta* e *Holoporella* (Marcus 1938, p. 96; id. 1941, p. 45). Diferenças das fases existem, sendo p. e. em *Rhynchozoon phrynoglossum* e *Siniopelta costazii* a segmentação gastrular uma das últimas etapas da 6.^a clivagem, como no meu material de *B. flabellata*. Dá-se o mesmo em *Bowerbankia pustulosa* (Calvet 1900, p. 322). Por outro lado, é o embrião de *Microporella ciliata* (Pall.) de 40 células já uma gástrula, pois possui 4 entômeros. Também em *Fenestrulina malusii* e *Cryptosula pallasiana* precede a divisão das células vegetativas centrais às dos blastômeros restantes (Calvet, l. c.).

As Figuras 36-39 precisam de um rápido comentário. A Fig. 36 é o 1.^o corte de uma série de 4 que abrange a gástrula de 64 células. O corte passou por 25 ectômeros e 15 núcleos da metade animal. Embriões totais corados e diafanizados possibilitaram acrescentar ainda as células n.^{os} 20, 19, 23, 27, 31, 29 e 25. Consegui por este processo apresentar a calota apical completa composta pelo 1.^o anel, os 8 ectômeros apicais (1-8), entre os quais se destacam os 4 polares (1-4); o 2.^o anel de 8 ectômeros sub-apicais (9-16) e o 3.^o anel, os 16 ectômeros supra-equatoriais (17-32). A Fig. 37 é o 2.^o corte da mesma série. Passa, como o 1.^o, pela metade animal, mas não contém mais o 1.^o anel. Do anel sub-apical são as células 13 e 15 as únicas completas, vendo-se as restantes apenas parcialmente. O anel supra-equatorial apresenta-se completo, com todos os 16 elementos componentes identificáveis (17-32). O 3.^o corte da série (Fig. 38) apanhou os 12 ectômeros sub-equatoriais (33-44) e os 4 entômeros do 7.^o anel (45-48). O 4.^o corte (Fig. 39) apresenta o 5.^o e 6.^o anéis da gástrula, ambos pertencentes à metade vegetativa. O 5.^o anel, o supra-vegetativo, compõe-se de 12 ectômeros, as células n.^{os} 49-60; o 6.^o, o vegetativo, de 4 ectômeros indicados pelos n.^{os} 61-64. Como se vê, fecha-se a calota vegetativa no polo correspondente, sem que haja blastoporo. O contacto entre ectômeros e entômeros reconhece-se no corte óptico da vista lateral desenhado de gástrula total (Fig. 34), onde se observa a superposição dos entômeros oriundos por delaminação polar.

5) Organogênese larval

Apesar de continuar ainda a divisão dos ectômeros e dos entômeros, nada indica que o material externo contribua ainda para o aumento do interno. O aprofundamento do lado vegetativo do embrião, que se vê em várias figuras dos autores anteriores, levando-os a comparações com a gástrula calciforme, existe também em *B. flabellata*, mas não imigra nenhum elemento dos ectômeros vegetativos. Dos sessenta ectômeros da fase oriunda de apenas seis clivagens sucessivas (Figs. 36-39) originam-se os órgãos especiais da larva de *Bugula* e o seu integumento. Têm a mesma origem tôdas as camadas internas dos botões polipidiais da futura colônia, ou sejam, tentáculos, gânglios e tratos alimentares completos, da boca até ao anus. Nos seus sistemas essenciais, menos as gônadas, os zoóides são ectodérmicos, "c'est une qualité que nous ne sommes pas en droit de lui contester (Prouh 1892, p. 640).

O achatamento que frequentemente ocorre no embrião durante as divisões seguintes das suas células, e a pequenez, tanto dos ectômeros quanto dos entômeros, dificultam a análise ulterior. Apenas o terceiro anel, o dos 16 ectômeros supra-equatoriais (Fig. 55C) permite uma observação exata. Estes elementos dividem-se mais uma vez (7.^a divisão), meridionalmente, resultando 32 células juxtapostas (Fig. 40, c) cujas bases coincidem com o equador do embrião. Vigelius (1886, p. 525) não mencionou o número das células da coroa, mas a figura 11 da estampa 26 do seu trabalho mostra 32 componentes coronários. Estes ectômeros não participam nas divisões posteriores do germe, em oposição à indicação de Calvet (1900, p. 87), e destacam-se das outras células pelo seu volume maior (Fig. 55C). Isto nota-se já depois da 8.^a divisão das células restantes. Além disso, as células da coroa aproveitam-se da alimentação fornecida pela placenta e aumentam de tamanho nas três dimensões, ou sejam a meridional, equatorial e radial. A célula supra-equatorial definitiva (Fig. 40), depois da 7.^a divisão, possui extensão meridional de 0,019 mm. em um embrião de 0,07 mm. de altura. A mesma extensão, que é a principal da célula coronária, é de 0,11 mm., em uma larva crescida (Fig. 46) de 0,145 mm. de altura. As células da coroa constituem o primeiro órgão ectodérmico larval (Fig. 40). Nas larvas destinadas de intestino, a coroa é o órgão locomotor; em *Cyphonautes* é ainda órgão adutor dos alimentos e abdutor das fezes (Kupelwieser 1905, p. 26). Os cílios da coroa aparecem muito cedo, logo após a 7.^a divisão dos seus componentes e tornam-se rapidamente bastante densos e relativamente longos. Por meio dêles o embrião gira em tôdas as direções, antes mesmo de possuir outros órgãos ectodérmicos (Fig. 40). Calvet (1900, p. 92) falou em "cutícula" da coroa e, realmente, apresenta-se muito densa a camada periférica das suas células (Figs. 46, 47). Considero esta região como a dos grânulos basilares e das raízes dos cílios, cujo conjunto perfaz, também em muitos Acoela, uma camada homogênea (An der Lan 1936, p. 294; Westblad 1942, t. 2 f. 6 e muitas outras figuras nos trabalhos da mesma série), que se tingem fortemente com corantes ácidos. A antecedência da coroa sobre os outros órgãos larvais ectodérmicos constitui, como agora se verifica, um caráter comum de tôdas as larvas dos Cheilostomata, pesquisadas nesse sentido.

Reassumindo o confronto entre a larva dos Briozoos e a trocófora, reconhecemos a posição pré-oral da coroa em larvas temporariamente providas de rudimento intestinal e com separação das faces oral e aboral pela coroa (terceiro grupo de larvas; Marcus 1940, p. 340). Este tipo ocorre no gênero *Alcyonidium* (Harmer 1887, p. 28 f. 3; Seeliger 1906, f. 3 no texto da p. 65). A coroa corresponde portanto ao prototróquio da trocófora (Kupelwieser 1905, p. 42) e assim é também apresentada no Tratado de Korschelt (1936, p. 438).

Passa por várias modificações a forma do germe de *B. flabellata*. O ovócito inseminado é esférico (Figs. 57, 60) e permanece assim, quando flutua, como óvulo e ovo, na cavidade zooidal. Antes de entrar no oécio, ao passar pelo poro supraneural, é de tal modo comprimido e alongado, que lembra um haltere. Arredonda-se no oécio (Fig. 5) e tende à forma esférica durante quasi toda a segmentação e gastrulação. Na fase seguinte, achata-se frequentemente (Fig. 55C). Nas colônias muito vigorosas isto é menos acentuado. O achatamento resulta do encurtamento da direção ápico-oral e alongamento da ântero-posterior. A forma do embrião é assim elipsóide no início da organogênese. Mais tarde, quando a alimentação se intensifica, volta à configuração esférica e, finalmente, alonga-se cada vez mais em direção ápico-oral (Fig. 55D). Torna-se muito alta em comparação com larvas de outros Cheilostomata. Larvas adultas, excessivamente alongadas, do tipo desenhado por Vigelius (1886, t. 26 f. 23, 24) são numerosas no meu material; a forma delas pode ser de balão, pera ou clava.

Apicalmente confinam com a coroa as células do futuro silhão palial (Figs. 42, 50, k). Este apresenta-se como reentrância do ectoderma, pouco profunda e, no essencial, bem comparável à de *B. calathus* (Vigelius 1886, p. 529). Em pormenores distingue-se o primórdio do silhão palial de *B. flabellata* do de *B. calathus* e de *B. sabatieri* (Calvet 1900, t. 4 f. 15, 16; não t. 5, como se lê no texto da p. 92). Na primeira das espécies anteriormente estudadas ocorre ectoderma, o "epiblasto" de Vigelius, entre a coroa e o silhão; na segunda, o silhão é contíguo à coroa e ao órgão apical. Como se vê pelas Figuras 51, 52, k, o silhão de *B. flabellata* apõe-se à coroa, mas, é separado do órgão apical por epiderme larval sem diferenciação especial.

Dos outros órgãos ectodérmicos (Fig. 41, a, p, w), o órgão apical, o piriforme e o saco interno, os dois primeiros esboçam-se simultaneamente e com ligeira antecipação ao terceiro. O órgão apical (Figs. 41, 43-46, 51, 52, a) é um espessamento ciliado do ectoderma da região superior. As células primordiais multiplicam-se e tornam-se estreitas e alongadas. Origina-se um disco (Fig. 45, a) multi-estratificado, cujos componentes se aprofundam no parênquima interno. O termo "órgão diseiforme retratil" (Vigelius 1886, p. 528) define bem a configuração do órgão e as modificações funcionais. No seu centro ental alongam-se as células de tal modo, que os citosomas se tornam fibrilares, dando origem ao cordão neuro-muscular (Fig. 44, b). Disponho de cortes de larvas adiantadas, em que o cordão se insere no ápice do órgão piriforme. A pequenez dos elementos do cordão da larva de *B. flabellata* impossibilita a análise. O caráter nervoso foi primeiramente salientado por Harmer (1887, p. 450-451) que falou até em "cérebro" larval. Nem esta des-

crição pormenorizada, nem a de Prouho (1890, p. 419) julgou Heider (1893, p. 1.194), suficientes quanto à existência de elementos nervosos na base do órgão apical e no cordão. Creio que as pesquisas de Kupelwieser (1905, p. 7-8) e Seeliger (1906, p. 49-50) removeram todas as dúvidas a respeito da ligação nervosa dos órgãos apical e piriforme, ambos sensoriais (Lynch 1947, p. 120). Outra passagem da tese de Kupelwieser precisa de comentário rápido. Tendo indicado os sinônimos terminológicos do órgão apical, continuou (l. c.): “estranhamente foi o nome órgão disciforme retrátil introduzido para a larva anentérica de *Bugula*. Em *Cyphonautes* a retração não é excepcional. Todos os órgãos podem ser retraídos embaixo das valvas, mas, em *Bugula*, além de não haver valvas, não foram descritos quaisquer músculos”. Se Kupelwieser tivesse conhecido a obra de Calvet (1900), teria formulado o seu texto de outro modo. Calvet descreveu pormenorizadamente (1900, p. 96-102) o “sistema neuro-muscular” da larva livre, esgotando o assunto. O estado diverso com que o órgão apical se apresenta nas minhas séries de cortes, permite concluir na mesma contratilidade do cordão, como foi verificada em larvas viventes de *B. sabatieri* (Calvet 1900, p. 90), *Farrella repens* (Marcus 1926a, p. 83) e outras. Se as fibras musculares do cordão se mantiverem em repouso, o órgão apical mostra-se discóide. Se as fibras se contraírem, o centro do órgão aprofunda-se (Fig. 42, a). Cortado horizontalmente na última fase (Fig. 45, a), o órgão parece-se com um anel ao redor de uma abertura. Os núcleos das células alongadas do órgão apical situam-se basilarmente. O estado de contração pode levar à impressão de ausência das células centrais, tida por qualidade morfológica constante (Vigelius 1886, p. 528). As células são apenas retraídas; os seus ápices convergem para o centro e aí comprimem-se as zonas dos grânulos basilares e raízes dos cílios. Surge, assim, uma camada central, homogênea, densa e fortemente corada. Lynch (1947, p. 37 f. 4) descreveu a contração do órgão apical da larva livre de *B. neritina*.

O órgão apical corresponde à placa apical da trocófora, mas não tem a mesma importância de centro nervoso larval. Nas larvas dos Stenostomata (*Cyclostomata*) o órgão é muito pequeno (Borg 1930, p. 127); as manchas das larvas dos Eurytomata, tidas por oculares e às vezes providas de estereocílios tácteis, ocorrem principalmente fora da placa apical (Calvet 1900, t. 11; Marcus 1938, t. 29; 1939, t. 31; 1940, f. 188-205). A vida livre da larva de *Bugula* é curta, indicando Grave (1930) 4-6 horas. McDougall (1943) e Lynch (1947), uma hora (temperatura: 25-30°C.). Antes da fixação a função orientadora do órgão apical passa ao órgão piriforme que apalpa o substrato. (Lynch 1947, p. 122 e outros). Entende-se nestas circunstâncias, por que o órgão apical é menos desenvolvido que o órgão correspondente da trocófora da actinótroca ou mesmo da larva dos Entoprocta.

O cordão (Fig. 44, b) entre os órgãos apical e piriforme representa, na larva de *B. flabellata*, o único órgão ectomesenquimático. A escassez do mesoblasto larval em um representante dos Triploblásticos que inicia a série dos Protostomia é estranha à primeira vista. A origem da rica musculatura de *Cyphonautes* ignora-se; voltarei a este ponto, na discussão dos endomesoblastos, mas antecipo aqui a provável origem ectomesenquimática da musculatura de *Cyphonautes*. O ectomesênquima dos Ento-

procta conhece-se (Marcus 1939, p. 243 e seg.). Origina-se ao redor da bôca, de modo que concorda com o ectomesênquima de muitos Protostomia, relacionado com os estomatoblastos. O confronto do rico ectomesênquima dos Entoprocta (e de Cyphonautes), com o escasso da larva de *Bugula*, i. é, de animais ontogenética e definitivamente larvais (e de longevidade larval), com outros de vida larval efêmera, leva-nos a considerar a quasi supressão do mesoblasto larval, mais uma abreviação da organogênese.

O órgão piriforme (Fig. 41, p) origina-se por proliferação das células do ectoderma da hiposfera, em uma das extremidades do eixo maior do embrião. Tal proliferação torna heterópolo o eixo referido, determina a região anterior e estabelece a simetria bilateral da larva. As células primordiais do órgão piriforme aprofundam-se, alongam-se e assumem configuração claviforme (Figs. 43, 51, p) perdendo, com isso, a disposição epitelial. Separaram-se constituindo três grupos, um mediano situado mais apicalmente e dois laterais, mais inferiores (Fig. 47, p.). O mediano é atingido pelo cordão neuro-muscular. Uma invaginação da epiderme faz surgir a fenda ciliada (Figs. 47, 49, f), rasa na parte ântero-superior, mais profunda, na pósterio-inferior. Em relação à fenda ciliada, o grupo mediano superior das células do órgão piriforme situa-se para trás e para cima, ocupando os grupos laterais (inferiores) os dois lados (Fig. 47, p). Por isso, parece-me esquematizado o corte "méridien" (Calvet 1900, t. 4 f. 13), a meu vêr, mediano, como o da fig. 15, com o grupo superior e um dos inferiores separados pela papila do "plumet vibratile". A fenda é parcialmente evaginável e faz adiantar-se a parte proximal do grupo mediano. Papila em proeminência constante não existe na larva jovem de *B. flabellata*. Na larva crescida aproximam-se as bases das células internas do órgão piriforme de tal modo que perfazem uma papila, língua (Kupelwieser 1905, p. 17) ou botão (Marcus 1939, p. 270), provido de um tufo grosso de cílios aglutinados (Fig. 51, f). Os autores citados descreveram os movimentos apalpadores executados pelo órgão piriforme de *Cyphonautes compressus* Ehrb., a larva de *Electra pilosa* e *Thalamoporella evelinae*, respectivamente. A indicação da parte de Barrois (1880, p. 24, 28) de uma origem diferente do órgão piriforme e da fenda ciliada, já foi completamente corrigida por Vigeliuz (1886, p. 528, 529-531), cuja descrição muito bôa dispensa a pormenorização da ontogênese do mesmo órgão de uma espécie vizinha. Os estudos meticulosos de Seeliger (1906, p. 45-48) esclareceram o caráter neuro-glandular do órgão.

Evidentemente, o órgão piriforme é o menos significativo dos órgãos ectodérmicos das larvas dos Gymnolaemata, pois falta nas larvas dos Stenostomata (Calvet 1900, p. 338; Borg 1930, p. 127). Nos aquários de Calvet (1900, p. 367), a vida livre das larvas de *Crisia denticulata* (Lm.) revelou-se extremamente curta, fixando-se a maioria delas 15 minutos depois da eclusão. Sem órgão piriforme é ainda a larva de *Paludicella articulata*, mas esta conhece-se apenas na fase jovem (Braem 1896). Como a espécie vive na água doce e salobra, parece provável que a larva nade durante pouco tempo. Por outro lado, *P. articulata* é ovípara, de maneira que larva mais longeva não pode ser excluída. A ausência de órgão piriforme poderia assim ser apenas inicial, como é rudimentar o órgão piriforme em *Cyphonautes* jovem (Kupelwieser 1905, p. 12 t. 2 f. 7), completo na larva adulta.

