**CICLO DE VIDA DE *DERO (AULOPHORUS) COSTATUS* MARCUS, 1944
(TUBIFICIDAE, OLIGOCHAETA) EN UN CUERPO DE AGUA CON
VEGETACION FLOTANTE EN LOS TALAS, ARGENTINA**

***LIFE CYCLE OF DERO (AULOPHORUS) COSTATUS MARCUS, 1944
(TUBIFICIDAE, OLIGOCHAETA) IN A VEGETATED POND AT LOS TALAS,
ARGENTINA***

Laura C. Armendáriz

Instituto de Limnología, "Dr. Raúl Ringuelet", Av. Calchaquí
km 23.5, Florencio Varela (1888), Argentina. E-mail: lauraarm@netverk.com.ar

RESUMEN

Se estudió el ciclo de vida (marzo de 1996-marzo de 1997) de *Dero (Aulophorus) costatus* en un cuerpo de agua vegetado de la localidad de Los Talas, Argentina. Fue el naidíneo dominante en el ambiente estudiado al modificarse la cobertura vegetal –desarrollándose *Azolla* sp– y desplazando la población de *Allonais lairdi*. Se colectaron individuos inmaduros, maduros y en reproducción asexual formando cadenas de dos zooides. Se registraron medidas de longitud, peso húmedo y peso seco (a 65 °C, 24 h) de los organismos. La disposición espacial de los individuos, analizada mediante el Índice de Morisita, presentó una distribución al azar. La densidad poblacional presentó una gran fluctuación (1,58 a 101,97 ind./g.d.w.vegetal.m²) debido a la reproducción de tipo asexual, registrándose dos picos de densidad: en abril, luego de un período de intensa reproducción asexual y en diciembre. La abundancia estuvo correlacionada con la temperatura del agua (coeficiente de Pearson $r = 0,5906$, $p < 0,05$) y principalmente con la biomasa vegetal ($r = 0,9211$, $p < 0,001$). Los individuos sexualmente maduros fueron hallados en primavera y comienzos del verano (desde octubre hasta enero), comprendiendo una baja proporción (4,86 %) de la población. En base a la talla y peso de los individuos se estimó la sucesión de tres cohortes: la primera desde octubre a noviembre (incluyendo el período de madurez sexual de los organismos), una segunda desde diciembre hasta febrero y la última en marzo.

PALABRAS CLAVES: Naidinae, población, reproducción.

ABSTRACT

The life cycle (March 1996-March 1997) of *Dero (Aulophorus) costatus* was studied in a vegetated pond located at Los Talas, Argentina. A change in the composition of the vegetation cover—developing *Azolla* sp—produced the displacement of *Allonais lairdi* by the species here studied. Immature, mature and asexually reproductive specimens, forming chains of two zooids, were collected. Length, wet and dry weight (65 °C, 24 h) of the organisms were registred. The spatial dispersion of the individuals, analyzed according to Morisita's Index, showed a random distribution. The population density fluctuated during the study (1.58 to 101.97 ind./g.d.w.vegetal.m²) due to an asexual reproduction, and two peaks of abundance were registred, in April, after a period of intense asexual reproduction and in December. The abundance was correlated with the water temperature (Pearson coefficient $r = 0.5906$, $p < 0.05$) and especially with the plant biomass ($r = 0.9211$, $p < 0.001$). The organisms sexually mature were found in spring and at the beginning of summer (from October to January), comprising a low proportion (4.86 %) of the population. Based on the sizes and weights of the individuals measured, the sucession of three cohorts was estimated: the first one developed from October to November (including the period of sexual maturation of the organisms), a second one from December to February and the last one in March.

KEYWORDS: Naidinae, population, reproduction.

INTRODUCCION

Los oligoquetos Tubificidae Naidinae son un componente común en las diferentes comunidades acuáticas continentales, con una amplia distribución mundial, así como también una clara adaptación a un extenso rango de condiciones ambientales. Algunos géneros, como por ejemplo *D. (Aulophorus)* presentan una distribución tropical o son más abundantes y comunes en el Hemisferio Sur. Las lagunas y charcas pampásicas, con una densa vegetación flotante, constituyen ambientes propicios para el desarrollo de las poblaciones de Naidinae, donde suelen ser dominantes sobre otros grupos (Brinkhurst & Jamieson 1971, Brinkhurst & Marchese 1992, Timm 1980, Grimm 1987).

