

120
24



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias

EFFECTO DE LA AMPUTACION CAUDAL SOBRE EL CRECI-
MIENTO, REPRODUCCION Y REGENERACION DE LA
LOMBRIZ DE TIERRA *Pontoscolex corethrurus*
(*Oligochaeta Glossoscolecidae*)

T E S I S
Que para obtener el titulo de
B I O L O G O
p r e s e n t a
NORA TERESA LOZANO ZALCE

México, D. F.

1992

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

RESUMEN	1
I.- INTRODUCCION	2
1.- CRECIMIENTO	5
2.- MANTENIMIENTO	6
2.1.- Ritmos Estacionales	7
2.1.1.- Quiescencia	8
2.1.2.- Diapausa	8
2.1.3.- Paradiapausa	9
2.2.- Regeneración	10
3.- REPRODUCCION	13
3.1.- Capullos	14
4.- RELACION ENTRE LA REPRODUCCION Y LA REGENERACION	15
5.- <i>Pontosclex corethrurus</i>	16
II.- OBJETIVOS	20
III.- METODOLOGIA	22
IV.- RESULTADOS	25
1.- JOVENES	25
1.1.- Crecimiento	25
1.2.- Mantenimiento	27
1.2.1.- Estado de reposo	27
1.2.2.- Regeneración	28
1.3.- Mortalidad	29
2.- ADULTOS	29
2.1.- Crecimiento	29
2.2.- Mantenimiento	30
2.2.1.- Estado de reposo	30
2.2.2.- Regeneración	31
2.4.- Fecundidad	33
2.4.1.- Capullos	37
2.5.- Mortalidad	40

V.- DISCUSION	42
1.- PATRONES DE ASIGNACION	49
2.- POSIBLES LINEAS DE INVESTIGACION	56
VI.- CONCLUSIONES	57
VII.- BIBLIOGRAFIA	59

RESUMEN

Los jóvenes (peso de menos de 600 mg) y los adultos (peso de más de 600 mg) de la especie tropical *Pontoscolex corethrurus* fueron sometidos a una amputación al nivel de la zona de Eisen localizada entre los segmentos 118 y 127 y cultivados en suelos con distintos porcentajes de humedad (20% - 70%).

Los resultados manifestaron que los jóvenes de *P. corethrurus* entraron en un estado de reposo y, como consecuencia, iniciaron el proceso regenerativo independientemente del contenido de humedad del suelo. Por otro lado, la respuesta de los adultos depende de las condiciones de humedad; a bajas condiciones de humedad del suelo, en ambos grupos de controles y amputados se presentó un estado de reposo y sólo en el caso de las lombrices amputadas se observó el proceso regenerativo.

Las estrategias de asignación de recursos utilizadas por *P. corethrurus* varió dependiendo del estado de maduración del individuo, tamaño del daño (amputación) y del contenido de humedad del suelo.

I. INTRODUCCION

Cualquier población muestra un índice promedio de crecimiento, velocidad de desarrollo, longevidad y supervivencia. Los valores promedios de estos parámetros dependen del medio y de la capacidad innata de los organismos para responder a la explotación de su habitat.

Todos los organismos disponen de una cantidad finita o una porción total de los recursos que se distribuyen a sus distintas e indispensables funciones, las cuales pueden ser categorizadas como mantenimiento, crecimiento y reproducción. Esta distribución la definió Levins y Mc Arthur como "Principio de asignación de recursos" (en Cody, 1966); entendiéndose por recurso, en un sentido amplio, a todo aquello que el organismo consume (Cody, 1966; Antonovics, 1980; Wilson, 1983 y Begon *et al.* 1986).

En la evolución de las especies existen patrones de crecimiento y desarrollo, mantenimiento, reproducción y supervivencia. Estos patrones acontecen en el interior de una población en un tiempo de vida y medio determinado. Al estudio de estas características poblacionales se les ha

denominado "historia de vida" (Benabib, 1991).

Cody (1966) relacionó los patrones de historia de vida con los de asignación de recursos, partiendo de la hipótesis de que cada población obtiene una "recompensa" de acuerdo al tipo de selección que presente. Por ejemplo, las poblaciones con selección "k" (símbolo de poblaciones estables en su tamaño) asignan la mayoría de sus recursos al crecimiento y mantenimiento y obtienen como "retribución" la supervivencia prolongada; mientras que los "r" (cuyo símbolo intrínseco es el incremento poblacional) distribuyen sus recursos hacia la reproducción, siendo su "recompensa" un crecimiento rápido de su población.

Reiznick (1985) señala que los estudios evolutivos de la historia de vida considera entre sus componentes alguna forma de "compromisos" (en: Begon, et al; 1986). Estos compromisos tienden a buscar un balance entre la entrada y salida de los recursos, los cuales son distribuidos hacia sus distintas actividades como por ejemplo, la respuesta de los organismos a los conflictos ocurridos en el desarrollo de sus funciones; respuesta que implica un costo. Dentro del contexto evolutivo neo-Darwiniano de la selección natural, los

costos y beneficios son relacionados con los genes más que con los individuos y son medidos en términos de la relativa expectativa de contribución a los diferentes genotipos hacia las generaciones futuras (Kirkwood, 1980). Sin embargo, la asignación de recursos también implica costos y beneficios los cuales son cuantificados como pérdidas o ganancias, donde los organismos tienden a optimizar la porción útil del recurso (Antonovics, 1980), y la selección natural actúa en la distribución de los mismos e incrementa su adecuación, ésta última, según Grant (1977), es una variable indicadora del éxito reproductivo situación que se reflejará en generaciones futuras.

Desde otro punto de vista, se entiende por "costo" a la relación que existe entre la distribución de la energía disponible hacia la reproducción y las demandas del soma. Si esta relación es mayor que cero existe un costo reproductivo y en caso contrario, cuando el costo es menor que cero, se presenta una limitante en la reproducción, lo que significa que el individuo asigna sus recursos al crecimiento, mantenimiento y supervivencia, dependiendo de las condiciones ambientales y de su estadio de historia de vida en la que se encuentre (Begon *et al.*, 1986; Calow y Townsend, 1981).

De acuerdo con los conceptos mencionados anteriormente sobre la historia de vida, se procede a desarrollar sus componentes en base a las características del grupo de los Oligoquetos, organismos del Phylum Annelida que pertenecen a la Clase de los Clitelados. Presentan cuerpo completamente metamerizado con más de 33 segmentos pocas quetas en cada segmento del cuerpo, sin parápodos (estructura locomotora de los segmentos corporales) sin ventosas y prostomio pequeño, se encuentran, entre otros ambientes, en casi todos los suelos húmedos.

1.-CRECIMIENTO

En lo que se refiere al crecimiento de los Oligoquetos existen varios criterios, uno de ellos afirma que el crecimiento de las lombrices continúa a través de toda su vida debido a la suma de nuevos segmentos en el extremo posterior como citaron Song y Saussey (1976) para la especie *Nicodrilus longus*.

Otras investigaciones han demostrado que las lombrices recién eclosionadas del capullo se asemejan al adulto, lo cual significa que éstas

emergen del capullo con el número de segmentos que tendrán en su estado adulto y que cualquier añadidura subsecuente será producida por la regeneración de la parte posterior (Saussey, 1966 y Moment, 1979).

Los oligoquetos presentan una enorme variación de tamaño que abarca desde una fracción de centímetro hasta un metro y medio de longitud, según la especie (Lee, 1985).

Las lombrices continúan su crecimiento y alcanzan su estado reproductivo cuando aparece localizada en la epidermis un área prominente llamada clitelo (Edwards y Lofty, 1977).

2.- MANTENIMIENTO

Al existir numerosos riesgos para su supervivencia algunos oligoquetos han desarrollado ciertos mecanismos a través de los cuales tienden a mantener y alargar su vida, fenómeno que Kirkwood (1980) conceptualiza como una "reparación biológica" (Calow y Townsend, 1981; Krebs, 1985; Begon *et al.*, 1987).

En general, estos mecanismos pueden reconocerse dentro de dos grandes grupos: Ritmos estacionales y Regeneración.

2.1.- Ritmos Estacionales

Algunas de las lombrices terrestres responden a las condiciones adversas del medio, tales como: sequía, bajas temperaturas y falta de alimento, manifestando un estado de reposo que coincide por lo general con los cambios estacionales. Durante este periodo los vermes se refugian dentro de una cámara donde permanecen inmóviles, detienen su alimentación y sus caracteres sexuales, tanto primarios como secundarios se reducen (Lee, 1985).

Saussey (1966) argumenta que el agente causal de los períodos de inmovilidad se encuentra regulado por una acción conjunta de causas exógenas y endógenas.

En respuesta a las manifestaciones ambientales cíclicas se reconocen diferentes manifestaciones conductuales y fisiológicas: Quiescencia, Diapausa

y Paradiapausa .

2.1.1.- Quiescencia

La quiescencia es común a todas las especies de lombrices (tanto en epígeas, endógeas y anécicas) y resulta de una desecación rápida y controlada del medio; en dichas condiciones, las lombrices se agrupan formando pelotones más o menos apretados y entran en un estado de entorpecimiento. La quiescencia es acompañada de una fuerte anhidrobiosis (pérdida de agua), siempre y cuando no se excedan ciertos límites; el retorno de las lombrices a la vida activa se produce después de una rehidratación del medio (Saussey, 1966).

2.1.2.- Diapausa

Durante la diapausa las lombrices dejan de alimentarse, posteriormente vacían su tubo digestivo para poder construir su cámara de descanso (protegida por una delgada capa de moco), se enrollan individualmente y permanecen inmóviles. Durante este período de reposo las lombrices pierden

peso, ocurre una regresión de los caracteres sexuales y no existe deshidratación de tejidos (Michon, 1954).

La diapausa se inicia por lo general, durante la época de sequía, o por un daño severo como la amputación. Esta está controlada por neurosecreciones, debido a que la humedad favorable del suelo no interrumpe el estado de inmovilidad (Saussey, 1966).

Michon (1954) indicó que al realizar cambios graduales en la humedad del suelo se puede provocar una diapausa, mientras que al hacerlo bruscamente las lombrices entrarían en un estado de quiescencia (Saussey, 1966).

