

## Aspectos reprodutivos do rotífero *Asplanchna* do Brasil\*

por

Luiz A. C. Bertollo\*\*

(Recebido para publicação a 14 outubro, 1976)

**Abstract:** Biological aspects of the brazilian rotifer *Asplanchna* sp., reared in the laboratory, were studied and the mean curve of development and its connections with the generation time of amictic females were established. The mean generation time was around 22 hr; thus, the first offspring of an amictic female were born, on the average, almost at the end of its active growth period.

Studies on the longevity of amictic females and on the fecundity in amictic and mictic females were also carried out. The amictic females showed a mean longevity of 90.30 hr and a mean fecundity of 17 female offspring. On the other hand, an unfertilized female produced an average of 13 male offspring or, if fertilized, 4 resting-eggs.

Os rotíferos do gênero *Asplanchna* são representados por fêmeas com o corpo em forma de saco, desprovidas de pé, sendo portanto animais plantônicos (Fig. 1). O macho manifesta um dimorfismo sexual bastante acentuado, com tamanho e morfologia distintos dos de uma fêmea. Além de reduzido tamanho, possui projeções ou corcovas bem salientes na parede corporal, sendo duas laterais e uma no dorso (Figs. 2 e 3). Apresenta apenas vestígios do aparelho digestivo, o qual se degenera durante o desenvolvimento embrionário.

Durante a copulação, o órgão copulador injeta os espermatozoides na pseudocele da fêmea, diretamente através da parede corporal (Figura 1) não existindo, assim, um local apropriado para a cópula.

O ciclo de vida do gênero *Asplanchna* já foi objeto de extensa revisão e discussão (Birky e Gilbert, 1971). A breve descrição que se segue é o que, em geral, é aceito pela maioria dos autores.

Este gênero apresenta partenogênese (diplóide e haplóide) e reprodução bisexual. Durante a fase de partenogênese diplóide as fêmeas ( $2n$ ), denominadas amícticas, produzem apenas descendentes fêmeas. Certos fatores influenciam o apareci-

---

\* Este trabalho é parte de uma tese apresentada ao Departamento de Genética e Matemática Aplicada à Biologia, da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, da Universidade de São Paulo, Brasil, para a obtenção do grau de mestre.

\*\* Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, C.P. 384, 13560 São Carlos, Estado de São Paulo, Brasil.

mento da reprodução bissexual, e vários trabalhos já existem procurando relacionar o surgimento dessa fase com os fatores influentes. Em *Asplanchna*, por exemplo, um dos fatores importantes é o tipo de alimentação. Portanto, sob determinadas condições, pode ocorrer o surgimento das chamadas fêmeas míticas. Estas fêmeas sofrem o fenômeno de mixia, originando óvulos haplóides que se desenvolvem em machos (fase partenogenética haplóide).

Birky e Gilbert (1971) apresentam várias indicações de que uma dieta com vitamina E ( $\alpha$ -tocoferol) induz mixia, bem como o desenvolvimento de certas projeções ou corcovas na parede do corpo (resposta BWO - "body wall outgrowths"), em culturas de fêmeas amíticas de *Asplanchna* (Fig. 4).

Ao nascimento os machos já são sexualmente maduros, estando aptos à copular e fecundar as fêmeas, ocorrendo então a reprodução bissexual. Pode-se verificar mais de um macho copulando com a mesma fêmea, em um dado instante. Conforme Birky (1964) salienta, a fecundação só ocorre em fêmeas míticas e jovens, durante as primeiras horas após o seu nascimento. Fêmeas adultas não são fecundadas, embora possa haver a copulação.

Havendo fecundação surgem os ovos denominados "resting-eggs",  $2n$ , revestidos por uma espessa casca com saliências (Fig. 5). Após a postura, esses ovos podem permanecer muito tempo em dormência sob condições desfavoráveis, como baixas temperaturas. De sua eclosão surgem apenas fêmeas amíticas.

Enquanto que os animais originados dos "resting-eggs" tem seu desenvolvimento externo, os embriões partenogenéticos, machos ou fêmeas, desenvolvem-se no interior do útero, sendo eliminados através do poro urogenital quando completamente formados (Fig. 6).

Em uma fase avançada do desenvolvimento embrionário consegue-se, facilmente, distinguir o sexo dos embriões, devido à transparência da parede corporal da fêmea. Assim sendo, pode-se diferenciar as fêmeas míticas das amíticas pela presença de "resting-eggs" ou de embriões machos, nas primeiras, e pela presença de embriões fêmeas, nas segundas.