O órgão piriforme, com a fenda ciliada, é um órgão larval privativo dos Briozoos. Tenho até de restringir a sua ocorrência aos Ectoprocta, pois o órgão pre-oral dos Entoprocta, homologado ao órgão piriforme (Seeliger 1906, p. 65-66), pertence à episfera da larva. A discordância não pode ser removida pela adoção da translação do prototróquio (l. c., f. 4 na p. 68). Na hiposfera da larva dos Entoprocta ocorre o órgão táctil post-oral, também não homólogo ao órgão piriforme, que é pre-oral. A actinótroca e a trocófora não apresentam órgãos homólogos ao órgão piriforme. Resta apenas a larva livre "buguliforme" (Dawydoff 1928, p. 807) de *Cephalodiscus indicus* Schepotieff (1909, p. 439 t. 8 f. 8), cuja semelhança externa com as larvas dos Gymnolaemata Eurystomata (*Bugula*, *Alcyonidium*) já foi ressaltada pelo autor citado. O confronto realizado por Braem (1911, p. 547-548) não preciso repetir; mostra a placa apical, o órgão piriforme, a fenda ciliada, o intestino (*Alcyonidium*) e o saco interno das larvas dos Eurystomata representados pelo órgão sensorial (órgão transparente), campo glandular, aprofundamento ventral, intestino (*) e ventosa, respectivamente, da larva de *Cephalodiscus indicus*. "As larvas descritas pormenorizadamente por Schepotieff, em 1909, mostram concordância tão saliente da sua estrutura com as dos Bryozoa Ectoprocta, que não se pode duvidar de uma homologia dessas partes em todos os pormenores" (Heider 1928, p. III). A adoção da opinião de Heider obrigaria a separar definitivamente os Entoprocta dos Ectoprocta ou a considerar os Ectoprocta mais primitivos que os Entoprocta? Harmer (1905, p. 124-125) hesitou em aproximar os Pterobranchia aos Ectoprocta, pois julgou inevitáveis as conseqüências aludidas. Creio, porém, que apesar das homologias acima expostas, continua maior a distância entre Protostomia ancestrais e Deuterostomia primordiais do que a entre Entoprocta e Ectoprocta. Estes constituem duas sub-classes da classe Bryozoa (Polyzoa), segundo a opinião aqui adotada (Marcus 1939, p. 253 e seg.). A conservação de estruturas larvais na fase adulta dos Entoprocta poderia ser considerada tanto um caráter primitivo quanto abreviação e especialização. No último sentido falaria a clivagem determinada dos Entoprocta, mas, este critério está longe de ser seguro (Cephalopoda e Mollusca restantes; Acranía e Urochordata).

Com ligeiro atraso em relação aos órgãos apical e piriforme surge o primórdio do saco interno (Fig. 41, w). Começa na forma de um espessamento do ectoderma da hiposfera, que se realiza caudalmente ao polo anti-apical. As células multiplicam-se e assim constitue-se u'a massa compacta de células aprofundadas (Figs. 44, 48, w). Tanto a época em que o saco interno de *B. flabellata* começa a desenvolver-se, quanto o modo da sua origem, concordam com os Ascophora (Marcus 1938, p. 104). A invaginação descrita de *B. calathus* (Vigelius 1886, p. 526) e de *B. sabatieri* (Calvet 1900, p. 86) não representa a fase inicial do desenvolvimento do saco interno. Tal se demonstra pela extensão do primórdio-

(*) Van der Horst (1939, p. 610) criticou a posição idêntica da bôca, nas figuras de Braem das larvas de *Bugula* e *Cephalodiscus*, negando, com razão, a homologia da bôca em Protostomia e Deuterostomia. Mas, Braem não desenhou nenhuma bôca, sabendo que inexistia em ambas as larvas. A explicação da figura salienta até que o arquênteron de *Bugula* é passageiro. Concorde com van der Horst (p. 609) em considerar exageradas as sugestões de Braem (1911, p. 550) que comparou os Pterobranchia a larvas evoluídas dos Bryozoa e os últimos a larvas involuídas dos Pterobranchia.

tanto nos cortes horizontal (Vigelius 1886, t. 26 f. 15) e sagital (ibid., t. 27 f. 48) de *B. calathus* quanto pelo corte transversal de *B. sabatieri* (Calvet 1900, t. 4 f. 12). Na parte comparativa, o último autor descreveu (p. 323-324) novamente a invaginação e desenhou fases mais jovens do saco interno. Mas as figuras da estampa 10 são esquematizadas e, por isso, suscitam dúvidas. A fig. 2 foi considerada (p. 323) um "coupe méridienne" do embrião de *B. turbinata* Alder e, na explicação da estampa (p. 474), "coupe sagittale médiane" de *B. calathus*. Falta, porém, no desenho, qualquer primórdio do órgão piriforme, que deveria existir nesta fase. A fig. 5 da mesma estampa foi explicada (p. 474) como de "une coupe méridienne" do embrião de *Flustra securifrons* (Pall.). Segundo a terminologia aplicada por mim, seria um corte transversal da metade posterior do germe.

Ao epitelializar-se a massa do esbôço do saco interno de *B. flabellata*, as suas células dispõem-se radialmente ao redor de uma depressão central (Fig. 44, w). No ápice das células voltadas para o polo vegetativo, começa já nesta fase a secreção cianófila (Figs. 44, 48, w), destinada a colar o saco evaginado no momento da fixação, quando se torna placa adesiva (Prouho 1890, p. 435; Kupelwieser 1905, p. 10). O saco estende-se, no início da sua formação, principalmente na direção transversal, sendo achatado na ântero-posterior. Os entômeros apõem-se internamente, com certa regularidade, ao contorno do saco interno (Figs. 41, 44). Mais tarde extingue-se, sucessivamente, esta disposição. Na larva adulta (Fig. 46), cujo parênquima interno é, em grande parte, substituído por reticulação plasmática, vacúolos, massas granulosas e núcleos espalhados, não existe mais qualquer revestimento do saco interno. Êste aprofunda-se muito para dentro, atingindo quasi o órgão apical e formando várias dobras. O lume central do saco, inexistente no início (Fig. 48), fendiforme na fase média (Fig. 49), torna-se agora mais largo em um ou outro ponto (Fig. 46). Devido ao grosso tampão externo, formado pelos grânulos de secreção, desaparece o caráter celular da base do saco interno da larva pronta para a eclosão (Fig. 46).

O saco interno, o maior órgão da larva, constitue a parte principal da parede do corpo do indivíduo metamorfoseado (ancéstrula). Apresenta-se como modificação da hiposfera ou face ventral. Nas larvas com intestino pérvio, situa-se entre bôca e anus. Corresponde portanto aos órgãos advestibulares da larva dos Entoprocta, nomeadamente ao basal (Marcus 1939, p. 255-256). Também o tubo invaginado, bi-estratificado da parede do corpo da actinótroca concorda topográfica e funcionalmente com o saco interno (Heider 1893, p. 1.227). Evaginado na metamorfose, o tubo fornece a epiderme e somatopleura do indivíduo metamorfoseado de *Phoronis*. O crescimento da região post-oral, ventral, da larva de *Phascolosoma* (Sipunculoidea) foi comparado ao processo de formação do corpo definitivo de *Phoronis* (MacBride 1914, p. 406). Creio porém, que a semelhança se restringe à disparidade do crescimento das regiões do corpo em *Phascolosoma* (Gerould 1906, t. 11 f. 95-98) e *Phoronis*. Nos dois animais, como nos Entoprocta, e considerando a posição do saco interno também nos Ectoprocta, encurta-se a episfera e a hiposfera alonga-se. Disto resulta a prosopigia que condiciona certa semelhança entre vários grupos de animais sésseis ou pouco móveis. Relações especial-

mente estreitas entre Bryozoa e Sipunculoidea não existem (Gerould 1906, p. 134). Em todos os Protostomia com larva trocoforóide, a hipósfera fornece a parte principal do tronco definitivo. A placa somática, formada pelo ectômero 2 d, dos Annelida em geral, corresponde ao saco interno.

Nas endolarvas, como ocorrem em várias espécies de *Polygordius* (Archannelida), invagina-se o metasoma ou disco anal (Dawydoff 1928, f. 69A na p. 155), o primórdio do tronco definitivo, para dentro da trocófora. Começa como “órgão pre-anal” (Woltereck 1904, p. 275, 306 f. 3, 17), ocupando portanto a mesma posição que o saco interno. Na metamorfose dos Ectoprocta Gymnolaemata e dos Phoronidea a parede do corpo origina-se de um modo muito semelhante (Ostroumoff 1885, p. 578-579). “De todos os fenômenos ontogenéticos, seguramente a metamorfose é o que mais aproxima os Phoronidea aos Bryozoa” (Selys-Longchamps 1907, p. 264). A comparação poderia ser estendida às endolarvas de *Polygordius* (Woltereck 1904, p. 282, nota 8), se o tipo “catastrófico” da metamorfose fôsse definitivamente estabelecido (literatura: Korschelt 1936, p. 359).

Os 4 entômeros surgidos pela gastrulação (Fig. 38, n.^{os} 45-48) multiplicam-se no período seguinte, caracterizado pelo achatamento do embrião em direção ápico-basal (Fig. 55C). Como a alimentação do germe ainda não se processa intensamente nessa época, e as divisões continuam, diminui o volume individual dos ectômeros e entômeros. Apenas as células da coroa, cuja sétima divisão se processa tardiamente (Fig. 55C), não sofrem alterações de tamanho no estágio elipsóide do embrião. Antes de ter a coroa atingido o número definitivo de seus componentes, os entômeros dispõem-se de maneira a formar um arquênteron, de lume estreito (Fig. 35, u). Este órgão é o primeiro que se forma no embrião de *B. flabellata*. O intestino primário é lenticular, comparável à forma obtida por um vidro de relógio invertido sobre outro. A configuração do arquênteron corresponde ao encurtamento do eixo animal-vegetativo do embrião. Este órgão é de existência muito passageira, sendo extremamente raro nas minhas séries. Em *B. sabatieri* (Calvet 1900 p. 84), *B. avicularia* (Marcus 1938, p. 101) e nos Ascophora, o intestino primário não foi verificado. Isto torna muito satisfatória a confirmação do achado de Vigelius (1886, p. 521), pois a figura de *B. calathus* (t. 26 f. 19) concorda plenamente com a minha Fig. 35. Nas duas espécies o arquênteron é um órgão larval transitório, que se desagrega, sem deixar vestígios. Nos estádios seguintes, em que o embrião elipsóide assume, sucessivamente, configuração esférica e, depois, se alonga em direção dorso-ventral, os entômeros preenchem a cavidade do corpo da larva. Primeiramente têm caráter homogêneo, de células não diferenciadas (Fig. 40, i). Depois algumas enchem-se de grânulos, provavelmente substâncias alimentícias, outras vocalizam-se e degeneram. Nos meus desenhos tentei reproduzir a “massa de enchimento” (Vigelius 1886, p. 522), como se apresenta nos cortes (Est. V-VI). Não encontrei lacunas nitidamente circunscritas l. e., f. 8, 16, 37, 49 e outras: *B. calathus*), nem células vesiculosas como tipo citológico definido (Calvet 1900, p. 303 t. 10 f. 3 f. 12 f. 5: *B. calathus*, *B. avicularia*). As fendas blastocélicas conservam-se desde o início da multiplicação dos entômeros. Quando a massa interna degenera, elas

aumentam e poderiam então ser chamadas esquizocélicas, pois abrem-se secundariamente. São partes do protocela ou cavidade do corpo larval. Comparo as células vesiculosas com as vacuolizadas dos meus cortes. O aparecimento destas precede à fase reticular do parênquima interno. Massas granuladas, poucas células e núcleos irregularmente distribuídos preenchem a cavidade do corpo da larva adulta (Fig. 46).

Sobrevivem porém, as células do “espessamento interno” (Figs. 42, 45, m), descoberto por Calvet (1900, p. 95, 362), o “órgão muitíssimo digno de atenção” (Marcus 1938, p. 107). Como nos *Ascophora*, o anel de células ao redor do órgão apical e do cordão neuro-muscular, constitui a única diferenciação do parênquima interno. A pesquisa da origem do mesoderma era uma das finalidades do meu trabalho. Discuto portanto, a seguir, o espessamento interno, valendo-me da literatura indicada por Dawydoff (1928, p. 368), Korschelt (1936, p. 410 e seg.) e Marcus (1938, p. 102-109; 1939, p. 239 e seg.). A citação pormenorizada está geralmente suprimida, para facilitar a leitura do assunto, complicado pelas necessárias comparações.

Materialmente o espessamento interno é parênquima de origem endodérmica, tratando-se de endoderma primário ou mesendoderma, i. é, os folhetos interno e médio unidos. Não podemos objetivamente falar em espessamento mesenquimático ou endomesenquimático. Tal designação justificar-se-ia apenas, se coexistisse, com o espessamento interno, o órgão tipicamente formado pelo enteroderma (endoderma secundário), o intestino médio (mesodeo, mesênteron). Pre-existiu, todavia, um arquênteron em *B. flabellata* (Fig. 35, u) e *B. calathus*, espécies com espessamento interno. A existência deste em *B. calathus* depreendo da figura 14 (t. 26), de Vigelius (1886), que não se referiu ao mesmo no texto. Às duas espécies de *Bugula* acrescento ainda *Alcyonidium polyoum* que Seeliger (1906) chamou *A. mytili* Dalyell. Na larva jovem livre de *A. polyoum* persiste ainda o arquênteron, na forma de mesodeo, pois existe estomodeo; proctodeo e anus faltam. As formações foliáceas de *A. polyoum* (l. c., p. 62 t. 4 f. 65, 67) considero homólogas ao espessamento interno. Este define-se agora mais nitidamente em consequência da verificação de um arquênteron pre-existente. Em 1938 ventilou-se ainda a possibilidade de o espessamento representar o vestígio de um mesodeo. Hoje tal interpretação tornou-se ainda menos provável que na exposição aludida (Marcus 1938, p. 109). Em muitos Protostomia, o arquênteron é o mesodeo; na gastrulação já se separam enteroderma e endomesoderma (“preciosas segregation” de 4 d; Conklin). O esbôço do mesodeo de *B. flabellata* surgiu antes que o espessamento interno, e na calota oposta do embrião, desaparecendo logo. Principalmente nos *Ascophora*, o espessamento forma-se tarde, na fase que precede à curta vida livre da larva. É um órgão considerável, certamente significativo para o animal metamorfoseado. Enquanto continuam duvidosas e contraditórias as observações respectivas (Heider 1893, p. 1.198, 1.202; Kupelwieser 1905, p. 38; Zschiesche 1909, p. 36-37, 48-51; Dawydoff 1928, p. 358-359; Korschelt 1936, p. 430), considero o espessamento interno o primórdio do revestimento da cavidade definitiva do corpo. A epiderme (parte externa da endocista), e o aparelho nutritivo originam-se do saco interno (e do silhã

pial) e do órgão apical respectivamente, portanto de regiões diferentes da epiderme larval.

Os embriões com mesodeo e endomesênquima coexistentes (Entoprocta, Cyphonautes) e o de *Flustrella hispida*, com mesodeo fechado e endomesoderma, facilitam menos o entendimento da cavidade definitiva do corpo, que os com arquênteron e espessamento interno sucessivos. Os Entoprocta adultos conservam a cavidade do corpo larval (protocela). A larva do tipo Cyphonautes não permite discernir entre ecto e endomesênquima. Apesar do seu desenvolvimento tardio (Pace 1906, p. 468), o endomesoderma da larva de *Flustrella* é transitório; não é reconhecível na larva mais velha que figura no trabalho citado (t. 25 f. 66). O mesoderma da larva adulta de *Flustrella hispida*, descrito na forma de uma somatopleura coerente, espessada na região apical (Prouho 1890, p. 422), não foi confirmado pela Dra. Pace. De *Paludicella articulata* descreveu Braem (1896, p. 56), a separação do endomesoderma e enteroderma, todavia ignora-se o desenvolvimento ulterior desta espécie. O "celoblasto" (Dawydoff 1928, p. 348) de *Alcyonidium albidum* foi descrito sem indicação da sua origem (Prouho 1892, p. 611 t. 27 f. 62). As duas células lembram células endomesodérmicas primárias (teloblastos, endomesoblastos). Situam-se porém, como foi salientado por MacBride (1914, p. 388), pré-enteralmente e diferenciam-se, além disso, em cordão neuromuscular (Prouho, l. c., p. 614-615 f. 63, 68). Isto ou mostra a impossibilidade de discernir entre ecto e endomesênquima na larva do tipo de Cyphonautes (como na larva de *Pedicellina*), ou significa que não são endomesoblastos. A topografia original e a diferenciação ulterior apoiam a opinião de Mac-Bride (l. c.), que julgou as células mencionadas comparáveis, entre os ectômeros dos Spiralia, aos produtores de músculos larvais. MacBride refere-se ao 2.º quarteto de *Polygordius*; considerando a topografia prefiro pensar no 3.º, que fornece também os estomatoblastos (MacBride 1914, p. 138). A relação entre ectomesênquima e estomatoblastos ocorre em muitos Protostomia (Marcus 1939, p. 244).