Son organismos oportunistas que se caracterizan por presentar dos estrategias reproductivas: asexual (la que en muchos casos se produce mediante una fisión transversa) y sexual, siendo la primera la más común en condiciones ambientales favorables y provocando un rápido crecimiento poblacional. La segunda estrategia, en cambio, es utilizada comúnmente en condiciones desfavorables (Gruffydd 1965, Learner *et al.* 1978, Loden 1981, Lochhead & Learner 1983, Smith 1986, Finogenova 1984, Irmiler 1989, Beckett *et al.* 1992, Armendáriz 1999, 2000).

Por otro lado, y con respecto a su posición en la comunidad, es interesante destacar que los naidíneos son frecuentes en ambientes enriquecidos orgánicamente y representan una importante vía en la transferencia de energía pero también de tóxicos de los niveles tróficos inferiores a los superiores. Debido a su sensibilidad a diversos agentes contaminantes, son indicadores potencialmente útiles en el diagnóstico de la calidad ecológica de los sistemas acuáticos (Learner 1979b, Lang 1990, Milbrink 1994).

El objetivo de este trabajo fue conocer los aspectos más relevantes en el ciclo de vida de *Dero (Aulophorus) costatus* (Marcus, 1944) emm. Harman, 1974 en relación a los distintos parámetros ambientales que pudieran influir sobre los períodos de reproducción tanto sexual como asexual.

MATERIALES Y METODOS

Los muestreos se realizaron mensualmente (marzo de 1996 a marzo de 1997) en un ambiente lenítico (34° 53' S 57° 50' W) cercano al Río de La Plata, ubicado en la localidad de Los Talas, Provincia de

Buenos Aires, Argentina. Se trata de un ambiente permanente, ubicado en una zona de bañados, que si bien no presenta períodos de sequía, tiene fluctuaciones considerables en el nivel de sus aguas. El cuerpo de agua presentó una carpeta de vegetación flotante constituida por espermatófitas Lemnaceae y pteridófitas *Azolla* sp.

En cada ocasión de muestreo se extrajeron tres réplicas, utilizando para ello un cuadrado de 900 cm² con red de 150 µm de abertura de malla y recipiente de plástico para la recolección del material. Una vez introducido debajo de la vegetación, se procedió al lavado de las raíces. Los macrófitos fueron colocados en bolsas de nylon y fijados en formol al 10%, de la misma manera fue fijado el material retenido en los recipientes de plástico. Se tomaron los siguientes parámetros para caracterizar física y químicamente al ambiente: profundidad, temperatura, transparencia (disco de Secchi), pH, conductividad, salinidad, oxígeno disuelto, nitratos y fosfatos.

En el laboratorio se realizó nuevamente un lavado de la vegetación sobre un tamiz de 150 µm de abertura de modo de retener la fracción correspondiente a la mesofauna. Los macrófitos fueron luego secados en estufa a 105 °C durante 48 h y pesados en electrobalanza de precisión de 0.1 mg para estimar biomasa. Su determinación sistemática se realizó siguiendo a Marta (1983). Los oligoquetos fueron separados del material retenido en forma manual bajo microscopio estereoscópico, previa tinción con eritrosina, y conservados en alcohol 70°. Para la observación de las quetas peniales los organismos fueron aclarados con lactofenol Ammans. El análisis cualitativo y cuantitativo de los naidíneos se llevó a cabo bajo microscopio óptico. La determinación taxonómica se realizó siguiendo a Brinkhurst & Marchese (1992). Los ejemplares de *Dero (Aulophorus) costatus* colectados se clasificaron en inmaduros, maduros sexualmente y en reproducción asexual para estimar los períodos de reproducción sexual y asexual. Se midió la longitud de los organismos utilizando una escala ocular micrométrica (n = 915, 798 inmaduros y 117 maduros). Se realizaron histogramas de frecuencias de tallas para los organismos inmaduros y maduros con el fin de determinar la estructura de edades y los períodos de reproducción. Se determinó el patrón de distribución espacial de la población estudiada utilizando el índice de dispersión de Morisita, donde $I = 1$ corresponde a una distribución al azar, $I < 1$ a una distribución regular y un valor $I > 1$ a una contagiosa (Elliott 1983). Se

analizó la relación entre la abundancia de individuos y los parámetros fisicoquímicos medidos así como también la biomasa vegetal (en peso seco) mediante la correlación de Pearson. En los casos de abundancia y biomasa vegetal los datos fueron normalizados mediante la transformación logarítmica $\ln(x + 1)$. Para el cálculo de biomasa, y debido a su pequeña talla, los organismos fueron agrupados en clases de tamaño y pesados (peso húmedo y peso seco, a 65 °C durante 24 h), estimando luego el peso promedio por individuo. En base a ello se calculó la regresión longitud/peso húmedo y peso húmedo/peso seco.