2.1.3.- Paradiapausa

La paradiapausa es una respuesta a las condiciones de humedad del medio similar a la diapausa; sólo se diferencian en la forma de que cada una concluye. La diapausa obligatoria termina espontáneamente por orden de algún ritmo interno y la paradiapausa (también llamada diapausa facultativa)

difiere en que, cuando las condiciones de humedad vuelven a ser favorables, las lombrices reanudan su actividad (Saussey, 1966).

Al igual que la diapausa, la paradiapausa se desencadena por la desecación del medio o por un agente traumatizante (amputación), favoreciendo así la regeneración (Saussey, 1966).

2.2.- Regeneración.

La regeneración se define como la renovación o reconstrucción de alguna parte del organismo que se ha perdido o ha sufrido algún daño (Edwards y Lofty, 1977).

Kirkwood (1980) considera la regeneración como parte del mantenimiento de un individuo, argumentando que dicho fenómeno es una reparación necesaria del soma.

La regeneración en Oligoquetos no ocurre a todos los niveles del cuerpo y es sólo característica de algunas especies. Se encuentra precedida por la

formación de una cicatriz en la herida cuyo proceso tiene una duración aproximada de siete días. Posteriormente crece un apéndice pequeño y delgado el cual desarrolla todos los segmentos a regenerar antes de comenzar su engrosamiento. El tejido regenerado tarda de 2 a 3 meses antes de pigmentarse completamente (Edwards y Lofty, 1977). Los límites están determinados por la porción del soma permanente y la posición del primer segmento que porta los nefridios (Won Hafiner, 1928 in: Edwards y Lofty, 1977).

Moment (1979) observó en *Eisenia foetida*, que cuando la amputación se realiza diez segmentos después de la cabeza, dejan de regenerar diez segmentos (hipométricas) y si se efectúa la amputación cerca de la zona caudal, regeneran diez segmentos más (hipermétricas).

Para que el proceso regenerativo se inicie es necesario que las lombrices entren en estado de diapausa (Abeloos y Avel, 1928; Gates, 1973; Michon, 1954 y Saussey, 1966). Por su parte Liebman (1942), demostró que la regeneración posterior se desencadena sólo cuando los organismos se encuentran en "estado de reposo", lo que significa que no se alimentan y no

se reproducen.

Los estudios realizados por Saussey (1966) en *Allolobophora icterica*, señalan que al amputar la parte media posterior, los organismos entran espontáneamente en diapausa. Este proceso, en apariencia de regulación autónoma, no se observa nunca antes de la formación del blastema caudal o cicatrización por lo que la regeneración parece depender de una regulación interna.

Las lombrices terrestres se dividen de acuerdo con sus capacidades o aptitudes regenerativas en: Anfodinámicas y Homodinámicas.

Las anfodinámicas son lombrices que tienen la capacidad de entrar en estado de diapausa o paradiapausa y regenerar.

Las homodinámicas son las lombrices que no presentan la capacidad de entrar en diapausa y por lo tanto, no regeneran.

3.- REPRODUCCION

Las lombrices terrestres alcanzan su madurez reproductiva al iniciar la producción de capullos. Los ciclos reproductivos se alternan con fases de reposo y actividad sexual siguiendo un ritmo variable. En algunas especies, la reproducción se presenta durante todo el año como en el caso del eudrilido *Chuniodrilus zielae* en las sabanas del Lamto, (Costa de Marfil, Africa del oeste), mientras que otras efectúan su reproducción durante periodos cortos y espaciados (Lavelle, 1981).

La reproducción de las lombrices puede ser partenogenética (reproducción que se lleva a cabo sin la fecundación del óvulo por el gameto masculino) o anfimíctica (reproducción sexual biparental obligatoria con fertilización del óvulo por el espermatozoide). La partenogénesis se presenta en algunas lombrices terrestres sobre todo en aquellas que habitan medios efímeros o inestables y cuyo tipo de selección es "r", mientras que la reproducción anfimíctica la muestran las especies que habitan ambientes más estables y presentan un perfil demográfico cuya selección es de tipo "k" (Reynolds, 1974; Jaenike y Selander, 1979).

Los anélidos partenogenéticos crecen rápidamente, alcanzan con mayor velocidad su estado reproductivo e inician pronto la producción de capullos, lo cual supone una alta tasa reproductiva, aún cuando la reproducción se encuentre limitada a cierta época del año y cada especie alcance su máximo nivel en la época lluviosa (Calow y Townsend, 1981).

3.1.- Capullos

Los capullos son formaciones ovaladas características de los Oligoquetos que se producen por el endurecimiento de la secreción celular de las glándulas del clitelo. Los capullos se desplazan a través de las aberturas genitales femeninas y de las espermáticas, lo que permite la introducción de los óvulos y del esperma junto con una cantidad del fluido albúmino. Dicha albúmina constituye el alimento de los embriones (Stephenson, 1972).

Los capullos se encuentran protegidos por medio de una envoltura quitinoide resistente, gracias a ella soportan condiciones climatológicas desfavorables. Requieren un porcentaje de humedad de un 59%, el cual es menor en comparación con los jóvenes eclosionados, que es de un 71%, y por lo tanto, cuentan con mayor capacidad para resistir la sequía (Lavelle, 1981).

4.- RELACION ENTRE LA REPRODUCCION Y LA REGENERACION

Existen evidencias que indican la existencia de una relación entre el proceso regenerativo y el reproductivo. Abeloos y Avel (1928) reportan que, en los organismos que presentan la región genital madura, el proceso regenerativo no era observado ni en la porción anterior ni en la posterior. Liebman (1942), en sus estudios acerca de esta relación, encontró que el factor que realmente inhibe el proceso regenerativo es la actividad sexual.

Liebman concluye que la relación existente entre la reproducción y la regeneración se explica por un factor inhibitorio común a los dos procesos. Los eleocitos (células del fluido celómico de los anélidos que contienen gotitas de grasa) son los elementos que requieren ambos procesos y que provocan el retardo de uno de ellos y la aceleración del otro en función del número de eleocitos viables y del estado de maduración en el que se encuentre el organismo. Al ser removida la región posterior en animales sexualmente maduros, la oviposición se detiene por un breve tiempo, debido a que es necesario el consumo de eleocitos para la cicatrización de la herida. Esto

supone que el organismo no tiene el número suficiente de los mismos para mantener los dos procesos simultáneamente.

5.- *Pontoscolex corethrurus* (Müller, 1856)

Es una especie que no presenta pigmentación. Los adultos clitelados alcanzan una longitud que oscila entre los 7 y 10 cm, un diámetro de 3 a 4 mm, un peso mínimo de 600 mg y uno máximo de alrededor de 1200 mg (Fragoso, 1985). Se trata de una lombriz endógea mesohúmica, con una musculatura anterior muy desarrollada (Lavelle, 1981; Lavelle, *et al.*, 1988) y que cuenta con un número de segmentos entre 90 y 212 (Sims y Gerard, 1985). Su reproducción se efectúa por medio de partenogénesis, ya que carecen o se encuentran atrofiadas las siguientes estructuras: espermatozoides, espermatecas, vesículas seminales, conductos deferentes, poros masculinos y testículos (Gates, 1973).

P. corethrurus es una especie que presenta una región (zona de Eisen) que consta, generalmente, de 5 a 6 segmentos y, ocasionalmente, de 4 a 7. Al respecto Fritz Müller y Beddard (en: Eisen, 1900) sostienen que el crecimiento

se realiza en esta zona y que el proceso se efectúa con relativa facilidad. Esta hipótesis fue elaborada a partir de la observación de que dicha zona presenta una manifestación poco común de apelmazar segmentos cortos junto con quetas y nefridioporos pequeños. Eisen (1900) rebatió tal supuesto al afirmar que la regeneración no presenta relación alguna con dicha zona.

Lavelle *et al.* (1987), por otro lado, demostraron que la especie presenta un rápido crecimiento poblacional y un gran potencial reproductivo. Ayres y Guerra (1981) definieron a *P. corethrurus* como una especie eurtopica y, como consecuencia, con amplios rangos de tolerancia y una alta plasticidad adaptativa, singularidad que le ha permitido subsistir e incluso proliferar en diferentes hábitats y aún en suelos con características extremadamente distintas. Por ejemplo, se ha registrado su existencia en pastizales, sabanas, plantaciones y bosques secundarios. Se ha encontrado en suelos arenosos y arcillosos, ácidos y básicos (con un pH que varía desde 6.2 a 8.1) y en una fluctuación de materia orgánica del 1 al 9.9% (Lavelle *et al.*, 1987). Su capacidad para colonizar estos suelos se debe, principalmente, a la forma de utilizar los recursos orgánicos del suelo como fuente de energía (Lavelle *et al.*, 1987).

P. corethrurus es una lombriz geófaga que consume y revuelve alrededor de 100 a 390 toneladas de suelo por hectárea al año (Fragoso, 1985). Presenta un crecimiento positivo a medida que la humedad del suelo aumenta. En condiciones de humedad de un 27.5%, los jóvenes de esta especie mostraron una tasa de crecimiento negativo que se incrementaba a medida que el porcentaje de humedad aumentaba, alcanzando su valor máximo al 55% de humedad. En los adultos la tasa de crecimiento siempre fue menor, respecto a los jóvenes, para cualquier porcentaje de humedad (Lavelle *et al.*, 1987). Por su parte Fragoso (1985) encontró, que en condiciones naturales, su crecimiento se mantiene constante sólo en la época de lluvias ya que, durante la sequía, los organismos se encontraron en estado de reposo y la tasa de mortalidad fue constante para todas las edades.

En México se encuentra localizada en Baja California Sur (Miraflores, San José del Cabo y Todos los Santos), Sinaloa (Mazatlán), Tamaulipas (Gomez Farias), Nayarit (Tepic y San Blas), Jalisco (Guadalajara), Guerrero y Vera cruz (Laguna Verde y los Tuxtlas), Tabasco y Chiapas (Montebello, Chajul) (Lavelle *et al.*, 1981; Fragoso, 1985; Lavelle y Fragoso, 1987).

En la actualidad se está considerando a esta especie como una alternativa para el mejoramiento de los suelos erosionados (Lavelle y Barois, 1988).

