

BOLLETTINO

DEI
Musei di Zoologia ed Anatomia comparata
della R. Università di Torino

N. 446 pubblicato il 18 Giugno 1903 VOL. XVIII

DANIELE ROSA

Prof. Ord. di Zoologia nella R. Università di Modena.

Il canale neurenteric ed il blastoporo anale (contributo alla teoria della Gastrea).

Il prof. H. E. Ziegler dell'Università di Jena nel suo recente « *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere* » (Jena. Fischer, 1902) a pag. 57, dopo aver descritto la formazione del canale neurenteric nell'*Amphioxus*, fa in nota le seguenti considerazioni:

« Darauf kann man folgende phylogenetische Ueberlegung gründen. Zur Zeit als der Blastoporus der Mund war, stellte die Medullarplatte eine Flimmerrinne dar, welche zu dem Munde führte, ähnlich dem Flimmerstreifen, welche an der Ventralseite der Trocophora von Anneliden und Mollusken verläuft. Die Ernährung fand also in der Weise statt, dass feine Nahrungsstückchen durch die Flimmerung der Medullarplatte in den Blastoporus geführt wurden. Als dann die Medullarplatte rinnenförmig wurde und an ihrem hinteren Teile vom Ektoderm überdeckt war, ging der Wasserstrom durch den vorderen Neuroporus ein und gelangte durch den Canalis neurentericus in den eigentlichen Darmkanal. Aus diesem musste das Wasser durch periodische Umkehrung der Strömungsbewegung wieder ausgeleert werden oder durch die Körperwandung hindurchdiffundiren. Das eine wie das andere war ein unvorteilhafter Umstand, welcher behoben wurde, indem an dem eigentlichen Darm andere Oeffnungen entstanden, der After, die Kiemenspalten und der Mund. Vielleicht ist der After die älteste dieser Oeffnungen und hatte ursprünglich nur die Funktion, das durch den Neuralkanal einströmende Wasser periodisch aus dem Darmkanal abzulassen. Als dann der Mund und die Kiemenspalten entstanden, war die Nahrungszufuhr durch den Neuralkanal nicht mehr nötig und folgte die Obliteration des Canalis neurentericus. Nachdem der Neuralkanal seine Verbindung mit dem Darm verloren hatte, hatte viel-

leicht das Epithel des Centralkanals noch lange Zeit die Funktion eines Sinnesepithels, bis im weiteren Gange der Stammesentwicklung auch der Verschluss des vorderen Neuroporus erfolgte».

L'ipotesi dello Ziegler non è interamente nuova; sono in fondo le idee stesse di Balfour, Sedwick, Kupffer e soprattutto di Van Vijhe e di Prenant (V. p. es. PRENANT, *Éléments d'embryologie*, p. 278, Paris 1891). Il fatto però che tali idee siano ancor oggi sostenute dallo Ziegler mostra che esse godono sempre un certo favore. Non mi par dunque inutile ricordare che la formazione del canale neurentericò si può benissimo spiegare senza ricorrere ad ipotesi filogenetiche così arrischiate.

Infatti una spiegazione molto più semplice si può avere negando alla comunicazione fra l'intestino e la doccia (o il canale) midollare qualsiasi significato filogenetico.

In favore di questa seconda spiegazione si era pronunciato anche il Gegenbaur (1) che vide appunto nel canale neurentericò «ein eklatantes caenogenetisches Exempel».

Bisogna però riconoscere che si è detto che il canale neurentericò era cenogenetico unicamente perchè riusciva troppo strano l'ammettere che vi fossero stati dei procordonii in cui esistesse una stabile comunicazione fra l'intestino e la cavità midollare; ma non ci si è mai data una teoria concreta che ci permetta di comprendere in qual modo quella disposizione cenogenetica abbia potuto pigliar origine nella serie dei tempi.

Ciò tento di fare nelle pagine seguenti.

