

# ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LOS ESTUDIOS ACTUALES DE LA REPRODUCCION DE LOS OLIGOQUETOS

KONSTANTIN GAVRILOV

## SUMMARY

The present state of the problem of the reproduction among the Oligochaeta is outlined here, with special reference to the uniparental mode. The methods of exploration in this sphere are abridged and an eventual classification of the distinct ways of sexual reproduction among the Oligochaeta is tentatively sketched. André's assumption about a tendency toward a parthenogenesis genetically predetermined among the Oligochaeta and the data given by Gates concerning the parthenogenetic polymorphism of the genitalia are particularly emphasized.

La obligatoria brevedad de esta comunicación no nos permitirá sino a referirnos solamente a algunos aspectos esenciales del tema enunciado: la reproducción de los Oligoquetos.

Esta reproducción es multimodal, es decir, puede realizarse por distintas vías, y ello inclusive en la misma especie.

No vamos a detenernos en el problema de la reproducción asexual de estos vermes hermafroditas, conocida en los Microdrilos (*Aeolosomatidae*, *Naididae*, *Tubificidae*, *Lumbriculidae*, *Enchytraeidae*). Puede presentarse como *arquito-mía* (ruptura directa del cuerpo en fragmentos) o como *paratomía* (división precedida por la preformación de zooides unidos inicialmente en cadena) y aparecer ya sea como la única modalidad de multiplicación o alternándose con ciclos de reproducción sexual.

Nos va a interesar especialmente la esfera de esta última, en las distintas familias de Oligoquetos, ya que —según los estudios actuales— ofrece cuadros muy diversos, a los que podremos solamente aludir en términos superficiales, en esta abreviada reseña.

Dejando de un lado la hipótesis de Benham (1907) acerca de la autofecundación en *Phreodriloides notabilis* Benh. y las observaciones de Reisinger (1925) sobre *Parergodrilus heideri* Reis., un arquianélido que durante un tiempo se clasificaba entre los Enquitreidos (Meyer, 1927), podemos decir que son

los experimentos de Cernovitov sobre *Tubifex tubifex* Müll., nuestros sobre *Limnodrilus udekemianus* Clap., *L. loffmeisteri* Clap., *L. cleparedeianus* Ratzel, *Eiseniella tetraedra* (Sav.) y, en colaboración con Janda, *Dendrobaena octaedra* (Sav.), y los de Kobayashi sobre *Pheretima* (hoy *Aminthas*) *hilgendorfi* (Mich.), todos realizados en los años 1927-1939, los que han quitado el valor inapelable a la tesis clásica sostenida anteriormente por Michaelsen y Stephenson de que la fecundación cruzada de dos individuos es una condición absolutamente indispensable para la reproducción sexual de los Oligoquetos. Las aludidas experiencias han comprobado la facultad de multiplicación sexual en los vermes que maduran en estado de aislamiento, con exclusión de toda posibilidad de fertilización recíproca.

Los excelentes trabajos ulteriores de Muldal (1949, 1950, 1952), Omodeo (1951, 1952, 1955), Gates (desde 1954. cf. 1972). Christensen (cf. 1960, 1961) y otros autores han ampliado y profundizado el problema de una tal reproducción *uniparental* —término sugerido por el adjetivo inglés “one-parent”—, empleado por Purdy (1945) y por Pickford (1945), e introducido por nosotros en 1948, en oposición al de reproducción *biparental*.

Parecería que para hablar de la reproducción biparental bastaría la constatación de la copulación de dos individuos, como realmente se logró en varios, aunque aún poco numerosos, casos. No obstante, como lo indica Gates (1972), una observación de esta índole no es por sí sola suficiente, pues también los individuos estériles en su línea masculina, es decir, desprovistos de esperma maduro —fenómeno frecuente en varias especies de Lombrices y otros Oligoquetos— pueden copular y, al separarse, depositar los cocones fértiles, hecho que puede explicarse tan sólo por la capacidad de reproducción uniparental.

Tenemos que subrayar desde ya que los términos “biparental” y “uniparental” deben significar, en sentido estricto, la multiplicación con intervención de los gametos de dos individuos, en el primer caso, o de los de uno solo, en el segundo, respectivamente. En otras palabras, el criterio para la delimitación de estas dos categorías de reproducción sexual pertenece a la esfera de Citología, lo que se olvida a veces.

