

Dinámica poblacional de *Allonais lairdi* (Oligochaeta, Naididae) en Los Talas, Provincia de Buenos Aires

Laura Cecilia Armendáriz

Comisión de Investigaciones Científicas (CIC). Cátedra Zoología Invertebrados I, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina.

Resumen. El propósito de este estudio es analizar la dinámica poblacional de *Allonais lairdi* Naidu, 1965 teniendo en cuenta las variaciones estacionales en densidad y biomasa, los períodos de reproducción asexual y sexual, y su disposición espacial. Se extrajeron muestras cuantitativas de oligoquetos asociados a la carpeta vegetal de lemnáceas, con una periodicidad quincenal (julio de 1994-1995) en un ambiente léntico ubicado en Los Talas, Provincia de Buenos Aires. Se registraron parámetros fisicoquímicos: profundidad, transparencia, temperatura, conductividad, pH y oxígeno disuelto. *A. lairdi* presentó una gran fluctuación en densidad debida a la reproducción asexual. La máxima abundancia se registró en febrero y durante el mes de marzo se hallaron los individuos maduros sexualmente, los que representaron un 1.63% de la población. La mayor biomasa se registró en otoño, dos meses luego del pico de abundancia, pudiéndose inferir que dicho período representa un ciclo generacional. La producción anual estimada en peso seco fue 0.25 g.m⁻². En la población analizada se sucedieron tres cohortes: la primera en octubre, la segunda en diciembre (incluyendo los individuos maduros) y la tercera en abril. Se analizó la disposición espacial, mediante el índice de Morisita, presentando una distribución al azar durante la mayor parte del ciclo y contagiosa en los muestreos de menor densidad.

Abstract. The main objective of this work is to analyse the life cycle of *Allonais lairdi* Naidu, 1965 considering seasonal variations in abundance and biomass, periods of asexual and sexual reproduction, and dispersion. Quantitative samples of the vegetation were taken fortnightly (July 1994-1995) from a lentic water body located in Los Talas, Buenos Aires Province. Physicochemical parameters were measured: depth, transparency, temperature, conductivity, pH, and dissolved oxygen. *Allonais lairdi* showed a great fluctuation in density due to an asexual reproduction. The highest abundance was registered in February and immediately after individuals sexually mature were found. They represented 1.63% of the population. The period of sexual maturity was short, during March. The peak in biomass was registered in the fall, two months after the peak of abundance. This period is considered a generation cycle. Estimated annual production expressed as dry weight was 0.25 g.m⁻². Three cohorts were succeeded in the analysed population: the first in October, the second in December (including the mature individuals) and the third one in April. The distribution pattern was analysed by using the Morisita Index. It showed a distribution at random during most of the life cycle being contagious as the density was low.

Introducción

Entre los oligoquetos acuáticos, la familia Naididae presenta una amplia distribución y adaptación a un extenso rango de condiciones ambientales. En América del Sur los naidídeos son frecuentes en ambientes lóticos y lénticos, hallándose en diferentes sustratos como sedimentos blandos y rocas, asociados a macrófitos, algas filamentosas, vegetación en descomposición y hojas de bromeliáceas (Brinkhurst y Marchese 1992). Las lagunas y charcas pampásicas que presentan una densa

vegetación flotante libre y/o arraigada constituyen ambientes propicios para el desarrollo de sus poblaciones. Algunas especies son comunes en ambientes enriquecidos orgánicamente y han sido utilizadas como indicadores de eutrofización así como también en la construcción de índices para evaluar polución y calidad de aguas (Slepukina 1984, Särkkä 1987, Lang 1990, Smith et al. 1991, Milbrink 1994, Storeid 1994).

Los naidídeos son organismos oportunistas que se distinguen de otras familias de oligoquetos por presentar dos estrategias reproductivas: asexual, mediante una fisión transversa o fragmentación y sexual. La primera es la más frecuente y provoca un rápido crecimiento poblacional, mientras que la modalidad sexual es empleada en condiciones ambientales desfavorables. Sus poblaciones se caracterizan por presentar grandes fluctuaciones estacionales en densidad (Learner et al. 1978, Loden 1981, Christensen 1984, Irmeler 1989, Beckett et al. 1992, Juget y Lafont 1994). Usualmente la alternancia de reproducciones asexual y sexual sigue un ciclo anual regular, pero en algunas especies la reproducción sexual es muy rara y en cierta forma errática en su ocurrencia (Christensen 1984). La generación sexual aparece en general, en ambientes naturales, antes del invierno o período de sequía y culmina en la producción de las ootecas o cocones. Con frecuencia esta generación es de breve duración en el tiempo, los individuos maduran de manera sincrónica y mueren luego del período de puesta de huevos.