Credo ancor io che la presenza del blastoporo all'estremità posteriore dei cordonii ci indichi la posizione di un'antica bocca.

Ma lo Ziegler, il Prenant, il Van Vijhe ecc. ammettono anche, come base della loro spiegazione, che quel blastoporo desse ancora passaggio agli alimenti in forme che avevano già una doccia midollare e persino già un canale neurale comunicante coll'esterno per mezzo del neuroporo anteriore.

Questo secondo punto è una ipotesi gratuita. È per lo meno ugualmente probabile che quei primi cordonii avessero già la bocca in posizione anteriore, e che già in essi il blastoporo posteriore non fosse più altro che una transitoria struttura larvale.

Veramente lo Ziegler sembra considerare come favorevole all'ipotesi da lui appoggiata il fatto che il canale midollare nell'Amphioxus è dapprima munito di ciglia che si muovono, pare, dall'avanti allo indietro, il che si spiegherebbe accordando ad esse la funzione di condurre particelle alimentari verso il blastoporo.

Questo è argomento debole. Tutta la larva dell'Amphioxus è dapprima

ciliata; l'epitelio ciliato della doccia o del canale midollare potrebbe anche essere una porzione di questo epitelio ciliato comune la quale si fosse specializzata in epitelio ciliato di senso. In tal caso il solco midollare sarebbe analogo alle fossette ciliate dei nemertini, dei turbellari e di certi anellidi; sarebbe stata una fossetta ciliata impari di cui forse sarebbe un resto la fossetta ciliata, detta olfattiva, (fossetta di Kölliker), dell'Amphioxus, nel fondo della quale si apre il neuroporo anteriore e che persiste un certo tempo dopo la chiusura di quest'ultimo.

Questo particolare non è dunque sufficiente a far pendere la bilancia dalla parte dell'ipotesi cui si mostra favorevole lo Ziegler.

Ma contro questa ipotesi si elevano invece obbiezioni ben gravi.

Lascio da parte il fatto che le forme presentateci da questa ipotesi quali antenati dei cordonii sono creature molto inverosimili e vengo ad una obbiezione concreta.

I cordonii (tunicati, cefalocordi e vertebrati) non sono affatto il solo gruppo di animali in cui il blastoporo si formi in una posizione che corrisponde all'estremità posteriore dell'adulto. In questo stesso caso sono molti altri gruppi.

Cito per ora solo gli enteropneusti (Balanoglossus) i chetognati (Sagitta) e gli echinodermi (Holoturia), ma vedremo che più altri gruppi vi sono da aggiungere, p. es. gli anellidi ed i molluschi.

Ora lo Ziegler ammette che nei cordonii lo spostamento della bocca sia avvenuto in forme che già avevano un canale midollare (e perciò probabilmente anche una corda dorsale), dunque non in remoti progenitori dei cordonii ma già quasi in cordonii veri.

Colla stessa ragione noi dovremmo dunque ammettere che lo stesso spostamento sia avvenuto indipendentemente in prossimi progenitori degli enteropneusti, dei chetognati, degli echinodermi ecc.

Ma questa conclusione urta contro il fatto che la posizione della bocca è uno dei caratteri più fissi che si conoscano.

Fra tutti i bilaterii non ci sono che i turbellari (gruppo infimo) in cui la bocca varii notevolmente di posizione presentandosi in diversi punti della linea mediana ventrale sino a divenire affatto anteriore.

In tutti gli altri gruppi di bilaterii la bocca si apre presso all'estremità anteriore del corpo (per solito un po' ventralmente) o ad ogni modo in una regione omologa a quella.

Non si dica che facciamo qui un giuoco di parole e che chiamiamo anteriore un'estremità appunto perchè presso ad essa sta la bocca. Nessuno dubita della perfetta omologia fra l'estremità anteriore di un artropodo e quella d'un anellide, fra quella d'un anellide e quella di un mollusco o di un turbellare. Persino fra gli echinodermi la regione boccale d'un asteria è certo omologa a quella di una olturia malgrado il diverso orientamento.

