

**SISTEMATICA Y ECOLOGIA DE UN GENERO
NUEVO DE LOMBRIZ DE TIERRA
(ACANTHODRILINI, OLIGOCHAETA)
DE LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MEXICO**

Carlos Fragoso

Instituto de Ecología
Apartado Postal 18-845
11800 México, D.F.

RESUMEN

Se describe un nuevo género de lombriz de tierra nativo de la Selva Lacandona en el Sureste de Chiapas, con una discusión sobre su posición sistemática y relaciones con otros géneros de la tribu. La descripción de las tres especies nuevas incluye información sobre el ciclo estacional y los patrones de distribución vertical, horizontal y temporal. Se presentan además las características edáficas de sus habitats respectivos. Los requerimientos ecológicos de *Lavellodrilus riparius* y *L. maya* gen et spp. nov. permiten asegurar que se trata de dos especies biológicas no obstante la similitud morfológica que presentan. Se discute sobre el posible modo de especiación entre estas dos especies en términos de la neutralidad (proceso alopatrico-azaroso) o adaptabilidad (proceso simpátrico-selección natural) de los caracteres sexuales externos.

ABSTRACT

A new acanthodrilid earthworm genus is described from the Lacandon tropical rain forest in the southeast of Chiapas state. The systematic position of the new taxa is discussed in relation to other genera of the tribe. Patterns of spatial and temporal distributions and biological cycles are described for the three new species studied. *Lavellodrilus riparius* and *L. maya* gen. et spp. nov. which have clearly different ecological requirements are considered as different biological species, despite their close morphological similarity. The mode of speciation between these species is discussed in relation to the neutrality (allopatric-random process) or adaptability (sympatric-natural selection process) of external sexual characters.

INTRODUCCION

La región de la Lacandona constituye uno de los últimos sitios de la selva alta subperennifolia en México. Ubicada en el su-reste de los estados de Chiapas y Tabasco, presenta gran parte de su extensión dentro de la reserva de la biosfera "Montes Azules". Esta reserva (que abarca poco más de 300,000 ha.) tiene por objeto la conservación y estudio de la flora y la fauna, la investigación de los procesos ecológicos que la determinan, así como la búsqueda de nuevas alternativas que permitan la utilización de sus principales recursos sin la destrucción de los mismos (Halfpter *et al*, 1980).

En 1977 se inició en esta zona una serie de estudios sobre la fauna del suelo con objeto de conocer la estructura de estas comunidades y su influencia en la dinámica de los procesos edáficos más importantes tales como el reciclaje de la materia orgánica y el mantenimiento de una estructura resistente a la erosión. Como resultado de estos estudios Lavelle y Kohlmann (1984) encontraron que las lombrices terrestres constituían el mayor porcentaje de la biomasa total. Posteriormente Fragoso (1985) y Fragoso y Lavelle (1987) estudiaron este grupo en dos zonas de la Lacandona, centrando sus investigaciones en los aspectos de estructura y dinámica de las comunidades.

Un resultado importante de estos estudios es que la mayoría de las especies encontradas son nuevas para la ciencia o bien constituyen nuevos registros, reflejando el pobre conocimiento que se tiene de la oligoquetofauna nativa de esta zona (Gates, 1982).

En el presente trabajo se describe un género nuevo con tres especies nuevas, incluyendo datos sobre su ciclo biológico, patrones ecológicos y algunas consideraciones evolutivas. El incluir en las descripciones esta clase de información puede ser de gran ayuda para los trabajos sistemáticos, pues cada vez resulta más notoria la interrelación entre los patrones ecológicos y los procesos evolutivos.

METODOLOGIA

La investigación se realizó a intervalos irregulares durante 4 años (1981-1985) en las zonas de Chajul y Bonampak ubi-

cadras dentro de la reserva de "Montes Azules", selva Lacandona, Chiapas. El ejido Boca del Chajul se encuentra en el extremo sureste de la reserva, muy cerca de Guatemala y de la confluencia del río Lacantún y el río Chajul, a 16°07' N, 90°55' W y a 150 msnm. Bonampak se sitúa en la parte norte a 16°07' N, 92°20' W y a 200 msnm.