Con respecto al conocimiento de los naidídeos en Argentina, existen registros que datan de principios de siglo, aunque recién en las últimas dos décadas se han acrecentado considerablemente las investigaciones en el grupo. Estos estudios han sido encarados fundamentalmente desde el punto de vista sistemático (Gavrilov 1977, Di Persia 1980, Brinkhurst y Marchese 1992, Harman et al. 1988, Gluzman 1990, y otros). A nivel mundial los estudios referentes a poblaciones de oligoquetos acuáticos se han realizado principalmente en Tubificidae (Kennedy 1966, Thorhauge 1975, Bonomi y Di Cola 1980, Lazim y Learner 1986, Jenderedjian 1994, entre otros) y en menor medida en Naididae (Gruffydd 1965, Learner et al. 1978, Loden 1981, Lochhead y Learner 1983, Smith 1986, Finogenova 1984, Irmeler 1989, Beckett et al. 1992). En nuestro país sólo se ha estudiado la dinámica poblacional de *Narapa bonettoi*, Narapididae (Marchese 1994).

El objetivo de este trabajo es analizar por primera vez la dinámica poblacional de *Allonais lairdi* Naidu, 1965 teniendo en cuenta las variaciones estacionales en densidad y biomasa, los períodos de reproducción asexual y sexual, y su disposición espacial.

Materiales y Métodos

Se realizaron muestreos quincenales (desde julio de 1994 a julio de 1995) en un ambiente léntico vegetado situado a los 34° 53' S y 57° 50' W en la localidad de Los Talas, Provincia de Buenos Aires. Es un ambiente permanente, ubicado en una zona de bañados, que si bien no presenta períodos de sequía, sí tiene fluctuaciones considerables en el nivel de sus aguas, así como también en la cobertura vegetal.

En cada muestreo se extrajeron tres réplicas de la carpeta de vegetación flotante, utilizando un muestreador de 900 cm² de área y red de 150 μm de abertura de malla. El material recolectado fue fijado en formol al 10%. Se registraron parámetros fisicoquímicos: profundidad, temperatura, transparencia (disco de Secchi), pH, conductividad y oxígeno disuelto (método de Winkler) (Figura 1).

En el laboratorio se realizó un lavado de la vegetación sobre un tamiz de 150 μm de abertura. La carpeta de vegetación flotante estuvo constituida por *Spirodela intermedia*, *Lemna* sp, *Wolffia* sp y *Wolffiella* sp. Los macrófitos se secaron en estufa a 105 °C durante 48 horas para estimar biomasa (Figura 2).

Los oligoquetos fueron separados del material retenido en forma manual bajo microscopio estereoscópico, previa tinción con eritrosina B y finalmente conservados en alcohol 70°. Fueron obtenidas 66 muestras habiéndose analizado su totalidad.