Entretanto, mesmo em uma fase inicial do desenvolvimento embrionário é possível a diferenciação das fêmeas míticas e amíticas. Nessa fase, os embriões das fêmeas míticas (futuros machos) são geralmente menores, mas em maior número, do que aqueles transportados pelas fêmeas amíticas de idades semelhantes. Por outro lado, Birky (1964) verificou que quando ocorre fecundação a fêmea mítica passa a mostrar partículas granulares no vitelário, apresentando uma tonalidade acastanhada.

Birky (1964), Birky e Gilbert (1971) e Buchner *et al.* (1965) fornecem alguns parâmetros reprodutivos de fêmeas de *Asplanchna brightwelli* e *sieboldi*, provenientes dos Estados Unidos e da Alemanha, mantidas sob condições de laboratório. No Brasil, nenhum trabalho similar havia sido elaborado com rotíferos desse gênero, razão pela qual foi proposto o estudo de alguns parâmetros reprodutivos como fecundidade de fêmeas amíticas e míticas, tempo de geração e longevidade de fêmeas amíticas, com o intuito de fornecer algumas informações sobre a biologia desses animais, além de comparar os dados obtidos com os pré-existentes na literatura.

## MATERIAIS E METODOS

Os rotíferos *Asplanchna* sp. utilizados no presente estudo foram coletados em

uma lagoa de oxidação, situada nas proximidades da Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, Brasil.

C. W. Birky (comunicação pessoal) denomina *Asplanchna brightwelli* à populações onde os machos apresentam corcovas laterais e dorsal e cujas fêmeas possuem um vítelário em forma de salsicha com nucléolos lobados (Fig. 7) e um dente interno proeminente no "scapus" (Fig. 8). Quando alimentadas com algas, ou em presença de alfa-tocoferol (vitamina E), essas fêmeas emitem a resposta BWO. *Asplanchna sieboldi* apresenta machos e fêmeas com as mesmas características ocorrendo, contudo, uma resposta BWO bem mais acentuada. Em Gilbert (1968) encontra-se uma boa revisão da sistemática desse gênero.

Segundo C. W. Birky (comunicação pessoal) a resposta BWO, ao alfa-tocoferol, emitida pelos rotíferos aqui empregados, não é a resposta típica de *A. sieboldi* nem a resposta típica de *A. brightwelli* dos Estados Unidos. Parece similar à resposta BWO obtida por BUCHNER com estoques da Alemanha, os quais são estreitamente relacionados com *A. brightwelli* dos Estados Unidos. Por outro lado, ela também se assemelha à resposta BWO produzida por fêmeas ocasionais de *A. sieboldi*, denominadas atípicas. Assim sendo, esses rotíferos poderiam se enquadrar entre as espécies *A. brightwelli* ou *A. sieboldi*, ou mesmo pertencerem à uma nova espécie dentro desse gênero.

No laboratório, os animais foram mantidos em meio de cultura constituído por uma solução de pó de alfaca calcinada, conforme o método de Sonneborn (1950), acrescida de bactérias e paramécios, ou outros microorganismos, conforme a finalidade dos experimentos. As culturas de animais isolados ou em pequeno número foram desenvolvidas em placas com escavações de cerca de 0,3 ml. Para culturas maiores foram usadas placas com escavações de 1 a 7 ml. Culturas maciças, com grande número de animais, foram desenvolvidas em frascos de vidro de 50 a 250 ml. Para evitar a evaporação do meio de cultura, as placas foram mantidas em câmara úmida, renovando-se o meio diariamente para evitar a formação de depósitos e sua turvação. A alimentação e manutenção das fêmeas amíticas consistiu basicamente de paramécios (Birky, 1964, 1965, 1967) inoculados no meio de cultura, juntamente com bactérias.

Mixia foi induzida com a inoculação de algas *Chlamidomonas* ou de flagelados (possivelmente da família *Chryptomonadidae*) no meio de cultura. As fêmeas míticas, utilizadas nos estudos de fecundidade, foram obtidas a partir de culturas contendo esses flagelados ou então surgidas em culturas normais de fêmeas amíticas. Conseguiu-se também mixia com o emprego de alfa-tocoferol, conforme relatado por vários autores como Birky (1969), Birky e Gilbert (1972), Gilbert e Thompson (1968).

As observações dos animais foram realizadas sob lupa e manuscados através de pipetas Pasteur. Todos os experimentos foram realizados em condições naturais de luz, temperatura ambiente de  $26 \pm 2$  C, e com excesso de alimentação.

**Curva de desenvolvimento:** A curva de desenvolvimento foi obtida a partir de medidas de 10 fêmeas amíticas, escolhidas ao acaso, e mantidas em culturas individuais com o mesmo meio e idêntica quantidade de alimento. Por ocasião das medidas os animais foram transferidos para uma placa escavada, com o mínimo de meio possível para limitar sua movimentação, voltando-os posteriormente para o meio inicial.