(1) GEGENBAUR. Vortrag über Cänonese — Verhandl. d. anatom. Gesellschaft. — (Anat. Anz. Bd. III, 1888, p. 496).

Questa grande costanza della posizione della bocca è mal conciliabile con un'ipotesi la quale, per essere conseguente a se stessa, sia obbligata ad ammettere che uno spostamento radicale e saltuario nella posizione della bocca sia avvenuto indipendentemente in tante classi diverse.

Ciò posto proviamoci a svolgere concretamente l'ipotesi opposta. Per fare ciò io mi baserò su due premesse:

1º I remoti antenati (ancora sprovvisti di ano) della massima parte dei bilaterii (forse di tutti) avevano un blastoporo funzionante come bocca in una regione opposta al polo apicale. Questa regione che in essi era in basso corrisponde alla estremità posteriore del più dei bilaterii adulti;

2º Questa bocca, circondarsi poi o no di uno stomodeo, nella serie dei tempi si spostò gradatamente lungo la linea ventrale verso la regione che nei bilaterii adulti è anteriore.

Queste due premesse non sono interamente mie. Il loro contenuto essenziale fu già affermato (almeno per i zigoneuri, cioè vermi, artropodi e molluschi) dall'Hatschek (1) e fu recentemente accettato (almeno per i trocozoi) anche dall'Eisig (2).

Anzitutto due parole per mostrare quanto queste premesse siano verosimili. Non potendo dar figure mi riferirò a quelle del noto trattato di Korschelt ed Heider che designero con KH. (3).

A favore della prima di queste due premesse abbiamo i seguenti argomenti:

a. Gli ctenofori hanno la bocca nella regione, rivolta al basso, che è opposta al polo apicale. Ora molti autori ammettono (soprattutto in base allo sviluppo) che questi ctenofori siano molto affini ai turbellari e che il polo apicale dello ctenoforo sia omologo a quello della larva trocifora (e delle larve riconducibili ad essa dei vermi e dei molluschi). In questi vermi, (p. es. anellidi) e in questi molluschi il polo antiapicale diventa nell'adulto l'estremità posteriore. Avremmo dunque negli ctenofori delle forme che, sebbene molto progredite per diversi rispetti, han tuttavia conservato la primitiva posizione della bocca.

b. La posizione, considerata da noi come primitiva, della bocca è quella in cui si forma il blastoporo nelle larve del più dei trocozoi; vedansi p. es. in Korschelt e Heider per gli anellidi le fig. 117-118 e

(1) HATSCHEK B. *Lehrbuch der Zoologie, dritte Lief.*, pag. 305-322. Jena (G. Fischer) 1891.

(2) EISIG H. *Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden*. Mitt. Zool. Station Neapel, 13 Bd. (1898), pag. 231 e seguenti.

(3) KORSCHELT E. und HEIDER K. *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, specieller Theil*. (Jena, G. Fischer). 1^a Hft, 1890 e 3^a Hft, 1893.

144 e per i molluschi le fig. 541-549 (Chiton), 457 (Ostrea), 574-576 (Dentalium), 589-593 (Patella) 596-598 (Paludina). La stessa disposizione si ritrova del resto fra i Nemertini (KH. fig. 102) i turbellari (KH. fig. 75-80) ed altri vermi le cui larve non sono ancora vere trocifore.

c. Anche nei chetognati, negli echinodermi, negli enteropneusti, nei cordonii il blastoporo corrisponde alla parte posteriore o aborale dell'adulto.

Si noti che negli echinodermi ed enteropneusti si ha spesso al polo apicale opposto al blastoporo come un inizio di piastra apicale. Che nei cordonii l'invaginazione della blastula cominci al polo inferiore si vede bene nell'Amphioxus e anche del resto negli anfibi, dove la parte della blastula destinata ad invaginarsi è dapprima ventrale (macromer).