En el cuadro 1 se señalan los tipos de suelos que se estudiaron en cada zona indicándose además algunas de las principales características edáficas de los mismos. Las rendzinas de Bonampak se ubicaron en los alrededores del campamento del Instituto Nacional de Antropología a las orillas de riachuelos (BR1) y dentro de la selva (BR2). En Chajul el suelo aluvial alcalino (CHAA) se localizó en las playas de una isla situada 5 km. río arriba del pueblo, los suelos aluvial ácido (CHAC), gleysol (CHG) y ferralítico (CHF) se encontraron, en ese orden, a lo largo de una catena topográfica que se extiende de las orillas del río Lacantún hacia el interior de la selva. Finalmente, se tomaron muestras en un gleysol ubicado en un pastizal inducido (CHGP) dentro del ejido. Una información más detallada sobre las zonas, los suelos y los métodos de muestreo se encuentran en Lavelle y Kohlmann (1984), Fragoso (1985) y Fragoso y Lavelle (1987).

En BR1, BR2, CHAA y CHGP el muestreo fue cualitativo; en CHAC y CHFG se realizaron 51 y 42 cuadrantes respectivamente de 0.5 m² de superficie por 40 cm. de profundidad (divididos cada 10 cm.), durante los meses de mayo, junio, julio, agosto, septiembre y diciembre de 1982 y mayo de 1983.

Las lombrices fueron sacrificadas colocándolas un minuto en agua hirviendo (AH) o bien directamente al formol (F). Todos los ejemplares se fijaron y conservaron en formol al 4%, y fueron clasificados en tres grupos de acuerdo al siguiente criterio: 1) Jóvenes (J): individuos sin características sexuales externas. 2) Adultos con señas genitales (AG): individuos con alguna de las características sexuales externas (poros espermatecales, prostáticos, masculinos y femeninos, surcos seminales, quetas genitales y peniales y marcas genitales) pero sin clitelo. 3) Adultos clitelados (AC): AG clitelados. Para cada especie se indica el número de individuos colectados de cada clase de acuerdo a la siguiente convención: J-AG-AC.

La clasificación en categorías ecológicas es de acuerdo con Bouché (1972, 1977) y Lavelle (1983). El número de coloración de los ejemplares es de acuerdo con Séguy (1936).

Cuadro 1

Vegetación y características fisicoquímicas (estrato 0-10 cm) de los suelos muestreados en Chajul y Bonampak. Tomado de Lavelle y Kohlmann (1984) y Frago (1985).

ZONA	CLAVE	VEGETACION	TIPODE SUELO	PH	MATERIA ORGANICA (%)	ARENAS ARCILLAS LIMO	TEXTURA (%)	OTRAS CARACTERISTICAS
Bonampak	BR	Selva alta subperennifolia (S.A.S.)	Rendzinas	6.5	2.2	35	50	15
Chajul	CHAA	Semiacuática herbácea	Aluvial alcalino (Entisol arenis událfico)	8.0	1.46	82	16	6
	CHAC	S.A.S.	Aluvial ácido (Entisol, fluvent)	5.5	6.1	39	21	40
	CHC	S.A.S. con helechos arborescentes y palmas	Gleysol (Entisol aqueñts)	4.9	6.2	54	9	37
	CHF	S.A.S.	Ferralítico (Ultisol)	5.0	6.5	69	16	15
	CHGP	Pastos	Gleysol-Aluvial	---	---	---	---	---

Los holotipos y paratipos están depositados en la colección de C. Fragoso (F) que se encuentra en el Instituto de Ecología, México.