II.- OBJETIVOS

Se ha intentado analizar la respuesta de individuos jóvenes y adultos de *P. corethrurus* cuando eran sometidos a amputación caudal y se les mantenía en suelos con diferentes porcentajes de humedad. Hemos partido del supuesto de que, en condiciones de "stress" en las que el porcentaje de humedad del suelo es bajo, los ejemplares se verían forzados a entrar en un estado de reposo mientras que, si las condiciones de humedad son favorables, existirían dos tipos de respuesta: la primera de ellas sería la de optar por permanecer también en estado de reposo y la segunda por continuar con el de actividad. Por otro lado suponemos que, en el caso de que los individuos entren en letargo independientemente de las condiciones del medio en las que se encuentre, regenerarán la región amputada.

Según lo mencionado anteriormente, vamos a numerar los objetivos de trabajo:

- 1.- Evaluar el efecto de la amputación caudal en relación con: el crecimiento, la regeneración, la fecundidad y la mortalidad, sometiendo a

grupos de individuos jóvenes y adultos de la especie *Pontoscolex corethrurus* a distintos porcentajes de humedad del suelo.

2.- Conocer el tipo de estado de reposo que presenta *P. corethrurus* al someterla a una amputación caudal y a bajas condiciones de humedad.

3.- Determinar la asignación de recursos en esta especie.

III.- METODOLOGIA

Los individuos de *P. corethrurus* se recolectaron en la Reserva de la Biósfera, "El Cielo" en el Estado de Tamaulipas.

El suelo que se utilizó como alimento de las lombrices se obtuvo de los primeros 10 cm del Bosque Mesófilo.

Los organismos se mantuvieron en recipientes de plástico, en un suelo humedecido al 40% y a una temperatura mínima de 18 °C y máxima de 25°C; bajo estas condiciones, las lombrices se aclimataron durante un periodo de dos meses.

Posteriormente se realizaron dos experimentos: Uno se efectuó con jóvenes (cuyo peso fluctuó entre 200 y 500 mg) y el otro con adultos (cuyo peso fluctuó entre 700 y 1200 mg). En ambos experimentos se separaron individuos que se sometieron a una amputación al nivel de la zona de Eisen y que se les consideró como grupo experimental e individuos que no fueron amputados y que se les consideró como el grupo control.

Se tomaron tres grupos distintos de jóvenes amputados y de controles que fueron depositados en suelos con distintos porcentajes de humedad (20%, 30%, 40%, 50% y 60%).

En cada unidad experimental (recipientes de plástico de 500 cc) se colocaron 250 gr de suelo seco tamizado (malla 2 mm) y tres lombrices, previamente pesadas (las experimentales fueron pesadas antes y después de la amputación), y se humedecieron las unidades hasta alcanzar los respectivos porcentajes de humedad.

Se realizaron revisiones cada quince días, pesando las lombrices, midiendo la porción regenerada, contabilizando los individuos encontrados en estado de reposo y registrando la mortalidad.

La humedad del suelo se mantuvo constante a lo largo del experimento; para lograr esto se tomó en cuenta el peso inicial del lote y se agregó la cantidad de agua perdida por evaporación cada tercer día.

El tiempo de duración del experimento fue de dos meses.

La unidad experimental de los adultos se montó de la misma forma que la de los jóvenes aunque, en este caso, el número de individuos colocados en cada lote fue de cinco. Se modificaron también los porcentajes de humedad (20%, 30%, 50% y 70%) con el propósito de que la variación fuera mayor. Inicialmente se había seleccionado la humedad del 10%, pero los organismos fallecieron en su totalidad.

Las condiciones se mantuvieron constantes del mismo modo que en el experimento anterior; las revisiones se realizaron quincenalmente y se contabilizaron los capullos. El experimento duró diez semanas.

IV.- RESULTADOS

1.- JOVENES

1.1.- Crecimiento

Los jóvenes de *P. corethrurus* crecieron hasta alcanzar un peso aproximado de 600 mg.

En las Figuras 1 y 2, se observa una relación directa entre el crecimiento y la humedad del suelo, tanto en controles como en amputados. La diferencia principal consistió en que la velocidad de crecimiento fue mayor en los individuos controles, alcanzando así en menor tiempo el peso de 600 mg; en los animales amputados el crecimiento fue más lento. Se observaron diferencias significativas en individuos no amputados entre las humedades del suelo del 20%, 30% y 60%; los amputados mostraron diferencias significativas entre los siguientes porcentajes de humedad: del 20% y 30% con el 60% y el 20% con el 40%, el 50% y el 60% (Tabla 1).

Los modelos de regresión lineal fueron:

$$Wc = 3.62 + 0.12 h \quad r = 0.82 \quad (1)$$

$$Wa = -1.35 + 0.08 h \quad r = 0.80 \quad (2)$$

Donde: Wc = tasa de incremento de peso en controles.

Wa = tasa de incremento de peso en amputados.

h = porcentaje de humedad.

r = coeficiente de correlación.

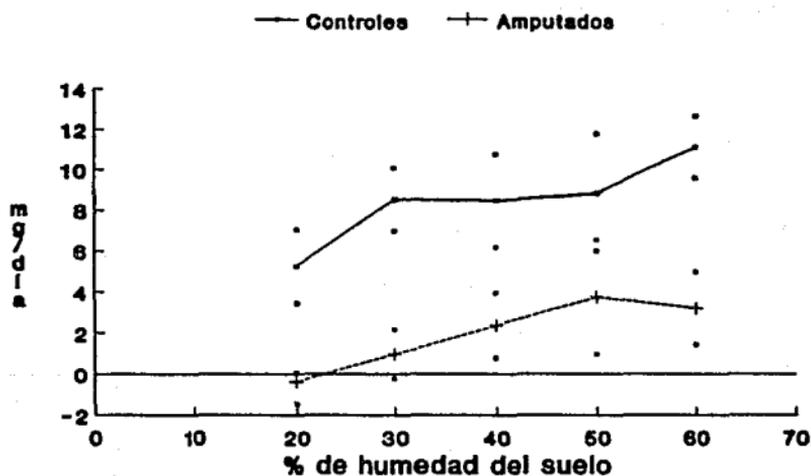
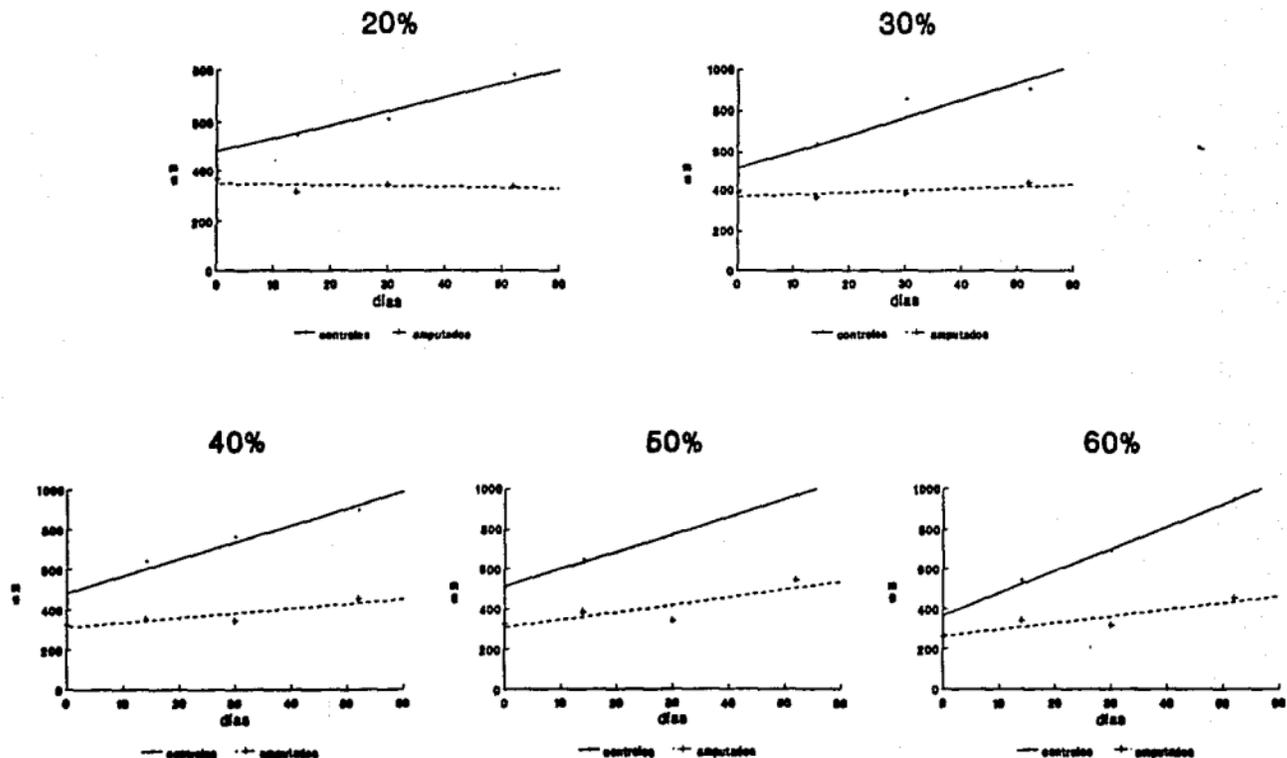


Figura 1. Crecimiento de jóvenes de *P. corethrus* en función de la humedad del suelo.

Fig. 2 Crecimiento de jóvenes de *P. corethrurus* en función de la humedad del suelo



No se encontraron diferencias significativas ($t < 0.05$) entre las pendientes de las curvas aunque en las ordenadas las diferencias si lo fueron (Fig. 1).

1.2. Mantenimiento

1.2.1.- Estado de reposo

Los jóvenes no amputados permanecieron en actividad a pesar de la adversidad del medio; por otro lado y a pesar de las condiciones favorables de humedad, los amputados entraron en un estado de reposo autónomo.

Al finalizar el experimento, en los tratamientos de humedad del 20 y 30%, la totalidad (100%) de los jóvenes amputados se encontraron en estado de reposo; este porcentaje disminuyó con el incremento de humedad, así al 40% de humedad permanecían el 81%, al 50% de humedad un 44% y al 60% de humedad un 67% de individuos, en dicho estado.