Il fatto che in tanti diversi gruppi di bilaterii il blastoporo comincia a formarsi alla parte inferiore (antiacipale) della larva, parte che diventa nell'ulteriore sviluppo l'estremità posteriore, fa credere che quella fosse la posizione del blastoporo nei prossimi antenati dei bilaterii.

Veniamo alla 2^a premessa la quale ammette che nei primi veri bilaterii il blastoporo si sia andato gradatamente spostando sino a raggiungere la posizione che ora presenta la bocca nel più dei bilaterii adulti.

Questa premessa è resa accettabile dai seguenti argomenti:

a. I turbellari (che sono certo le forme più semplici dei veri bilaterii) hanno la bocca in posizione variabile lungo la linea ventrale da un punto situato molto all'indietro della metà del corpo fino alla estremità anteriore. Nei turbellari dunque si sarebbero conservate allo stato adulto le varie tappe percorse della bocca primitiva nella sua migrazione verso l'avanti.

b. Nelle larve di moltissimi trocozoi (soprattutto anellidi e molluschi) si vede nettamente che durante l'ontogenesi il blastoporo formatosi dapprima nella parte antiacipale (inferiore) si sposta lungo la linea ventrale verso il polo apicale sino a raggiungere la sua posizione definitiva. (Vedansi le figure già citate in Korschelt e Heider, soprattutto quelle che si riferiscono al Chiton (molluschi) ed all'Eupomatus (annelidi)).

Questo fatto sembra non potersi interpretare altrimenti che come una ripetizione ontogenetica di un processo filogenetico.

c. Che anche le forme in cui non si osserva più tale migrazione ontogenetica del blastoporo derivino da forme in cui questa migrazione avveniva è un dato ipotetico fondato sull'analogia ma reso accettabile dalla considerazione che i cordonii, gli enteropneusti, i chetognati e gli echinodermi hanno la bocca definitiva quasi opposta al blastoporo che in essi non presenta alcuna migrazione nell'ontogenesi.

Infatti abbiamo visto quanto sia inverosimile la formazione *ex novo* della bocca definitiva. Ora a questa difficoltà si sfugge ammettendo che in questi gruppi la bocca definitiva si forma là dove veniva a trovarsi

negli antenati il blastoporo giunto al termine della sua migrazione all'avanti, che dunque la bocca definitiva seguì a formarsi in quel punto sebbene il blastoporo, per un fenomeno di regresso, non si muova più dal punto dove si è formato.

Accordate provvisoriamente queste due premesse, la storia dei fenomeni che hanno condotto alla strana disposizione di blastopori collocati lontano dalla bocca e trasformatisi ora in un canale neurentericico, ora in un'apertura anale, si può ricostruire ipoteticamente come segue:

I prossimi antenati dei bilaterii, o almeno della maggior parte di essi, erano forme natanti simili ad una trocifora ancora sprovvista di ano. Essi avevano la bocca in basso, opposta al polo apicale (come gli ctenofori).

Più tardi queste forme abbandonarono la vita pelagica (conservata però dagli ctenofori) e si diedero a strisciare (o meglio a scorrere per moto delle ciglia) sul suolo, dapprima forse ad intervalli e poi permanentemente, il che determinò in esse la vera simmetria bilaterale. Ora una larva simile ad una giovane trocifora che si corichi su un fianco per scorrere sul fondo porta naturalmente in avanti il polo apicale ed all'indietro il polo opposto munito di blastoporo (1).

Tale posizione della bocca primitiva essendo poco adatta, nella serie dei tempi questa andò spostandosi lungo la linea ventrale verso l'avanti sino a raggiungere la posizione definitiva anteriore. Appunto i turbellari ci presentano fissati alcuni stadii di questo spostamento.