As medições foram feitas com uma escala micrométrica e no sentido antero-posterior, portando em relação ao comprimento do animal. O intervalo entre as medidas foi de 8 h, a partir do nascimento, num total de 72 h.

Para a obtenção de animais recém-nascidos e praticamente da mesma idade, colocaram-se várias fêmeas adultas, apresentando embriões bem desenvolvidos, em placas escavadas contendo meio de cultura. Assim, houve oportunidade de se conseguir vários animais recém-nascidos quase que simultaneamente. Essa mesma metodologia foi empregada nos estudos de tempo de geração e longevidade de fêmeas amícticas.

**Tempo de geração:** Denominou-se tempo de geração ao tempo decorrido desde o nascimento do animal até sua primeira cria. 185 fêmeas amícticas recém-nascidas, escolhidas ao acaso, foram isoladas em culturas individuais idênticas e o desenvolvimento de cada fêmea acompanhado até o nascimento da primeira cria. As observações foram feitas em intervalos de 1 h. Considerou-se como a hora de nascimento da cria o tempo médio entre duas observações consecutivas, para efeito de diminuição de erro dessa estimativa.

**Longevidade:** Para a determinação do tempo de vida foram isoladas 172 fêmeas amícticas, recém-nascidas, escolhidas ao acaso. O desenvolvimento foi acompanhado em culturas individuais idênticas, do nascimento até à morte, com intervalos de observações de 1 h. Também foi adotado o critério de tempo intermediário para a estimativa da longevidade.

**Fecundidade de fêmeas amícticas:** O número total de crias das fêmeas amícticas foi determinado seguindo-se o desenvolvimento de fêmeas jovens, escolhidas ao acaso, e mantidas em culturas individuais idênticas durante todo o tempo de vida. As observações foram feitas em intervalos de 1 h, retirando-se das culturas os filhotes nascidos entre os períodos de observações. Foram empregadas 181 fêmeas nesse estudo, obtendo-se um total de 3.164 descendentes.

**Fecundidade de fêmeas míticas:** Conforme citado anteriormente, a partir de um certo ponto do desenvolvimento, pode-se reconhecer as fêmeas míticas, inclusive quanto à sua futura produção de machos e "resting-eggs". Assim, acompanhou-se o desenvolvimento de fêmeas míticas fecundadas e não fecundadas, escolhidas ao acaso, determinando-se, respectivamente, a produção de "resting-eggs" e de machos por fêmea. As fêmeas, ainda jovens, foram colocadas em culturas individuais idênticas, contendo paramécios. As observações foram realizadas diariamente, descartando-se os machos ou ovos presentes.

O estudo da produção de machos foi baseado em uma amostra de 89 fêmeas, obtendo-se um total de 1.150 descendentes. Para o estudo da produção de "resting-eggs" foram empregadas 154 fêmeas, obtendo-se um total de 563 ovos.

## RESULTADOS

**Curva de desenvolvimento:** Na Figura 9 encontra-se uma curva média de desenvolvimento das fêmeas amícticas. Cada ponto representa o comprimento médio das 10 fêmeas analisadas, em cada intervalo de medida.

Pode-se verificar que após cerca de 56 h o tamanho dos animais se estabiliza, indicando assim o término do desenvolvimento. Entretanto, essa curva deve ser encarada em relação a animais desenvolvendo-se em meio com abundante alimentação (paramécios).

**Tempo de geração, longevidade e fecundidade:** No Quadro 1 encontram-se os resultados obtidos para os parâmetros reprodutivos estudados, em relação às fêmeas de *Asplanchna*, juntamente com uma rápida análise estatística dos mesmos. Os valores de frequência máxima para tempo de geração e longevidade referem-se à intervalos de classes.

## DISCUSSÃO

Os resultados obtidos em relação à longevidade, tempo de geração e fecundidade de *Asplanchna* sp. no presente estudo, dão uma idéia geral de como esses parâmetros podem se comportar em condições de luminosidade e temperatura empregadas e com excesso da alimentação. Uma vez que os animais estudados foram selecionados ao acaso, e portanto não pertencentes a um mesmo clone, os resultados devem ser encarados como sendo características gerais dos rotíferos analisados.

Pelos dados resumidos no Quadro 1, pode-se verificar que, para as condições em que os experimentos foram realizados, as fêmeas amíticas apresentam uma longevidade média de  $90,30 \pm 1,31$  h com um coeficiente de variação de 21,89% e um tempo médio de geração de  $22,12 \pm 0,24$  h com um coeficiente de variação de 24,60%. A comparação dos coeficientes de variação desses dois parâmetros permite considerar o tempo de geração como sendo uma característica ligeiramente mais variável do que a longevidade.