Os embriões sem arquênteron são, naturalmente, desfavoráveis para a análise da cavidade do corpo dos Briozoos. Neste sentido é indiferente se os entômeros perfazem um epitêlio apôsto ao ectoderma (Stenostomata), ou se formam um parênquima (Cheilostomata Ascophora, vários Ctenostomata). As faixas endomesodérmicas descritas dos embriões dos Ascophora (Barrois 1880, p. 17-18, 55) não existem (Marcus 1938, p. 102).

A gastrulação dos Phylactolaemata é uma imigração ou emigração (exogastrulação) paucicelular. O produto desta, o endoderma primário, degenera sem formar arquênteron. Uma segunda imigração dá origem a um parênquima. A pre-existência do endoderma primário (*Plumatella fungosa*, *Fredericella sultana*) justifica considerarmos êste parênquima como endomesênquima. Acrescenta ainda, que em *Plumatella fungosa* (Pall.) o parênquima prolifera do bordo da imigração endodérmica, portanto do blastóporo. O endomesênquima torna-se endomesoderma, apondo-se ao ectoderma como epitêlio interno. A cavidade da vesícula, agora de parede bi-estratificada, é revestida por endomesoderma. Por isso é chamada cavidade secundária (deuterocela) do corpo apesar da ausência de uma esplancopleura. Lembro a mesma falta no início da celomogênese de *Terebratulina septentrionalis*, dos Brachiopoda Testicardines.

A esplanenopleura dos Phylactolaemata desenvolve-se, quando a parede bi-estratificada brota para dentro, formando o primórdio do polípido. Neste a camada parietal interna (somatopleura) torna-se a polipidial externa (esplanenopleura).

O endomesênquima dos Phoronidea marinhos, na fase adulta semelhante aos Phylactolaemata, separa-se do enteroderma no início da gastrulação. Transforma-se em endomesoderma, revestindo o intestino e a parede do corpo. A ontogênese da cavidade do corpo dos Lophopoda (Phylactolaemata) poderia ser comparada à dos Phoronidea, admitindo abreviação nestes Briozoos límnicos. Esta manifesta-se na eliminação precoce do endoderma primário. Daí resulta a falta de arquênteron, mesênteron e de qualquer enteroderma no animal adulto. Não há quasi mais larva e metamorfose; a colônia produz pequeninas colônias.

Os Stelmatopoda (Gymnolaemata) com arquênteron passageiro e espessamento interno, interpõem-se, embriologicamente, entre os Lophopoda e Phoronidea. Possuem, como os últimos, órgãos larvais e, conseqüentemente passam por metamorfose complexa. Por outro lado, carecem de intestino, como as larvas dos Phylactolaemata. Esta falta abrevia a vida livre da larva e entende-se pelo conjunto da organogênese. O arquênteron de *B. flabellata* e *B. calathus* forma-se como primeiro órgão larval. Estomodeo e proctodeo não se desenvolvem. O intestino primário desaparece sem funcionar como mesodeo. A face externa é ocupada pelo grande órgão locomotor (coroa). O crescimento do ectoderma hiposférico dirige-se para dentro, deixando quasi toda a superfície para o "prototróquio" (Fig. 54, c). Êste não é mais equatorial, mas estende-se, quasi do polo apical ao anti-apical (*). A preponderância do órgão locomotor compensa, de certo modo, a falta de intestino, embora não possibilite à larva uma vida pelágica demorada, como a leva *Cyphonautes*. As diferenciações dos ectômeros da hiposfera antecipam necessidades da colônia. O órgão piriforme escolherá o lugar da fixação e colará a ancéstrula ao substrato. O saco interno representa a parede do zoóide primário, invaginada na larva. Esta sendo do tipo *Cyphonautes* começa a vida livre com pequeno órgão piriforme, sem secreção, sem saco interno. Aí os principais órgãos ectodérmicos da hiposfera são estomodeo e proctodeo que possibilitam função do mesodeo e com isso, longevidade larval. O embrião de *B. flabellata* percorre rapidamente a fase foronóide, com arquênteron. No polo oposto ao da parede da ancéstrula concentra-se o material de revestimento da cavidade definitiva do corpo. Depois da dissociação dos órgãos larvais, as células do espessamento interno constituirão um parênquima endomesenquimático. Assim podemos chamá-lo, teoricamente, pois enteroderma não existe mais. Ê muito provável ser a cavidade definitiva do corpo um deuterocele ou celoma verdadeiro, revestido por endomesoderma.

Quando Schepotieff (1909, p. 439) comparou a morfologia da larva de *Cephalodiscus indicus* Schepotieff com a dos Ctenostomata e Cheilostomata, restringiu o confronto expressamente aos órgãos externos, dizendo:

(*) Lynch (1947, p. 119) considera a extensão da coroa, que resulta em revestimento da superfície inteira por cílios, como caráter primitivo das larvas de *Bugula*. Esta boa idéia corrobora o confronto com a larva de *Cephalodiscus* e leva, novamente, a derivar os *Polymera* com trocófora, dos Protostomia Oligomera.

“o exame da estrutura interna da larva de *Cephalodiscus* mostra que a semelhança é apenas externa” Adiro totalmente aos dizeres de Schepotieff, pois Deuterostomia enterocoelia não podem ser intimamente ligados a Protostomia, cuja cavidade do corpo posso fazer compreensível como deuterocela, mas não provar. Por outro lado creio, “quanto menos esperamos descobrir elementos concretos que poderiam reunir filios distantes, tanto mais devemos ponderar os traços fundamentais dos planos de estrutura diferentes” (Marcus 1939, p. 245). Entre os Tentaculata, são enterocoelia verdadeiros apenas os Brachiopoda. Ocorre porém, enterocela também nos Ectoprocta Gymnolaemata. Em *Flustrella hispida* brotam dois sacos endomesodérmicos dos lados direito e esquerdo do estômago, i. é, intestino médio (Pace 1906, p. 464, 468 t. 25 f. 63 b, 64, 65 b, 65 c). Já foi dito que os sacos são ou passageiros ou, pelo menos, ignorados na sua significação prospectiva. Comparo a larva de *Flustrella hispida* com a larva jovem de *Cephalodiscus indicus*, ainda na casca ovular membranosa (Schepotieff 1909, t. 8 f. 7). Nesta fase, os sacos celomáticos cervicais ainda não se acham separados do arquênteron. Os celomas do tronco (Rc e Rc 1 da figura citada) correspondem aos sacos celomáticos de *Flustrella*. A origem e a topografia são as mesmas. Abaixo da placa apical da larva de *Cephalodiscus* ocorre outro celoma, futuramente o do escudo cefálico do animal adulto. No estágio da figura referida, o celotélio apical passa sem limite nítido à massa vitelina do arquênteron (ibid., p. 438). Não me parece demasiadamente ousado comparar o espessamento interno com êste celoma. O arquênteron da larva de *Bugula* seria, neste confronto, substituído pela massa de enchimento, formada pela multiplicação das células arquetéricas dissociadas. O estado parenquimático do “arquênteron” da larva de *Bugula* torna compreensível, apresentar-se também massiço o primórdio do celoma, tendo forma de um endomesênquima. Combino aqui dois tipos diferentes (*Flustrella*, *Bugula*) de larvas dos Eurystomata. Além disso consegui apenas teoricamente reconduzir ao espessamento interno, a cavidade do corpo definitiva. Cônseia do vago da comparação limito-me à demonstração destas semelhanças vestigiais na estrutura interna das larvas dos dois filios.

Segundo Reisinger (1938, p. 49), *Lamellisabella sachsi* Uschakow (1933, p. 25) representante da classe Pogonophora Johansson (1937, p. 26, aí Pogonofora) dos Vermes Oligomera, constituiria um novo vínculo entre Tentaculata (Phoronidea) e Enteropneusta (Helminthomorpha e Pterobranchia), reunindo caracteres das três classes. O próprio Johansson assume, porém, no seu trabalho pormenorizado (1939, p. 265), uma atitude mais reservada a respeito, e esta parece-me muito indicada diante de um animal que se conhece apenas na fase adulta, do abissal do mar de Ochotsk. As eventuais relações entre Pterobranchia e Graptolitos não discuto; lembro-as sômente, porque foram de novo, admitidas por Kozłowski (1947). Também van der Horst (1939, p. 613) relaciona os Graptolitos, pelo menos em parte, com os Pterobranchia.

Concluindo o capítulo da organogênese, cito as palavras do mestre da Briozoologia dos nossos tempos, tão cheias de vida hoje, como em 1900, quando foram pronunciadas: “Few parts of the history of the Polyzoa are more fascinating than that which deals with their development; and

it is probable that no other is capable to giving so much insight into the affinities of the several groups to one another and to other groups of the animal kingdom (S. F. Harmer, The Cambridge Natural History, vol. 2, p. 509).

6) A Reprodução na Totalidade da Colônia

Ao falar sobre o número de gonócitos femininos, no capítulo referente à sexualidade nos Bryozoa, mencionei a sucessão das larvas, que se desenvolvem durante uma época reprodutiva. A colônia por mim estudada, que se achava em fase de reprodução intensa, suponho ter sido dragada em janeiro, mas a duração do período em que se processa o fenômeno relatado e o ciclo anual, na baía de Santos, ignoram-se ainda. A espécie é euriterma, e assim, o conjunto dos dados obtidos em latitudes altas, poderia talvez, aproximar-se ao quadro da vida de *B. flabellata* em nossas águas. Principalmente de Woods Hole (Grave 1930), mas também de Plymouth (Orton 1914, citado segundo Harmer 1931, p. 124) e de Northumberland e Helgoland (Marcus 1930, p. 322), portanto da região atlântica boreal da sistematização de Ekman (1935, p. 143), dispomos de observações do ciclo anual da nossa espécie. Nos lugares citados produzem-se várias gerações durante o verão e o outono, pois o período sexual abrange 4 a 5 meses.

A duração da vida de uma colônia varia muito; aumenta, quando o metabolismo diminui, em consequência do abaixamento hiemal da temperatura, suportado, em geral, somente pelas colônias iniciadas no outono. Zoários fundados em junho, no início do verão setentrional, podem, em Woods Hole, emitir larvas em julho e continuar ainda durante mais dois meses em plena atividade reprodutiva, apresentando com a idade de três meses, sinais de senilidade. Colônias deste tipo produziriam, no mínimo, três gerações de larvas, pois a estadia do germe no oécio pode ser avaliada em 15 dias, nas latitudes referidas. Para esta taxação sirvo-me da última observação de Silén (1945, p. 26), relativa à duração da vida embrionária de *Callopora dumerilii*, nos meses estivais na costa sueca ocidental. A larva desta espécie pertence ao 4.º grupo de larvas dos Cheilostomata (Marcus 1940, p. 343); a de *B. flabellata*, ao 5.º. Os dois grupos distinguem-se apenas em caracteres externos, concordando nas estruturas anatômicas. As larvas de ambos são anentéricas, i. é, desprovidas de intestino na fase de natação livre. Por outro lado, na opinião de Silén, o embrião de *Callopora dumerilii* parece não ser alimentado no oécio. Não creio que tal fato invalide a minha avaliação do tempo passado no oécio, pelo germe de *B. flabellata*, aí nutrido. Para as mesmas segmentações e o desenvolvimento dos mesmos órgãos as energias devem ser as mesmas, sejam estas fornecidas pelo folículo ovárico, ou pelo oécio, ambos geralmente em correlação funcional. Existem diversidades específicas quanto ao volume do ovócito crescido, e estas permitem comparações entre várias espécies somente de um modo aproximativo. Pelo que se sabe hoje, não influe na duração da vida livre das diversas larvas anentéricas, a presença ou ausência de alimentação do embrião no oécio (Marcus 1938, p. 91). O confronto de *Callopora dumerilii* de Kristineberg (Skagerrak)

e *B. flabellata* de Woods Hole sofre ainda a restrição imposta pela temperatura estival, mais alta (ca. de 5°C), na última localidade.

Cada indivíduo fértil de *B. flabellata*, na baía de Santos, produziria também em média 3 larvas. Os ovários contêm mais que três gonócitos (Fig. 58, o). Os ovócitos situados na parte proximal da colônia possivelmente não alcançarão o oécio, pois faltam os polipídios que possibilitariam o seu transporte para a câmara incubadora. Na região basilar do zoário, os zoóides perdem a capacidade de regenerar o polipídio.

A Figura 55 focaliza o desenvolvimento das três gerações produzidas pela colônia. Na região distal do ramo desenhado, observam-se oécios vazios (1) e ovócitos crescidos (o) (Fig. 57). Mais para baixo, reconhecem-se embriões jovens (2,3), recém-entrados nos oécios (Fig. 58). Neste trecho o tecido placentário (t), é chato e pouco tingível. Os ovários (o), dos zoóides pertencentes aos oécios há pouco lotados, são pequenos. Nos oécios seguintes (4,5), situados mais proximalmente, notam-se embriões já adiantados e larvas em desenvolvimento (Figs. 59, 60). Agora espessa-se a placenta (t) e os cortes revelam-na composta de células cilíndricas, altas e intensamente coradas. Onde se vêem oécios com larvas maduras ou bem adiantadas (5), os polipídios ora estão degenerados (d), nos zoóides subjacentes (Fig. 59) ou um novo botão polipidial (Fig. 60) (x) regenera-se da parede do cistídio. Outro ovócito (o), o segundo, apresenta-se crescido nos indivíduos, cujo novo polipídio se diferencia. Ao sair a primeira larva da câmara incubadora, então vazia (6), este polipídio atingirá brevemente o estado funcional definitivo; então evagina-se, e faz passar o segundo ovo (2) para o oécio, através do poro supra-neural. A placenta dos oécios recém-esvaziados (6) ainda é bem alta. No seu período de repouso o epitélio volta ao tipo achatado (2), e é nesta fase que o ovo vai encontrá-lo.

A nítida correlação entre a embriogênese, o desenvolvimento da placenta e o crescimento dos gonócitos confirma-se pela observação dos processos correspondentes durante a ontogênese das larvas da segunda geração.

O exame de qualquer conjunto zoécio-oécio avulso (Figs. 56-60), leva-nos ao mesmo resultado: oécio vazio, ovócito inseminado (o) já bastante crescido, polipídio em regeneração (x) (Fig. 57); germe na fase de ovo, placenta baixa (t), ovócitos pequenos no ovário (o) (Fig. 58); embrião na fase média da ontogênese, ovócito (o) ligeiramente crescido, talvez ainda não inseminado, polipídio (d) em degeneração (Fig. 59); organogênese e histogênese larvais, placenta alta, ovócitos crescidos no ovário (o) ou ovos na cavidade do zoóide, polipídio (x) em regeneração (Fig. 60).

Sem pesquisas experimentais parece porém inútil ventilar a base da correlação descrita. A observação comparativa feita num momento estático pode, todavia, indicar um possível caminho para elas. Alguma influência específica do ovário, sobre os processos vegetativos, observa-se nos *Phylactolaemata* e *Gymnolaemata*. Em *Lophopus crystallinus* desenvolvem-se oécios apenas na vizinhança de ovários jovens (Marcus 1934, p. 572, f. 51). Oécios hiperstomiais dos *Cheilostomata* esboçam-se sempre sobrepostos a zoóides com ovários incipientes. Silén (1945, p. 9) verificou o fenômeno também em *Callopora dumerilii*, e o mesmo pode ser

observado em outras espécies. Cito *Thalamoporella evelinae* (Marcus 1941, p. 29, f. 5, 7), onde creio haver produção de um hormônio pelo minúsculo ovário da zona de gemação. Uma correlação nervosa pode ser excluída, nos casos em que os oécios já se esboçam, enquanto o botão polipidial ainda se encontra na fase de primórdios tentaculares. A atuação do hormônio ovárico revela-se, em *Thalamoporella evelinae*, no aumento do número de células formadoras. Quando estas são numerosas, constroem oécio; quando em pequeno número, tubérculos adorais, presentes nos machos e nos zoóides estéreis. Não hesito, diante destes fatos, em considerar os oécios hiperstomiais, dos Cheilostomata, como caracteres sexuais secundários. A existência de um hormônio ovárico e a sua influência sobre o oécio consigo estabelecer, mas não ainda sobre o embrião.

Por outro lado creio poder apontar certos casos, em que o ciclo ovárico parece ser dirigido pelo embrião. Marquei na Figura 55 um oécio vazio (z), ao lado de outros, portadores de embriões, nas fases média e adiantada da ontogênese. Os ovócitos dos zoóides subjacentes a estes oécios vazios distinguem-se, pelo seu volume maior, dos ovócitos dos zoóides vizinhos. O embrião que se encontrava no oécio vazio, possivelmente sofreu uma interrupção no seu desenvolvimento, e foi consumido por Bactérias ou Protozoa. A ausência do embrião sobreposto acelerou a vitelogênese no ovário subjacente. Pela comparação de oécios vazios, com os seus vizinhos, tentei excluir as duas possibilidades, que poderiam inverter a influência aqui presumida. São estas: a) oécio vazio que ainda não recebeu o gonócito completamente crescido; b) oécio cuja larva saiu adiantada, mas normalmente. Se existe, como admito, uma influência do embrião sobre o ovário, os efetadores desta poderiam provir do metabolismo do próprio germe. A sucessão das divisões, das quais há, no início da clivagem, uma, duas, etc.; mais tarde, muitas, significa aumento quantitativo dos processos vitais embrionários. Sabemos que nos embriões de alguns animais, como p. e. dos Echinoidea, o consumo dos vários componentes do deutero plasma, gordura, albumina, etc., não é igualmente intenso nas várias fases da ontogênese. Fenômeno semelhante poderia em *Bugula* estabelecer diversidades metabólicas, de ordem qualitativa, que influenciariam o meio interno do zoóide subjacente. Em *Labiotomella gisleni*, a ovogênese é sustada pelo desenvolvimento do embrião (Silén 1944, p. 22), que se processa dentro do zoóide fértil.