Dapprima questo spostamento filogenetico del blastoporo si ripeté in ciascuna ontogenesi e noi lo vediamo ripetersi anche ora nello sviluppo del più degli anellidi e dei molluschi. (In queste classi lo spostamento ontogenetico del blastoporo si vede già nella larva nuotante, ma primitivamente è naturale ammettere che esso sia apparso in forme strisciante. Anche i rotiferi che, sebbene generalmente natanti e un po' simili ad una trocifora, hanno la bocca presso alla calotta apicale (organo rotatorio) sono probabilmente già passati per uno stadio strisciante (2)).

Frattanto dovette accadere che il blastoporo, giunto al limite anteriore della sua migrazione ontogenetica, non si trasformasse più direttamente nella bocca definitiva. In moltissimi casi noi vediamo anche ora che il blastoporo durante lo sviluppo si chiude (es. molti anellidi e molluschi)

(1) Con ciò non voglio escludere che in qualche caso si avesse un diverso orientamento, che certe forme si posassero p. es. sul fondo col blastoporo in basso.

(2) WESENBERG-LUND C. *Danmarks Rotifera*, 1 (Vidensk. Meddel. Naturf. För., Kjöbenhavn (6), 1 Aargang p. 1-145). — Sunto in Zool. Jahress. für 1899 herausg. v. d. Zool. Station zu Neapel, p. 48, 49.

e che l'invaginazione ectodermica che dà origine alla bocca definitiva si forma nel punto stesso ove c'era prima il blastoporo.

Certamente in origine l'invaginazione stomodeale dovette formarsi attorno al blastoporo, trasformando quest'ultimo in un *aditus ad pharyngem* (Schlundpforte). Ma anche quando il blastoporo durante lo sviluppo si chiuse, lo stomodeo ha dovuto formarsi nello stesso punto dove si formava quando il blastoporo rimaneva aperto.

Ora, dal momento che la posizione anteriore della bocca divenne un *carattere fissato*, lo stomodeo non ebbe più nemmeno bisogno, per formarsi nel punto voluto, di essere ontogeneticamente preceduto in quel punto da un blastoporo.

Noi vediamo infatti che negli cnidari la bocca si forma sempre nello stesso punto. Essa può formarsi come blastoporo di invaginazione munito o no di stomodeo (imbuto faringeo), ma anche se l'archenteron è dapprima chiuso (come nella gastrulazione per immigrazione o per delaminazione), la bocca definitiva, con o senza stomodeo, seguirà a formarsi nello stesso punto. E nello stesso punto si forma la bocca anche negli individui nati per gemmazione senza essere stata ontogeneticamente preceduta da un blastoporo.

Così pure nei turbellari, negli anellidi noi vediamo che negli individui nati da scissione trasversale (sia naturale o artificiale) lo stomodeo si forma pur sempre nella posizione che è caratteristica per la specie, anche qui senza esservi stato preceduto ontogeneticamente da un blastoporo.

La formazione della bocca definitiva in un punto non presuppone dunque la presenza, in uno stadio ontogenetico anteriore, di un blastoporo nello stesso punto, ne richiede però la preesistenza filogenetica. Cioè una bocca non si forma *ex novo* in qualsiasi punto ove possa essere comoda (come vorrebbe p. es. lo Ziegler) ma solo dove nel corso anteriore della filogenesi era già diventato un carattere fissato la presenza di una bocca (che in origine era un semplice blastoporo).

La presenza della bocca in un dato punto dell'organismo è allora determinata dalla correlazione col resto dell'organismo stesso. Si tratta di un fenomeno di eredità (colla qual parola non intendiamo certo dare una spiegazione meccanica). Ora è noto come molte parti, anzi organismi interi, si formino in modo da raggiungere la disposizione voluta dalle leggi dell'eredità malgrado tutte le possibili alterazioni naturali o artificiali degli stadii ontogenetici anteriori. I fenomeni di autoregolazione (intesi nel senso più vasto) tendono sempre a ricondurre la forma definitiva al suo carattere tipico.