A curva média de desenvolvimento (Fig. 9) revela um período de crescimento intenso durante as primeiras 24 h após o nascimento, o qual começa a declinar a partir do segundo dia de vida. Desse modo, o primeiro filhote de uma fêmea amítica nasce, em média, quase no final desse período de crescimento ativo, ou seja, por volta de 22 h, conforme os resultados evidenciam. Portanto, pode-se afirmar que o animal inicia seu período reprodutivo ainda em fase de crescimento e muitos dos descendentes surgem antes que o final do crescimento dessa fêmea seja atingido.

Os resultados obtidos sobre fecundidade mostram uma média de  $17 \pm 0,33$  descendentes fêmeas por fêmea amítica, enquanto que as fêmeas míticas apresentam uma média de  $13 \pm 0,58$  descendentes machos por fêmea ou, se fertilizadas,  $4 \pm 0,18$  "resting-eggs" por fêmea. Um estudo comparativo dos coeficientes de variação entre esses parâmetros revela que, pelo menos nas condições do experimento, a fecundidade das fêmeas amíticas (CV = 25,30%) é uma característica bem menos variável que a das fêmeas míticas e que, entre essas últimas, a produção de ovos (CV = 60,43%) é muito mais variável que a produção de machos (CV = 42,54%).

Apesar de terem apenas cerca de 24% da fecundidade das fêmeas amíticas, as fêmeas míticas fecundadas ocorrem, devendo pois manter um certo grau de heterogeneidade genética na população.

Birky (1968) encontrou de 12 a 21 oócitos em fêmeas imaturas de *A. brightwelli* e *A. sieboldi*, através de contagens diretas, e considera essa variação como devida à reais diferenças entre os animais ou mesmo a dificuldades que tais contagens oferecem. Além disso, as fêmeas de culturas com e sem alfa-tocoferol não mostraram diferenças significativas no número de oócitos.

Segundo Buchner *et al.* (1965) o número de oócitos presentes no ovário de uma fêmea corresponde ao número máximo, potencial, de descendentes. Entretanto, o número real de descendentes está na dependência de fatores como alimentação e temperatura.

## QUADRO 1

*Parâmetros reprodutivos de fêmeas de Asplanchna sp.*

Análises	Parâmetros				
	Tempo de geração (H)	Longevidade (H)	Fecundidade de fêmeas amíticas: descendentes/fêmea	Fecundidade de fêmeas míticas Machos/fêmea	Ovos/fêmea
Valores Extremos	14 e 58	34 e 160	2 e 23	2 e 21	1 e 12
Frequência Máxima	21 – 23	90 – 99	20	19	3
Média ( $\bar{X}$ )	22,12 ± 0,24	90,30 ± 1,31	17 ± 0,33	13 ± 0,58	4 ± 0,18
Desvio Padrão (s)	5,28	19,48	4,40	5,49	2,21
Coefficiente de Variação (CV)	24,60%	21,89 %	25,30%	42,54%	60,43%

Para algumas fêmeas amíticas, conforme evidenciado no Quadro 1, observa-se um número máximo de 23 descendentes, o que indica um número máximo de oócitos acima do observado por Birky (1968) em contagens diretas.

Comparando-se a produção média de fêmeas por fêmea amítica ( $17 \pm 0,33$ ) com a produção média de machos por fêmea mítica ( $13 \pm 0,58$ ) não se verifica uma grande diferença. Contudo, a produção média de ovos por fêmea mítica difere bastante tanto da produção média de descendentes fêmeas por fêmea amítica, como da produção média de descendentes machos por fêmea mítica. Aqui, ocorre um resultado médio de  $4 \pm 0,18$  ovos por fêmea, o que indica que apenas uma pequena parcela do total de oócitos chega a ser fecundada e a se desenvolver. Isso talvez possa ser explicado pelo próprio esquema de reprodução sexuada, adotado por esses animais. Como já mencionado anteriormente, a fecundação ocorre apenas nas primeiras horas de vida das fêmeas míticas, o que pode limitar a taxa de fecundação. Segundo Buchner *et al.* (1967) a bipotencialidade do oócito de *Asplanchna*, ou seja, a sua capacidade de se transformar em macho (na ausência de fecundação) ou em "resting egg" (quando fecundado), não dura mais que 4 h após o nascimento da fêmea mítica. Após esse período verifica-se um bloqueio total da fertilização, sendo que este bloqueio ocorre simultaneamente em todos os oócitos da mesma fêmea. Cerca de 80% das fêmeas míticas são passíveis de fecundação ao nascer, permanecendo esta proporção por aproximadamente 45 minutos. Buchner *et al.* (1967) sugerem que o processo para o bloqueio da fertilização se inicia mesmo antes do nascimento do animal.