RESULTADOS

Sistemática

Acanthodrilinae ***Lavello-drilus* gen. nov.**

Diagnosis:

Cuatro pares de quetas por segmento. Antes del clitelo *aa* siempre menor que *bc*. Quetas *ab* modificadas como quetas peniales en XVII y XIX y como quetas genitales en VIII y/o IX. Poros espermatecales y prostáticos mesiales. Holoándrico. Holonefridios sin vesículas. Últimos corazones en XII. Un buche en V; glándulas calcíferas ausentes; intestino comenzando en XIV. Dos pares de próstatas tubulares en XVII y XIX; dos pares de espermatecas diverticuladas en VIII y IX.

Tipo del género

***Lavello-drilus riparius* sp. nov.**

Consideraciones:

Lavello-drilus gen. nov. se encuentra relacionado con los géneros acantodrilidos más primitivos de Acanthodrilinae: *Microscoclex*, *Acanthodrilus*, *Notiodrilus*, *Diplo-trema*, *Balanteodrilus* y *Diplo-cardia*. De todos ellos se diferencia por la ubicación mesial de los poros espermatecales y prostáticos. De los dos primeros géneros y parte de *Notiodrilus* se separa además por la ausencia de vesículas nefridiales. De la restante fracción de *Notiodrilus* y *Diplo-trema* se distingue por la posición de los últimos corazones y por el inicio intestinal. Finalmente de los dos últimos géneros se diferencia por la terminación acantodrilina y por la ausencia de glándulas calcíferas (*Balanteodrilus*-terminación balantina y glándulas calcíferas) y por la presencia de un solo buche (*Diplo-cardia*-dos buches esofágicos).

Siguiendo los criterios de Stephenson (1930) y Jamieson (1978) sobre caracteres primitivos y derivados, *Lavellodrilus* se ubica como el género más primitivo a partir del cual se originaron los géneros anteriores.

El nombre del género está dedicado al Dr. P. Lavelle por su entusiasmo y constante estímulo por los estudios sobre la oligoquetofauna mexicana.

***Lavellodrilus riparius* sp. nov.**

(Fig. 1b, 2b,c, 3d,e,f.)

MATERIAL: Bonampak, Chis. BR1-BR2: 10/11/81, 10-13-00; 11/11/81, 2-4-3. Chajul, Chis. CHAA: 15/11/81, 7-5-1. C. Fragoso y P. Lavelle. CHAA: 1/1/83, 0-0-3. C. Fragoso y P. Rangel.

HOLOTIPO: AC, Bonampak, Chiapas. En suelo BR1-BR2, 11/11/81 (FA1).

Todos los ejemplares fueron examinados externamente. Se realizaron disecciones del holotipo y de 8 paratipos (FA2-FA9).

DESCRIPCION

Caracteres externos:

Longitud: completamente distendidos (sacrificados en AH) 130-232 mm ($x = 157$ mm, $s = 24$, $n = 15$); contraídos (sacrificados en F) 110-133 mm ($x = 121$ mm, $s = 9.4$, $n = 6$). Diámetro postclitelar 2.1-3.5 mm ($x = 2.6$ mm, $s = 0.39$, $n = 25$). Segmentos 149-228 ($x = 184$, $s = 25$, $n = 18$). Coloración gris rosada (No. 713) a gris malva (No. 515), sin pigmento.

Prostomio prolóxico. El peristomio es suave con numerosos surcos longitudinales que se anastomosan produciendo un arreglo reticular. El patrón de anulación es variable pero en general los surcos secundarios comienzan en IV (uno postquetal) aumentando gradual e irregularmente hasta tres surcos en la parte postclitelar (un pre y dos postquetales). Las quetas son 8 por segmento y se presentan desde II. En la región anterior son de mayor tamaño y cercanamente pareadas,