Dal momento dunque che la formazione della bocca definitiva poté avvenire senza concorso del blastoporo non ci fu più ragione perché il blastoporo durante l'ontogenesi emigrasse dal suo primo punto di forma-

zione. Esso seguitò a formarsi perchè è una conseguenza necessaria della gastrulazione per invaginazione e seguitò ereditariamente a formarsi nella sua primitiva posizione antiapicale (corrispondente all'estremità posteriore dell'adulto) ma nell'ontogenesi non migrò più verso l'avanti; è un fenomeno di regresso o di arresto di sviluppo come ne abbiamo così numerosi esempi.

La legge della fissazione successiva dei caratteri (1) non esclude affatto il regresso di qualsiasi organo o di qualsiasi funzione.

In questo modo si spiega dunque come è che in tanti gruppi noi troviamo la bocca definitiva alla parte anteriore del corpo e il blastoporo alla parte posteriore.

Ora su questa base si spiega con tutta facilità e nello stesso modo tanto la formazione di un *canale neurenteric*, quanto la trasformazione del blastoporo in un'apertura anale (*blastoporus analis*).

I primi veri bilaterii in cui il blastoporo (funzionante come bocca) era collocato all'estremità posteriore del corpo (e, durante lo sviluppo in posizione antiapicale inferiore corrispondente a quella) non avevano ancora certamente apertura anale (appunto come i platelminti) né canale o placca midollare.

Quando in seguito si formò l'apertura anale il blastoporo presentava già durante l'ontogenesi la migrazione all'avanti.

Non c'era dunque coincidenza possibile fra il blastoporo ed il proctodeo il quale nello sviluppo appare sempre molto tardi.

Solo in quelle forme più evolute, nelle quali, come si è già spiegato, la bocca definitiva si formava all'estremità anteriore mentre il blastoporo rimaneva posteriore, poté poi nascere una coincidenza fra questo blastoporo e l'apertura anale che nelle forme precedenti si era frattanto formata senza rapporto con esso.

Così nacque quella trasformazione diretta o indiretta del blastoporo in apertura anale che incontriamo negli echinodermi, nei chetognati, negli enteropneusti, in certi cordonii (p. es. negli anfibii) (2), e in qualche mollusco (paludina).

Nello stesso modo nei cordonii la placca midollare estendendosi all'indietro non incontrava anticamente il blastoporo (poichè anche qui esso doveva allora nell'ontogenesi migrare lungo la linea ventrale verso l'avanti per trasformarsi poi anteriormente in bocca definitiva). Solo in

forme più evolute il blastoporo cessò dall'emigrare. (La bocca definitiva formandosi da se nel punto ove dapprima il blastoporo giungeva al termine della sua migrazione).

Solo allora si ebbe necessariamente uno sbocco di questo blastoporo nella placca midollare, e poi, col trasformarsi di questa in canale midollare, la formazione di un canale neurenteric.

Ma in entrambi i casi si tratta di fenomeni puramente cenogenetici, di relazioni fra gli organi le quali si sono solo stabilite secondariamente in seguito ad alterazione dei primitivi processi di sviluppo.

Mi permetto di aggiungere che questa nuova spiegazione porterebbe pure un notevole contributo alla *Gastraea-Theorie* di Haeckel togliendo di mezzo una grave obbiezione che le venne fatta.

Così nota il Bergh ((1) pag. 125): *Wie aus dieser Uebersicht ersichtlich, ist das Schicksal des Blastoporus bei verschiedenen Thieren ein gänzlich verschiedenes: bald wird er zum Mund, bald zum After, bald zu keinem von beiden. Es ist dies eine grosse Schwierigkeit für die Theorie, die in der Gastrula eine ursprüngliche und überall homologe Embryonalform sieht*; e aggiunge che si volle togliere la difficoltà ammettendo che da un blastoporo fattosi allungato a fessura si formasse anteriormente la bocca e posteriormente l'ano, ipotesi che egli combatte, certo con ragione.