RESULTADOS

El ambiente analizado mostró fluctuaciones de consideración en sus parámetros fisicoquímicos a lo largo del año (Tabla I). La charca presentó una carpeta de vegetación flotante con fluctuaciones en su composición y cobertura. En abril de 1996 dicha carpeta estuvo conformada por lemnáceas (*Spirodela intermedia*, *Lemna* sp., *Wolffia* sp. y *Wolffiella* sp.) junto con una pteridófita de la familia Azolaceae (*Azolla* sp.). En mayo y luego desde julio a septiembre la charca se presentó libre de carpeta vegetal, por lo que no se colectaron las muestras correspondientes.

TABLE I. Parámetros fisicoquímicos y biomasa vegetal (en peso seco) registrados en el ambiente estudiado en Los Talas, Argentina. Correlación de Pearson (r) entre ellos y abundancia de *Dero (Aulophorus) costatus*: * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, ns: no significativo.

TABLE I. Physico-chemical parameters and vegetal biomass (in dry weight) registred in the sampling site at Los Talas, Argentina. Pearson correlation coefficient (r) between them and abundancy of *Dero (Aulophorus) costatus*: * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, ns: no significative.

Muestreos	T °C	Profundidad (cm)	Transparencia (Secchi en cm)	pH	Conductividad (μ S/cm)	Oxígeno disuelto (mg/l)	Nitratos (mg/l)	Fosfatos (mg/l)	Biomasa vegetal (gr/m ⁻²)
	r: *	r: ns	r: ns	r: ns	r: ns	r: ns	r: ns	r: ns	r: *, **
Mar- 96	25	35	15	7	-	-	-	-	566,15
Abr- 96	20	50	40	7	-	8,5	-	-	161,95
May-96	11	20	20	7	737	7,4	4	0,097	-
Jun-96	4,5	30	20	7	609	8,2	3	0,03	149,98
Ago-96	12	20	20	7,5	619	5,8	2	0,55	-
Sep-96	13	25	25	7,5	740	6,1	1	0,38	-
Oct- 96	16	30	22	7,3	670	3,2	-	0,57	125,79
Nov- 96	20	33	12	7,2	650	2,9	2	0,56	165,29
Dic-96	22	29	5	6,9	697	0,3	6	0,26	201,42
Ene-97	26	38	8	6,18	792	-	-	-	74,37
Feb-97	26	30	5	6,6	635	0,6	2	0,63	115,65
Mar-97	22	17	12	4,97	682	0,4	-	-	115,93

Al reaparecer en octubre la carpeta vegetal era rica en *Azolla* y con escasas lemnáceas. Formando parte de la comunidad pleustónica fueron registradas otras especies de Naidinae que se indican en la Tabla II. *Allonais lairdi* Naidu, 1965 fue el naidíneo dominante al comienzo de los muestreos (marzo de 1996, 0,928 ind./g.d.w. vegetal.m²), su abundancia se redujo luego drásticamente para finalmente desaparecer. Cuando en octubre reaparece

una carpeta vegetal rica en *Azolla*, el naidíneo dominante es *Dero (Aulophorus) costatus*. Esta especie frecuentemente se encuentra asociada a *Azolla*, ya que suele habitar tubitos construidos a partir de hojas de la misma, unidas mediante secreciones tegumentarias. Así, el cambio observado en la composición de la carpeta vegetal también trajo aparejado un desplazamiento en la especie de naidíneo dominante.

TABLA II. Especies de Naidinae presentes junto a *Dero (Aulophorus) costatus* en el ambiente estudiado. La frecuencia de ocurrencia fue calculada como el número de muestras conteniendo la especie particular dividido por el número total de muestras.

TABLE II. Species of Naidinae presents with *Dero (Aulophorus) costatus* in sampling site. Frequency of occurrence was calculated as the number of samples containing a particular species divided by the total number of samples.