cambiando gradualmente hacia la parte posterior a ampliamente pareadas. Fórmula quetal ($aa:ab:bc:cd:dd$) en X 2.7:1.3.5:0.8:13.7, en XXXV 3.2:1:2.9:0.7:12.5, y en los últimos segmentos 1.8:1:1.6:0.6:8.5 (media de 9 individuos). Las quetas ab de XVII y XIX se encuentran modificadas como quetas peniales, ubicadas mesialmente en concordancia con los poros prostáticos. Cada queta del par ab se encuentra en folículos separados, unidos entre sí por tejido conjuntivo. Todas las quetas se encuentran arqueadas en dirección posterior siendo las anteriores las de mayor tamaño. Las longitudes de cada queta son: XVIIa 1.37 mm (FA9, 1), 1.61 mm (FA6); XVIIb 1.37 mm (FA9, 1) 1.61 mm (FA6); XIXa 0.95 mm (FA9); XIXb 1.04 mm. En todas las quetas la base es más ancha que la parte distal, el ápice es afilado y ligeramente curvado; la ornamentación es sencilla y consiste en pequeñas espinas orientadas apicalmente y dispuestas irregularmente en el último tercio distal. En algunos ejemplares se presentan quetas de reserva (FA8, segmento XVII). Se presentan quetas genitales (ab) en IX, ubicadas en las líneas A y B. Estas quetas se arquean ligeramente en dirección posterior, estando la base más curvada que el ápice; en algunos ejemplares las quetas a son prácticamente rectas. La ornamentación consiste en hileras de espinas orientadas apicalmente y que se limitan a un poco más del último tercio distal, interrumpiéndose poco antes del ápice. Las dimensiones son de 0.9 a 1.04 mm (queta b) y de 1.18 a 1.4 mm (queta a) (FA3,6,8 y 9).

Clitelo anular de color naranja a crema claro, en XII-XVI (5 seg.), 1/2 XVII. En ocasiones se reconocen en la zona clitelar quetas y surcos. En la parte ventral la presencia de una marca genital en XVI limita la extensión del clitelo a la mitad de este segmento. Poros dorsales presentes a todo lo largo; la posición del primero en 7/3 (1 individuo), 8/9 (19), 9/10 (16), 10/11 (2) y 11/12 (1). Los poros nefridiales no se reconocen externamente. Poros masculinos un par en 17/18 a la altura de AB. Poros femeninos un par en XIV a los lados de la línea media ventral (LMV) dentro de una papila ovoidal que se extiende entre A y A. Poros prostáticos pareados en XVII y XIX, a los lados de la LMV (mesiales) en la base de la inserción de las quetas peniales. Un par de surcos seminales curvados mesialmente que corren a la altura de AB unen los poros de XVII con los de XIX.

Poros espermatecales pareados en 7/8 y 8/9, a los lados de la LMV (mesiales) y en el centro de una pequeña papila ovoidal que se extiende entre A y A. La abertura de los poros tiene forma de

hojal. Los poros y papilas anteriores son de menor tamaño que los posteriores. Marcas genitales ventrales: En IX una tumescencia ovoidal dispuesta entre *D* y *D*, que en ocasiones invade el segmento VIII, y que a la altura de los poros espermatecales se constriñe (27 ind.). Parte de los segmentos XVI y XVII se modifican para formar una papila ovoidal que constituye el límite anterior de una depresión en el fondo de la cual se encuentran los poros prostáticos. Esta papila se extiende entre *D* y *D*, presenta la parte posterior ligeramente cóncava siendo su parte central lisa y de color más oscuro (34 ind.). Se observan otras 5 papilas ovoidales intersegmentales en la LMV de 20/21-24/25, que se extienden entre *A* y *A* y cuyo tamaño aumenta gradualmente en dirección posterior. La parte central de estas papilas es de un color más oscuro y de una textura diferente (26 ind.). En algunos ejemplares se observó cierta variación en el patrón anterior caracterizada por la ausencia de marcas en IX (1 ind.), 21/22 (1) y 24/25 (1), y por el aumento de otra marca en 25/26(1).