Indícios positivos de uma influência da placenta sobre o ciclo ovárico não encontrei. A fase alta das células do tecido placentário coincide com o crescimento do embrião, que se alimenta, evidentemente, da secreção desse tecido (Harmer 1926, p. 203; Marcus 1938, p. 90), por osmose através da membrana vitelina. Encontramos ovócitos, em crescimento intenso, nos zoóides cujos oécios sobrepostos, recém-esvaziados, mostram placenta alta (Fig. 55, 6), e ovócito, no início do crescimento, sincronizado com placenta mais baixa (Fig. 55, 3). A ligeira discrepância observada na altura da placenta dos oécios das Figuras 59 e 60, explico como um gasto devido ao progresso percorrido pela larva da última Figura, já adulta. A placenta baixa e ausência de embrióforo no oécio da Fig. 57, são devidos ao fato de pertencerem a um zoóide situado na ponta de crescimento. O polípido (x) já passou por degeneração e após a regeneração, que já se inicia, possibilitará o transporte do 1.º ovo (o)

para o oécio. Não obstante, parece-me antecipado falar em relação direta entre placenta e ovário, pois os fenômenos descritos são explicados pela influência do embrião sobre o tecido placentário.

Devemos lembrar que a placenta não ocorre em todos os Cheilostomata ovicegados. Em *Callopora dumerilii*, atribue Silén (1945, p. 27) à vesícula membranosa, o endo-oécio da sua terminologia, apenas função mecânica. Fala, porém, frequentemente, da "fullgrown" larva, mas não acrescenta as medidas desta e as do ovo recém-entrado na câmara incubadora. Outras espécies, em que os embriões não recebem alimento nos oécios hiperstomiais, são: *Kinetoskias smittii Danielssen* (Marcus 1938, p. 90), pertencente, como *Bugula*, às Bicellariellidae; *Catenicella contei* (Aud.) (ibid., p. 89); *Schizoporella carvalhoi* Marcus, *Siniopelta costazii* e outros As-cophora (ibid., p. 79, 90-92). Todos êsses casos apresentam nítida correlação entre o crescimento do ovócito e o progresso da embriogênese. Isto torna improvável que nas espécies, com embriões nutridos nos oécios, o tecido placentário, com a sua secreção, regule o referido ritmo. Em *Thalamoporella evelinae*, sem alimentação dos germes na câmara incubadora, nem mesmo existe correlação entre o ovário e a embriogênese; depreendo isto da ocorrência de até seis embriões de idades diferentes, simultaneamente no mesmo oécio (Marcus 1941, f. 12A).

Ao falar da "time-table" (Silén 1945, p. 33) embrionária, suprimi, propositadamente, a relação acima exposta entre a saída da 1.^a larva e a regeneração de um segundo polipídio (Fig. 60, x). O processo que precede ao regenerativo, a transformação do primeiro polipídio em corpo bruno (Fig. 59, d) pode ser acelerado pelas exigências do embrião (Borg 1947, p. 371). Isto observa-se, quando se trata dum germe nutrido no oécio, e de uma espécie em que quasi todos os zoóides se tornam férteis. Em *B. turrita* (Des.) (Marcus 1937, p. 35), os oécios são mais raros, podendo os zoécios vizinhos, estéreis, auxiliar na alimentação dos embriões. A degeneração do polipídio vizinho ao embrião conhece-se dos Phylactolaemata (Nitsche 1872, p. 469, f. 1, A; Reinhard 1880, p. 210 e outros). Os ovos dos Cyclostomata (Stenostomata) que conseguem desenvolver-se provocam a degeneração do polipídio fértil (Borg 1926, p. 463). Nos Eurystomata abundam os exemplos (Marcus 1926, p. 32-33; id. 1926a, p. 23) de embriogêneses que levam à degeneração do polipídio. Como se trata, nas espécies observadas dos Cheilostomata e Ctenostomata, de "embryonaries" endo-zoeciais, poder-se-ia falar em mudança de função do zoécio, que passaria de gastrozóide a gonozóide.

A reconstituição do polipídio em *B. flabellata* nem sempre coincide com a saída da larva. Encontrei os segundos polipídios em degeneração já na fase média da embriogênese (Fig. 55, d); os terceiros, ativos durante as fases adiantadas das segundas larvas e transformados em corpos brunos, justamente no estágio dos oécios esvaziados pela segunda vez. Os terceiros ovos terão de esperar o acabamento dos quartos polipídios que os levarão para as câmaras incubadoras. A julgar pela observação de Gerwerzhagen (1913, p. 6) relativa a *B. avicularia*, os ovos de *B. flabellata* seriam também capazes de se demorar na cavidade do zoóide, até que o novo polipídio possa evaginar-se. Os ovos prontos para serem eliminados para a água, observados em *Electra pilosa* e *Acanthodesia savartii* (Aud.) perecem em tais condições (Marcus 1926, p. 76; 1938,

p. 88). Neste pormenor, como em tantos outros da biologia dos Briozoos, deparamos com diversidades específicas, mesmo dentro de uma só secção (Anasca) da sub-ordem dos Cheilostomata. Se, por um lado, esta circunstância impossibilita resenhas, de caráter geral, convida, por outra parte, a pesquisas ulteriores, da vida tão pouco conhecida dos Bryozoa.

7) Resumo

1. Na Paleontologia e na Zoologia os Briozoos transformaram-se de um grupo insignificativo e anexado vagamente a vários filós dos Invertebrados, em entidade que merece interesse geral. São fósseis-índices grandemente importantes. Apesar de serem Protostomia, possuem relações com os Pterobranchia (Deuterostomia, Enteropneusta). Nexo entre Protostomia e Deuterostomia parece imaginável apenas na base dos Triploblastica (Coelomata). Devemos conseqüentemente começar o sistema dos Protostomia com os Bryozoa e as classes vizinhas, Phoronidea e Brachiopoda. O filo dos Tentaculata, assim constituído e o dos Enteropneusta, (Helminthomorpha e Pterobranchia) iniciam as séries dos Protostomia e dos Deuterostomia, respectivamente. Pelo exemplo de outros animais sésseis conhece-se a importância do estudo da embriogênese, e da larva, para o entendimento da estrutura das fases adultas, em geral muito complexas. Independentemente da posição dos Cheilostomata, no sistema dos Bryozoa Ectoprocta Gymnolaemata, essa sub-ordem, com mais de 80% das espécies da classe, necessita especialmente de pesquisas embriológicas. Para estas recomenda-se *Bugula flabellata*. Possui ovos relativamente grandes (Figs. 1, 5, 55A) e número elevado de zoóides ovicelados condicionado pelo crescimento multiserial (Fig. 55). Verificada na Califórnia, nas costas atlânticas ocidental e oriental, no Mediterrâneo e na África do Sul, a espécie poderia, depois da descrição do seu desenvolvimento prestar-se à embriologia experimental. Visto que espécies de *Bugula* representam o protótipo dos Bryozoa Ectoprocta em muitos Tratados, recomenda-se oferecer aos autores destes, figuras embriológicas correspondentes ao gênero aludido.

3. *B. flabellata* possui colônias monóicas (Fig. 55), compostas de zoóides hermafroditos (Figs. 56-60, o, s). Em oposição ao que foi relatado de *B. sabatieri* e *B. avicularia*, sem cortes comprovativos, verifiquei que os ovócitos são inseminados precocemente, enquanto ainda se encontram no ovário, e totalmente envolvidos pelo folículo (Figs. 57, 60, o). A inseminação é monosperma. O diâmetro dos ovócitos mais jovens inseminados é de 0,019 mm; o dos completamente crescidos de 0,080 mm. A observação concorda com a recentemente publicada dos Ascophora. *B. flabellata* é ligeiramente proterândrica; a fecundação é quasi com certeza realizada por espermatozóides do mesmo zoóide. Como todos os indivíduos da colônia descendem da mesma larva metamorfoseada (ancétrula), também a fecundação recíproca, entre zoóides vizinhos, seria geneticamente autogamia. O poro supra-neural, que possibilitaria fecundação mútua, ocorre nos indivíduos férteis e estéreis de *Bugula*. Verifiquei-o ainda em *Conopeum commensale*. Os oócios de *B. flabellata* abrigam somente um germe de cada vez (Figs. 5-9). Encontrei excep-

cionalmente 2 embriões num oécio, ambos normais e na mesma fase de segmentação. Provieram, provavelmente, de 2 zoóides vizinhos, pois os 2-3 ovócitos em crescimento simultâneo do ovário de *B. flabellata* são sempre de volumes diferentes (Fig. 59, o). Evidenciam sucessão cronológica. A maturação processa-se na cavidade zoecial; o ovo no oécio apresenta sempre as 3 células polares (Fig. 5). A deformação do ovo na passagem pelo poro supra-neural leva frequentemente ao deslocamento das células polares (Fig. 18). Torna-se, por isso, indeterminável o seu eixo primário. Falta, além disso, a posição excêntrica do núcleo da primeira divisão. O ovo, pobre em vitelo, uniformemente distribuído, é esférico (Fig. 1) e homáxon.

4. Como geralmente nos ovos oligoléicitos e homoléicitos, a segmentação é total e quase igual ("adequal"); a formação do embrião, holoblástica. As três primeiras clivagens correspondem ao tipo radial-simétrico; da quarta divisão em diante, a segmentação é irregular. As células polares acham-se situadas entre a superfície ovular e a membrana vitelina (Fig. 5). Esta torna-se visível (v) no ovo abrigado no oécio. Considero meridionais os planos da primeira e segunda clivagens (Figs. 2-4, 10-14), pois é a regra nos embriões holoblásticos de segmentação radial-simétrica. Também a semelhança dos estádios ulteriores do embrião de *B. flabellata* com o dos *Ascophora* justifica a minha interpretação. Nestes, os ovos são elipsóides, e o eixo primário pode ser definido. Com as premissas referidas, tenho por eixo primário do ovo e do embrião de *B. flabellata* a direção que ocorre no plano da 1.^a e da 2.^a clivagens. A 3.^a divisão é equatorial e dá origem a 2 coroas sobrepostas, de 4 blastômeros cada uma (Figs. 15-17). Os 8 blastômeros são iguais entre si e dispostos ao redor de uma cavidade de segmentação (g). A fase de 16 células (Figs. 18-22) origina-se pela 4.^a clivagem, que é meridional. Os planos de divisão dividem ao mesmo tempo todos os blastômeros. Os fusos das mitoses são perpendiculares ao eixo primário presumível. As 8 células marginais do estádio 16 encurvam-se mais que as centrais. O embrião alonga-se, assemelhando-se a um organismo radial-simétrico, monáxon. A direção maior é a futura ântero-posterior. A cavidade de segmentação (g) é espaçosa e aumenta ainda na fase seguinte (h). A 5.^a divisão (Figs. 23-31) processa-se diversamente nas coroas supra e sub-equatorial. Na primeira os planos divisórios são latitudinais, paralelos ao plano da 3.^a clivagem. Produzem duas coroas sobrepostas de 8 blastômeros cada uma (1-8, 9-16). Na coroa sub-equatorial as 4 células centrais (1, 2, 9, 10) são divididas por planos que formam ângulos de ca. de 45° com os planos meridionais das clivagens 1.^a e 2.^a. Desta posição dos planos divisórios resultam 4 blastômeros (29-32) ao redor do polo vegetativo e mais 2 direitos (18,20) e 2 esquerdos (17,19), situados para fora e para cima, contíguos com o equador do embrião. Nas 4 células (5, 6, 13, 14) marginais da coroa sub-equatorial os planos da 5.^a segmentação são quasi paralelos ao plano meridional da 2.^a clivagem. Compõe-se o embrião, agora dissimétrico, de 32 células assim distribuídas: 8 apicais (1-8), (futuro ectoderma da episfera), 8 supra-equatoriais (9-16) (futura coroa), 12 sub-equatoriais (17-28) (futuro ectoderma da hiposfera) e 4 anti-apicais (29-32) (ectoderma ao redor do polo vegetativo e entômeros). É uma celoblástula sub-igual, cuja disposição dos blastômeros corresponde à dos *Ascophora*;

a configuração de taboleiro de xadrez (Heider 1909, p. 153) que se deduz de Vigelius (1886, p. 518) e Calvet (1900, p. 83-84) existe nesta fase (Figs. 27, 31), mas a regularidade na disposição dos blastômeros não é tão perfeita. A 6.^a clivagem é a da gastrulação (Figs. 33, 34, 36-39). Os 8 blastômeros apicais dividem-se latitudinal; os 8 supra-equatoriais, meridionalmente. As 12 células sub-equatoriais dividem-se latitudinalmente; as 4 anti-apicais, paratangencialmente; pela divisão destas últimas surgem 4 entômeros (Fig. 38), blastômeros que não confinam mais com a superfície. A gastrulação processa-se por delaminação localizada (Fig. 32) que leva a uma imigração paucicelular (Fig. 34). Principalmente a metade apical da gástrula presta-se para o confronto com a dos Spiralia, como os Polychaeta: o 1.^o anel (1-8) de *Bugula* é comparável às 4 células em roseta mais 4 da cruz; o 2.^o (9-16) às 8 intermediárias da cintura, o 3.^o (17-32) aos 16 trocoblastos primários; o 4.^o (33-44) aos 12 ectômeros do 2.^o quarteto nos quadrantes a-c; o 5.^o (49-60) à placa somática mais 8 ectômeros do 3.^o quarteto; o 7.^o (45-48) ao 4.^o quarteto e o 6.^o (61-64) topograficamente aos macrômeros. O 6.^o anel de *B. flabellata* não fornece ulteriormente material endodérmico.

5. Os 16 ectômeros (17-32) supra-equatoriais da gástrula dividem-se somente mais uma vez. Desta clivagem meridional surgem 32 células que constituem o primeiro órgão larval ectodérmico, a coroa (Fig. 40, c), muito cedo ciliada. No período seguinte, as células da coroa (Fig. 54, c) crescem de tal modo que ocupam quasi toda a superfície entre os polos apical e oral da larva pronta para a eclosão. A coroa corresponde ao prototróquio da trocófora. Os cílios da coroa fazem girar o embrião no oécio e movimentam a larva durante o curto período de natação livre.

O silhão palial (Figs. 42, 50, k) de *B. flabellata* confina com a coroa, não com o órgão apical. Este forma-se simultaneamente ao órgão piriforme e um pouco antes que o saco interno (Fig. 41, a, p, w). Multiplicação, alongamento e estreitamento das células apicais dão origem ao órgão apical (Fig. 44, a) cujo centro se liga ao órgão piriforme pelo cordão neuro-muscular (Fig. 44, p). Quando retraído pela contração deste, o órgão apresenta-se anelar (Figs. 43, 45, a). Corresponde à placa apical da trocófora, mas é menos importante como centro nervoso, visto ser a vida livre da larva de *Bugula* muito curta. A escassez de ectomesênquima, que existe somente no cordão neuro-muscular é estranha em Protostomia tidos por ancestrais. Entende-se, porém, pela abreviação da vida larval. Nos Entoprocta permanentemente larvais, o mesoblasto larval (ectomesênquima) é mais desenvolvido. Ignora-se a origem da musculatura complicada da larva longeva do tipo Cyphonautes. De acôrdo com uma sugestão de MacBride (1914, p. 388), suponho que seja ectomesenquimática.

Pela proliferação da hiposfera em uma das extremidades do eixo maior do embrião, este torna-se bilateral-simétrico. O órgão piriforme (Fig. 41, p), aí formado, compõe-se de 3 grupos de células claviformes, aprofundadas (Fig. 47, p). O grupo superior, mediano é ligado ao órgão apical pelo cordão neuro-muscular; dois grupos inferiores situam-se lateralmente. A fenda ciliada (Figs. 47, 49, 51, 52 f) começa rasa na parte ântero-superior da hiposfera, aprofundando-se em direção pósteroinferior. Entre os órgãos larvais ectodérmicos, a fenda e o órgão piri-

forme são os menos significativos; faltam nos Cyclostomata e em *Paludicella articulata*, da qual, aliás, só se conhece a larva jovem. Fenda ciliada e órgão piriforme são privativos dos Ectoprocta, não havendo homologias topográficamente rigorosas nos Entoprocta, nem alusões na actinótroca ou na trocófora. Apenas a larva buguliforme de *Cephalodiscus indicus* Schepotieff (Pterobranchia) possui no campo glandular e no aprofundamento ventral estruturas que considero, com Braem (1911) e Heider (1928), homólogas ao órgão piriforme e à fenda ciliada, respectivamente.