Em um excelente estudo crítico sobre a reprodução de rotíferos, Birky e Gilbert (1971) evidenciam que a mixia geralmente ocorre, na natureza, em concordância com os picos de alta densidade populacional. Nessa ocasião, as fêmeas amíticas, reprodutivamente rápidas, são substituídas por fêmeas míticas e machos, com a produção de "resting-eggs", os quais levam algum tempo para eclodir. Esse fato pode ser encarado como um mecanismo natural de controle populacional, havendo então um declínio da densidade da população.

No presente experimento, as fêmeas míticas fecundadas apresentam, em média, apenas cerca de 24% da fecundidade das fêmeas amíticas. Conforme demonstrado por Lewontin (1965), para espécies colonizadoras o principal fator atuante sobre a taxa de crescimento populacional é o tempo de desenvolvimento embrionário. Entretanto, para os rotíferos em estudo pode-se também estimar, com base nos resultados obtidos, uma certa influência dessa diferença de fecundidade das fêmeas míticas e amíticas nos processos de flutuações populacionais. Contudo, esses resultados devem ser interpretados apenas de maneira comparativa, uma vez que as condições na natureza seriam diferentes das experimentais.

Birky (1964) cita a fecundidade, longevidade e a taxa de reprodução de linhagens partenogênicas de *Asplanchna*, dos Estados Unidos, como parâmetros bastante variáveis, mesmo dentro de um clone. Segundo suas conclusões, a taxa de reprodução varia com o genótipo, condições experimentais e fisiológicas. Encontrou desde rotíferos apresentando reprodução quase nula, até extremos opostos com a taxa reprodutiva de 0,061 fêmeas/(hora x fêmea), o que significa uma duplicação do número de fêmeas, na cultura, em cerca de 15 horas. Dentro de suas condições experimentais e utilizando *Paramecium aurelia* como principal fonte alimentar, Birky (1964) obteve para as fêmeas amíticas de *A. brightwelli* uma longevidade média de 4 a 5 dias (máximo de 9 dias) e uma fecundidade média de 5,6 descendentes por fêmea (máximo de 15). Para as fêmeas míticas, obteve uma média de 5,2 descendentes machos por fêmea (máximo de 10) e 2-3 "resting-eggs" por fêmea.

Observa-se que, com exceção da longevidade e produção de ovos, os dados obtidos no presente trabalho são bem mais elevados daqueles obtidos por Birky (1964) sobre fecundidade das fêmeas amíticas e míticas. Talvez esses resultados possam ser explicados por diferenças existentes entre os meios de culturas empregados nos dois experimentos, uma vez que o meio de cultura aqui utilizado possivelmente apresentou uma maior variedade de matéria orgânica. Conforme o próprio Birky verificou, a adição de substâncias orgânicas no meio de cultura (1/2 a 2 gotas de meio de cultura de tecido em 1 ml do meio normal de cultura) aumenta substancialmente a taxa reprodutiva dos animais.

Outros parâmetros reprodutivos de *Asplanchna* são compilados por Birky e Gilbert (1971). Os resultados ali resumidos sobre a fecundidade e longevidade de fêmeas amíticas de *A. brightwelli* e *A. sieboldi*, a partir de alguns experimentos daqueles autores, são menos elevados que os obtidos no presente trabalho, enquanto que os dados sobre tempo de geração são mais elevados.