Caracteres internos:

El septo de 5/6 membranoso; aquéllos de 6/7-9/10 tienen forma de embudo, se encuentran muscularizados, se imbrican en dirección posterior y se conectan entre sí por fibras musculares longitudinales. Un buche en V grande y redondeado; debido a su tamaño su ubicación interna corresponde a los segmentos externos VI-VII (5 ind.), alcanzando en ocasiones el segmento VIII (2 ind.). El intestino se origina en XIV, en el ecuador del segmento (7 ind.) o bien al comienzo del mismo (2). Cecas intestinales ausentes. Tiflosolis dorsal y simple que se inicia en XV (1), XVI (2), XVII (3) y XVIII (3). Al comienzo es pequeño y aumenta gradualmente de tamaño, terminando en CXXVI, CXXVII, CXXXVIII, CLXXI y CC. Se observa un patrón más regular cuando se consideran los segmentos entre el final del tiflosolis y el ano: 23 (4 ind.) y 22 (1). Un par de tiflosolis laterales muy cortos cuyo inicio coincide con el del tiflosolis dorsal y que se extienden 7 segmentos. El esófago sin glándulas calcíferas. En ocasiones la distensión del esófago da la apariencia de lamedas calcíferas.

Vaso dorsal (VD) simple presente a todo lo largo. A partir de XIX es grande y conspicuo, reconociéndose anteriormente hasta VI. Vaso supraesofágico (VSE) pequeño, presente desde XII (4), XIII (3), reconociéndose hasta VI. Cinco pares de corazones en VIII-XII

conectados al VD. Los dos últimos pares lateroesofágicos (conectados también al VSE). Vaso ventral presente; vaso subneural ausente.

Holonefridios sin vesículas, exonéfricos y aparentemente estomados (no se logró observar el nefrostoma). Parietales en II-V y de XII en adelante. En VI-XI septales. El nefroporo por fuera de *D*.

Un par de ovarios con forma de abanico en XIII, a los lados de la LMV de 12/13. Varias hileras de óvulos dispuestos en la parte distal a manera de cuentas de un collar. Un par de embudos femeninos en el mismo segmento ubicados a los lados de la LMV de 13/14, desembocando el oviducto en XIV. Holoándrico (testículos y embudos seminales pareados en X y en XI). Los testículos son libres, tienen forma de arbusto y se localizan en la parte ventral de los septos anteriores de cada segmento; los embudos tienen los bordes festonados y presentan iridiscencia (7 ind.). Los testículos y embudos de XI de mayor tamaño. Los conductos de los embudos de cada lado se unen en XII formando el conducto deferente que corre entre *B* y *C* pegado a la pared ventral, sin grandes oscilaciones hasta XVII en donde penetra la pared corporal. En algunos ejemplares este conducto se observó iridiscente.

Dos pares de vesículas seminales acinosas en XI y XII. El primer par se inserta en 10/11 corriendo a los lados del esófago, cubriéndolo parcialmente y en ocasiones extendiéndose al segmento anterior; el segundo par insertado en 11/12 cubre casi totalmente el esófago de XII, proyectándose en ocasiones a XI y XIII. Glándulas prostáticas tubulares pareadas en XVII y XIX. El ducto muscular corre más o menos recto, se extiende tres segmentos en dirección posterior y constituye de 1/4 a 1/8 de la longitud total de la glándula. A la altura del ducto las glándulas se entrecruzan de tal modo que las del lado izquierdo corren por la derecha y viceversa. La parte glandular completamente distendida corre ventralmente a los lados y por debajo del intestino, rodeándolo en algunos ejemplares. Las glándulas de XVII miden 1-3 cm extendiéndose hasta XL-L; las de XIX miden 0.5-1.5 cm llegando hasta XX-XXX. En XVI-XVII la pared ventral se engrosa bastante por la presencia de las marcas genitales formando una masa compacta y uniforme que se extiende hasta *CD*. Se presentan músculos retractores que sujetan los folículos de las quetas peniales.