Pouco depois de se esboçarem os órgãos apical e piriforme, surge o primórdio do saco interno (Fig. 41, w). As células ectodérmicas da hiposfera, caudalmente ao polo anti-apical, tornam-se mais altas, multiplicam-se e formam u'a massa compacta de células aprofundadas (Fig. 47, w). O processo da origem do saco interno concorda com o correspondente dos Ascophora. As descrições de Vigelius e Calvet, sobre invaginação do saco interno de *Bugula*, referem-se, evidentemente, a um estágio mais adiantado. Neste, as células aprofundadas epiteliaizam-se, dispondo-se radialmente ao redor de ligeira depressão da superfície (Fig. 44, w). Nesta fase já começa a secreção (Figs. 47, 53, w) das células do saco interno, destinada a colar a ancéstrula ao substrato. No início, ocorre revestimento coerente da face interna do saco por células parenquimáticas (Figs. 41, 44), desfazendo-se porém mais tarde. O saco interno é o maior órgão da larva (Fig. 46, w) e representa a parede do corpo do animal metamorfoseado. Corresponde aos órgãos advestibulares dos Entoprocta, especialmente ao basal. Lembra o tubo ventral dos Phoronidea que se evagina na metamorfose. Também o primórdio do metasoma (tronco) da endolarva de *Polygordius* situa-se, no início, pre-analmente.

Os 4 entômeros (45-58) originados na gastrulação (Fig. 38) multiplicam-se, sem que haja acréscimo ulterior de elementos externos. No começo da organogênese, o embrião ainda não é alimentado. Por isso, resultam as divisões dos entômeros e dos ectômeros em diminuição do tamanho dos componentes do embrião. Somente as 32 células da coroa, que não se dividem mais, permanecem volumosas. Antes da 7.^a e última divisão do anel supra-equatorial, os entômeros formam o arquênteron (Fig. 35). É este na realidade o primeiro órgão larval, mas, é transitório, desagregando-se rapidamente. Os produtos das divisões seguidas preenchem o protocela larval com entômeros. Grupos destes formam o espessamento interno (Figs. 42, 45, m) ao redor do órgão apical e cordão neuro-muscular. Materialmente, o espessamento provém do endoderma primário (mesendoderma). Teoricamente, pode ser considerado endomesênquima. O confronto com os Phylactolaemata e Phoronidea justifica tal concepção. Nos primeiros é suprimido o endoderma primário, antes de formar arquênteron. A ontogênese destes Briozoos límnicos é abreviada, a nutrição do germe cabe à colônia materna. Epiderme ectodérmica e revestimento endomesodérmico (somatopleura) da cavidade do corpo são os primeiros produtos da organogênese larval. Aparelho nutritivo e esplanopleura originam-se depois, por invaginação da epiderme e somatopleura. Nos Phoronidea, separam-se cedo endomesoderma e enteroderma, funcionando ambos. *Bugula* ocupa posição intermediária. Desen-

volve arquênteron, mas percorre rapidamente a fase foronóide. O intestino larval não chega a funcionar, pois o ectoderma vizinho não desenvolve estomodeo e proctodeo larvais (Cyphonautes, actinótroca). A hiposfera de *Bugula*, cuja vida livre como larva é efêmera, desenvolve somente órgãos necessários para a fundação e a vida da colônia. São o órgão piriforme, que escolhe o lugar da fixação, e o saco interno, o cistídio da ancêstrula. O último, invaginado na larva, deixa a superfície desta livre, para o grande órgão locomotor (Fig. 54, c). Perto da camada matriz (órgão apical) do primeiro polipídio, concentra-se o espessamento interno, o material de revestimento da cavidade definitiva do corpo. Esta é, evidentemente, um deuterocele limitado por somatopleura e esplanco-pleura.

6. Cada zoóide fértil de *B. flabellata* produzirá, na baía de Santos, provavelmente 3 larvas como termo médio. Para o excesso de óvulos produzidos pelo ovário provavelmente não haverá mais polipídios que os possam levar ao oécio, pois os zoóides basilares da colônia perdem a capacidade de regenerar o polipídio. A Figura 55 mostra a correlação entre embriogênese, desenvolvimento da placenta (t) e crescimento dos ovócitos (o) no ovário. Na ponta do ramo (1), há oécios vazios e ovócitos crescidos (o); mais para baixo (2), embriões jovens combinados com placentas (t) ainda inativas e ovócitos pequenos (o). Mais proximalmente (3, 4, 5), seguem embriões adiantados com placentas altas (t) e larvas maduras combinadas com polipídios subjacentes (d) em degeneração. Repetem-se, mais para baixo, ovócitos crescidos (o), os segundos dos ovários respectivos, e novos polipídios (x) regenerativamente originados, prontos para transportar os ovos aos oécios.

A literatura (*Lophopus*, *Callopora*, *Thalamoporella*) faz reconhecer influência do ovário sobre o oécio, que deve ser hormonal. Em certos casos, p. e., em *B. flabellata* o embrião atua também sobre o ovário. Com o progresso da segmentação aumenta o metabolismo do embrião. Isto poderia influenciar o ovário. Como é conhecido de outros embriões, também o de *Bugula* poderia consumir os vários componentes deutero-plasmáticos com intensidade diversa nas épocas sucessivas da sua vida. Estas diferenças qualitativas poderiam agir sobre o ovário. Haveria portanto diversidades quantitativas e qualitativas do metabolismo embrionário, possivelmente responsáveis pelo ritmo ovárico. O estado do tecido placentário corresponde, em *B. flabellata*, ao do embrião e, com isso, ao do ovário. Mas, visto que placenta inexistente nas espécies sem alimentação no oécio, parece improvável que influencie, diretamente a gônada, em *B. flabellata*. A degeneração do polipídio pode ser acelerada pelas exigências dos numerosos embriões nutridos nos oécios (*B. flabellata*), e pode até ser condicionada mecanicamente nas espécies, cujo embrião se desenvolve dentro do zoóide, transformando-o de gastrozoóide em gonozoóide. Todavia, a formação do "corpo bruno" não é privativa dos zoóides férteis. Em espécies de poucos oécios (*B. turrita*), os numerosos indivíduos estéreis podem contribuir para alimentar os poucos embriões simultaneamente em desenvolvimento. Nestes casos, a degeneração dos polipídios independeria das necessidades embrionárias. Mesmo em *B. flabellata* nem sempre coincide a reconstituição do polipídio com a

maturação do ovo que, então, terá de esperar na cavidade zooidal, até que o novo polípidio esteja evaginável.

8 — Summary

1. In Palaeontology and Zoology the Bryozoa have transformed from an insignificant group vaguely annexed to various phyla of the Invertebrates to a unit that deserves general interest. Bryozoa have proved their great value in the most detailed stratigraphic correlation. Although Bryozoa are Protostomia (Hypogastrica), they are related with the Pterobranchia, a class of the Enteropneusta (Deuterostomia or Pleurogastrica). Any connection of Proto- and Deuterostomia can be imagined only at the root of the Triploblastica (Coelomata). The system of the Protostomia must therefore begin with the Bryozoa and the neighbouring classes Phoronidea and Brachiopoda. The phylum Tentaculata constituted by these 3 classes begins the series of the Protostomia, and the Enteropneusta (classes Helminthomorpha and Pterobranchia) that of the Deuterostomia. The examples of other sessil animals show how important the study of embryology and larvae is for the understanding of the generally very complicate adult stages. Independently of the position of the Cheilostomata in the system of the Bryozoa Ectoprocta Gymnolaemata, the embryology of this sub-order with more than 80% of the species of the class requires especial study. For such *Bugula flabellata* is recommendable. The species has relatively large eggs (Fig. 1, 5, 55A) and a great number of ovicelled zooids due to the multiserial growth (Fig. 55). As the species occurs on the coast of California, in the western and eastern Atlantic, the Mediterranean and at the coast of South Africa, it might serve for experimental embryology after the exact description of its normal development. As species of *Bugula* are the prototype of the Bryozoa Ectoprocta in many text-books, it seems useful to offer for such books embryological illustrations that refer to the mentioned genus.

3. *Bugula flabellata* has monoecious colonies (Fig. 55) composed of hermaphroditic zooids (Fig. 56-60, o, s). In contrast to records for *B. sabatieri* and *B. avicularia* not confirmed by sections I found the ovocytes of *B. flabellata* precociously inseminated while they are still in the ovary surrounded by the follicle (Fig. 57, 60, o). Insemination is monospermic. The diameter of the youngest inseminated ovocyte is 0,019 mm., that of the fully grown ones 0,080 mm. My observation agrees with the recently published one referring to ascophorous Cheilostomata. *B. flabellata* is slightly protandrous; fertilization is almost certainly realized by sperms of the same zooid. As all individuals of a colony descend from the same metamorphosed larva (ancestrula), also reciprocal fertilization of neighbouring zooids would be genetic autogamy. The supra-neural pore that makes mutual fertilization possible occurs in sterile as well as fertile individuals of *Bugula*. I also verified it in *Conopeum commensale*. The oecia of *B. flabellata* lodge only one embryo at a time (Fig. 5-9). Exceptionally I found two embryos in the same ovicell, both normal and in the same stage of cleavage. They probably came from 2 neighbouring

zooids, as the 2-3 ovocytes growing simultaneously in the ovary of *B. flabellata* always are of different size (Fig. 59, o), in consequence of their chronological succession. Maturation proceeds in the zooeccial cavity; the egg in the ooeccium shows always the 3 polocytes (Fig. 5). By the deformation of the egg during its passage through the supra-neural pore the polocytes are frequently dislocated (Fig. 18); then the primary axis of the egg cannot be defined. Also the eccentric position of the fusion-nucleus is not recognizable. The yolk is scarce and distributed uniformly in the spherical (Fig. 1) and homaxonous egg.

4. As is the rule in oligolecithal and homolecithal eggs, cleavage is total and nearly equal (adequal), and the formation of the embryo holoblastic. The first three divisions are radial, from the fourth division forward the cleavage is irregular. The polocytes lie between the surface of the egg and the vitelline membrane (Fig. 5, v). The latter becomes visible when the egg is lodged in the ooeccium. I consider the planes of the first and second division (Fig. 2-4, 10-14) as meridional, as this direction is typical of holoblastic embryos with radial-symmetrical cleavage. Also the resemblance between the later stages of the embryo of *B. flabellata* and those of the Ascophora justifies my interpretation. In the latter Section the eggs are ellipsoid and the primary egg-axis can be defined. Under these suppositions I consider the primary axis of the egg (and the embryo) of *B. flabellata* the direction that lies in the planes of the first and of the second division. The 3. division is equatorial and gives origin to two circles, one above the other, each composed of 4 blastomeres (Fig. 15-17). The blastomeres are of equal size and disposed around a segmentation cavity (g). The 16-cell stage (Fig. 18-22) originates with the fourth division that is meridional. The spindles of these mitoses are vertical to the supposed primary axis. The planes of this cleavage divide all blastomeres simultaneously. The 8 marginal cells of the stage 16 are more curved than the central ones. In this phase the embryo stretches and resembles a radial-symmetrical monaxonous organism. The longer axis lies in the future antero-posterior direction. The segmentation cavity (g) is spacious and enlarges still more in the following stage (h). The fifth division (Fig. 23-31) proceeds differently in the supra- and the sub-equatorial ring. In the first the dividing planes are latitudinal, parallel to the plane of the 3. cleavage. Thus two superposed rings of 8 blastomeres each are produced (1-8, 9-16). The four central cells (1, 2, 9, 10) of the sub-equatorial ring are divided by planes that form angles of approximately 45° with the meridional planes of the 1., 2. and 3. division. From this position of the dividing planes result 4 blastomeres (29-32) that lie around the vegetative pole and two (18, 20) right and two left (17, 21) ones, situated upwards and outwards, contiguous with the equator of the embryo. In the 4 marginal cells (5, 6, 13, 14) of the sub-equatorial ring the planes of the 5. cleavage are almost parallel to the meridional plane of the 2. division. The embryo is now disymmetrical (bi-radial) and composed of the following 32 cells: 8 apical ones (1-8), the future ectoderm of the episphere, 8 supra-equatorial cells (9-16), the future corona, 12 sub-equatorial blastomeres (17-28), the future ectoderm of the hyposphere and 4 anti-apical cells (29-32), future ectoderm around the vegetative pole and endomeres. It is an adequal coeloblastula; the distri-

bution of the blastomeres corresponds to that in the Ascophora. The chequered configuration (Heider 1909, p. 153), as drawn by Vigelius (1886, p. 518) and Calvet (1900, p. 83-84), in fact exists in this stage (Fig. 27, 31), but the regularity in the disposition of the blastomeres is not so perfect. The 6. cleavage is that of gastrulation (Fig. 33-34, 36-39). The 8 apical cells divide latitudinally, the 8 supra-equatorial ones meridionally. The 12 sub-equatorial blastomeres divide latitudinally, the 4 anti-apical ones para-tangentially, and the latter give rise to 4 endomeres (Fig. 38), cells that do no longer confine with the surface. This type of gastrulation is a localized delamination (Fig. 32) that produces a pauci-cellular immigration (Fig. 34). Principally the apical half of the gastrula can be compared with that of the Spiralia, viz., the Polychaeta: the first ring (1-8) of *Bugula* is comparable to the apical rosette plus the annelidan cross; the second ring (9-16) to the intermediate girdle cells; the third (17-32) to the primary trochoblasts; the fourth (33-44) to the 12 ectomeres of the second quartette in the quadrants a-c; the fifth (49-60) to the somatic plate plus 8 ectomeres of the third quartette; the seventh (45-48) to the fourth quartette and the sixth (61-64) topographically to the macromeres. The 6. ring of *B. flabellata* does not furnish further endoderm.

5. The 16 supra-equatorial ectomeres (17-32) of the gastrula divide only once more. By this meridional cleavage 32 cells originate that constitute the first larval organ, the very early ciliated corona (Fig. 40, c). Afterwards the cells of the corona (Fig. 54, c) grow so much that they occupy almost the whole surface between the apical and the oral pole of the larva ready to leave the ovicell. The corona corresponds to the prototroch of the trochophora. The beating of the cilia of the corona turns the embryo around in the oecium and moves the larva during the short free swimming period. The pallial (aboral) groove (Fig. 42, 50, h) of *B. flabellata* confines to the corona but not to the apical organ. The latter appears at the same time as the pyriform organ and a little earlier than the internal sac (Fig. 41, a, p, w). Proliferation, stretching and narrowing of the apical cells give rise to the apical organ (Fig. 44, a), the center of which is connected with the pyriform organ by the neuromuscular cord (Fig. 44, p). The apical organ assumes the form of a ring (Fig. 43, 45, a) by contraction of the cord. It corresponds to the apical plate of the trochophora, but is less important as a nervous center, because the free life of the *Bugula*-larva is very short. The scarcity of ectomesenchyma, that only exists in the neuro-muscular cord, is strange in supposedly primordial Protostomia. But it can be understood by reason of the abbreviated free life. In the permanently larva-like Entoprocta the larval mesoblast or ectomesenchyma is much richer developed. The origin of the musculature that occurs in the longevous *Cyphonautes* is unknown. According with a suggestion of MacBride (1914, p. 388) I suppose that these muscles are ectomesenchymatic.

The embryo becomes bilateral-symmetrical by proliferation of the hyposphere at one of the ends of the embryo's longer axis. The pyriform organ (Fig. 41, p) that develops here consists of three groups of club-shaped cells protruding inward (Fig. 47, p). The upper median group

is connected with the apical organ by the neuro-muscular cord; the two lower groups lie laterally. The ciliated cleft (Fig. 47, 49, 51, 52, f) begins shallow in the upper part of the hyposphere and deepens downward. The cleft and the pyriform organ are the less important ectodermic larval organs. They are wanting in the larvae of the Cyclostomata and *Paludicella articulata*; the latter, it is true, is only known in a young stage. The cleft and the pyriform organ occur only in the Ectoprocta and have no topographically exact homologies in the Entoprocta nor allusions in the actinotrocha and trochophora. Only the buguliform larva of *Cephalodiscus indicus* Schep. (Pterobranchia) has in its ventral groove and glandular field structures that I with Braem (1911) and Heider (1928) consider as homologous to the cleft and the pyriform organ respectively.

A little after the appearance of the apical and pyriform organ the primordial of the internal sac or sucker (Fig. 41, w) develops. The ectodermic cells of the hyposphere caudally to the vegetative pole become higher, multiply and produce a compact mass of cells that protrudes inward (Fig. 47, w). The development of the internal sac agrees with the correspondent process in the Ascophora. Vigelius' and Calvet's descriptions of an invagination of the internal sac in *Bugula* evidently refer to a more developed state. Then the protruding cells form an epithelium and dispose themselves radially around a slight depression of the surface (Fig. 44, w). Already in this stage the secretion (Fig. 47, 53, w) in the cells of the internal sac appears. This secretion is destined to fasten the ancestrula to the substratum. At first the inner surface of the sac is covered by a coherent layer of parenchymatic cells (Fig. 41, 44), but later on they disaggregate. The internal sac is the biggest organ of the larva (Fig. 46, w) and represents the body-wall of the metamorphosized animal. It corresponds to the advestibular organs of the Entoprocta, especially to the basal one. It resembles the ventral tube of the Phoronidea that is everted during metamorphosis. Also the primordial of the metasoma (trunk) of the endolarva of *Polygordius* lies, at first, in front of the anus.