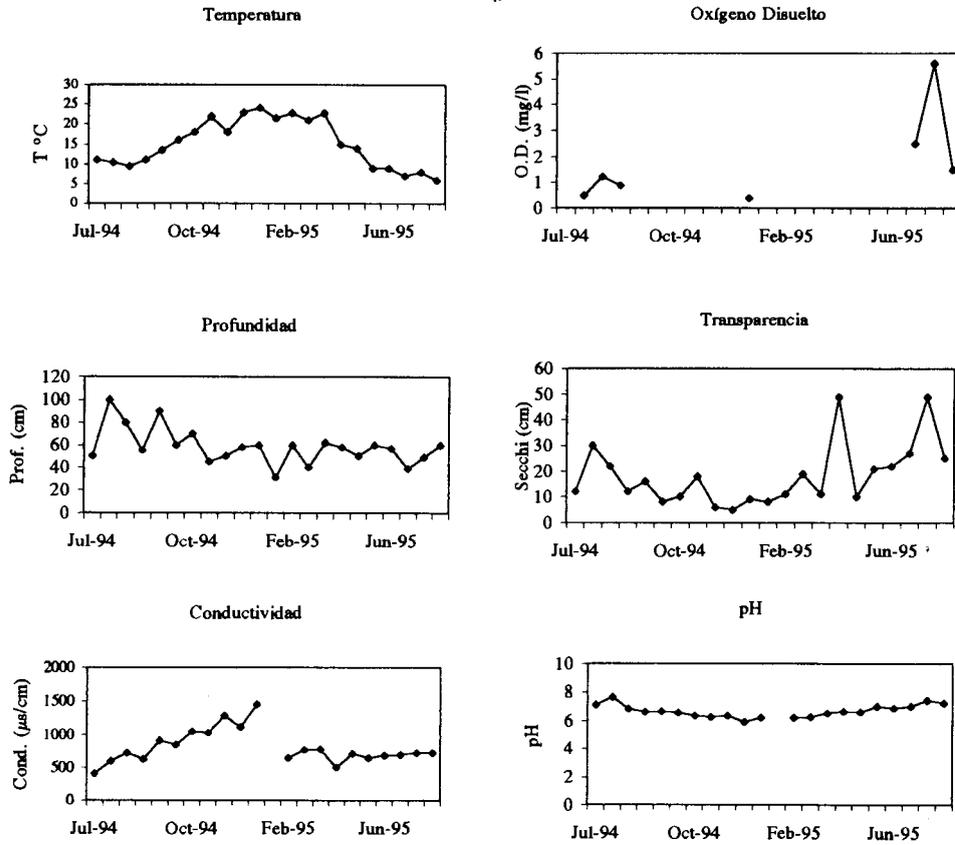


Figura 1. Fluctuaciones en los parámetros limnológicos del ambiente estudiado.

Figure 1. Fluctuation in physicochemical parameters at the study site.

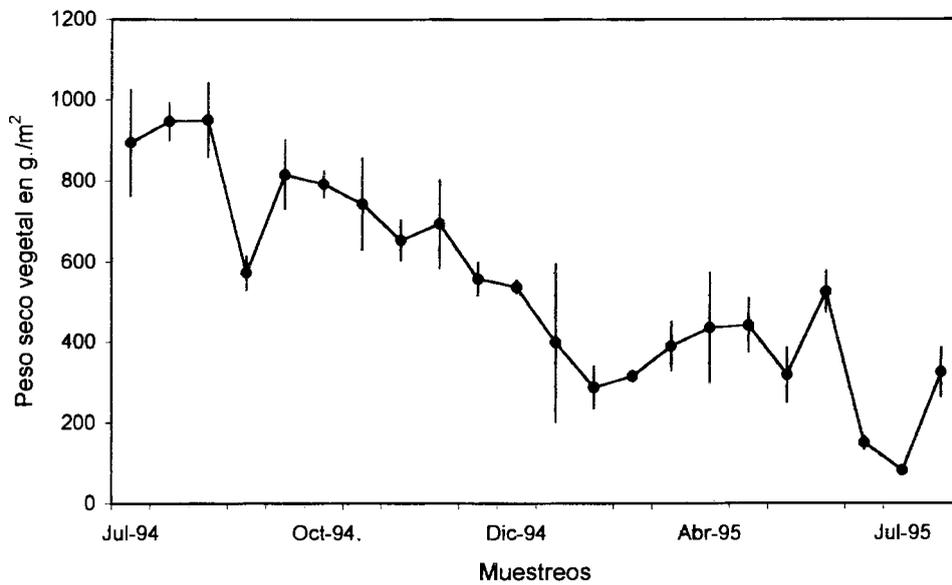


Figura 2. Cambios temporales en la biomasa de macrófitos.

Figure 2. Temporal changes in macrophyte biomass.