Es por ello que nos parece inadecuada la expresión de André (1962, 1962a, 1963), quien mediante ingeniosos experimentos comprobó la autofertilidad en *Eisenia foetida* (Sav.), de que la autofecundación en este lumbrícido, posible solamente en el curso de la copulación de dos individuos, por mezclarse su esperma, es “una modalidad de reproducción biparental a consecuencia de auto-inseminación” (1962, p. 2). En realidad aquí hay una sobreposición de ambos métodos de reproducción —biparental y uniparental— y el acto copulatorio no aparece sino como estímulo que incita a la eliminación del esperma y a su penetración en las espermatecas de ambos especímenes copulantes.

La reproducción uniparental resultó muy difundida en los Oligoquetos, y ello tanto en las familias microdrilas (ante todo *Tubificidae* y *Enchytraeidae*) como en las megadrilas (*Acanthodrilidae*, *Megascolecidae*, *Ocnodrilidae*,

*Glossoscolecidae*, y especialmente *Lumbricidae* (ver al respecto la lista de Reynolds, 1974).

Resumiremos aquí los enfoques y los métodos empleados por distintos autores en su acercamiento a este problema, siempre acentuando que la combinación complementaria de todos o, al menos, de varios de ellos es indispensable, en especial en lo que hace a la determinación de la naturaleza del fenómeno.

1. — El aislamiento de los vermes desde su estado juvenil o, al menos, asexual. Permite comprobar la existencia o la falta de la capacidad de reproducción uniparental, cuyas características particulares deben descifrarse mediante otros procedimientos, ante todo, histológicos y citológicos.

Este método, aplicado en las primeras experiencias, ya mencionadas, sobre la multiplicación uniparental de los Oligoquetos, se emplea actualmente por nosotros —a través de varias generaciones— en nuestros estudios de la reproducción del género ocnero-drílido *Eukerria*.

Es inobjetable, cuando se aíslan los vermes recién salidos de los cocones o los individuos procedentes de la naturaleza, en los cuales gracias a la transparencia del cuerpo se puede establecer el estado asexual con seguridad, no así en los vermes con una pared corporal intransparente, al coleccionarlos en la localidad.

Como lo indica Gates (1972), los vermes inmaduros, con elitelo aun no notable exteriormente, pueden copular, y según Herland-Meewis (1954), los individuos involucionados pueden contener en sus espermatecas el esperma procedente de una copulación anterior. Ambos autores insisten que un tal esperma puede ser empleado para la fecundación de los óvulos en los cocones durante varios meses.

Es posible que el desarrollo esporádico, muy limitado y raro, de los óvulos de vermes aislados, que se observó en *Eisenia foetida* (Sav.) (Janda y Gavrilov, 1939 y en *Lumbricus castaneus* (Sav.) (Evans y Guild, 1947), se debe a las recién mencionadas circunstancias (\*). Podría no ser una partenogénesis accidental, como lo supone André (1963), sino precisamente una fecundación cruzada retardada, posterior a un acoplamiento, de los vermes ya sea todavía inmaduros o bien ya involucionados. En estado de aislamiento desde la fase juvenil, Herlant-Meewis (1954) nunca observó en *Eisenia foetida* la deposición de los cocones, y André (1963), tan sólo la producción de los cocones infértiles.

2. — La observación del estado de los pabellones testiculares y las otras partes del aparato eferente masculino, durante la disección de los vermes, método recomendado especialmente por Gates, que puede descubrir la presencia o ausencia de espermatozoides en estos órganos, traducidas por un brillo (iri-

(\*) En *Eisenia foetida*, de 22 vermes aislados 11 alcanzaron la madurez sexual, pero solamente 3 de ellos depositaron cocones fértiles, de los cuales salieron en total 5 vermes jóvenes.

En *Lumbricus castaneus*, se verificaron sólo 3 cocones fértiles sobre 1704 depositados por los vermes aislados.

discencia) particular, en el primer caso, o su falta, en el segundo. Es indudablemente un procedimiento cómodo para una orientación inicial, que permite suponer la posibilidad ya sea de la reproducción biparental o uniparental, respectivamente. No obstante, es obvio que para llegar a una conclusión definitiva debe completarse por otros métodos que enumeramos. La presencia del esperma, como lo reconoce Gates (1972), aun no excluye por completo la reproducción uniparental, al menos facultativa y tampoco testimonia de manera segura acerca de la anfimixis, ya que puede existir la pseudogamia.