Especie	<i>Allonais lairdi</i> Naidu, 1965
Frecuencia de ocurrencia (%)	33,33
<i>A. paraguayensis</i> (Michaelson, 1905)	33,33
<i>Dero (Dero) botrytis</i> Marcus, 1943	88,89
<i>Dero (Dero) sawyai</i> Marcus, 1943	22,22
<i>Pristina leidy</i> Smith, 1896	100,00
<i>P. aquiseta</i> Bourne, 1891	11,11
<i>Nais communis</i> Pigué, 1906	44,44
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen, 1828)	55,56
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	55,56

La Figura 1 representa la abundancia de *D. (A.) costatus* expresada en promedio de individuos/g.d.w.vegetal.m², cuyos valores variaron entre 1,583 (marzo de 1996) y 101,97 (abril de 1996). La variación en abundancia estuvo correlacionada con la temperatura ($r = 0,5906$, $p < 0,05$) y la biomasa vegetal ($r = 0,9211$, $p < 0,001$). Cada vez que se registró la especie fueron hallados organismos inmaduros y así como también formando cadenas de dos zooides, con porcentajes variando entre 41,42 % (en junio) y 3,05 % (en diciembre) de la población en reproducción asexual. Se registraron

dos picos de abundancia, en abril –luego de una alta tasa de reproducción asexual– y en diciembre. Los organismos maduros sexualmente se hallaron principalmente en primavera y principios del verano, registrándose el mayor número en noviembre ($n = 149$, que representaron el 4,86 % de la población). Un único ejemplar maduro se colectó en otoño. Se registraron las mayores longitudes en los organismos maduros sexualmente (2,59- 5,66 mm). Para los individuos inmaduros las longitudes variaron entre 1,29 y 3,69 mm (Figura 2).

FIGURA 1. Densidad promedio de *Dero (Aulophorus) costatus* asociada a *Azolla* sp. en Los Talas, Argentina.

FIGURE 1. Mean density of *Dero (Aulophorus) costatus* associated with *Azolla* sp. in Los Talas, Argentina.

FIGURA 2. Histogramas de frecuencias de longitud para los individuos inmaduros (en gris) y maduros (en negro) de *Dero (Aulophorus) costatus*.

FIGURE 2. Length frequency histograms of *Dero (Aulophorus) costatus*, immature individuals (in grey) and mature (in black).

La disposición espacial de *D. (A.) costatus* correspondió a una distribución al azar (I variando entre 1,002, en octubre de 1996 y 1,07, en junio del mismo año).

La regresión longitud/peso húmedo calculada para los individuos inmaduros (n = 48) fue la siguiente: $y = -0,01143 + 0,03582 x$ ($r = 0,7070$; $r^2 = 0,4999$; $p < 0,001$). El menor peso registrado fue de 0,03 mg (correspondiente a una longitud de 1,5 mm) y el máximo de 0,21 mg (para individuos de 4 mm de talla).

La regresión peso húmedo/peso seco calculado (n = 48) fue: $y = 0,0040 + 0,1263 x$ ($r = 0,6885$; $r^2 = 0,4741$; $p < 0,001$). Los valores de biomasa, expresada como peso húmedo promedio en mg/m², variaron entre 99,22 (marzo de 1996) y 1565,55 (abril de 1996) coincidiendo con los momentos de menor y mayor abundancia, respectivamente. Sobre la base de la talla y peso de los individuos se estimó la sucesión de tres cohortes durante el ciclo muestreado: la primera se desarrolló desde octubre a noviembre (incluyendo el período de madurez sexual de los individuos), una segunda cohorte desde diciembre hasta febrero y la última en marzo.

DISCUSION

Dero (Aulophorus) costatus fue citada por primera vez para Argentina en el pequeño ambiente aquí estudiado, y asociada a carpetas de vegetación flotante constituidas por lemnáceas (*Spirodela*, *Lemna*, *Wolffia* y *Wolffiella*) y *Azolla* sp (Armendáriz 1999a). Estos macrófitos forman una cobertura en los cuerpos de agua que favorecen el desarrollo de bacterias y algas perifíticas que constituyen la fuente alimenticia de muchos naidíneos. En muchas regiones del mundo las lemnáceas pueden crecer junto a otras especies flotantes, entre los géneros que típicamente forman comunidades con ellas se encuentra *Azolla*. Las comunidades de lemnáceas muestran un definido desarrollo periódico con cambios estacionales, pudiendo ser tales cambios característicos de una simple asociación, o bien distinguirse diferentes asociaciones que se reemplazan unas a otras según las estaciones (Landolt 1986, Landolt & Kandeler 1987). Los cambios en composición y densidad de la carpeta vegetal del ambiente aquí estudiado condujeron al desplazamiento de *Allonais lairdi* por *D. (A.) costatus* (Armendáriz 1999b). La característica de esta última de construir hábitáculos utilizando hojas de *Azolla*, así como también su menor tamaño –el cual no

requeriría de una densa carpeta vegetal– habrían determinado el desplazamiento de la especie de naidíneo dominante.