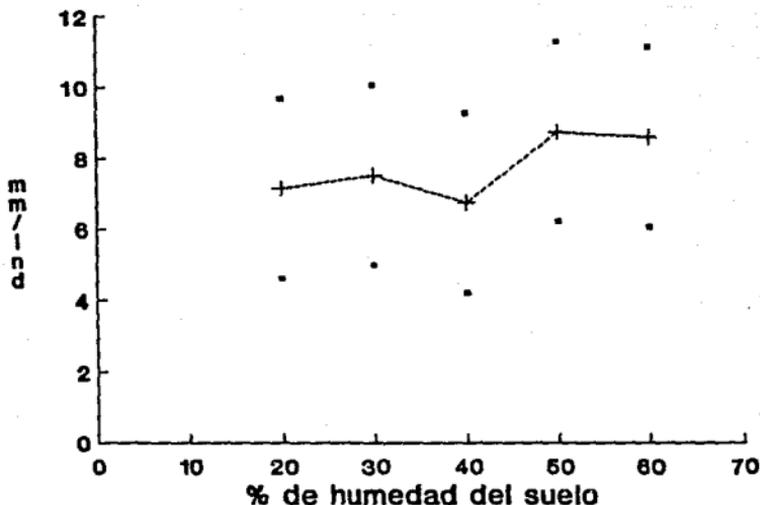


Figura 3. Regeneración de jóvenes de *P. corethrus* en función de la humedad del suelo.

1.2.2.- Regeneración

En la Figura 3 y en la Tabla 1, se observa que las tasas de regeneración no mostraron una gran diferencia en función de los distintos porcentajes de humedad del suelo; sólo entre las humedades del 40% y 50% se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 1. Tasas de crecimiento (mg/día) y regeneración (mm/día) y límites de confianza ($p < 0.05$) en jóvenes de *Pontoscolex corethrurus* mantenidos bajo diferentes tratamientos de humedad del suelo. Cuando la pendiente fue significativamente distinta de cero ($p < 0.05$), el coeficiente de correlación se indica dentro de paréntesis. En cada grupo los tratamientos con distintas letras son significativamente diferentes. (prueba de t, $p < 0.05$).

		HUMEDAD DEL SUELO (EN %)				
		20	30	40	50	60
CRECIMIENTO	Controles	5.25± 1.8 (0.69) a	8.52± 1.56 (0.89) b	8.47± 2.29 (0.77) bc	8.82± 2.93 (0.71) bc	11.1±1.52 (0.92) c
	Amputados	-0.37± 1.07 a	0.98± 1.19 ab	2.36± 1.58 (0.44) bc	3.73± 2.78 (0.41) bc	3.2± 1.76 (0.53) c
REGENERACION	Amputados	0.14± 0.02 (0.92) ab	0.15± 0.02 (0.80) ab	0.12± 0.02 (0.83) a	0.18± 0.02 (0.84) b	0.16±0.04 (0.80) ab

Tabla 2. Fecundidad media (capullos/adulto/15 días), tasas de regeneración (mm/adulto/15 días) y crecimiento (mg/día), y límites de confianza ($p < 0.05$) en adultos de *Pontosclex corethrurus* mantenidos bajo diferentes condiciones de humedad del suelo. Cuando la pendiente fue significativamente distinta de cero ($p < 0.05$), el coeficiente de correlación se indica dentro de paréntesis. En cada grupo los tratamientos con distintas letras son significativamente diferentes. (prueba de t, $p < 0.05$).

		HUMEDAD DEL SUELO (en %)			
		20	30	50	70
Crecimiento	Controles	-0.74 ± 4.9 ab	-1.21 ± 1.56 b	2.73 ± 1.43 (0.40) ac	5.41 ± 2.27 (0.47) c
	Amputados	-3.4 ± 3.15 a	-0.72 ± 1.35 ab	0.83 ± 1.17 bc	1.88 ± 1.31 (0.30) c
Fecundidad	Controles	0.54 ± 0.55 a	1.38 ± 0.45 b	2.83 ± 0.34 c	3.3 ± 0.41 cd
	Amputados	0.15 ± 0.25 a	0.67 ± 0.21 b	1.89 ± 0.46 c	2.96 ± 0.59 d
Regeneración	Amputados	1.75 ± 0.72 a	1.19 ± 0.51 a	0.27 ± 0.20 b	0.22 ± 0.28 b

1.3.- Mortalidad

No se observó mortalidad ni en controles ni en amputadas, aún en condiciones adversas de humedad.

2.- ADULTOS

2.1.- Crecimiento

En la Tabla 2 y en las Figuras 4 y 5, se observa que en porcentajes de humedad del 20 y 30 %, tanto los individuos control como los amputados, no presentaron incremento de peso en función del tiempo; al 50% y 70% ambos grupos mostraron un incremento de peso.

Para conocer la relación existente entre la humedad del suelo y la tasa de crecimiento se ajustó un modelo lineal (Fig. 4), dado que únicamente existieron diferencias significativas entre ambos grupos en los tratamientos del 70%.

$$W = 0.13 - 4.2 h \quad r = 0.88 \quad (3)$$

Donde: W = tasa de incremento de peso en controles y amputados.

h = porcentaje de humedad.

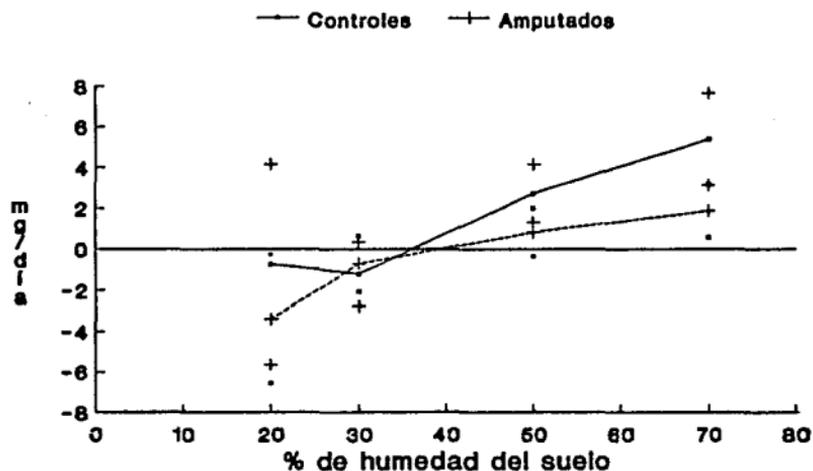


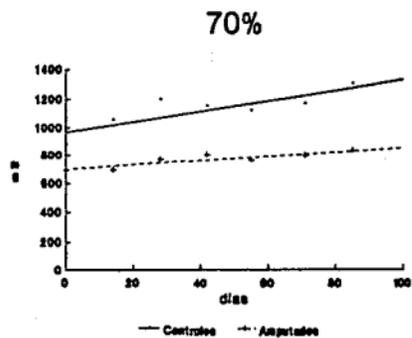
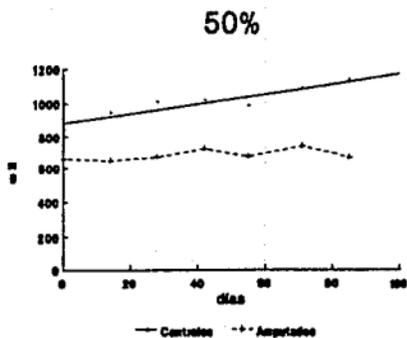
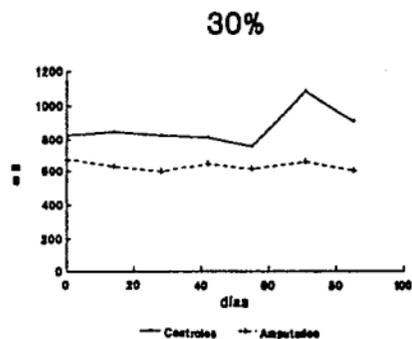
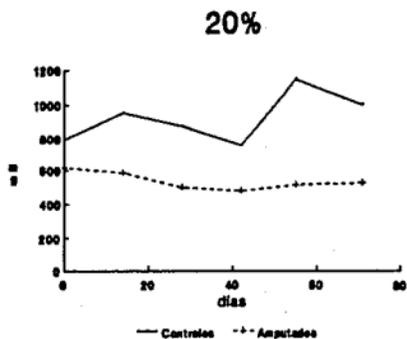
Figura 4. Crecimiento de adultos de *P. corethrurus* en función de la humedad del suelo.

2.2.- Mantenimiento

2.2.1- Estado de reposo

En los tratamientos de menor humedad (20 y 30%) el estado de reposo

Fig. 5 Crecimiento de adultos de *P. corethrurus* en función de la humedad del suelo



se encontró en un número mayor de individuos amputados respecto a los no amputados, mientras que a humedades favorables (50% y 70%) se detectó dicho estado, con menor frecuencia (Fig. 6).

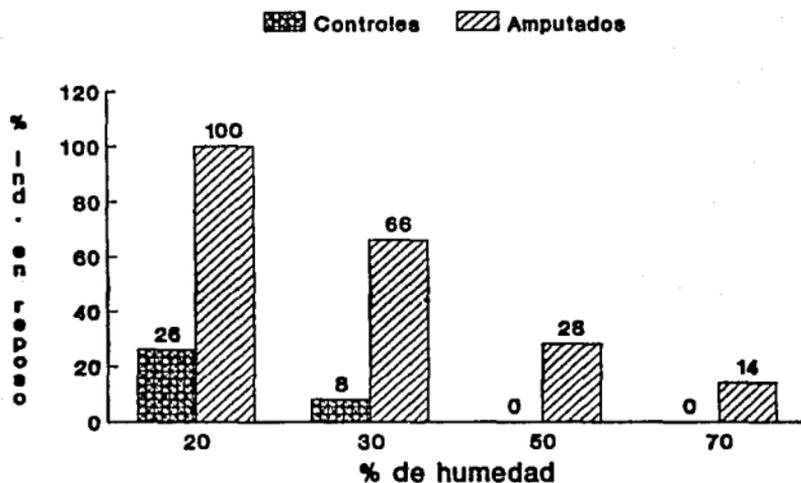


Figura 6. Letargo de adultos de *P. corethrus* en función de la humedad del suelo.

2.2.2.- Regeneración

El proceso de regeneración de los ejemplares adultos se vió afectado

debido a las revisiones periódicas de los organismos; éstos interrumpieron su estado de reposo y, consecuentemente, el proceso regenerativo.