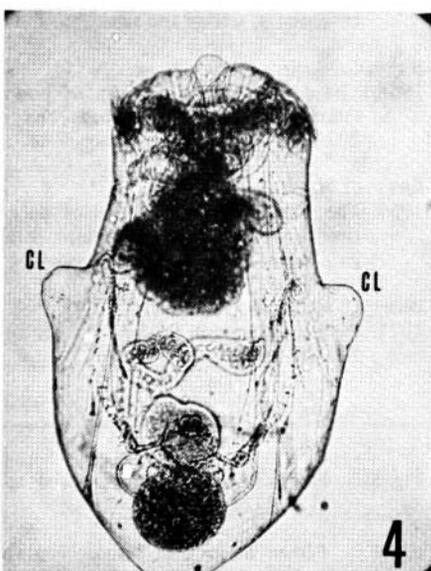
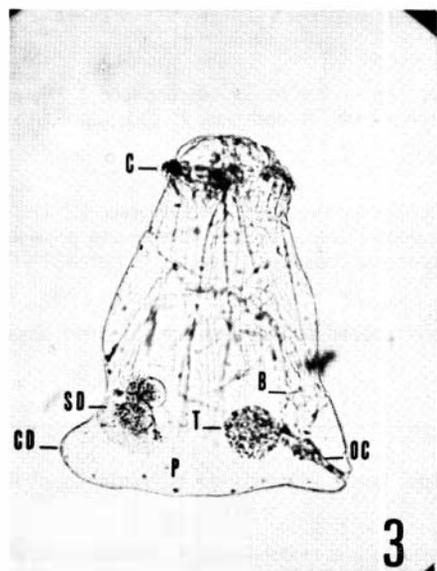
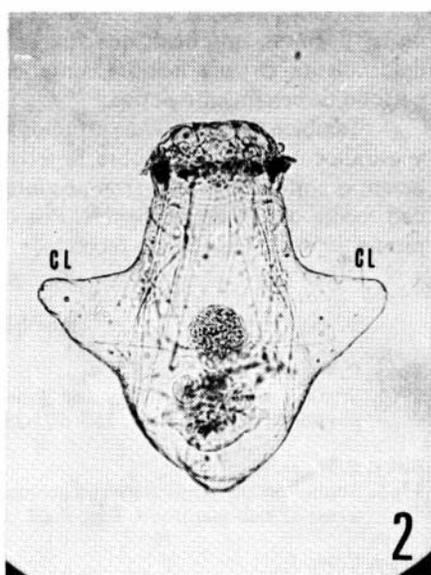
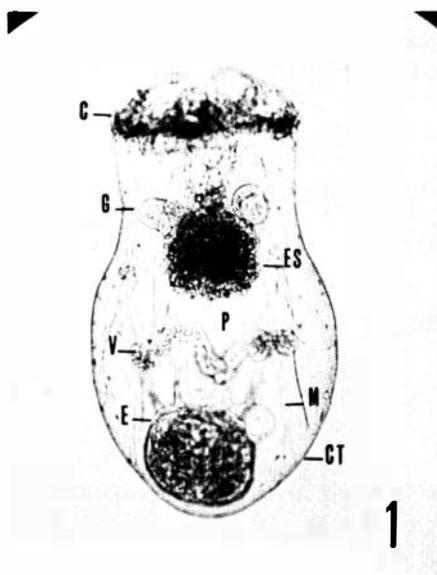
Os resultados de Buchner *et al.* (1965) sobre fecundidade e longevidade de fêmeas amíticas de *A. sieboldi*, da Alemanha, são os que mais se aproximam dos dados aqui obtidos. Os animais, mantidos a 22 C, apresentaram uma fecundidade de 16,6 descendentes por fêmea e uma longevidade, de 56 a 136 horas. Entretanto, o tempo de geração obtido foi também mais elevado (29,8 horas).

Assim, as diferenças observadas nos parâmetros reprodutivos do rotífero *Asplanchna* sp. empregado no presente estudo, em relação a dados pré-existentes na literatura, podem ser devidas tanto às condições experimentais utilizadas como ao comportamento de uma nova espécie, dentro desse gênero.

#### AGRADECIMIENTO

O autor agradece ao Dr. Warwick E. Kerr pela orientação dedicada durante a execução dos trabalhos e pela leitura crítica do manuscrito.

- 
- Fig. 1. Fêmea amítica de *Asplanchna* sp.: vista ventral (120 X) C = coroa de cílios, CT = cutícula, E = embrião, ES = estômago, G = glândula gástrica, M = musculatura, P = pseudocele, V = vitelário.
- Fig. 2. Macho de *Asplanchna* sp.: vista ventral evidenciando as duas corcovas laterais – CL (120 X).
- Fig. 3. Macho de *Asplanchna* sp.: vista lateral (120 X).  
B = bexiga, C = coroa de cílios, CD = corcova dorsal, OC = órgão copulador, P = pseudocele, SD = vestígios do sistema digestivo, T = testículo.
- Fig. 4. Fêmea de *Asplanchna* sp.: vista ventral evidenciando a resposta BWO ou corcovas laterais – CL (120 X).



## RESUMEN

Fueron estudiados algunos aspectos biológicos del rotífero *Asplanchna* sp. del Brasil, mantenidos en el laboratorio, y fue determinada la curva media de desarrollo, estableciéndose las conexiones de esa curva con el tiempo medio de generación de las hembras amícticas, que fue de cerca de 22 horas. De este modo el primer descendiente de una hembra amíctica nació, en promedio, casi al final de su período de crecimiento activo.