El análisis cualitativo y cuantitativo de los naidídeos se llevó a cabo bajo microscopio óptico. Su determinación taxonómica se realizó siguiendo a Brinkhurst y Marchese (1992). Se clasificó a los organismos en inmaduros y sexualmente maduros. Se tomaron medidas de longitud de los organismos inmaduros y maduros. Se tomaron medidas de peso húmedo y peso seco (a 65 °C durante 24 horas) de los organismos para estimar biomasa. Se calculó la regresión longitud/peso húmedo y peso húmedo/peso seco. Basándose en ellas se estimó la producción de *A. lairdi* según Jonásson (1972):

$$P = \Sigma(W_{t+1} - W_t) \cdot \frac{(N_{t+1} + N_t)}{2}$$

El primer término indica la tasa de crecimiento individual y el segundo el número promedio durante un período. Los valores están dados en g.m².

Se determinó el patrón de disposición espacial de la población utilizando el índice de dispersión de Morisita (Elliott 1983):

$$I\delta = \frac{n \Sigma(x^2) - \Sigma x^2}{(\Sigma x)^2 - \Sigma x}$$

n=número de unidades muestrales y x=total de individuos en la muestra. Un valor de $I\delta=1$ corresponde a una distribución al azar, un valor $I\delta < 1$ a una distribución regular y un valor $I\delta > 1$ a una contagiosa.

Resultados

Allonais lairdi fue hallada durante todo el período de muestreo, si bien mostró una importante fluctuación en densidad. Presentó la mayor abundancia poblacional en el verano y principios del otoño (febrero a abril). La menor abundancia se registró en invierno (Fig. 3).

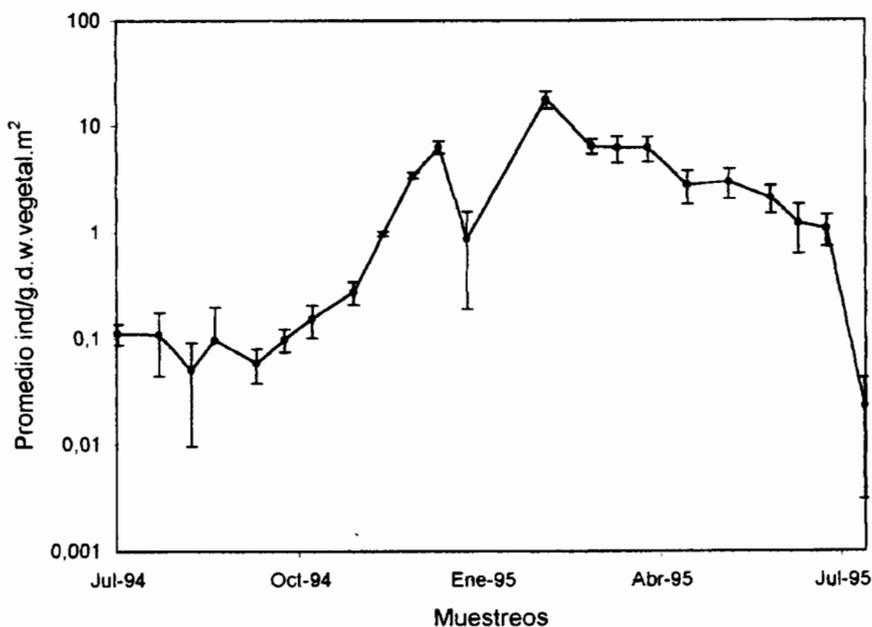


Figura 3. Fluctuaciones estacionales en la densidad de individuos de *A. lairdi* en el área de estudio.
Figure 3. Temporal changes in the average population density of *A. lairdi* at the study site.

En la población se registraron generaciones sucesivas atribuidas a períodos de continua reproducción asexual. No se registraron organismos formando cadenas de zooides, siendo la fragmentación el modo de división asexual. Se observaron organismos sexualmente maduros durante el mes de marzo, los que representaron el 1.63% de la población.

La longitud de los individuos ($n=1167$) varió entre 3.83 mm (en organismos juveniles recolectados en diciembre) y 29.59 mm (en organismos recolectados en mayo). Sólo fue posible medir dos individuos maduros (cuyas longitudes fueron 15.3 y 13.6 mm) debido a que el resto se hallaron fragmentados. El valor mínimo en peso húmedo registrado fue de 0.3 mg (correspondiendo a organismos de 3 mm de talla) y el máximo 6.7 mg (para una longitud de 29 mm). La biomasa, expresada como peso húmedo promedio en $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$, varió entre 7.453 y 0.029. Cabe señalar un desplazamiento en dos meses con respecto al pico de densidad poblacional, con relación a un incremento en la talla de los individuos (Fig. 4).