Il Bergh conclude (pag. 126): *Es ist hieraus zu ersehen, dass der Beweis oder nur die Wrscheinlichkeit dafür, dass die Gastrula eine ursprüngliche und überall homologe Embryonalform darstellt, vollkommen fehlt*, e termina dicendo che l'invaginazione non è, come vuole la *Gastraea-Theorie*, un modo primitivo di gastrulazione, ma che essa è derivata, come vuole soprattutto il Metschnikoff, dalla immigrazione multipolare.

È facile vedere come, nella nostra ipotesi, questa grave difficoltà scomparire completamente. Secondo essa il blastoporo nel corso della filogenesi si è sempre trasformato nella bocca definitiva. Solo secondarie alterazioni dello sviluppo han permesso che la bocca definitiva si formasse senza concorso del blastoporo e che questo venisse a coincidere coll'apertura anale che in origine era indipendente dal blastoporo stesso.

(1) R. S. BERGH. *Vorlesungen über allgemeine Embryologie*. Wiesbaden, 1895.

(1) D. ROSA. *La riduzione progressiva della variabilità* (Torino, C. Clausen 1899). — Id. *Die Progressive Reduktion der Variabilität; übersetzt von Dr. H. Bosshardt* (Jena, G. Fischer, 1903).

(2) Veramente nei vertebrati più che un diretto sbocco dell'ano nel blastoporo vi ha spesso uno sbocco dell'ano nel canale neurenteric.

RÉSUMÉ.

Les ancêtres des animaux bilatéraux devaient avoir la bouche au pôle inférieur du corps, comme les cténophores. (Aussi bien, chez la plupart des animaux bilatéraux, le blastopore se produit-il d'abord au pôle inférieur, anti-apical). Quand ces animaux, quittant la vie pélagique, s'adaptèrent à glisser ou à ramper sur le fond, le pôle inférieur devint le plus souvent l'extrémité postérieure du corps (précisément comme le pôle inférieur de la larve *trochophora* devient l'extrémité postérieure de l'annélide ou du mollusque). La bouche venait, dès lors, à s'ouvrir à l'extrémité postérieure. Cela n'était pas très avantageux; aussi la bouche commença-t-elle une lente migration phylogénétique, le long de la ligne ventrale, vers l'extrémité antérieure. (Les turbellariés ont fixé les étapes successives de cette migration).

Cette migration phylogénétique de la bouche a été d'abord représentée dans l'ontogénèse de tous les descendants par une migration analogue du blastopore, telle qu'elle se produit encore aujourd'hui chez les larves de la plupart des annélides et des mollusques. Quand le blastopore était parvenu au terme de sa migration ontogénétique, il s'enfonçait dans une invagination stomodaeale.

Or le stomodaeum, qui d'abord prenait naissance autour du blastopore, finit par pouvoir se produire à la place voulue et y donner naissance à la bouche sans avoir besoin d'être précédé à cette même place par le blastopore (voir la formation de la bouche dans la reproduction asexuelle et la régénération). Alors le blastopore cessa chez la plupart des groupes ses migrations ontogénétiques et ne quitta plus sa position primitive à l'extrémité postérieure, ce qui l'amena soit à coïncider avec l'anus (comme cela arrive chez les échinodermes, les chaetognathes, les entéropneustes et chez quelque mollusque ou vertébré) soit (comme chez les tuniciers, l'*Amphioxus* et les vertébrés) à s'ouvrir (par suite d'un léger déplacement vers le dos) dans une plaque médullaire ou dans un canal neural et à donner ainsi naissance au canal neurentérique.

Ce sont là des connexions cœnogénétiques qui ne pouvaient se produire dans les ontogénèses antérieures, plus conformes à la phylogénèse, dans le cours desquelles le blastopore quittait sa place primitive.