The 4 endomeres (45-48) that had originated by gastrulation (Fig. 38) multiply without addition of further external elements. The embryo is not yet nourished in the beginning of the organogenesis. Therefore the result of the divisions of ectomeres and endomeres is a diminution of size of the embryo's components. Only the 32 corona-cells that no longer divide continue volumous. Previous to the 7. and last division of the supra-equatorial ring the endomeres form an archenteron (Fig. 35). The latter is in fact the first larval organ, but it is a transitory one that disaggregates rapidly. The products of the following divisions fill the larval protocoele up with endomeres. Groups of these form the internal thickenings (Fig. 42, 45, m) that lie around the apical organ and the neuro-muscular cord. Materially the thickenings arise from primary endoderm (mesendoderm). Theoretically they may be considered as endomesenchymatic. Comparison with the Phylactolaemata and Phoronidea justifies this idea. In the former the primary endoderm is suppressed before it forms an archenteron. The ontogeny of these fresh-water Bryozoa is abbreviated and the embryos are nourished by the maternal colony. The ectodermic epidermis and the endomesodermic lining (soma-

topleura) of the body-cavity are the first products of the larval organogenesis. The digestive apparatus and the splanchnopleura originate much later by invagination of epidermis and somatopleura. In the Phoronidea endomesoderma and enteroderma separate early and both are functioning. *Bugula* occupies an intermediate position. It develops an archenteron, but the phoronidean stage is run through rapidly. The larval intestine does not come to function, because the neighbouring ectoderm does not develop larval stomodaeum and proctodaeum, as in Cyphonautes and the actinotrocha. The hyposphere of *Bugula*, the free-living larval period of which is ephemeral, develops only the organs that are necessary for the foundation of the colony and its life. These are the pyriform organ that chooses the place for settlement and the internal sac, the body-wall of the ancestrula. The internal sac remains invaginated in the larva and leaves the whole surface to the big locomotory organ (Fig. 54, c). Near the apical organ, the layer that produces the first polypide, the internal thickenings are concentrated and form the material for the lining of the definitive body-cavity. This cavity is evidently a deuterocele lined by somatopleura and splanchnopleura.

6. Every fertile zooid of *B. flabellata* produces 3 larvae on an average in the bay of Santos. For the excess of eggs furnished by the ovary there will probably not develop any more polypides to conduct them into the ovicell, because the basal (proximal) zooids of the colony lose the capacity to regenerate polypides. Figure 55 shows the correlation between embryogenesis, development of the placenta (t) and growth of the ovocytes (o) in the ovary. At the tip of the branch (1) the ovicells are empty and the ovocytes large; farther downward (2) occur young embryos with still inactive placentae and small ovocytes (o). Proximally (3, 4, 5) follow more developed embryos with high placentae (t) and full-grown larvae combined with degenerated polypides (d) in the subjacent cystids. Still farther down there are again big ovocytes (o), the second ones of the respective ovaries, and new polypides (x) originated by regeneration are ready to conduct the eggs into the ovicells.

The literature (*Lophopus*, *Callopora*, *Thalamoporella*) shows the influence of the ovary on the ovicell that must be hormonal. In certain cases, f. ex. *B. flabellata*, also the embryo acts upon the ovary. With the progress of cleavage the metabolism of the embryo augments. Such an increase might influence the ovary. As it is known from other embryos also that of *Bugula* may consume the various components of its yolk with different intensity in the successive periods of its life. These qualitative differences could act upon the ovary. From the said we can conclude that quantitative and qualitative diversities of the embryonic metabolism exist and that these may be responsible for the ovarian rhythm. In *B. flabellata* the state of the placental tissue corresponds to that of the embryo and therewith to that of the ovary. But as there are many species without nourishing in the ovicell and without placenta a direct influence of the placenta upon the gonad in *B. flabellata* seems improbable. The degeneration of the polypides may be accelerated by the exigencies of the numerous embryos nourished in the oocelia (*Bugula flabellata*) and can even be conditioned mechanically in the species the

embryos of which develop within the zooids transforming a "gastrozoid" into a "gonozoid". However the formation of brown bodies is not restricted to fertile zooids. In species with few ovicells (*Bugula turrita*) the numerous sterile zooids can contribute to nourish the few embryos that develop simultaneously. In such cases the degeneration of the polypides does not depend upon the embryonic necessities. Even in *Bugula flabellata* the re-establishment of the polypide does not always coincide with the maturation of the egg; in this case the egg must stay in the zoecial cavity till the new polypide is capable of being everted.

9 — Bibliografia

- An der Lan, H. 1936**, Ergebnisse einer Reise in Grönland. 7. Acoela I. Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. v. 99, p. 289-330 t. 1-3. Köbenhavn. **Barrois, J. 1877**, Mémoire sur l'Embryologie des Bryozoaires. 305 p. 16 t. Lille (Imprimerie & Librairie de Six-Horemans). **1880**, Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires. Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 6 v. 9 (1879-1880) article n.º 7 p. 1-67 t. 13-16. Paris. **1886**, Mémoire sur la métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 7 v. 1, p. 1-94 t. 1-4. Paris. **Bassler, R. S. 1922**, The Bryozoa, or Moss-Animals. Smithsonian. Rep. 1920, p. 339-380 t. 1-4. Washington, D. C. **du Bois-Reymond Marcus, E. 1944**, Notes on fresh-water Oligochaeta from Brazil. Com. Zool. Hist. Nat. Montevideo v. 1, n. 20, p. 1-8 t. 1-2. Montevideo. **Bonnevie, K. 1907**, Untersuchungen über Keimzellen. 2. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. Jen. Zeitschr. Naturwiss. v. 42 (N. F. v. 35), p. 567-598 t. 32-35. Jena. **Borg, F. 1924**, One some remarkable species of Cyclostomatous Bryozoa. Meddel. Göteborg Mus. Zool. Avdeln. 35. Göteborg. Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handl. ser. 4 v. 28 n.º 4, p. 1-34. Göteborg **1926**, Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. Zool. Bidr. Uppsala v. 10, p. 181-507 t. 1-14 Uppsala. 1930, Moostierchen oder Bryozoen (Ectoprocten). F. Dahl, Tierw. Deutschl. pars 17, p. 25-142 f. 1-193. Jena (G. Fischer). **1947**, Zur Kenntnis der Oekologie und des Lebenszyklus von *Electra crustulenta*, etc. Zool. Bidr. v. 25, p. 334-377. Uppsala. **Borradaile, L. A. e outros 1941**, The Invertebrata. 2.ª ed. XV+725 p. 483 fg. Cambridge (University Press). **Braem, F. 1896**, Die geschlechtliche Entwicklung von *Paludicella Ehrenbergii*. Zool. Anz. v. 19, p. 54-57. Leipzig. **1897**, Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. Zoologica fasc. 23, p. 1-96, t. 1-8 Stuttgart. **1911**, Pterobranchier und Bryozoen. Zool. Anz. v. 38, n.º 24, p. 546-551. Leipzig. **Calvet, L. 1900**, Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. Trav. Inst. Zool. Montpellier n. sér. Mém. 8, 488 p. 13 t. Montpellier & Paris. **Canu, F. & Bassler, R. S. 1920**, North American Early Tertiary Bryozoa. Smithsonian. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. n.º 106, p. 1-879 t. 1-162. Washington, D. C. **Conklin, E. G. 1902**, The embryology of a Brachiopod, *Terebratulina*, etc. Proc. Americ. Philos. Soc. v. 41 n.º 168, p. 41-76 t. 1-10. Philadelphia, Pa. **Cori C. I. 1936**, Kamptozoa. Bronn, Klass. & Ordn. Tierreichs v. 4, 2.ª parte, 4.º livro, 119 p. 105 fig. Leipzig (Akadem. Verlagsges.). **1941**, Bryozoa. W. Kükenthal & Th. Krumbach, Handb. Zool. v. 3, pars 2, fasc. 15-16. Berlin & Leipzig (não visto por mim; citado seg. Silén, L. 1944, p. 107). **Dawydoff, C. 1928**, Traité d'Embryologie Comparée des Invertébrés. XIV+930 p. 509 fig. Paris (Masson & Cie.). **Ekman, S. 1935**, Tiergeographie des Meeres. XII+542 p. 244 fig. Leipzig (Akadem. Verlagsges.). **Gerould, J. H. 1906**, The development of *Phaseolozoma* (Studies on the

Embryology of the Sipunculidae II). Zool. Jahrb. Anat. v. 23, p. 76-162 t. 4-11. Jena.

Gerwerzhagen, A. 1913, Untersuchungen an Bryozoen. Sitz. Ber. Heidelb. Akad. Wiss. Mathem.-Naturwiss. Klasse, Abtlg. B., Biol. Wissensch. Jahrg. 1913, 9. Abhdlg., p. 1-16. Heidelberg.

Goette, A. 1902, Lehrbuch der Zoologie. XII+504 p. 512 fig. Leipzig (W. Engelmann).

1921, Die Entwicklungsgeschichte der Tiere. V+380 p. 102 fig. Berlin & Leipzig (W. de Gruyter).

Grave, B. H. 1930, The natural history of Bugula flabellata at Woods Hole, etc. Journ. Morphol. v. 49, p. 355-379 5 fig., 2 tab. Philadelphia, Pa.

1933, Rate of growth and age of sexual maturity of certain sessile organisms. Biol. Bull. v. 65 n.º 3, p. 375-386. Woods Hole, Mass.

Harmer, S. F. 1887, Sur l'Embryogénie des Bryozoaires Ectoproctes. Arch. Zool. expér. génér. sér. 2 v. 5, p. 443-458 t. 27-28. Paris.

1891, On the British Species of Crisia. Quart. Journ. micr. Sci. n. ser. v. 32, p. 127-181 t. 12. London.

1893, On the Occurrence of Embryonic Fission in Cyclostomatous Polyzoa. Quart. Jour. micr. Sci. n. ser. v. 34, p. 199-241 t. 22-24. London.

1898, On the Development of Tubulipora, etc. Quart. Journ. micr. Sci. n. ser. v. 41, p. 73-157 t. 8-10. London.

1905, The Pterobranchia of the Siboga Expedition. Sib. Exp. v. 26 bis, p. 1-132 t. 1-14. Leiden.

1926, The Polyzoa of the Siboga Expedition, part 2, Cheilostomata Anasca. Sib. Exp. v. 28 b, p. 181-501 t. 13-14. Leiden.

1931, Recent Work on Polyzoa. Pres. Addr. Proc. Linn. Soc. London 1930-1931. Sess. 143, pt. 8, p. 113-168. London.

Hastings, A. B. 1930, Cheilostomatous Polyzoa from the . . . Panama Canal, etc. Proc. Zool. Soc. London 1929, pt. 4 (1930), p. 697-740 t. 1-17. London.

1941, The British Species of Scruparia. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 11 v. 7, p. 465-472. London.

Heider, K. 1893, Bryozoa Ectoprocta. E. Korschelt & K. Heider, Lehrb. vergl. Entw. wirbell. Thiere. Spec. Theil, fasc. 3, cap. 32, p. 1187-1232. Jena (G. Fischer).

1909, Furchung und Keimblätterbildung. E. Korschelt & K. Heider, Lehrb. vergl. Entw. wirbell. Thiere, 1.^a & 2.^a ed. Allgem. Theil, fasc. 3, p. 1-470, 321 fig. Jena (G. Fischer).

1914, Phylogenie der Wirbellosen, Die Kultur der Gegenwart. 3. Teil, 4. Abtlg. v. 4, p. 435-529. Leipzig & Berlin (B. G. Teubner).

1928, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen. Die Kultur der Gegenwart. 3. Teil, 4. Abtlg. v. 2. Hälfte (1913), p. I-IV (1928), 175-332. Leipzig & Berlin (B. G. Teubner).

Johansson, K. E. 1937, Ueber Lamellisabella und ihre systematische Stellung. Zool. Anz. v. 117, fasc. 1-2, p. 23-26, Leipzig.

1939, Lamellisabella sachsii Uschakow, ein Vertreter einer neuen Tierklasse Pogonophora. Zool. Bidr. Uppsala v. 18, p. 253-268 t. 1. Uppsala.

Joliet, L. 1877, Contributions à l'Histoire des Bryozoaires des Côtes de France. Arch. Zool. expér. génér. (sér. 1) v. 6 p. 193-304 (1-112 da separata) t. 6-13. Paris.

Jullien, J. 1888, Bryozoaires. Mission du Cap Horn v. 6, p. 1, 1-1,92 t. 1-15. Paris.

Korschelt E. 1936, Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere v. 1, XX+536 p. 560 fig. Jena (G. Fischer).

Kozłowski, R. 1947, Les affinités des Graptolithes. Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc. v. 22 n.º 2, p. 93-108. Cambridge (England).

Kraepelin, K. 1892, Die deutschen Süßwasser-Bryozoen. II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil. Abhandl. Naturwiss. herausgeg. Naturw. Ver. Hamb. v. 12, pars 2, p. 1-67 t. 1-5. Hamburg.

1896, Phagoocyten bei Bryozoen. Zool. Anz. v. 19, p. 507-508. Leipzig.

Kupelwieser, H. 1905, Untersuchungen über den Cyphonautes. Zoologica v. 19 fasc. 46, p. 1-50 t. 1-5. Stuttgart.

Levinsen, G. M. R. 1909, Morphological and Systematic Studies on the Cheilostomatous Bryozoa. VII+431 p. 27 t. Copenhagen (Nationale Forfatteres Forlag. Fr. Bagge).

Lynch, W. F. 1947, The behavior and metamorphosis of the larva of Bugula neritina, etc. Biol. Bull., v. 92, n.º 2, p. 115-150. Woods Hole, Mass.

MacBride, E. W. 1914, Text-book of Embryology. v. 1, Invertebrata. XXXII+692 p. London (MacMillan & Co.).

Marcus, E. 1926, Bryozoa. G. Grimpe, Tierw. Nord.

& Ost-See, Pars 7 c, p. 1-100. Leipzig. **1926a**, Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. Zool. Jahrb. Syst. v. 52, p. 1-102 t. 1-2. Jena. **1930**, Bryozoa. Tabulae Biologicae v. 6 (Suppl. 2), p. 311-327. Berlin (W. Junk.). **1934**, Ueber *Lophopus crystallinus* (Pall.). Zool. Jahrb. Anat. v. 58, p. 501-606. Jena. **1936**, Sobre o sistema natural dos Bryozoários. Bol. Biol. n. sér. v. 2 n.º 4, p. 129-135. S. Paulo. **1938**, Bryozoários marinhos brasileiros II. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S. Paulo v. 4, Zoologia n.º 2, p. 1-196 t. 1-29. S. Paulo. **1939**, Bryozoários marinhos brasileiros III. *ibid.* v. 13, Zoologia n.º 3, p. 111-353 t. 5-31. S. Paulo. **1940**, Mosdyr. Danmarks Fauna fasc. 46, 401 p. 221 Fig. Köbenhavn (G. E. C. Gads Forlag). **1940a**, Sobre a interferencia da propagação vegetativa na gamogonia. Annaes Acad. Bras. Sci. v. 12 n.º 1, p. 1-16. Rio de Janeiro. **1941**, Sobre Bryozoa do Brasil. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S. Paulo v. 22, Zoologia n.º 5, p. 3-208 t. 1-18. S. Paulo. **1941a**, Sobre o desenvolvimento do Bryozoário *Synnotum aegyptiacum*. Arq. Cirurgia Clin. e Exper. v. 5, p. 227-234. São Paulo. **MacDougall, K. D. 1943**, Sessile marine Invertebrates of Beaufort, North Carolina. Ecol. Monogr., v. 13, n.º 3 321-374. Durham, N. C. **Miller, M. A. 1946**, Toxic effects of copper on attachment and growth of *Bugula neritina*. Biol. Bull., v. 90, n.º 2 p. 122-140. Woods Hole, Mass. **Nikiforova, A. 1936**, Boundary between the Permian and the Carboniferous .. on the Basis of the Bryozoa, etc. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS 1936, v. 3 (12) n.º 9 (104), p. 435-438. Leningrad. **Nitsche, H. 1869**, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. 1. Heft. Zeitschr. wiss. Zool. v. 20 fasc. 1, p. 1-36 t. 1-3. Leipzig. **1872**, Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Bryozoen. Zeitschr. wiss. Zool. v. 22, p. 467-472. Leipzig. **Ostroumoff, A. A. 1885**, Extrait de l'oeuvre sur la morphologie des Bryozoaires marines. Zool. Anz. v. 8, p. 577-579. Leipzig. **Pace, R. M. 1906**, On the early stages in the development of *Flustrella hispida* (Fabr.) etc. Quart. Journ. micr. Sci. n. ser. v. 50, p. 435-478 t. 22-25. London. **Paltschikowa-Ostroumowa, M. W. 1925**, Kurze Bemerkungen über den Ovidukt bei den Bryozoen. Zool. Anz. v. 65 fasc. 3-4, p. 100-102. Leipzig. **Parker, T. J. & Haswell, W. A. 1940**, A Text-Book of Zoology v. 1, XXXII+770 p. 733 fig. London (MacMillan & Co.). **Pergens, E. 1889**, Untersuchungen an Seebryozoen. Zool. Anz. v. 12, p. 504-510; 526-533. Leipzig. **Prouho, H. 1890**, Recherches sur la larve de la *Flustrella hispida*. Arch. Zool. expér. génér. sér. 2 v. 8. p. 409-459 t. 22-24. Paris. **1892**, Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. expér. génér. sér. 2 v. 10, p. 557-656 t. 23-30. Paris. **Reinhard, W. W. 1880**, Zur Kenntnis der Süßwasser-Bryozoen. Zool. Anz. v. 3, p. 208-212. Leipzig. **Reisinger, E. 1938**, Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Fortschritte der Zoologie v. 3, p. 35-54. Jena. **Repiachoff, W. 1875**, Zur Entwicklungsgeschichte der *Tendra zostericola*. Zeitschr. wiss. Zool. v. 25 fasc. 2, p. 129-142 t. 7-9. Leipzig. **Schepotieff, A. 1908**, Die Pterobranchier, 2. Teil. Zool. Jahrb. Anat. v. 25, p. 405-494 t. 12-14 b. Jena. **1909**, Die Pterobranchier des Indischen Ozeans. Zool. Jahrb. Syst. v. 28 (1910) fasc. 2 (1909), p. 429-448 t. 7-8. Jena. **Seeliger, O. 1906**, Ueber die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. Zeitschr. wiss. Zool. v. 84, p. 1-78 t. 1-4. Leipzig. **Selys-Longchamps, M. de 1907**, Phoronis. Fauna & Flora Golf. Neapel, Monogr. 30, IX+280 p. 12 t. Berlin (R. Friedländer & Sohn). **Silén, L. 1942**, Origin and Development of the Cheilostomatous Stem of Bryozoa. Zool. Bidr. Uppsala v. 22, p. 1-59. Uppsala. **1944**, The anatomy of *Labiostomella gisleni*, etc. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. ser. 3 v. 21, n.º 6, p. 1-111 t. 1-5. Stockholm. **1945**, The main features of the development of the ovum, embryo and oecium in the oociferous Bryozoa Gymnolaemata. Ark. Zool. v. 35A, n.º 7, p. 1-34. Stockholm. **Stach, L. W. 1938**, Observations on *Carbasea indi-*