Debido a ésto, no se obtuvieron tasas de regeneración (milímetros regenerado en función del tiempo) sino que se calculó el promedio regenerado a partir de las medidas registradas cada 15 días.

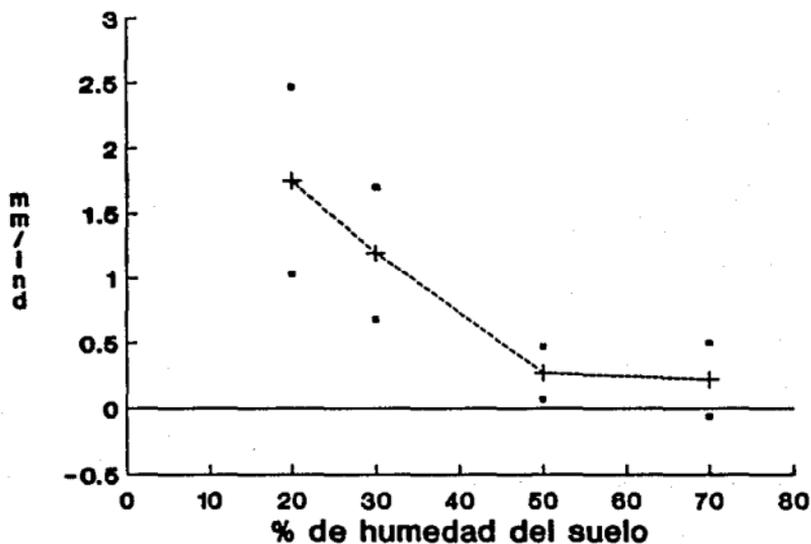


Figura 7. Regeneración de adultos de *P. corethrurus* en función de la humedad del suelo.

Después de estas interrupciones, los organismos podían permanecer inactivos o bien continuar en actividad.

En la Tabla 2, se observan diferencias significativas entre el 20% y el 30% de humedad contra el 50% y 70%; estas diferencias sugieren que, entre la regeneración y la humedad del suelo, existe una relación inversa, mostrada en la Fig. 7.

$$R = 5.39 - 0.03 h \quad r = - 0.6 \quad (4)$$

Donde: R = La regeneración en mm/adulto/15 días.

h = Porcentaje de humedad.

2.4.- Fecundidad

En la Tabla 2, se observa que la producción de capullos se incrementa en función de la humedad del suelo, tanto para los individuos controles como para los amputados.

El hecho de que se presentaran diferencias significativas entre todos los

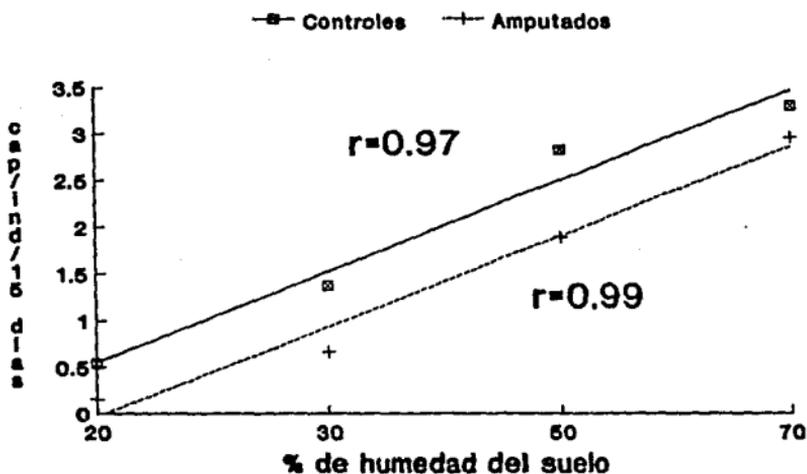


Figura 8. Fecundidad de *P. corethrurus* en función de la humedad del suelo. tratamientos de humedad, permitió ajustar los modelos reflejados en la Figura 8.

$$F_c = -0.36 + 0.05 h \quad r = 0.97 \quad (5)$$

$$F_a = -1.0 + 0.05 h \quad r = 0.99 \quad (6)$$

Donde: F_c = Tasa de fecundidad en controles.

F_a = Tasa de fecundidad en amputados.

h = Porcentaje de humedad.

Los patrones de producción de capullos en función del tiempo variaron entre los distintos tratamientos de humedad (Fig. 9).

a) TRATAMIENTO AL 20 % DE HUMEDAD.

La producción total de capullos se efectuó durante los primeros quince días, tanto en el experimento control como en el de amputados.

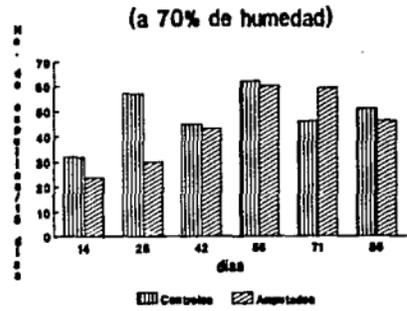
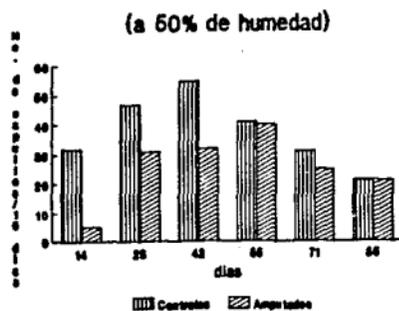
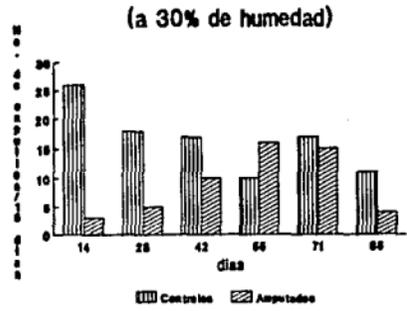
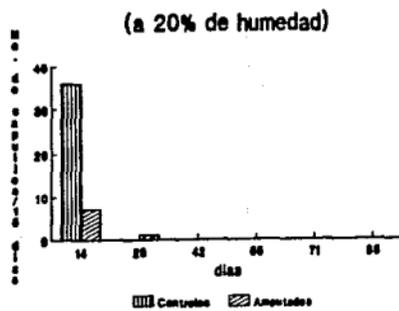
b) TRATAMIENTO AL 30% DE HUMEDAD.

En estas condiciones de humedad los controles presentaron la mayor producción de capullos durante los primeros quince días del experimento; posteriormente disminuyó esta producción pero permaneció constante a medida que transcurrió el tiempo.

En los ejemplares amputados, la producción de capullos es mínima durante los primeros quince días, aumenta hasta los 71 días y disminuye, posteriormente, hasta finalizar el experimento.

c) TRATAMIENTO AL 50 % DE HUMEDAD.

Fig. 9 Fecundidad de *P. corethrus* en función de la humedad del suelo



La producción de capullos de los individuos controles y de los amputados presentó una curva de campana con los máximos valores a los 42 días (controles) y a los 55 días (amputados).

d) TRATAMIENTO AL 70 % DE HUMEDAD.

La producción de capullos de los ejemplares controles varió irregularmente en función del tiempo, sin embargo la producción de los amputados se mantuvo regular.

Con los resultados anteriores fue posible encontrar una relación inversa entre la fecundidad y la regeneración (Fig. 10). Los datos para esta relación se tomaron por unidad experimental, descartándose los organismos encontrados con cicatrización durante los primeros quince días.

$$Fa = 2.4 - 0.91 R \quad r = - 0.66 \quad (7)$$

A partir del modelo lineal ajustado (Fig. 10) se puede inferir que, en esta población, los adultos de *P. corethrurus* dejan de producir aproximadamente 1.28 capullos por cada milímetro regenerado y si regeneran

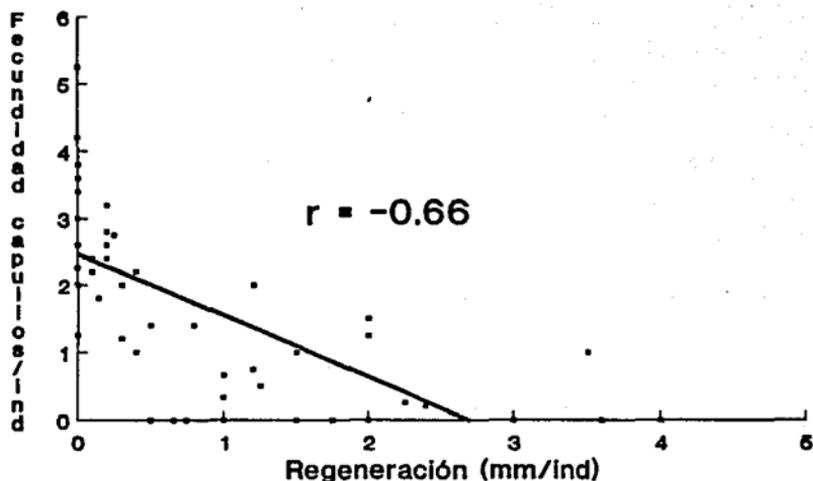


Figura 10. Relación entre la fecundidad y la regeneración de *P. corethrus*. (valores a intervalos de 15 días).

más de 2.6 mm no producirán capullos. La amputación caudal afectó a la tasa de fecundidad, decreciendo 0.5 capullos/adulto/15 días; esta relación aumentará si la amputación se realiza a diferentes niveles del cuerpo.

2.4.1.- Capullos

En la Figura 11 se muestra una diferencia de peso entre los capullos producidos por los ejemplares controles y los amputados en los distintos

tratamientos de humedad.

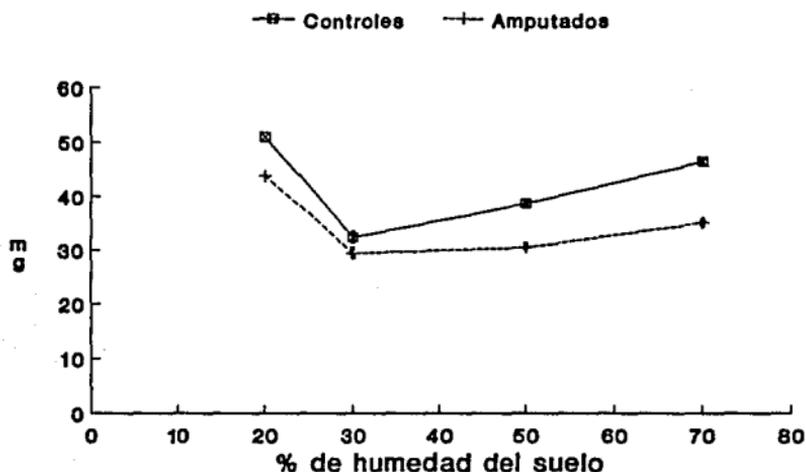


Figura 11. Variación del peso de capullos en función de la humedad del suelo.