Entre los caracteres que distinguen a los Naidinae se encuentra la alternancia de generaciones con reproducción asexual y sexual. La primera forma es la predominante y las poblaciones suelen autoperpetuarse a través de ella, sobre todo en ambientes sin fluctuaciones importantes en sus parámetros limnológicos. Cuando suceden cambios ambientales que implican algún tipo de estrés, como un descenso en la temperatura o un período de sequía, suele aparecer la generación sexual. Además, en este tipo de ambientes fluctuantes, las poblaciones frecuentemente presentan cambios de importancia en su densidad, dados por el modo antes citado de reproducción asexual. Presentan así, una estrategia del tipo r, con sus poblaciones creciendo 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, hasta el punto de no ser posible recolectar los individuos. En muchos casos, estos cambios estacionales suelen ser predecibles en una determinada localidad y repetibles año tras año. Se origina, de esta manera, una sucesión estacional de poblaciones que permite soportar una gran diversidad temporal, disminuyendo la competencia interespecífica y dando lugar a la coexistencia de varias especies que utilizan un mismo recurso, por ejemplo alimento, en distintos períodos (Gruffydd 1965, Learner *et al.* 1978, Learner 1979, Loden 1981, Lochhead & Learner 1983, Timm 1984, Smith 1986, Schierwater & Hauenschild 1990a, b, Beckett *et al.* 1992, Juget & Lafont 1994).

Durante el desarrollo de esta investigación, *D. (A.) costatus* presentó una gran fluctuación en densidad debida principalmente a la reproducción de tipo asexual. En el área de estudio se halló un patrón de comportamiento similar en *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767) y *A. lairdi*. Es de interés destacar que cada especie presentó su pico de abundancia en una estación del año particular: *S. lacustris* hacia fines de invierno, *A. lairdi* hacia fines de verano y *D. (A.) costatus* en otoño y primavera (Armendáriz 1999b, 2000). En ciertas especies de naidíneos, estas variaciones en abundancia son tan marcadas que, en casos extremos, las poblaciones llegan a desaparecer de sus ambientes durante algunos meses del año, tal como fue observado en *S. lacustris* durante los meses de verano (Armendáriz 2000).

La generación sexual aparece cuando las condiciones

ambientales se tornan rigurosas. Ocurre en general durante un período breve del año y la maduración de los individuos suele ser sincrónica. El porcentaje de la población que alcanza la madurez sexual también suele ser variable según las especies, comprendiendo desde la casi totalidad de la población hasta muy pocos individuos, pero un período de reproducción extenso en algunos casos (Gruffydd 1965, Learner *et al.* 1978, Loden 1981, Armendáriz 1999a, b, 2000). *D. (A.) costatus* presentó su mayor abundancia en abril y diciembre, con una temperatura del agua de 20-22 °C. El pico de abundancia de abril se produjo luego de un período de alta reproducción asexual y con relación al momento de mayor biomasa vegetal registrado. En ese instante también se registraron los mayores valores de biomasa del oligoqueto estudiado. Así, los parámetros ambientales que pudieron haber condicionado ambos picos de abundancia fueron la temperatura y la disponibilidad de alimento sobre la base de la cobertura vegetal. La madurez sexual en esta especie se extendió de octubre a marzo, y con un escaso porcentaje de individuos maduros en la población.

En función de las tallas y peso húmedo promedio de los organismos, podría estimarse la sucesión de tres cohortes. La primera cohorte, en la que se hallaron individuos maduros sexualmente, se desarrolló desde octubre a noviembre, en tanto las siguientes tuvieron lugar luego de la madurez sexual, una iniciándose en diciembre y luego otra en marzo.