Lo mismo debe decirse respecto a la presencia del esperma en las espermatecas. Así, las espermiozeugmas constatadas en los receptáculos seminales de *Limnodrilus udekemianus* Ratz el cultivado en aislamiento desde su estado juvenil hasta la madurez sexual, hecho explicable por la autocopulación (Gavrilov, 1931, 1935; Gavrilov y Paz, 1949) aun no permiten afirmar categóricamente la existencia de autofecundación, aunque muy probable, considerando la posibilidad de pseudogamia.

3. — Los estudios histológicos son de valor más que apreciable, ya que en el caso de verificación de la aspermia (espermatogénesis abortiva) ella resulta decisiva en favor de la reproducción uniparental (partenogénesis). El primer caso, en los Megadrilos, de partenogénesis obligatoria, unida a la aspermia, ha sido descrito por nosotros en 1939, en *Eiseniella tetraedra* (Sav.).

4. — Son los estudios citológicos los que deben considerarse como centrales en el acercamiento a nuestro problema. El comportamiento de los cromosomas durante la ovogénesis, la espermatogénesis y las primeras fases del desarrollo ontogenético, así como el del espermatozoide, en el caso, si penetra en el óvulo, son aquí de importancia decisiva.

Los ya mencionados estudios de Muldal, Omodeo y Christensen han contribuido enormemente a este aspecto del problema, con aportes realmente valiosos.

Las mitosis restitucionales descritas por Omodeo (1951, 1952) en los Lumbricidos poliploides y mencionadas por Christensen (1961) en algunos Tuficidos (*Tubifex*, *Limnodrilus*), que tienen lugar en el curso de la ovogénesis (tercera división ovogonial) y en la espermatogénesis repetidamente, llevando a la aspermia, han permitido comprender más a fondo la partenogénesis obligatoria de estas formas, como un intercambio meiótico entre los cromosomas redoblados en números, en cierto momento del proceso.

Otros mecanismos ha establecido Christensen (cf. 1961) en los Enquitreidos. En esta familia, la partenogénesis está asociada con las peculiaridades singulares del proceso meiótico, que puede ser quiasmático, aquiasmático y asináptico. No podemos profundizar aquí esta cuestión, pero destacaremos que, según el citado autor, la meiosis aquiasmática y la quiasmática con pocos quiasmas resultan asociadas lo más a menudo con la poliploidía y aparentemente —como lo deducimos— con la partenogénesis, en estos Microdrilos.

Se conoce asimismo, en los Lumbricidos (*Dendrobaena octaedra* Sav. 6 x), la partenogénesis obligatoria meiótica (Omodeo, 1955).

Para evitar las confusiones, frecuentes en la bibliografía por insuficiente cristalización de la terminología, insistimos sobre la adopción de la siguiente clasificación de las posibles modalidades, tanto comprobadas como supuestas, de la reproducción sexual, en los Oligoquetos (cf. Gavrilov, 1960):

I. — *Anfimixis* (que correspondería a la "anfigonia" comprendida en su sentido amplio: la fusión de los pronúcleos de dos células germinativas o gonias de sexo opuesto). Se subdividiría en (a) *dicogamia* — término que adoptamos de Pierantoni (1944) y que equivaldría a la "anfigonia" en sentido estricto, como lo emplean algunos autores, significando que la anfimixis es resultado de copulación entre dos individuos hermafroditas; y (b) *autogamia*, cuando la anfimixis es consecuente a la autofecundación.

II. — *Pseudogamia* o *pseudofertilización*, cuando el espermatozoide penetra en el óvulo, sirve de estímulo para su segmentación, pero no participa en una anfimixis. Respectivamente se podría hablar de (a) *discopseudogamia* y (b) *autopseudogamia*.

Una interesante variante de pseudogamia ha sido descrita por Christensen (1960, 1961) en el equitredo *Lumbricillus lineatus* (O.F.M.). Esta especie presenta dos formas (morfos): diploide (2 x) que es anfimética (dicogámica), y triploide (3 x) que puede reproducirse por vía ginogenética solamente cuando copula con la forma precedente, siendo sus óvulos pseudofertilizados. La "coexistencia obligatoria" de ambas formas en la misma localidad es por lo menos indispensable para la reproducción del morfo triploide.

III. — *Partenogénesis* que puede ser (a) obligatoria; (b) facultativa u opcional; (c) accidental y (d) abortiva o rudimentaria, esta última no llevando a la verdadera reproducción.