visa Busk. Proc. Zool. Soc. London ser. B v. 108, p. 389-399 t. 1-2. London. **Uschakow, P. 1933**, Eine neue Form der Familie Sabellidae. Zool. Anz. v. 104, fasc. 7-8, p. 205-208. Leipzig. **Van der Horst, C. J. 1939**, Hemichordata. Bronns Kl. Ordn. d. Tierreichs v. 4, IV. Abtlg. 2. Buch, Teil 2, XIII+737 p. Leipzig (Akadem. Verlagsges.). **Vigelius, W. J. 1884**, Die Bryozoen ... Willem Barents ... 1880 & 1881, Bijdr. Dierk. v. 11, p. 1-104 t. 1-8. Amsterdam. **1886**, Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mitteil. Zool. Stat. Neapel v. 6 fasc. 4, p. 499-541 t. 26-27. Berlin. **Voigt, E. 1930**, Morphologische und stratigraphische Untersuchungen über die Bryozoenfauna der oberen Kreide, Leopoldina. Ber. Kaiserl. Leopold. Deutsche Akad. Naturforscher Halle v. 6 (Walther Festschr.), p. 379-579 t. 1-39 (36-74 do volume). Leipzig. **1932**, Bryozoa (Paläontologie). Handwörterbuch Naturwiss. 2.^a ed. 2, p. 280-286. Jena (G. Fischer). **Waters, A. W. 1909**, The Bryozoa, part. 1. Cheilostomata. Rep. Sudanese Red Sea, etc., Journ. Linn. Soc. London Zool. v. 31, p. 123-181 t. 10-18. London. **Westblad, E. 1940-1946**, Studien über skandinavische Turbellaria. Acoela I-IV. Ark. Zool. v. 32A, 33A, 36A, 38A. Citado: n.º II, v. 33A n.º 14, p. 1-48 t. 1-3. Stockholm. **Woltereck, R. 1904**, Wurm Kopf, Wurm rumpf ont Trochophora. Zool. Anz. v. 28 n.º 8-9, p. 273-322. Leipzig. **Zschiesche, A. 1909**, Untersuchungen über die Metamorphose von Aleyonidium mytili. Zool. Jahrb. Anat. v. 28, p. 1-72 t. 1-5. Jena.

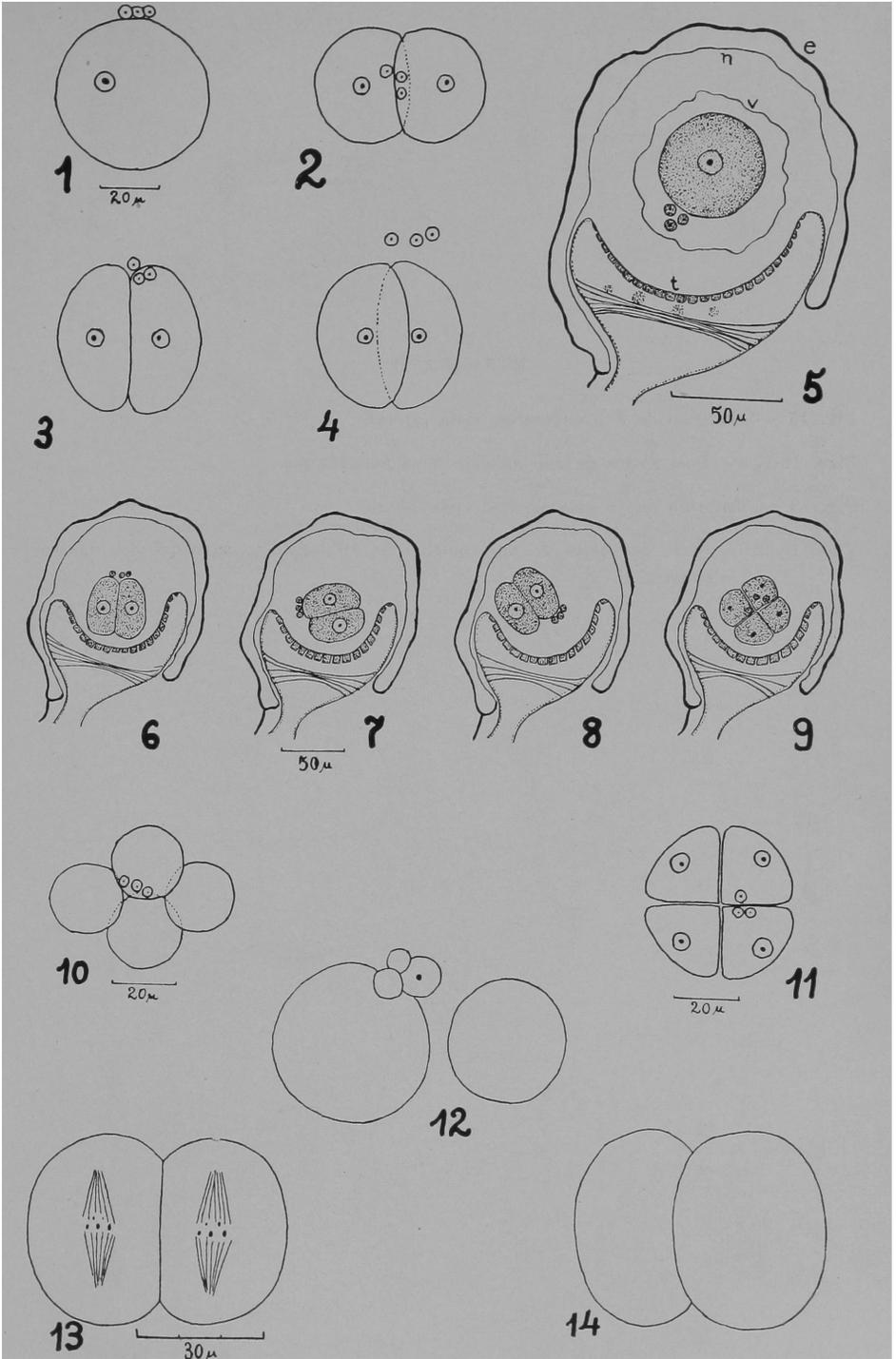
10 — Estampas

EXPLICAÇÃO DAS LETRAS

- a, órgão apical
- b, cordão neuro-muscular
- c, coroa
- d, polipídio em degeneração
- e, ecto-oécio
- f, fenda ciliada
- g, cavidade de segmentação
- h, blastocela
- i, tecido de enchimento
- k, silhão palial
- m, espessamento interno
- n, endo-oécio
- o, ovário
- p, órgão piriforme
- s, espermatozóides
- t, tecido nutritivo (placenta) da vesícula membranosa
- u, arquênteron
- v, membrana vitelina
- w, saco interno
- y, oécio em crescimento
- x, polipídio em regeneração
- z, oécio cuja larva foi destruída.

ESTAMPA I

- Fig. 1 — Ovo recém-entrado no oécio.
- Fig. 2 — Embrião de 2 blastômeros, vista do polo animal.
- Fig. 3 — Embrião de 2 blastômeros, vista lateral.
- Fig. 4 — Embrião de 2 blastômeros, vista lateral.
- Fig. 5 — Ovo no oécio, corte.
- Figs. 6-9 — Embriões jovens ocupando diferentes posições no oécio.
- Fig. 10 — Embrião de 4 blastômeros.
- Fig. 11 — Embrião de 4 blastômeros com as fendas polares.
- Figs. 12-14 — Três cortes horizontais da fase da 2.^a clivagem.



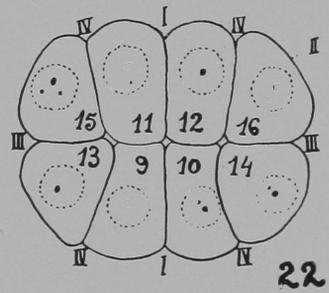
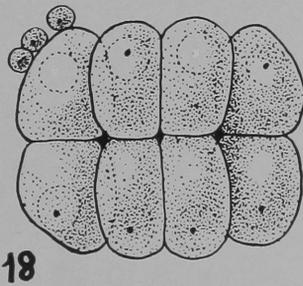
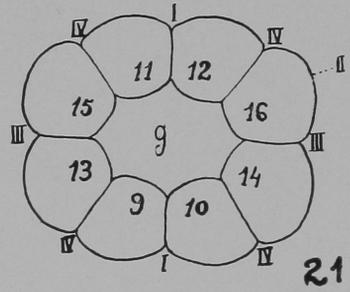
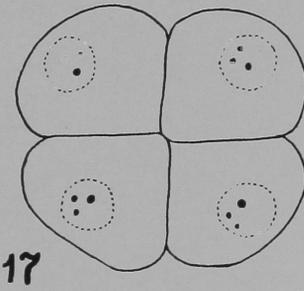
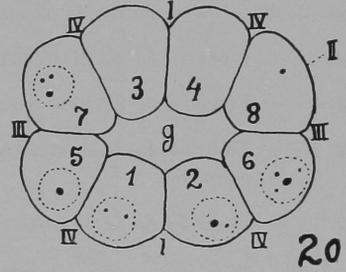
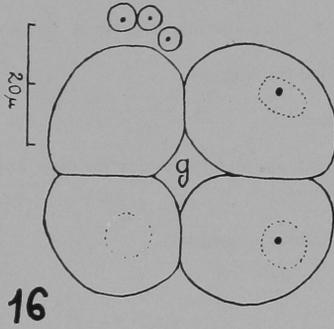
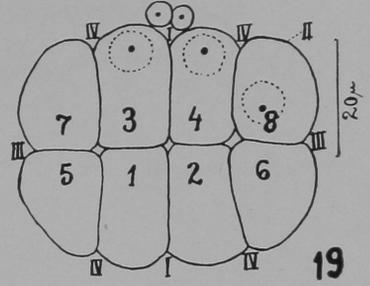
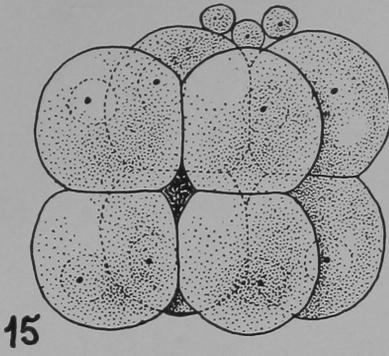
ESTAMPA 11

Fig. 15 — Embrião de 8 blastômeros, vista lateral.

Figs. 16-17 — Dois cortes de um embrião de 8 blastômeros.

Fig. 18 — Embrião de 16 blastômeros, vista lateral.

Figs. 19-22 — Série de cortes de um embrião de 16 blastômeros, sequência dextro-sinistral.



ESTAMPA III

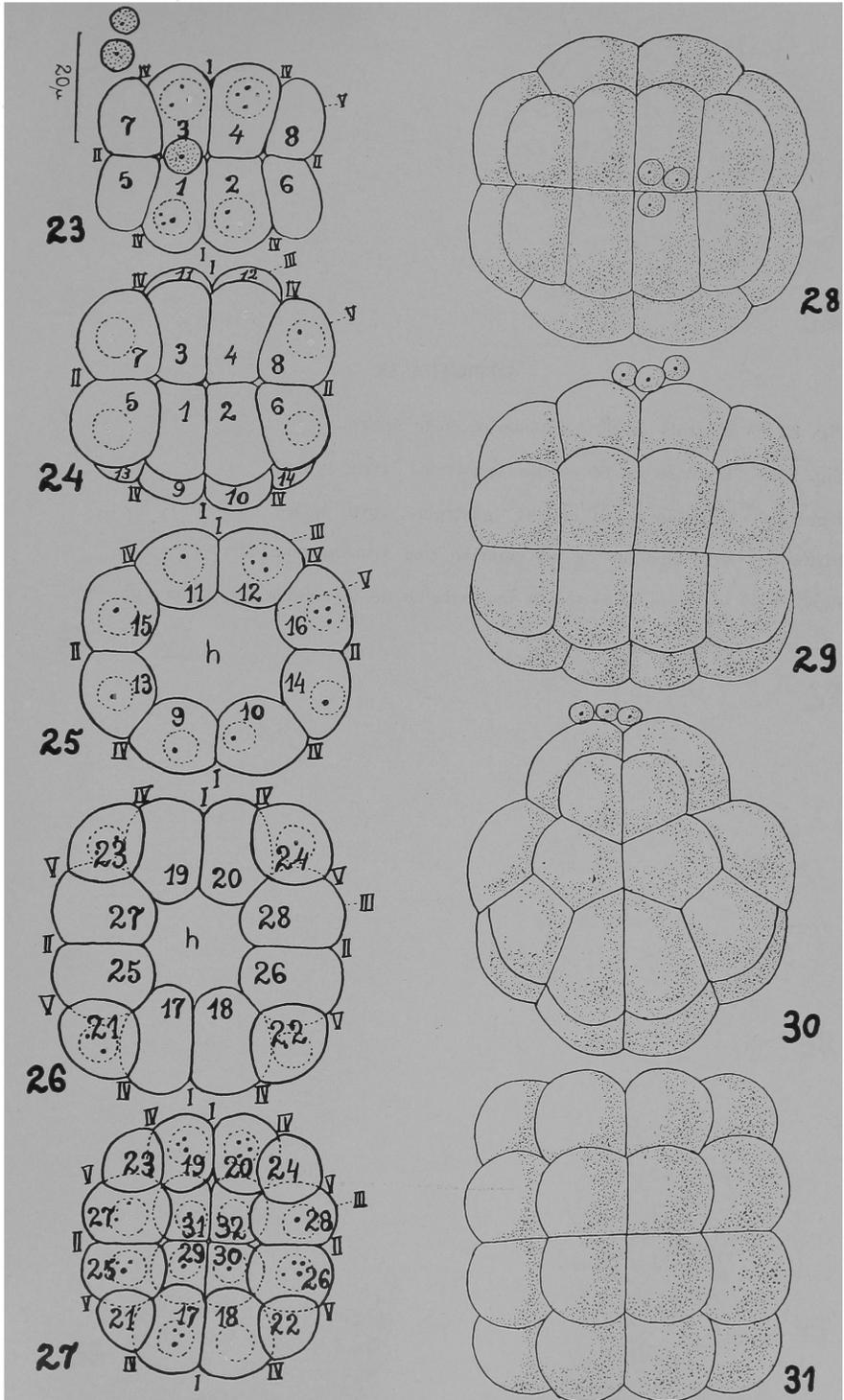
Figs. 23-27.— Série de cortes de um embrião de 32 blastômeros, sequência ápico-oral.

Fig. 28 — Embrião de 32 blastômeros, vista da calota animal.

Fig. 29 — Embrião de 32 blastômeros, vista lateral.

Fig. 30 — Embrião de 32 blastômeros, vista de uma das extremidades do eixo ântero-posterior.

Fig. 31 — Embrião de 32 blastômeros, vista da calota vegetativa.