Los capullos controles mostraron siempre un peso mayor que los capullos de los animales amputados en todos los porcentajes de humedad.

Cabe destacar que los capullos producidos en el porcentaje de humedad del 20%, en ambos grupos, presentaron el mayor peso promedio en comparación con la media de los capullos producidos en el resto de los

porcentajes; probablemente ésto se deba a que, al ser modificada la humedad bruscamente de un 40% a un 20%, los organismos utilizaron su reserva de agua en la producción total de capullos ya que, conforme transcurrió el tiempo del experimento, no se registró dicha producción (Fig.9).

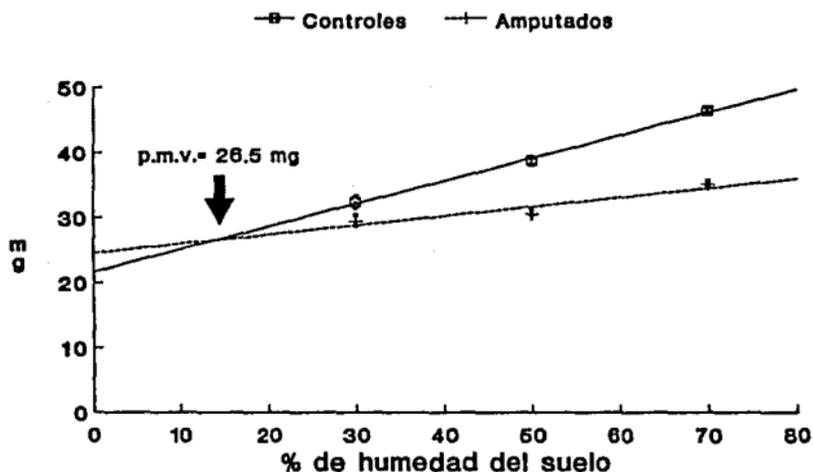


Figura 12. Modelos ajustados a la variación del peso de capullos en función de la humedad del suelo.

En la Figura 12 se indica el promedio de las diferencias de producción de capullos entre los individuos controles y los amputados en función de la humedad del suelo; se sigue un modelo lineal que no tiene en cuenta el peso

de los capullos del 20% debido al sobrepeso encontrado. Dicha figura muestra que, a menores humedades, los pesos tienden a ser más parecidos debido a que tienen menor disponibilidad de agua. Teóricamente, cuando esta diferencia es igual a cero (porcentaje de humedad del 13.18%), las lombrices tendrían que producir capullos con el mismo peso: 26.5 mg y éste sería el mínimo para que pueda ser viable.

$$P_{\text{cap/cont}} = 21.61 + 0.352 h$$

$$P_{\text{cap/amp}} = 24.60 + 0.142 h$$

Donde: $P_{\text{cap/cont}}$ = Peso de los capullos de los individuos controles

$P_{\text{cap/amp}}$ = Peso de los capullos de los individuos amputados

h = Porcentaje de humedad

2.5.- Mortalidad

En la Figura 13, se observa que el patrón de mortalidad entre lombrices controles y experimentales fue similar, encontrando valores de la tasa de mortalidad más altos a bajas humedades y una disminución gradual de la misma a medida que se incrementa la humedad del suelo.

Si se toma en cuenta que, en los tratamientos del 20% y 30% la

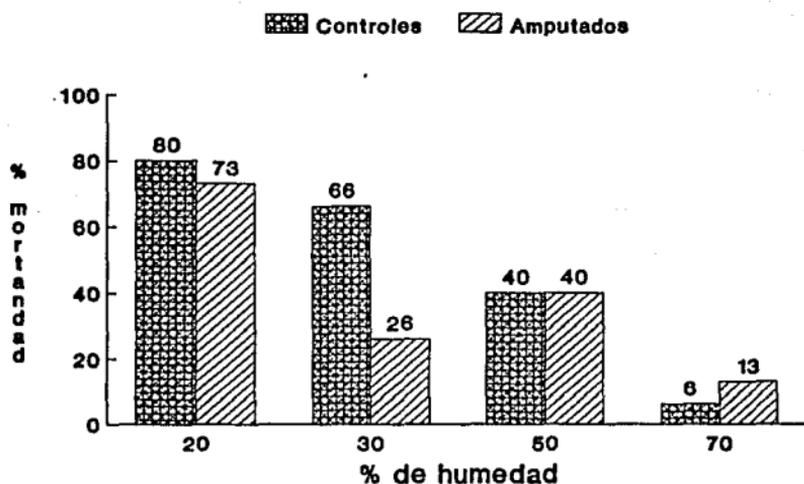


Figura 13. Mortalidad de adultos de *P. corethrurus* en función de la humedad del suelo.

mortalidad promedio de los individuos controles fue del 73% y la de los amputados fue del 49.5%, se puede inferir que, en condiciones adversas, los animales amputados tienen una capacidad mayor de resistencia.

V.- DISCUSION

En este trabajo los resultados mostraron que las respuestas de los jóvenes y de los adultos de *P. corethrurus* varió de acuerdo con el estado de madurez, la amputación y las condiciones de humedad del suelo.

Los estudios realizados en poblaciones naturales de esta especie indican que es euritópica, es decir que es capaz de tolerar condiciones extremas de humedad, acidez, alcalinidad y bajos nutrientes (Lavelle *et al.*, 1987). Dicha condición se manifestó en nuestro estudio ya que, al someter a nuestros individuos a condiciones de "stress", encontramos que los jóvenes controles nunca entraron en estado de reposo aunque se trató de inducir la quiescencia, siguiendo los criterios de Michon (1954), por medio de cambios bruscos de la humedad del suelo: de un 40% a un 20%.

Sin embargo, los jóvenes continuaron con su actividad y se incrementó su velocidad de crecimiento para los porcentajes del 40, 50 y 60%; para contenidos de baja humedad dicha velocidad fue más lenta. Estos resultados difieren de los obtenidos por Lavelle *et al.*, (1987) ya que ellos registraron que,

para una humedad del 27.5%, la tasa de crecimiento fue negativa y nosotros encontramos que, para una humedad del 20% se presentó un incremento positivo, aunque pequeño. Esta discrepancia se podría deber a la diferencia en la cantidad de lombrices que contenían las unidades experimentales; en el estudio realizado por Lavelle y sus colaboradores el número fue de 15 individuos mientras que en este experimento se contó únicamente con 3, por lo que la competencia por el recurso fue menor y esto les permitió incrementar su crecimiento.

Al efectuar una amputación en los jóvenes se observó que todos entraron inmediatamente en estado de reposo; esta condición se presentó ya que *P. corethrurus* forma el clitelo cuando alcanza un peso aproximado de 600 mg. De acuerdo con lo propuesto por Sebens (1979) (en: Calow y Townsend, 1981), los organismos asignan su energía al crecimiento, al mantenimiento y a la reproducción, de manera que maximizan esta última a través de la optimización de su tamaño-peso.

De lo dicho anteriormente, se puede deducir que los jóvenes deben alcanzar un umbral de peso para continuar con el resto de sus actividades

vitales y es, por esta razón, que no interrumpieron su estado de reposo hasta haber concluido el proceso regenerativo. Dicho proceso se llevó a cabo a lo largo del experimento; sin embargo, al efectuarse las revisiones quincenales para medir los milímetros regenerados, se les obligó a interrumpir su estado de reposo y por lo tanto se afectó el tiempo promedio de regeneración (de dos a tres meses). A pesar de dichas interrupciones, los jóvenes volvieron de nuevo a entrar en estado de reposo.

Los resultados mostraron que la humedad afectó la velocidad de regeneración ya que al finalizar el estudio, el 100% de las lombrices mantenidas en porcentajes de humedad del 20 y 30 %, permanecieron en estado de reposo y sólo lo hicieron así el 67% de las mantenidas en el porcentaje de humedad del 70%, mientras que las restantes habían recuperado y engrosado los segmentos dañados y habían entrado nuevamente en actividad.

Los adultos de *P. corethrurus* respondieron en función de la humedad del suelo a la que fueron sometidos; los adultos controles y los amputados se encontraron en estado de reposo generalmente a bajas humedades. El número mayor de individuos correspondía a ejemplares amputados y esto podía

deberse a que, al encontrarse simultáneamente en condiciones de "stress" y con un daño, respondieron rápidamente, entrando en estado de reposo; observamos que la respuesta de los individuos controles al efecto de la sequía es más lenta debido a que tarda más en afectarlos.

Se consideró que en jóvenes de *P. corethrurus*, la clase de letargo que se presentó fue una diapausa porque los encontramos inmóviles, enrollados individualmente, protegidos por una delgada capa de moco (que se partía al manipular el lote), con su intestino vacío, con pérdida de peso y en proceso de regeneración.

Se descartó la idea de que fuera una paradiapausa porque los jóvenes no modificaron su estado aún en condiciones favorables de humedad y el proceso regenerativo no se interrumpió hasta el final, por lo que deducimos que la diapausa estuvo controlada por factores internos (neurosecreciones).

Los adultos mostraron una respuesta variable en las distintas categorías de humedad. Se consideró que el estado de reposo que se desencadenó al desecar el medio y al practicar una amputación fue una paradiapausa (tal

como la define Saussey en 1966), porque presentaba las características propias de una diapausa; la diferencia consistió en que los individuos entraron en este letargo en condiciones de "stress", mientras que los que se hallaban en condiciones favorables de humedad, "entraron" y "salieron" del estado de reposo. La regulación de la paradiapausa estuvo dada por un factor externo que, en nuestro caso, fue la humedad.