La regresión longitud/peso húmedo calculada ($n=182$) fue la siguiente: $y=-0.4635+0.19x$ (R^2 0.802, $p<0.001$). La regresión peso húmedo/peso seco ($n=182$): $y=0.0295+0.10138x$ (R^2 0.606, $p<0.001$).

Durante el período estudiado (julio 1994 - julio 1995) la producción de *A. lairdi* estimada en peso húmedo fue de $2.253 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$. Aplicando la ecuación de regresión peso húmedo/peso seco calculada, su producción estimada en peso seco fue de $0.2579 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$.

El patrón de disposición espacial de *Allonais lairdi* varió entre 0 - 1.62, correspondiendo a una distribución al azar durante la mayor parte del ciclo y contagiosa en los muestreos de menor densidad (Fig. 5).

Discusión

Como fuera señalado, entre los caracteres que distinguen a la familia Naididae de la mayoría de las familias de oligoquetos acuáticos, se encuentra la alternancia de generaciones con reproducción asexual y sexual. La primera es la predominante y las poblaciones pueden autoperpetuarse a través de ella, principalmente en el caso de aquellas que habitan ambientes sin fluctuaciones importantes en sus parámetros limnológicos. Cuando se suceden en el medio cambios que implican algún tipo de estrés, como un descenso en la temperatura o un período de sequía, suele aparecer la generación sexual.

En ambientes fluctuantes, las poblaciones de naidídeos con frecuencia presentan, además, marcados cambios en su densidad dados por la reproducción asexual. Presentan, por lo tanto, una estrategia del tipo "r", creciendo sus poblaciones mediante explosiones regulares o bien de un modo errático, alcanzando el pico de abundancia cuando las condiciones son óptimas y manteniéndose el resto del año a muy bajas densidades (Gruffydd 1965, Poddubnaya 1972, Learner et al. 1978, Learner 1979, Loden 1981, Lochhead y Learner 1983, Smith 1986, Beckett et al. 1992, Juget y Lafont 1994)

Distintos factores ambientales afectan la dinámica poblacional regulando la densidad de individuos, en especial a través de un control en la tasa de reproducción asexual. Entre los más importantes se citan: la temperatura, la disponibilidad de alimento, la profundidad, la conductividad, el tenor de oxígeno disuelto (Gruffydd 1965, Learner et al. 1978, Learner 1979, Loden 1981, Lochhead y Learner 1983, Smith 1986, Irmiler 1989). La tasa de fisión se incrementa con el aumento en la temperatura, hasta alcanzar una temperatura óptima por encima de la cual la tasa declina. En el verano la población alcanza su mayor densidad, cuando las tasas de crecimiento y reproducción asexual son estimuladas por las altas temperaturas y la abundancia de alimento, si bien algunas especies son más frecuentes en ambientes con menor temperatura. En *Allonais* la fragmentación está determinada por la temperatura, provocando la misma un aumento en su tasa (Learner et al. 1978).

En la población estudiada la mayor abundancia de individuos, debida a una intensa reproducción asexual, fue coincidente con un aumento en la temperatura del agua.