La anfimixis y la pseudogamia dicogámicas pertenecen a la categoría de reproducción biparental, mientras que las restantes modalidades enumeradas deben designarse como uniparentales.

La existencia de la partenogénesis rudimentaria, observada asimismo en *Rhynchelmis limosella* Hoffm. por nosotros (1935), ha sido comprobada experimentalmente por André (1926, 1963) en *Eisenia foetida* y varias otras Lombrices diploides anfiméticas (\*), y el citado autor se inclina a admitir que la tendencia al desarrollo virginal es genéticamente predeterminada en los Oligoquetos y que su estabilización como modalidad obligatoria, se debe a la asociación con la poliploidía. La evolución de estas relaciones es un tema especial, que no podemos abarcar aquí en detalle. Empero agregaremos que, según André (1963), la partenogénesis rudimentaria, debida a la ineptitud de regulación asteriana, en los óvulos, podía ser sustituida, en el curso del proceso evolutivo, en relación con el restablecimiento de esta capacidad, por la partenogénesis accidental y luego facultativa. La fase ulterior se debía a los procesos automí-

(\*) [*Lumbricus terrestris*, *L. rubellus*, *Allolobophora caliginosa* (hoy *Aporectodea trapozoides*), *A. chioratica* y *Dendrobaens mammalis*].

ticos (mitosis restitutionales) que, por un lado, en la línea femenina, llevaron a la sobrevivencia de la especie, dada la potencia partenogenética de los óvulos, y por otro lado, a la supresión del elemento masculino (aspermia), que eliminó la posibilidad de reproducción biparental.

Muldal (1952) y Omodeo (1952, 1955) coinciden al destacar el más acentuado desarrollo anatómico y las mayores posibilidades de difusión geográfica en las Lombrices poliploides partenogenéticas, en comparación con las formas biparentales. Empero, en oposición a Muldal, Omodeo subraya además una mayor variabilidad de estas formas partenogenéticas. Al respecto son de gran interés las observaciones de Gates (cf. 1972) relativas a la viabilidad acentuada de los órganos genitales, especialmente masculinos y las espermatecas, en los Oligoquetos partenogenéticos (polimorfismo genital o partenogenético) — tema de vastas perspectivas para las futuras investigaciones, dada su repercusión en la taxonomía drilológica.

#### BIBLIOGRAFIA

- ANDRÉ, F., 1961. Démonstration expérimentale de l'autofertilité chez le Lombricien *Eisenia foetida* Sav. C. R. Acad. Sc. 253: 3093-3097.
- ANDRÉ, F., 1962. Mise en évidence et modalité de l'autofécondation chez le Ver du fumier *Eisenia foetida* Sav. C. R. Acad. Sc. 254: 3442-3443.
- ANDRÉ, F., 1962a. Nouvelle preuve de l'autofécondation à la suite d'une auto-insemination au moment de l'accouplement chez le Ver du fumier *Eisenia foetida* Sav. C. R. Soc. Biol. Bordeaux, 156 (8-9): 1384-1386.
- ANDRÉ, F., 1962b. Généralisation aux Lombriciens amphigoniques des propriétés parthenogénétiques mises en évidence chez *Eisenia foetida* Sav. C. R. Acad. Sc. 254: 577-578.
- ANDRÉ, F., 1963. Contribution à l'analyse expérimentale de la reproduction des Lombriciens. Thèse. Ed. Bull. Biol. France Belg. 101 pp.
- BENHAM, W. B., 1907. On the Oligochaeta from the Blue Lake, Mount Kosciusko. Rec. Austr. Mus. Sydney 6: 259.
- CERNOSVITOV, L., 1927. Die Selbstbefruchtung bei den Oligochaeten. Biol. Zbl. 47 (10): 587-595.
- CHRISTENSEN, B., 1960. A comparative cytological investigation of the reproductive cycle of an amphimictic diploid and a parthenogenetic triploid form of *Lumbricillus lineatus* (O. F. M.) (Oligochaeta, Enchytraeidae). Chromosoma (Berl) 11: 365-379.
- CHRISTENSEN, B., 1961. Studies on cytology and reproduction in the Enchytraeidae, with notes on parthenogenesis and polyploidy in the animal kingdom. Hereditas 47: 387-450.
- EVANS, A. C. and W. J. M. GUILD, 1947. Some notes on reproduction in British Earthworms. Ann. Mag. Nat. Hist. (II) 14: 654-659.
- GATES, G. E., 1954. On the evolution of an oriental Earthworm species, *Pheretima anomala* Michaelsen, 1907. Breviora, Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 37: 1-8.
- GATES, G. E., 1956. Reproductive organ polymorphism in Earthworms of the oriental Megascolecine genus *Pheretima* Kinberg 1867. Evolution 10 (2): 213-227.
- GATES, G. E., 1972. Burmese Earthworms. An introduction to the systematics and biology of Megadrile Oligochaetes with special reference to Southeast Asia. Transact. Amer. Phil. Soc. N. ser. 62 (7): 1-326.
- GAVRILOV, K., 1931. Selbstbefruchtung bei *Limnodrilus*. Biol. Zbl. 51 (4): 199-206.
- GAVRILOV, K., 1935. Contributions à l'étude de l'autofécondation chez les Oligochètes. Acta Zool. Stockholm 16: 21-64.
- GAVRILOV, K., 1939. Sur la reproduction de *Eiseniella tetraedra* (Sav.) forma *typica*. Acta Zool. Stockholm 20: 439-464.
- GAVRILOV, K., 1948. Sobre la reproducción uni y biparental de los Oligoquetos. Acta Zool. Lilloana 5: 221-311.
- GAVRILOV, K., 1960. La sexualidad y la reproducción de los Oligoquetos. Actas y Trabajos del I Congr. Sudamer. de Zool., La Plata 2: 145-155.