Se observó que al efectuar una amputación no hubo pérdida de sangre en la operación debido, probablemente, a que los vasos de la parte posterior se contraen fuertemente y taponan la herida con corpúsculos de sangre, como ya describieron Edwards y Lofty en 1977. Además y según ellos, existen evidencias de que las células de cloragógeno (células amarillas que se encuentran en conexión con el tubo digestivo de los anélidos) emigran en masa hacia la lesión, que se cubre por epitelio, aumentando éste su espesor en, aproximadamente, 6 a 7 días.

Al revisar las unidades experimentales se encontró que las heridas estaban cicatrizadas. Algunas lombrices tenían un apéndice incipiente que continuó creciendo hasta alcanzar el número de segmentos amputados y el

grosor necesario aunque, en el caso de los jóvenes, todavía se podía distinguir a los dos meses la parte regenerada. Los adultos presentaron una regeneración incipiente; la mayoría de los individuos permaneció con el tejido cicatrizado debido a que su actividad principal es la reproducción. Los resultados encontrados coinciden con los obtenidos por Liebman (1942) en que un proceso inhibe al otro.

En la producción de capullos se registró un incremento positivo relacionado con el aumento de los contenidos de humedad del suelo, siendo menor el número de éstos en los individuos amputados. Tanto en los controles como en los amputados se observó la misma respuesta (Fig.9), probablemente debido a que se realizó la amputación al mismo nivel. Se encontró que, a mayor humedad, se incrementa la producción en ambos casos. Si se hubiera efectuado el daño en zonas diferentes posiblemente el tipo de respuesta sería distinto.

Los capullos de esta especie son también un medio de defensa en condiciones drásticas de humedad, Lavelle (1981). Probablemente por esta razón, encontramos que los capullos producidos durante los primeros 15 días

en la humedad del 20% tenían un peso promedio mayor que en otras humedades. Las lombrices invirtieron una gran cantidad de agua en los capullos, ya que éstos presentan más posibilidades de sobrevivencia en este estado que eclosionados. De acuerdo con las observaciones de Bouché (1972) existen poblaciones que sobreviven únicamente en forma de capullo, debido a que ellos requieren menor cantidad de agua que un individuo eclosionado (Senapati, 1980 in: Lavelle, 1981).

Nuestros resultados confirman, indirectamente, los obtenidos por Harstentein *et al.*, (1979) quienes argumentaron que el peso de los capullos dependen directamente de la biomasa de las lombrices. Al efectuar una amputación se desechó una parte de su cuerpo y, al mismo tiempo, una fracción de peso, por lo que los capullos de los amputados siempre manifestaron un peso menor en relación con los de los controles.

Los jóvenes de *P. corethrurus* no presentaron mortalidad ni en el experimento control ni en el de los ejemplares amputados, a pesar de haberlos sometidos a bajas humedades y a un daño caudal. Estos resultados están de acuerdo con lo expresado por Lavelle (1981), que dice que, la población de

jóvenes resiste en mayor proporción los periodos de sequía en comparación con los adultos; estos mostraron una mayor mortalidad en ambos grupos en los porcentajes de humedad del 20 y 30%, siendo siempre menor en amputados, debido a que el estado de reposo les permitió resistir mejor las condiciones adversas.

1.- PATRONES DE ASIGNACION DE RECURSOS

Como se ha mencionado a lo largo de este trabajo, los organismos asignan sus recursos a las tres actividades esenciales para la historia de vida de cualquier ser vivo: crecimiento, mantenimiento y reproducción; estas actividades se ven afectadas por las variaciones de los recursos y la distribución de estos depende de la edad, del sexo y del tipo de organismo.

Por ejemplo, si el recurso se mantiene constante y el individuo se encuentra en estado reproductivo, se establece un incremento en la asignación de provisiones hacia la fecundidad, lo que ocasiona el deterioro de, por lo menos, alguna de las otras dos actividades (crecimiento o mantenimiento).

En contraposición a este fenómeno, cuando la tendencia de los recursos es variable, los organismos necesitan efectuar algunos ajustes: si los recursos aumentan, la reproducción se incrementa sin afectar las otras dos actividades y si los recursos disminuyen, lo que se afecta es la reproducción (Wilson,1983).

De acuerdo con Kirkwood (1980), un daño es un deterioro del organismo; para que éste pueda realizar una reparación, se deben cumplir dos condiciones: poseer la capacidad de sobrevivir al daño y la información disponible para reconstruir la zona dañada a su estado original. La regeneración del daño implica necesariamente un costo.

Kirkwood, considera a "D" como la variable que indica la disminución en la adecuación debida a un daño y a "R" como el costo de la reparación (medido como el sistema de recursos necesarios para que ésta pueda darse), de tal manera que, cuando:

"D" > "R" ocurre la Reparación

"D" < "R" ocurre la Reproducción

Es importante reconocer que "D" y "R" no son necesariamente constantes, ya que varían con la edad de los organismos.

Suponemos que la estrategia regenerativa de *P. corethrurus* concuerda con la teoría de asignación de recursos de Kirkwood (1980). Los resultados obtenidos en los jóvenes de esta especie se ajustaron a las condiciones propuestas por este autor. Sus recursos fueron asignados hacia la regeneración ya que les era necesario alcanzar su peso umbral de 600 mg, indispensable para iniciar su reproducción. En términos del modelo de Kirkwood, esto significa que el "costo del daño" es mayor que el "costo de la reparación" ("D" > "R"). Las lombrices suspendieron temporalmente su crecimiento para acceder a un estado de reposo, opción que les permitió repararse y así alcanzar su madurez.

Por otro lado, Calow y Townsend (1981) proponen que si un organismo crece rápidamente alcanza con mayor velocidad su estado reproductivo. La respuesta de *P. corethrurus* se ajusta a este marco teórico ya que, sin el proceso regenerativo, la lombriz no puede alcanzar su tamaño-peso óptimo.

En los adultos dicho proceso regenerativo no se presenta cuando las condiciones de humedad son favorables. Al ser mínimo el "costo del daño" para el organismo se cumple la condición (" $D < R$ "), lo que significa que no se da la reparación y el individuo asigna sus recursos a la reproducción. Es más costoso para el organismo regenerar unos cuantos segmentos que reproducirse.

En situaciones adversas de humedad del suelo, las lombrices entran en estado de reposo e inician su regeneración, debido a que les es muy costoso asignar sus recursos a la producción de capullos. En este caso, se presenta la condición " $D > R$ " al no existir un "costo" extra en la reparación.

Las estrategias de reparación de *P. corethrus* están influenciadas por la magnitud del daño, el estado de madurez de los individuos y la humedad del suelo y, como consecuencia, reacciones posibles dependerán de estas variables (Fig. 14).

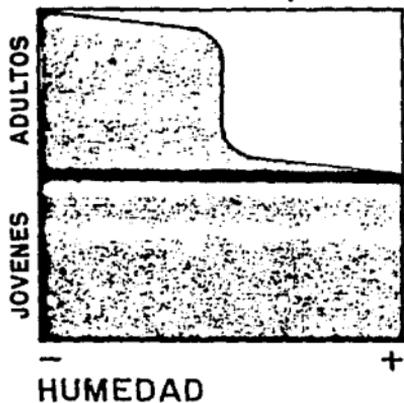
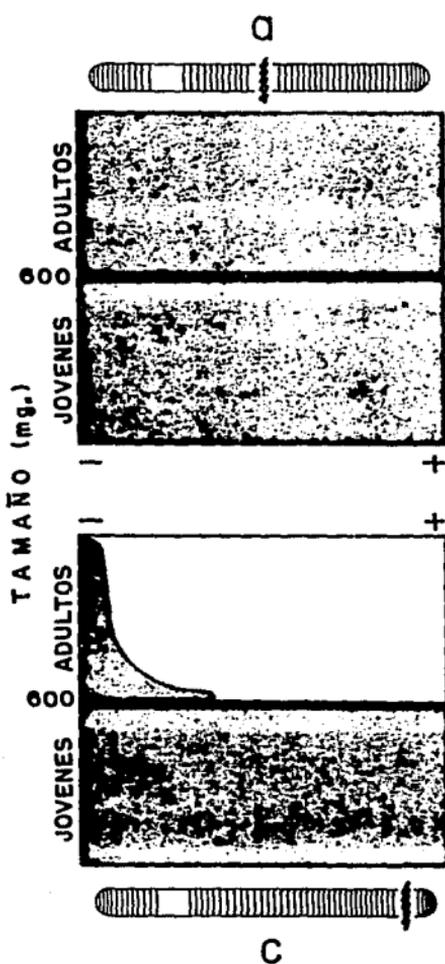
La respuesta de los jóvenes en los tres diagramas fue la misma; los individuos entran en diapausa independientemente del tamaño del daño y de

la humedad del suelo, debido a que la actividad más importante para ellos es el crecimiento y el desarrollo (Antonovics, 1980).

En adultos el tipo de respuesta es variable; cuanto más se aleje la amputación de la zona caudal, mayor cantidad de individuos se presentan en estado de reposo e inician el proceso regenerativo y éste aumentará hasta el punto en el que la regeneración sea independiente de la humedad del suelo.

El diagrama a de la figura 14 muestra que, cuando la amputación se realiza en la porción media del cuerpo de la lombriz (lo que representa un daño severo), todos los individuos se dedicarán a la reparación del soma, dándose la condición: "D" > "R".

Cuando la amputación se efectúa aproximadamente en una tercera parte del cuerpo y en condiciones adversas poco favorables de humedad, los adultos presentan un estado de reposo, cumpliéndose así que "D" > "R"; cuando aumenta el porcentaje de humedad los individuos continúan con su actividad reproductiva y, entonces, "D < R" (Fig. 14, diagrama b).



En nuestro caso la amputación se realizó en la zona caudal. Las lombrices entraron en estado de reposo (paradiapausa) únicamente en condiciones de "stress" (porcentajes de humedad del 20% y 30%) ya que el daño recibido fue pequeño y, por lo tanto, "D">"R"; los individuos regeneraron y asignaron los recursos a su mantenimiento. Cuando las condiciones eran favorables (50% y 70% de humedad) continuaron con su actividad y asignaron los recursos hacia el esfuerzo reproductivo (Fig. 14, diagrama c).

Es de suma importancia destacar que el recurso "agua" es un factor vital para la historia de vida de *P. corethrurus*. En condiciones desfavorables del mismo los jóvenes se ven menos afectados debido a que, al ser la relación superficie/volumen más grande, su requerimiento de agua es menor.