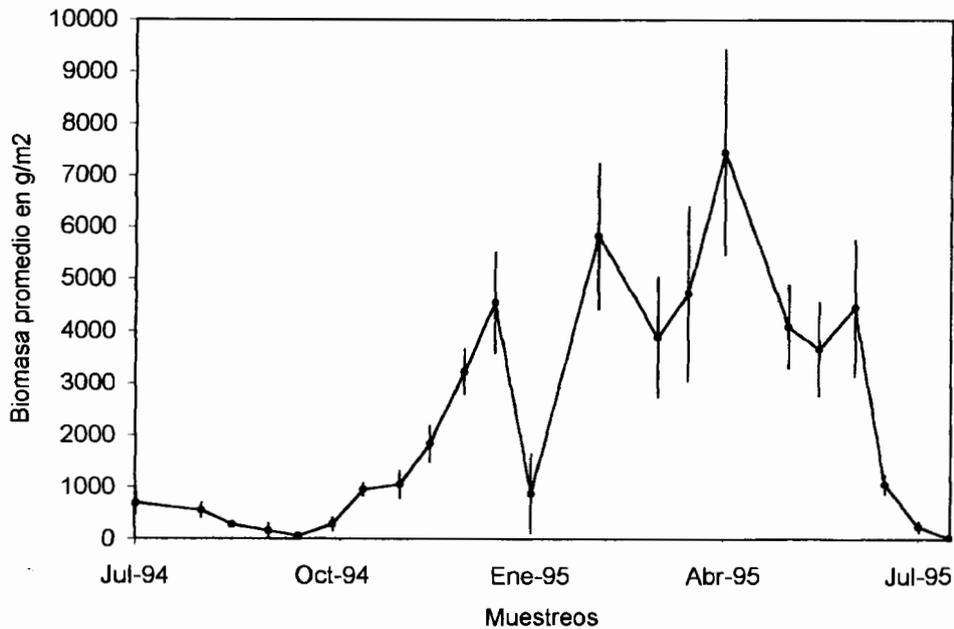


Figura 4. Cambios temporales en la biomasa de *A. lairdi* estimada en peso húmedo.
Figure 4. Seasonal changes in the average biomass of *A. lairdi* expressed as wet weight.

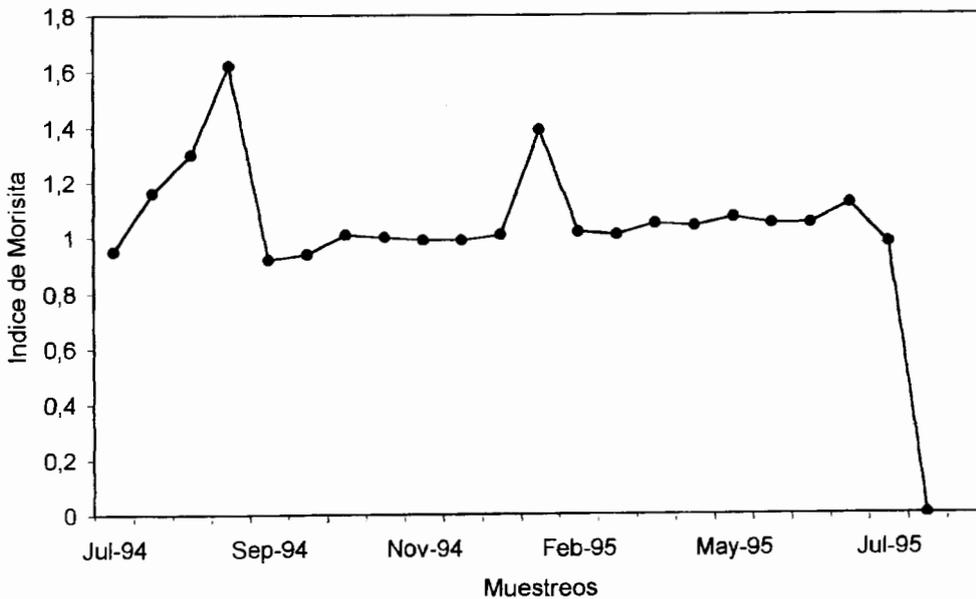


Figura 5. Cambios temporales en la disposición espacial de *A. lairdi* de acuerdo con el índice de Dispersión de Morisita. Un valor igual a 1.0 indica disposición al azar, >1.0 la disposición es contagiosa y <1.0 es uniforme (el valor 1=0 corresponde a un único individuo recolectado).
Figure 5. Temporal changes in the dispersion pattern of *A. lairdi* as measured by Morisita Index of Dispersion. An index of 1.0 indicates a random distribution, if the index is >1.0 the distribution is contagious and <1.0 is regular (Index value 1=0 represents only one individual collected).

Estudios realizados en los naidídeos *Chaetogaster diaphanus*, *Amphichaeta leydigi*, *Nais communis* y *N. variabilis* demostraron que sus poblaciones presentaron un período de activa

reproducción asexual cuando las condiciones ambientales fueron favorables y no restringieron el crecimiento y desarrollo. Una vez alcanzado el pico de abundancia, la reproducción asexual disminuyó -o cesó- y comenzaron a aparecer individuos sexualmente maduros. Luego de este período, el número de individuos en las poblaciones decreció (Learner et al. 1978, Loden 1981, Smith 1986).