Dos pares de espermatecas diverticuladas. El primer par se encuentra en VIII y es de menor tamaño que el par de IX. Se insertan a los lados de la LMV proyectándose en dirección posterolateral;

en la parte media el ámpula cambia su dirección proyectándose mesialmente. El ducto es corto y se divide en su parte posterior para originar el ámpula y un divertículo lateral pequeño (8 mm). Este último se encuentra dividido en 3-6 cámaras seminales. El ámpula tiene forma ovoidal y sus dimensiones varían de acuerdo al individuo y a la presencia o ausencia de esperma. Las ámpulas de IX cuando llenas miden 2.5-2.9 mm de largo y 1.4-2.3 mm de ancho; vacías miden 1.4-1.8 mm de largo y 0.8-1.25 mm de ancho. El cociente entre la longitud de las espermatecas IX:VIII es 1.1-1.3, mientras que el cociente longitud divertículo/longitud total es 0.34 ($s = .05$, $n = 8$). Cada queta genital de IX se encuentran dentro de un folículo separado, estando unidos los de cada lado por tejido conjuntivo y sujetos a la parte ventral por bandas delgadas de músculos.

ALIMENTACION

El contenido intestinal revela en esta especie la presencia de tierra, fragmentos de raicillas y humus amorfo.

REPRODUCCION

La iridiscencia en los embudos seminales, conductos deferentes y espermatecas indica que la reproducción es anfimítica.

ANORMALIDADES

En P.FA6 las espermatecas anteriores se cruzan a nivel del ducto; en P.FA9 la espermateca derecha de IX está deformada, pues el ámpula se alarga hasta XII, atravesando los septos por debajo del esófago, midiendo 3.8 mm.

CONSIDERACIONES

El nombre proviene del latín y hace referencia al habitat de esta especie, en los suelos de las riberas de ríos y riachuelos.