También fueron hechos estudios sobre la longevidad de las hembras amícticas y estudios comparativos sobre la fecundidad entre éstas y entre las míticas. Las hembras amícticas presentaron una longevidad media de 90,30 horas y una fecundidad média de 17 descendientes. Por otro lado, una hembra mítica produjo, en promedio, 4 huevos cuando fecundada, o 13 machos en ausencia de fecundación.

## REFERENCIAS

**Birky, C. W., Jr.**

1964. Studies on the physiology and genetics of the rotifer, *Asplanchna*. I. Methods and physiology. *J. Exp. Zool.*, 155: 273-292.

**Birky, C. W., Jr.**

1965. Studies on the physiology and genetics of the rotifer, *Asplanchna*. II. The genic basis of a case of male sterility. *J. Exp. Zool.*, 158: 349-356.

**Birky, C. W., Jr.**

1967. Studies on the physiology and genetics of the rotifer, *Asplanchna*. III. Results of outcrossing, selfing and selection. *J. Exp. Zool.*, 164: 105-116.

**Birky, C. W., Jr.**

1968. The developmental genetics of polymorphism in the rotifer. *Asplanchna*. I. Dietary vitamin E control of mitosis and morphogenesis in embryos. *J. Exp. Zool.*, 169: 205-210.

**Birky, C. W., Jr.**

1969. The developmental genetics of polymorphism in the rotifer. *Asplanchna*. III. Quantitative modification of developmental responses to vitamin E, by the genome, physiological state, and population density of responding females. *J. Exp. Zool.*, 170: 437-448.

**Birky, C. W., Jr., & J. J. Gilbert**

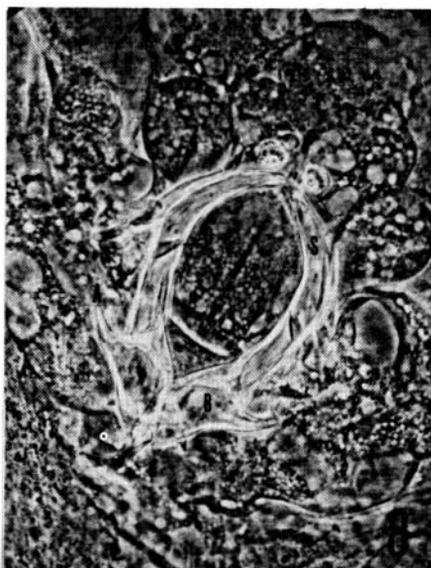
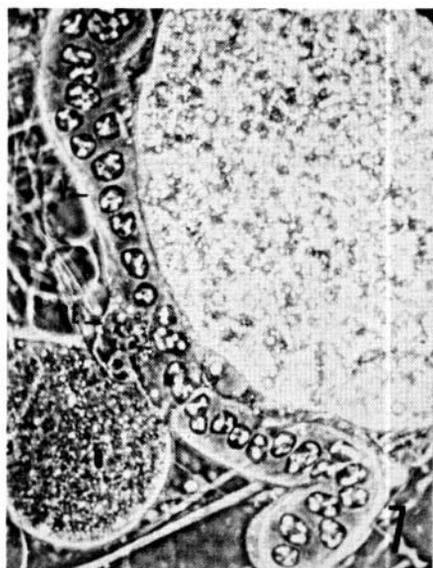
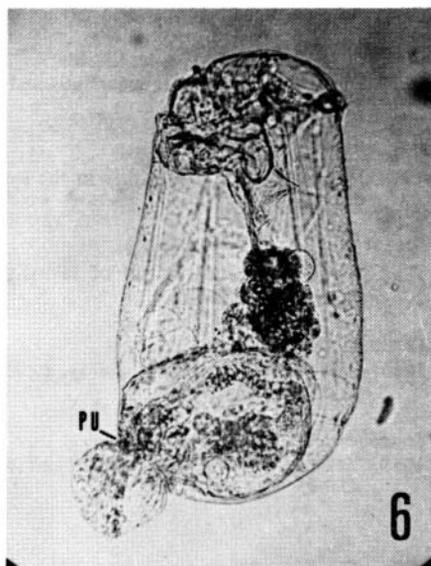
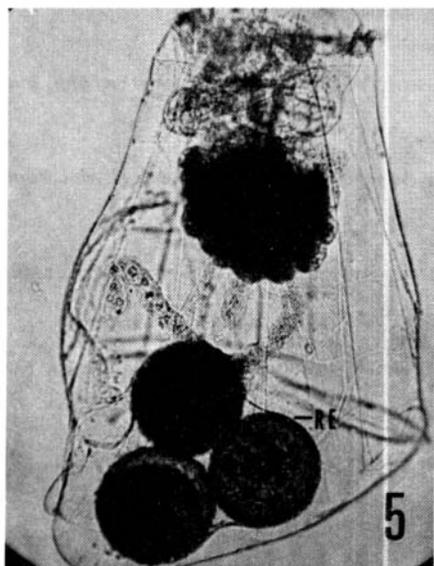
1971. Parthenogenesis in rotifers: the control of sexual and asexual reproduction. *Amer. Zool.*, 11: 245-266.