De esta manera, durante la reproducción sexual se produce una disminución en la abundancia dado que, en general, la reproducción asexual se detiene una vez que los individuos maduran sexualmente. El porcentaje de la población que alcanza la madurez sexual varía desde unos pocos individuos a casi toda la población (Timm 1984, Smith 1986). Estos individuos maduros mueren al cabo de aproximadamente un mes, luego de depositar los cocones (Poddubnaya 1972, Learner et al. 1978, Loden 1981, Timm 1984, Smith 1986).

En la población estudiada de *Allonais lairdi* se observó una gran fluctuación en la abundancia debida principalmente a la reproducción de tipo asexual. Se registraron individuos sexualmente maduros luego del pico de abundancia (a fines del verano), los que representaron un escaso porcentaje de la población. El período de reproducción sexual fue sólo de un mes.

A pesar de haberse encontrado individuos maduros, no se registraron cocones. Smith (1986) tampoco los encontró, si bien halló en las poblaciones que analizara individuos en reproducción sexual. Dado que los naídidos suelen depositar sus cocones adheridos a la vegetación, su falta de detección quizás se deba a problemas metodológicos: los mismos pudieron haber quedado retenidos en las raíces sin desprenderse durante los lavados.

Allonais lairdi presentó su mayor biomasa en otoño, dos meses después del pico de abundancia. Este desplazamiento se relaciona con el incremento observado en la talla de los individuos, pudiendo representar este período un ciclo generacional.

Se podrían reconocer en esta especie tres cohortes, la primera desde octubre a diciembre, la segunda desde diciembre a marzo, la cual incluyó los escasos individuos maduros, y la última cohorte desde abril a julio.

La disposición espacial de los individuos presentó una distribución al azar durante la mayor parte del ciclo y contagiosa en los muestreos con menor densidad de individuos.

Bibliografía

- Beckett, D.C., T.P. Aartila y A.C. Miller. 1992. Seasonal change in plant-dwelling Chironomidae and Naididae in a Wisconsin lake. *J. Freshwat. Ecol.* 7:45-57.
- Bonomi, G. y G. Di Cola. 1980. Population dynamics of *Tubifex tubifex*, studied by means of a new model. Pp. 185-203. In: Brinkhurst, R.O. y D.G. Cook (eds.). *Aquatic Oligochaeta Biology*. Plenum Press, Nueva York.
- Brinkhurst, R.O. y M.R. Marchese. 1992. Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. 2da. ed. Colección Climax N° 6. 207 pp.
- Christensen, B. 1984. Asexual propagation and reproductive strategies in aquatic Oligochaeta. *Hydrobiologia* 115:91-95.
- Di Persia, D.H. 1980. The Aquatic Oligochaeta of Argentina: Current status of knowledge. Pp. 79-113. In: Brinkhurst, R.O. y D.G. Cook (eds.). *Aquatic Oligochaeta Biology*. Plenum Press, Nueva York.
- Elliott, J.M. 1983. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwat. Biol. Assoc. Sci. Pub.* 25, Ambleside. 156 pp.
- Finogenova, N.P. 1984. Growth of *Stylaria lacustris* (L.) (Oligochaeta, Naididae). *Hydrobiologia* 115:105-107.
- Gavrilov, K. 1977. Oligochaeta. Pp. 99-121. In: Hulbert, S.H. (ed.). *Biota acuática de Sudamérica Austral*. San Diego State University, San Diego, California.
- Gluzman, C. 1990. A new species of the freshwater genus *Allonais* (Oligochaeta, Naididae) from among the roots of *Eichhornia crassipes* (Argentina). *Stud. Neotrop. Fauna Envir.* 25:121-124.
- Gruffydd, Ll.D. 1965. The population biology of *Chaetogaster limnaei limnaei* and *Chaetogaster limnaei vaghini* (Oligochaeta). *J. Animal Ecol.* 34:667-690.
- Harman, W.J., R.O. Brinkhurst y M. Marchese. 1988. A contribution to the taxonomy of the Aquatic Oligochaeta (Naididae) of South America. *Can. J. Zool.* 66:2233-2242.