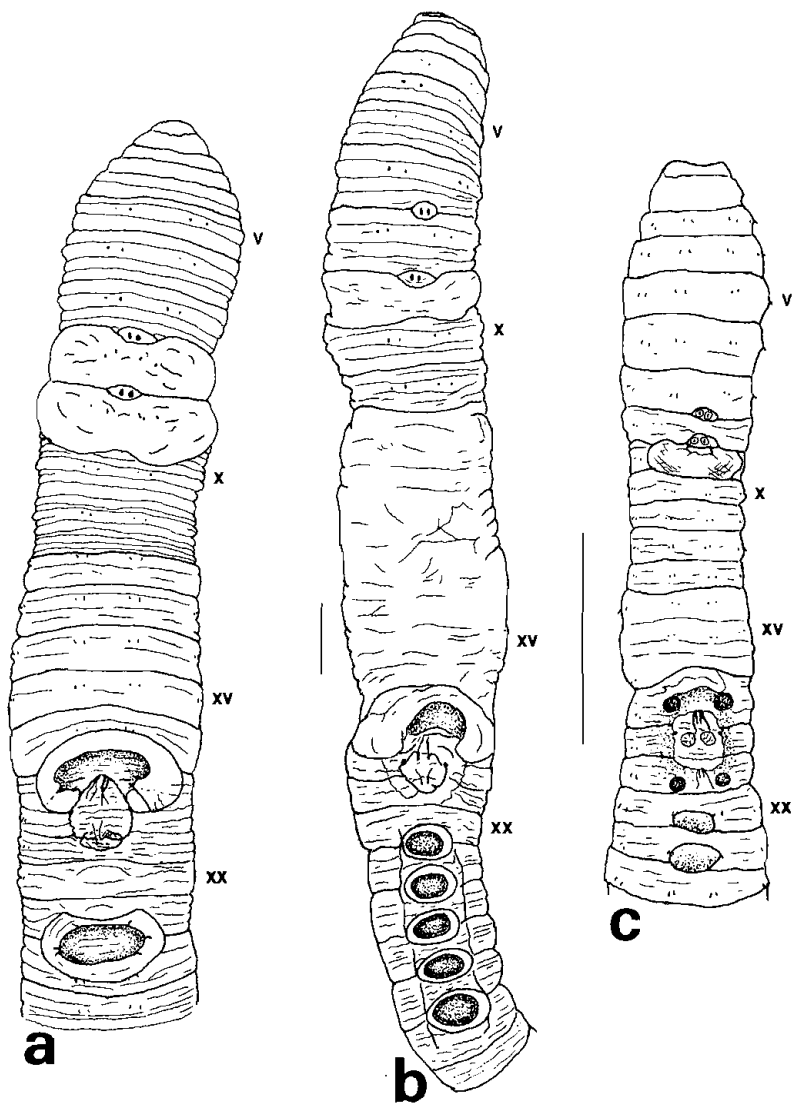


Figura 1

Vista ventral de: a) *Lavellodrilus maya* sp. nov., holotipo; b) *L. riparius* sp. nov., holotipo; c) *L. parvus* sp. nov., paratipo FA52. Escala: 2 mm.

***Lavello-drilus maya* sp. nov.**

(Fig. 1a, 2a, 3a,b,c.)

MATERIAL: Chajul, Chis. CHF-CHG: 30/4/82, 4 capullos, 22-00-00, C. Fragoso; 8/6/82, 1-0-0; 9/6/82, 2-1-0, P. Lavelle y P. Rangel; 14/7/82, 82-42-00; 10/9/82, 6-0-0, C. Fragoso; 30/12/82, 21-12-06; 31/12/82, 1-0-0; 6/5/83, 1-2-1. C. Fragoso y P. Rangel. CHAC: 5/6/82, 33-17-00; 6/6.82, 2-1-0; 7/6/82, 4-1-0, P. Lavelle y P. Rangel; 10/7/82, 1-0-0; 11/7/82, 3-1-0; 9/8/82, 2-0-0; 10/9/82, 15-01-00. C. Fragoso. CHGP: 16/12/84, 0-0-1; 30/12/85, 00-20-04, C. Fragoso y J. Ramírez.

HOLOTIPO: AC. En suelos CHF-CHG, 30/12/

82 (FA10).

El holotipo y 4 paratipos (FA11-FA14) fueron disecados; 41 paratipos (FA15-FA55) fueron caracterizados externamente.

DESCRIPCION

Caracteres externos:

Longitud: completamente distendidos (sacrificados en AH) 130-207 mm ($x = 169.2$ mm, $s = 25.6$, $n = 9$); contraídos (sacrificados en F) 81-114 mm ($x = 92$ mm, $s = 11.5$, $n = 8$). Diámetro postclitelar 1.7-2.4 mm ($x = 2.1$ mm, $s = 0.21$, $n = 23$). Segmentos 165-286 ($x = 228$, $s = 35$, $n = 18$). Coloración gris rosado (Nos. 29,675) a gris amarillento (No. 233), sin pigmento.

Prostomio prolóbico. Peristomio con numerosos surcos longitudinales que se anastomosan entre sí produciendo un arreglo reticular. Patrón de anulación variable, comenzando el primer surco secundario en IV (postquetal) y aumentando gradual e irregularmente a numerosos surcos en la región postclitelar. Quetas 8 por segmento, presentes desde II. En la región anterior son cercanamente pareadas, cambiando gradualmente hacia la parte posterior a ampliamente pareadas. Fórmula quetal ($aa:ab:bc:cd:dd$) en X 3.6:1:5.3:0.9:18.2, en XXX 4.3:1:4.1:0.7:15.9 y en los últimos segmentos 2.5:1:2.1:0.6:10 (media de 10 individuos). Las quetas *ab* de XVII y XIX se encuentran modificadas como quetas peniales, ubicadas mesialmente en concordancia con los poros prostáticos. Estas quetas se encuentran en folículos separados,

unidos entre sí por tejido conjuntivo, y están arqueadas en dirección posterior. La longitud de las quetas (en mm) son: XVIIa 1.23 (FA10), 1.42 (FA12); XVIIb 1.42 (FA12), 1.33 (FA10); XIXa 1.15 (FA12) y XIXb 1.23 (FA12). En todas las quetas la base es más ancha que la parte distal; el ápice es afilado y en ocasiones acusadamente curvado. Se presentan quetas genitales (*ab*) en los segmentos VIII y IX, ubicadas en las líneas *A* y *B* y curvadas en dirección posterior. Las longitudes de las quetas son: VIII 0.95 (FA12), 1.09 mm (FA10); IX 1.09 (FA10), 1.14 mm (FA12). La ornamentación de las quetas genitales y peniales es igual a la de *L. riparius*.