Fig. 5. Fêmea mítica de *Asplanchna* sp: vista lateral evidenciando 3 "resting-eggs" RE (120 X).

Fig. 6. Fêmea amíctica de *Asplanchna* sp: vista lateral evidenciando a eliminação de um embrião fêmea através do poro urogenital - PU (80 X).

Fig. 7. Germovitelário de *Asplanchna* sp: contraste de fase (240 X). GE = germário, O = oócito, V = vitelário.

Fig. 8. "Tropi" de *Asplanchna* sp: contraste de fase (480 X). A = apófise, B = "bulla", D = dente interno, S = "scapus".



**Birky, C. W., Jr., & J. J. Gilbert**

1972. Vitamin E as an extrinsic and intrinsic signal controlling development in the rotifer *Asplanchna*: uptake, transmission and localization of (<sup>3</sup>H) alpha-tocopherol. *J. Embriol. Exp. Morph.*, 27: 103-120.

**Buchner, H., H. Kiechle, & P. Hamm**

1965. Zur fortpflanzungsbiologie der rädertiere. *Naturwissenschaften*, 52: 352.

**Buchner, H., C. Mutschler, & H. Kiechle**

1967. Die determination der männchen and dauereiproduktion bei *Asplanchna sieboldi*. *Biol. Zbl.*, 86: 599-621.

**Gilbert, J. J.**

1968. Dietary control of sexuality in the rotifer *Asplanchna brightwelli* Gosse. *Physiol. Zool.*, 41: 14-43.

**Gilbert, J. J., & G. A. Thompson**

1968. Alpha-tocopherol control of sexuality and polymorphism in the rotifer *Asplanchna*. *Science*, 159: 734-738.

**Lewontin, R. C.**

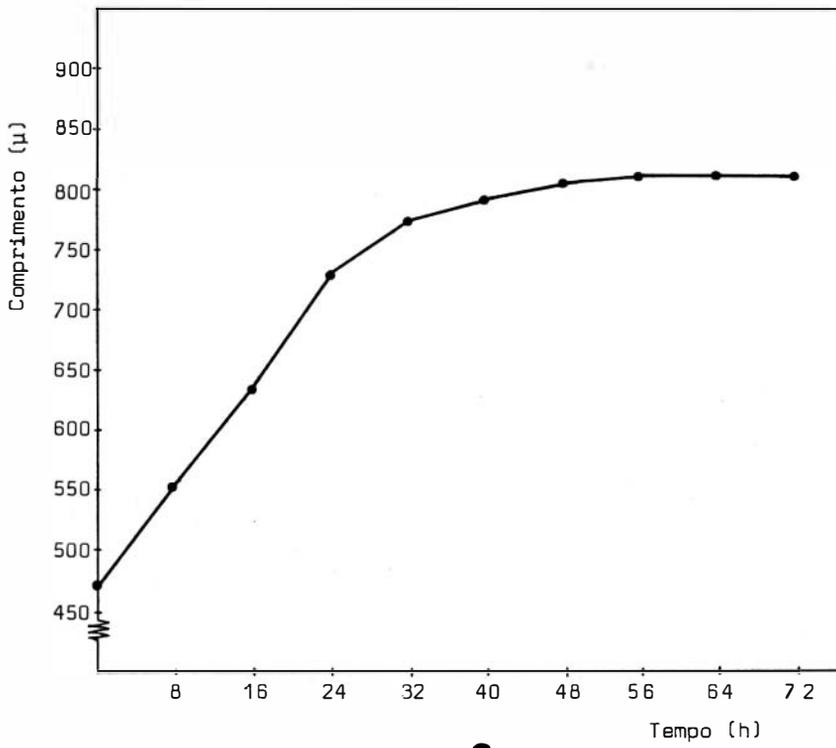
1965. Selection for colonizing ability, p. 77-91. In *The genetics of colonizing species*. New York, Academic Press.

**Sonneborn, T. M.**

1950. Methods in the general biology and genetics of *Paramecium aurelia*. *J. Exp. Zool.*, 113: 87-147.

---

Fig. 9. Curva média de desenvolvimento de fêmeas amícticas de *Asplanchna* sp.



9