- GAVRILOV, K. y N. G., PAZ, 1949. *Limnodrilus inversus* y su reproducción uniparental. Acta Zool. Lilloana 8: 537-565.
- HERLANT-MEEWIS, H., 1954. Croissance et reproduction du Lombricien *Eisenia foetida* (Sav.). Ann. Soc. R. Zool. Belgique 85: 119-151.
- JANDA, V. und K. GAVRILOV, 1939. Untersuchungen über die Vermehrungsfähigkeit von Individuen einiger Oligochaeten-Arten, die schon vor Erreichung der Geschlechtsreife isoliert wurden. Mem. Soc. Zool. Tchecosl. Prague 6-7: 254-259.
- KOBAYASHI, S., 1937. On the breeding habit of the earthworms without male pores. I. Isolating experiments in *Pheretima hilgendorfi* (Michaelsen). Sci. Rep. Tohoku Univ (4) 11: 473-485.
- MICHAELSEN, W., 1928-32. Dritte Klasse der Vermes Polymere (Annelida): Clitellata — Gürtelwürmer. 1. Ordnung der Clitellata: Oligochaeta — Regenwürmer und Verwandte. In: Handb. d. Zool. von Kükenthal und Krumbach, B. 2, Teil (8): 1-112, 113-118.
- MULDAL, S., 1949. Cytotaxonomy of British Earthworms. Proc. Linn. Soc. London 161 (2): 116-118.
- MULDAL, S., 1950. Cytology, genetics and classification Nature 166: 279.
- MULDAL, S., 1952. The chromosomes of the Earthworms. I. The evolution of polyploidy. Heredity 6: 55-76.
- OMODEO, P., 1951. Il fenomeno della restituzione premeiotica in lombrichi partenogenetici. Boll. Soc. It. Biol. Sper. 27: 1292-1293.
- OMODEO, P., 1952. Cariologia dei Lumbricidae. Caryologia 4: 173-275.
- OMODEO, P., 1955. Cariologia dei Lumbricidae. II Contributo. Caryologia 8 (1): 135-178.
- PICKFORD, G. E., 1945. One-parent progeny of Tubificid worms. Science, N. ser. 102 (2654): 484-485.
- PIERANTONI, U., 1944. Tratado de Zoología. Ed. Labor. 928 pp.
- PURDY, W. C., 1945. One-parent progeny of Tubificid worms. Science, N. ser. 102 (2642): 183.
- REISINGER, E., 1925. Ein landbewohnender Archiannelide (zugleich ein Beitrag zur Systematik der Archianneliden). Ztschr. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere 3: 197-254.
- REYNOLDS, J. W., 1974. Oligochaetes really hermaphroditic amphimictic organisms? The Biologist 56 (2): 90-99.
- STEPHENSON, J., 1930. The Oligochaeta. Clarendon Press, Oxford, XVI, 978 pp. Instituto Fundación Miguel Lillo, U.N.T.