En los adultos la actividad principal es la reproducción, en la que invierten cantidades considerables de agua que son indispensables para la producción de capullos viables (22.5 mg) por lo que los requerimientos de agua aumentan pero, sin embargo, la relación superficie/volumen es menor que la de los jóvenes. Esto significa que cuando los porcentajes de humedad son bajos, deben entrar en estado de reposo ya que la poca cantidad de agua que

se encuentra en el medio no les permite continuar con sus actividades ni con la reproducción.

Probablemente, por esta razón, los individuos amputados entran con mayor frecuencia en estado de reposo ya que la porción perdida implica tener menor proporción de agua para reproducirse.

Wilson (1983) argumenta que la reproducción está limitada por la cantidad de recurso y agua que se encuentre en el medio. En nuestros experimentos se observó que las lombrices requieren altos porcentajes de humedad para la producción de capullos. Cuando se presentan condiciones pobres de alimento la reproducción se vuelve prohibitiva y almacenan energía para cuando dichas condiciones mejoran (Calow y Townsend, 1981). De lo mencionado anteriormente se puede deducir que el "recurso agua", en esta especie, es indispensable para sus actividades normales y que sin él se desencadena un estado de reposo y no es posible la producción de capullos. Por lo que, probablemente, *P. corethrurus* asigne sus recursos al crecimiento, al mantenimiento o a la reproducción dependiendo del contenido de humedad del suelo y del estado de madurez del individuo.

2.- POSIBLES LINEAS DE INVESTIGACION

1.- Se considera conveniente profundizar en el estudio de lombrices terrestres que presenten distintos tipos de selección, lo cual nos ayudaría a esclarecer los aspectos evolutivos del estado de reposo y de la regeneración.

2.- Se considera necesario realizar un estudio comparativo de diferentes patrones reproductivos (anfimítico y partenogenético) para evaluar de que manera asignan sus recursos al ser sometidas a distintos tamaños de amputación.

3.- Profundizar en un estudio comparativo entre la cantidad de capullos producidos en lombrices epígeas, anécicas y endógeas para detectar si existe alguna diferencia.

4.- Estudiar si de los capullos producidos por lombrices amputadas y por lo tanto de menor tamaño, eclosionan jóvenes más pequeños.

VI.- CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos durante este estudio experimental, se concluye lo siguiente:

1) Es necesario que la lombriz alcance un peso mínimo (600 mg) para que inicie su reproducción.

2) *Pontoscolex corethrurus* requiere del agua indispensable para producir capullos viables con un mínimo de peso de 26.5 mg para que asegure su supervivencia.

3) Esta especie mostró una relación inversa entre la regeneración y la reproducción, lo que concuerda con los estudios realizados por Liebman (1942) en que los dos procesos no se pueden dar simultáneamente.

4) La estrategia de Asignación de Recursos en *Pontoscolex corethrurus* varía de acuerdo con la tamaño-peso, estado de madurez, humedad y lugar del cuerpo donde se realiza la amputación.

a) Los jóvenes de esta especie asignan sus recursos al crecimiento y desarrollo. Sólo en el caso de presentarse un daño desvían de inmediato sus recursos a la regeneración del tejido somático, independientemente de la humedad del suelo en que se encuentren.

b) Los adultos asignan selectivamente sus recursos, al ser éstos los mismos para los procesos de regeneración y reproducción (Liebman, 1942); se da prioridad a la actividad reproductiva, siempre y cuando las condiciones de humedad del suelo sean favorables pero, si éstas son adversas, los asigna a la regeneración y asegura así su supervivencia.

VII. BIBLIOGRAFIA

- Abeloos, M. and Avel, M. (1928). Un cas de periodicité du pourvoir régénérateur: La régénération de la queue chez les lombriciens *Allolobophora terrestris* et *A. caliginosa*. *C.R.Soc. Biol.*, 99:737-738.
- Antonovics, J. (1980). Concepts of resource allocation and partitionin in plants. In: J.E.R. Sttaddon ed. *Limits to action: The allocation of individual behavoir*. Academic Press, New York., 1-20.
- Avel, M. (1959). Classe des Annélides Oligochetes. In: *Traite de Zoologie*. (P.P. Grasse, Ed.) Masson et Cie. Paris. T.5, pp. 224-470.
- Ayres, I.; Guerra, R. (1981) Agua como factor limitante na distribuicao das 2minhocas (Annelida, Oligochaeta) da Amazonia Central. *Acta Amazonica*, 11(1):77-86.
- Begon, M.; Harper, J. y Townsend, C. (1986). *Ecology: Individuals, populations and Communities*. Blackwell Scientific publications. Oxford. pp. 813.

- Benabib, M. (1991). Las Lagartijas Tropicales y la Teoría de Historias de Vida. *Oikos*. U.N.A.M., pp. 1-2.
- Bouché, M. (1972). Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. INRA. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 72-2, 1-671.
- Bouché, M. (1987). The subterranean behaviour of the earthworm. In: *Earthworms* (Bonvicin A. and P. Omedeo. eds) Mucchi editore. Modena, pp. 171-181.
- Calow, P.; Townsend, C. (1981). Resource Utilization in Growth. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary approach to resource use*. (Townsend, C and Calow, P. eds). Sinauer, Massachusetts, pp. 220-244.
- Cody, M. (1966). A General Theory of Clutch size. *Evolution*, 20:174-184.
- Eisen, G. (1900). Researches in American Oligochaeta, with Especial Reference to those of Pacific Coast and Adjacent Islands. Ed. California of Sciences, San Francisco. *Zoology*, (II)2:87-109.

Edwards, C. and Lofty, J. (1977). *Biology of Earthworms*. Chapman and Hall; 2ed. London, pp. 101-117.

Fragoso, C. (1985). *Ecología General de las lombrices terrestres (Oligochaeta, Annelida) de la Región de Chajul Selva Lacandona, Estado de Chiapas*. Tesis. U.N.A.M., pp. 133.

Fragoso, C. (1987) . The Earthworm Community of Mexican Tropical Rain Forest (Chajul, Chiapas). *Boll, Zoll*.

Fragoso, C. (1989). Las Lombrices de Tierra de la Reserva "El Cielo" Aspectos Sistemáticos. *BIOTAM*. Instituto de Ecología. A. C., pp. 38-45.

Gates, G. (1973). Contribution to the Revision of Earthworm family Glossoscolecidae. *Pontoscolex corethrurus* (Muller, 1857). *Bull. Tall. Temb. Res. Sta.*, No.14:1-12.

Grant, V. (1977). *Organismic Evolution*. W.H. Freeman and Company. San Francisco., pp. 417.

Harstein, R.; Neuhauser, E.; Kaplan, L.(1979). Reproductive Potential of Earthworm *Eisenia foetida*. *Ocologia (Berl)*, 43:329-340.

Jaenike, J.; y Selander, R. (1979). Evolution and Ecology of Parthenogenesis in Earthworm. *Amer. Zool.*, 19:729-737.

Jamieson, B.(1981). *The Ultrastructure of Oligochaeta*. Academic Press. London, pp. 121-144.

Krebs, J. (1985). *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Ed. Harla, México, E.U.A. Centroamerica, España, pp. 753.

Kirkwood, T. (1981). Repair and its Evolution: Survival versus Reproduction. In: *Physiological Ecology. An Evolutionary Approach to Resource Use*. (Townsend. C y Calow P. eds) Sinauer Massachusetts, pp. 165 - 189.

Lavelle, P. (1981). Stratégies de Reproduction chez les Vers de Terre. *Oecology Gener: Vol.*, 2:117-133.

Lavelle, P.; Barois, I; Cruz, I; Fragoso, C.; Hernández, A.; Pineda, A.; Rangel, P. (1987). Adaptive Strategies of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a Peregrine Geophagous Earthworm of the Humids Tropics. *Biol. Fert. Soils.*, 5:188-194.

Lavelle, P.; Barois, I. (1988). Potencial Use of Earthworm in Tropical Soils. In: *Earthworm in waste and Environmental mangement*. Edwards and E.F. Nuehauser, (edo) Academic Publishing. The Hague, The Netherlands, pp. 273 -279.

Lee, H. (1985). *Earthworms. Their Ecology and Relationship with Soils and Land Use*. Academic Press. London, pp. 441.

Liebman, E. (1942). The Correlation between Sexual Reproduction and Regeneration in series of Oligochaeta. *J. Exp. Zool.*, 91:373-389.

Margaleff, R. (1977). *Ecología*. Ed. Omega, S.A. Barcelona, España, pp.951.

Michon, J. (1954). *Contribution Experimental a l'étudedede la Biologie des*

Lumbricidae. Les variation pondérales au cours des differents modalités du developpement postembryonnaire. Doctoral Thésis. Univ. of Caen, pp. 157.

Moment, G. (1979). Growth. Posterior regeneration and segment number in *Eisenia foetida*. *Megadrilologica*, 3(10):167-175.

Neyra, L. (1987). *Costo de la Reproducción en el Frijol (Phaseolus spp.). Un enfoque Experimental.* Tesis U.N.A.M. México, pp. 60.

Reynolds, M. (1974). *The Biologist*, 56(2):90-99.

Saussey M. (1966). Contribution a létude des Phenomenes de Diapausa et régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny).

Sims, R.; Gerard, D. (1985). *Earthworm*. Publish. The Linnean Society of London. The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association London-Leiden-Knol-Kobenhaun, pp.171.

Stephenson, J. (1930). *The Oligochaeta*. Oxford Univ. Press. Oxford, pp. 473

Stephenson, J. (1972). *The Oligochaeta*. Servis Agency. Ing. New York. Verlag
Von J. Crammer 3301 LEHR, pp. 473 - 479.

Song, H. et Saussey (1976). Particularités du development embryonnaire et
post embrionnaire de *Nicodrilus longus* (vde) Lumbricidae. *C. R. Acad.
S.C. Paris.*, 283 serie D. pp. 833 - 835.

Wallwork, J. (1983). *Earthworm Biology*. Arnold Edward (Publishers). Great
Britain. London. pp. 56.

Willson, E. (1983). *Plant Reproductive Ecology*. John Willey & Sons, New York,
U.S.A. pp. 138.