ESTAMPA IV

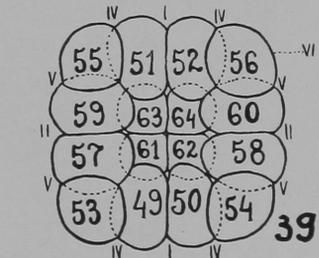
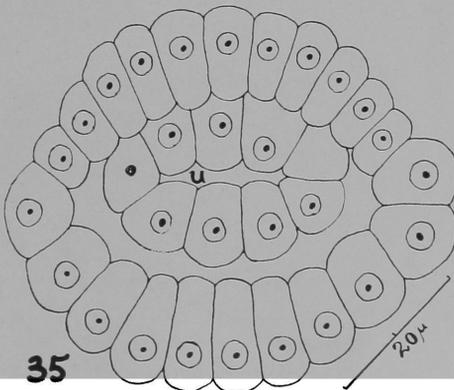
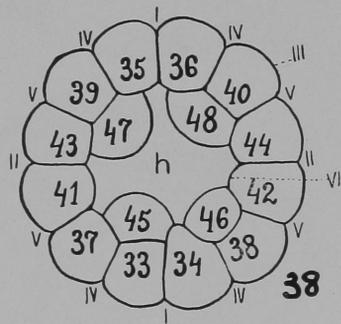
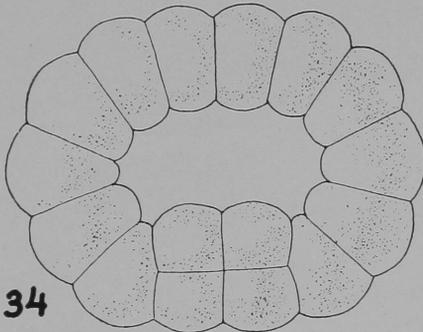
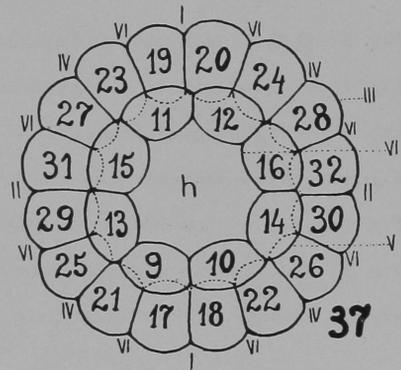
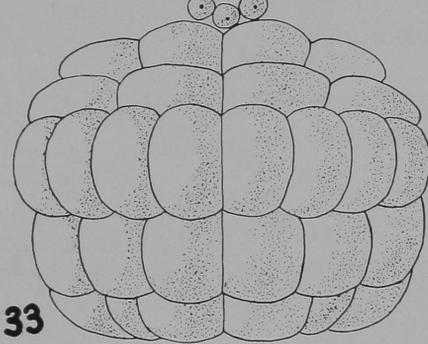
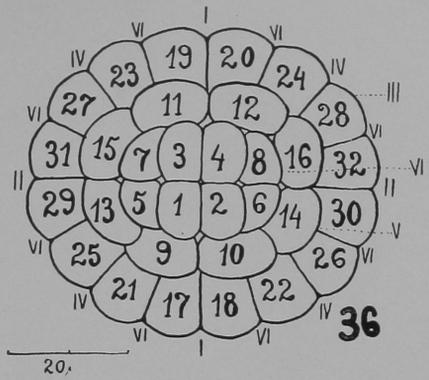
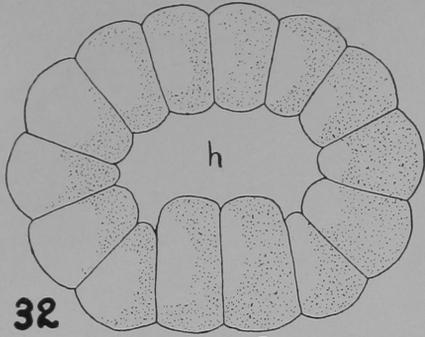
Fig. 32 — Blástula de 60 blastômeros, corte óptico.

Fig. 33 — Embrião de 64 células (gástrula), vista lateral.

Fig. 34 — Embrião de 64 células (gástrula), corte óptico.

Fig. 35 — Corte mediano de um embrião com arquênteron.

Figs. 36-39 — Série de cortes de um embrião de 64 células, sequência ápico-oral.



ESTAMPA V

Fig. 40 — Corte horizontal de uma larva jovem ao nível da coroa (c).

Fig. 41 — Corte mediano de uma larva jovem.

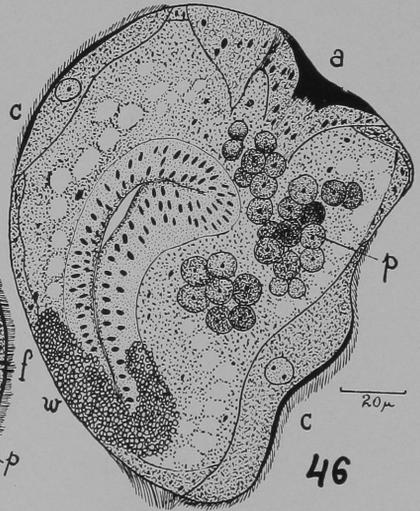
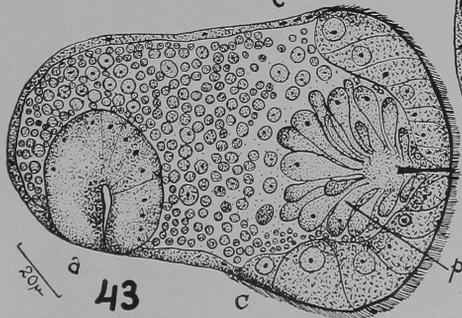
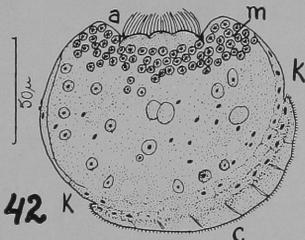
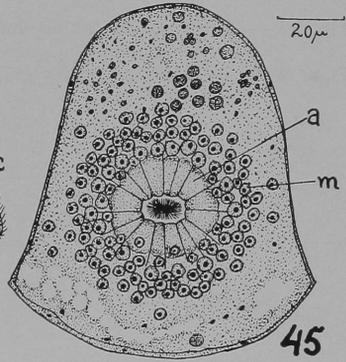
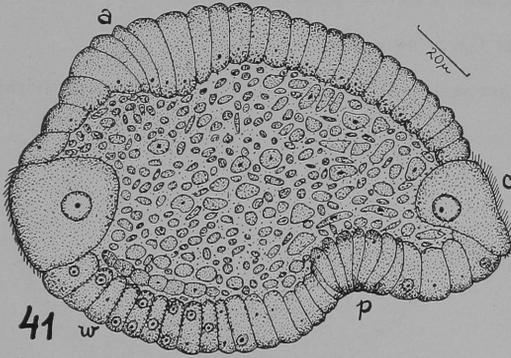
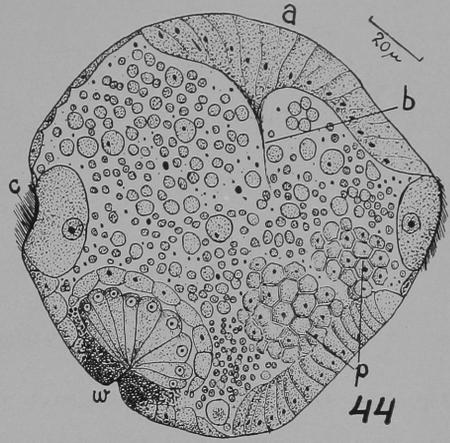
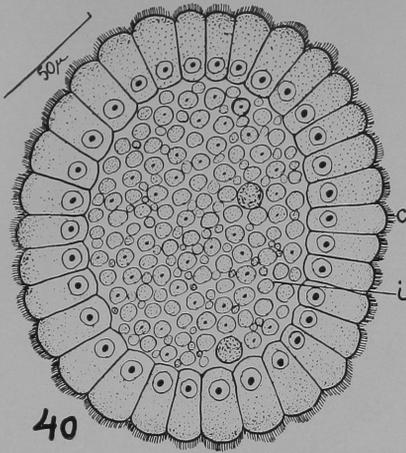
Fig. 42 — Corte sagital de uma larva jovem.

Fig. 43 — Corte transversal de uma larva.

Fig. 44 — Corte para-mediano de uma larva.

Fig. 45 — Corte horizontal da calota animal de uma larva.

Fig. 46 — Corte sagital de uma larva adulta.



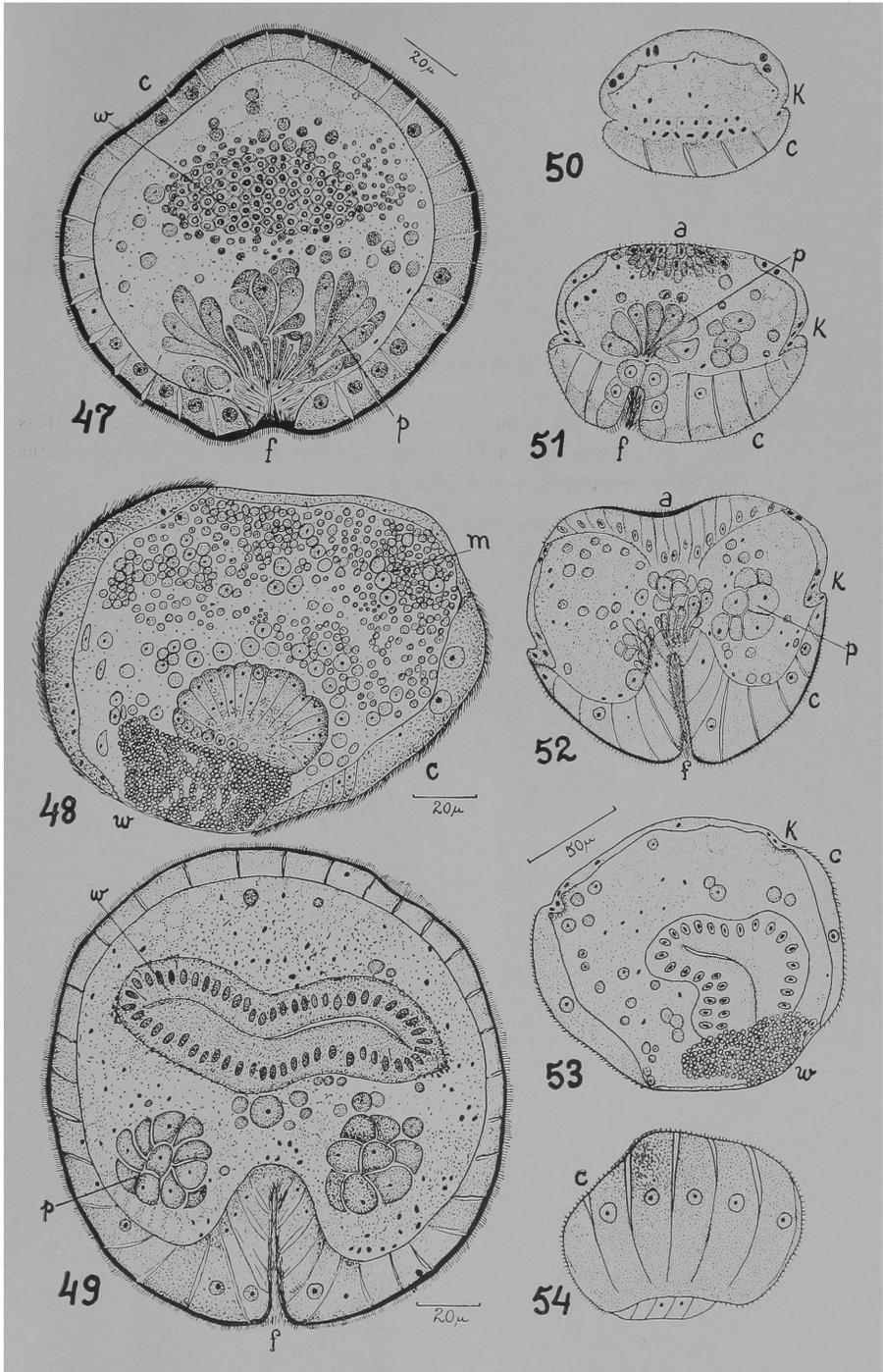
ESTAMPA VI

Fig. 47 — Corte horizontal de uma larva, ao nível da coroa.

Fig. 48 — Corte transversal na metade posterior de uma larva.

Fig. 49 — Corte horizontal de uma larva, na região da coroa.

Figs. 50-54 — Série de cortes transversais de uma larva, seqüência ântero-posteior.



ESTAMPA VII

Fig. 55 — Vista frontal de um ramo com a sucessão de oécios vazios (1), embriões jovens (2), larvas jovens (3), larvas em fase média (4), larvas adultas (5), oécios novamente vazios (6).

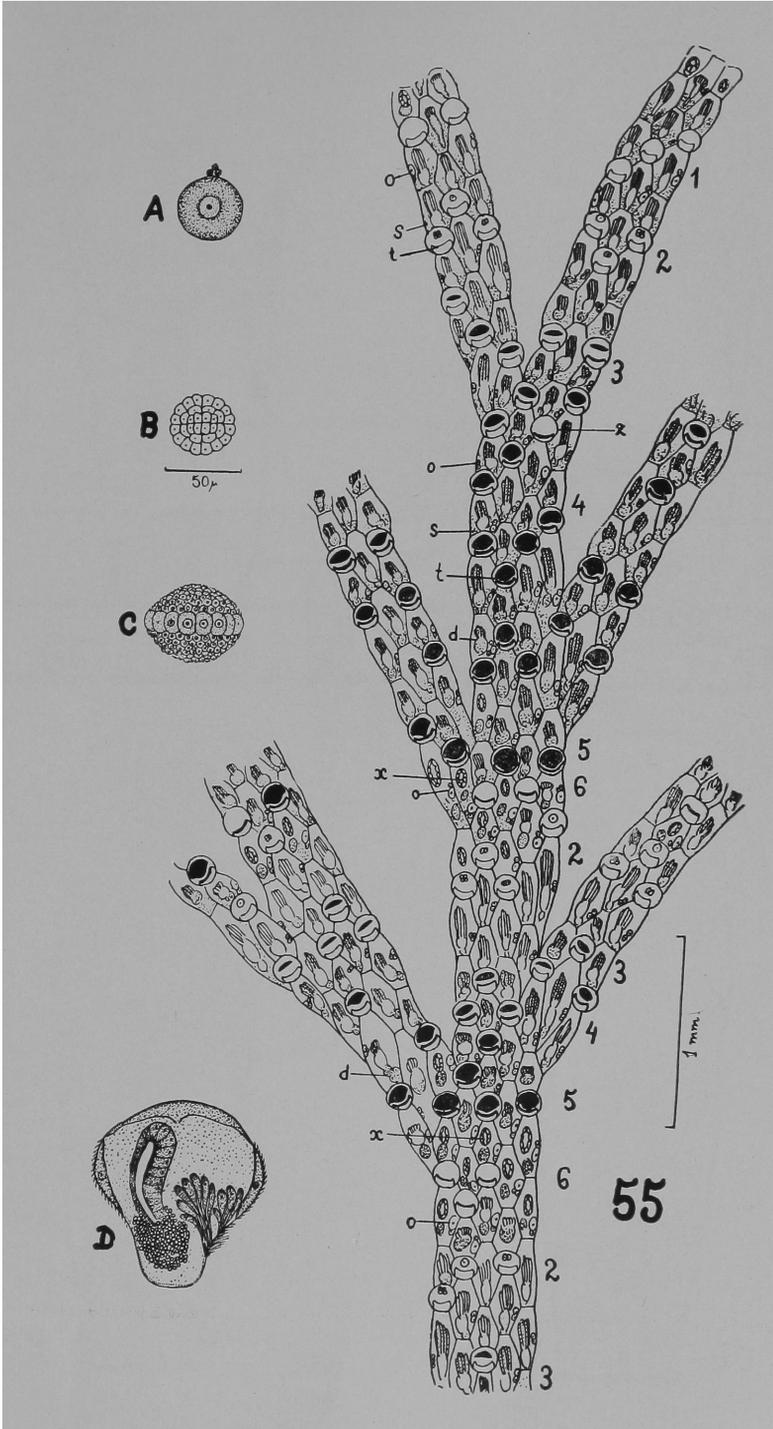
A — D, Fases embrionárias sucessivas nas proporções do seu tamanho no oécio.

A, Ovo.

B, Embrião de 64 células (gástrula). Vista da calota animal.

C, Larva jovem com coroa antes da 7.^a divisão.

D, Larva adulta.



ESTAMPA VIII

Figs. 56-60 — Zoóides e oécios na correlação dos seus elementos.

Fig. 56 — Oécio e ovócito em crescimento.

Fig. 57 — Oécio vazio; ovócito inseminado em crescimento; polipídio em regeneração.

Fig. 58 — Ovo recém-entrado no oécio; ovócitos pequenos.

Fig. 59 — Larva em fase média; polipídio em degeneração; outro ovócito em crescimento.

Fig. 60 — Larva adulta; polipídio em regeneração; ovócito inseminado em crescimento.