- Irmiler, U. 1989. Population ecology and migration of *Dero multibranchiata* Stieren, 1892 (Naididae, Oligochaeta) in the Central Amazon inundation forest. *Amazoniana* XI:31-52.
- Jenderedjian, K. 1994. Population dynamics of *Potamothrix alatus paravanicus* Poddubnaya & Pataridze (Tubificidae) in different areas of Lake Sevan. *Hydrobiologia* 278:281-286.
- Jonássson, P. M. 1972. Ecology and production of the profundal benthos. *Oikos supplementum* 14:1-148.
- Juget, J. y M. Lafont. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic oligochaetes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwat. Biol.* 31:327-340.
- Kennedy, C.R. 1966. The life history of *Limnodrilus udekemianus* Clap. (Oligochaeta, Tubificidae) and its adaptative significance. *Oikos* 17:158-168.
- Lang, C. 1990. Quantitative relationships between oligochaete communities and phosphorus concentrations in lakes. *Freshwat. Biol.* 24:327-334.
- Lazim, M.N. y M.A. Learner. 1986. The life-cycle and production of *Limnodrilus hoffmeisteri* and *L. udekemianus* (Tubificidae, Oligochaeta) in the organically enriched Moat-Feeder Stream, Cardiff, South Wales. *Arch. Hydrobiol.* 2:200-225.
- Learner, M.A. 1979. The distribution and ecology of the Naididae (Oligochaeta) which inhabit the filter-beds of sewage-works in Britain. *Water Research* 13:1291-1299.
- Learner, M.A., G. Lochhead y B.D. Hughes. 1978. A review of the biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. *Freshwat. Biol.* 8:357-375.
- Lochhead, G. y M.A. Learner. 1983. The effect of temperature on asexual population growth of three species of Naididae (Oligochaeta). *Hydrobiologia* 98:107-112.
- Loden, M. 1981. Reproductive ecology of Naididae (Oligochaeta). *Hydrobiologia* 83:115-123.
- Marchese, M.R. 1994. Population dynamics of *Narapa bonettoi* Righi and Varela, 1983 (Oligochaeta: Narapidae) from the main channel of the Middle Paraná River, Argentina. *Hydrobiologia* 278:303-308.
- Milbrink, G. 1994. Oligochaetes and water pollution in two deep Norwegian lakes. *Hydrobiologia* 278:213-222.
- Naidu, K.V. 1965. Some freshwater Oligochaeta of Singapore. *Bull. Natl. Mus. Singapore* 33:13-21.
- Poddubnaya, T.L. 1972. Particularidades de los ciclos vitales de Oligochaeta: Tubificidae y Naididae. Oligochaeta acuáticos (sistemática, ecología, investigaciones de la fauna de URSS). *Acad. Cienc. URSS, Asoc. Hidrobiol. Sov. Trab.* 17. "Ciencia", Moscú. 4 pp.
- Särkkä, J. 1987. The occurrence of oligochaetes in the lake chains receiving pulp mill waste and their relation to eutrophication on the trophic scale. *Hydrobiologia* 155:259-266.
- Slepukina, T.D. 1984. Comparison of different methods of water quality evaluation by means of oligochaetes. *Hydrobiologia* 115:183-186.
- Støred, S.E. 1994. Oligochaete response to changes in water flow in the Dokka Delta, Lake Randsfjorden (Norway) caused by hydroelectric power development. *Hydrobiologia* 278:243-249.
- Smith, M.E. 1986. Ecology of Naididae (Oligochaeta) from an alkaline bog stream: life history patterns and community structure. *Hydrobiologia* 133:79-90.
- Smith, M.E., J.H. Kennedy y K.L. Dickson. 1991. An evaluation of a naidid oligochaete as a toxicity test organism. *Envir. Toxicol. Chemistry* 10:1459-1465.
- Timm, T. 1984. Potential age of Aquatic Oligochaeta. *Hydrobiologia* 115:101-104.
- Thorhauge, F. 1975. Reproduction of *Potamothrix hammoniensis* (Tubificidae, Oligochaeta) in Lake Esrom, Denmark. A field and laboratory study. *Arch. Hydrobiol.* 76:449-474.

Recibido: Diciembre 12, 1999

Aceptado: Enero 22, 2000