BIBLIOGRAFIA

- ARMENDÁRIZ, L.C. 1999a. *Dero (Aulophorus) costatus* (Marcus, 1944) emm. Harman, 1974 (Oligochaeta, Naididae) en Los Talas, Prov. de Buenos Aires. *Neotrópica* 45 (113- 114):101-102.
- ARMENDÁRIZ, L.C. 1999b. Dinámica poblacional de *Allonais lairdi* (Oligochaeta, Naididae) en Los Talas, Provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral* 9:20-27.
- ARMENDÁRIZ, L.C. 2000. Population dynamics of *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767) (Oligochaeta, Naididae) from Los Talas, Argentina. *Hydrobiología* 438:217-226.
- BECKETT, D.C.; T.P. AARTILA & A.C. MILLER. 1992. Seasonal change in plant-dwelling Chironomidae and Naididae in a Wisconsin lake. *Journal of Freshwater Ecology* 7 (1):45-57.
- BRINKHURST, R.O. & B.G.M. JAMIESON. 1971. *Aquatic Oligochaeta of the World*. Oliver y Boyd. Edinburgh. 860 pp.
- BRINKHURST, R.O. & M.R. M ARCHESE. 1992. *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica*. Colección Climax N° 6. Segunda edición. 207 pp.
- CHRISTENSEN, B. 1984. Asexual propagation and reproductive strategies in aquatic Oligochaeta. *Hydrobiologia* 115:91-95.
- ELLIOTT, J.M. 1983. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biological Association, Scientific Publication N° 25, Ambleside. 156 pp.
- FINOGENOVA, N.P. 1984. Growth of *Stylaria lacustris* (L.) (Oligochaeta, Naididae). *Hydrobiologia* 115:105-107.
- GRIMM, R. 1987. Contributions towards the taxonomy of the African Naididae (Oligochaeta). IV. Zoogeographical and taxonomical considerations on African Naididae. *Hydrobiologia* 155:27-37.
- GRUFFYDD, L.D. 1965. The population biology of *Chaetogaster limnaei limnaei* and *Chaetogaster limnaei vaghini* (Oligochaeta). *Journal of Animal Ecology* 34:667-690.
- IRMLER, U. 1989. Population ecology and migration of *Dero multibranchiata* Stieren, 1892 (Naididae, Oligochaeta) in the Central Amazon inundation forest. *Amazoniana* XI (1):31-52.
- JUGET, J. & M. LAFONT. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic oligochaetes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31:327-340.
- LANDOLT, E. 1986. Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae) (Vol. 2). The family of Lemnaceae - a monographic study. Vol. 1. (71). Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 566 pp.
- LANDOLT, E. & R.KANDELER. 1987. Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae) (Vol. 4). The family of Lemnaceae - a monographic study. Vol. 2 (95). Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 638 pp.
- LANG, C. 1990. Quantitative relationships between oligochaete communities and phosphorus concentrations in lakes. *Freshwater Biology* 24:327-334.
- 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 & B.D. HUGHES. 1978. A review of the biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. *Freshwater Biology* 8:357-375.
- LOCHHEAD, G. & 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(1):115-123.
- MARTA, M.C. 1983. *Plantas acuáticas del Litoral. Guía para su reconocimiento a campo y otros temas*. Colección Climax 3. 41 pp.

- MILBRINK, G. 1994. Oligochaetes and water pollution in two deep Norwegian lakes. *Hydrobiologia* 278:213-222.
- SCHIERWATER, B. & C. HAUENSCHILD. 1990a. A photoperiod determined life cycle in an oligochaete worm. *Biological Bulletin* 178:111-117.
- SCHIERWATER, B. & C. HAUENSCHILD. 1990b. The position and consequences of a vegetative mode of reproduction in the life cycle of a hydromedusa and an oligochaete worm, pp. 37-42. En: Hoshi, M. y O. Yamashita (eds.) *Advances in Invertebrate Reproduction* 5. Elsevier Sci. Publ. B. V. (Biomedical Division).
- SLOREID, 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.
- TIMM, T. 1980. Distribution of Aquatic Oligochaetes, pp. 55-77. En: Brinkhurst, R. O. y D. G. Cook (eds.) *Aquatic Oligochaeta Biology*. Plenum Press, Nueva York.
- TIMM, T. 1984. Potential age of Aquatic Oligochaeta. *Hydrobiologia* 115:101-104.

Recibido: 25.05.07
Aceptado: 25.01.08