Clitelo anular de color crema claro. Dorsalmente en XII-XVI (5 seg.); ventralmente en XII-1/2 XV (5 ind.), 1/2 XVI (2 ind.). En la mayoría de los ejemplares se observan los poros dorsales, surcos y quetas. Poros dorsales presentes a todo lo largo; el primero en 9/10 (25 ind.), 8/9 (10) y 10/11 (2). Los poros nefridiales no se reconocen externamente. Poros masculinos un par en 17/18 en *B*. Poros femeninos pareados en XIV, prequetales, mesiales y dentro de una pequeña papila ovoidal. Poros prostáticos y espermatecales iguales a *L. riparius*. Los surcos seminales pareados, que conectan los poros prostáticos, están curvados mesialmente y corren a la altura de *B*.

Marcas genitales ventrales: en VIII y IX dos tumescencias ovoidales. Cada tumescencia abarca todo el grosor de su respectivo segmento, se extiende entre *C* y *C* y se encuentra ligeramente constreñida a la altura de los poros espermatecales. En 16/17 una papila igual a la de *L. riparius*. Por delante de los poros prostáticos de XIX un par de papilas ovoidales pequeñas y tenues. En 21/22, se extiende una papila grande entre *BC* y *BC*, cuyo centro es de un color más oscuro y de una textura diferente a los bordes de la misma (35 ind.). La variación en el patrón anterior se caracterizó por otra tumescencia en X (3 ind.), la papila de 21/22 ausente y en su lugar una en 22/23 (1), la tumescencia de VIII parcialmente desarrollada (1), y una adicional en VI (1).

Caracteres internos:

El septo de 5/6 membranoso; los de 6/7-9/10 tienen forma de embudo, están muscularizados, se imbrican entre sí y se encuentran conectados por fibras musculares longitudinales que parten de la pared posterior del buche. Un buche grande de forma ovoidal en V; su ubicación interna corresponde a los segmentos externos VI, VII (3 ind.) y en ocasiones al VIII. El intestino comienza en XIV, muy cerca de 14/15.

Cecas intestinales ausentes. El tiflosolis es dorsal, simple y laminar, comenzando en XVI (1) y XVII (4). Al comienzo es pequeño, y aumenta gradualmente su tamaño en dirección posterior, terminando en CXLIII, CLXXXVII o CCXXV. Solamente en un ejemplar se observan tiflosolis laterales en XVIII-XXIV. Glándulas calcíferas ausentes. En ocasiones la distensión de las paredes del esófago en VIII-XII da la impresión de lamelas calcíferas.

Vaso dorsal simple presente a todo lo largo y visible hasta VI. Vaso supraesofágico pequeño de XII (4 ind.) a VII (3), VI (1). Dos pares de corazones lateroesofágicos conspicuos en XI y XII; corazones laterales en X-VIII (1 ind.), VII (3). Vaso ventral presente. Vaso subneural ausente.

Holonefridios sin vesículas, exonéfricos y aparentemente estomados. Parietales de XIII en adelante; antes septales. El nefroporo por fuera de *cd*.

Un par de ovarios con forma de abanico en XIII, a los lados de la línea medio ventral (LMV) de 12/13 y con numerosas hileras de óvulos en la región distal; un par de embudos femeninos en el mismo segmento con el oviducto desembocando en XIV. Holoándrico. Los testículos libres son arbustivos y los embudos seminales festonados siendo los pares posteriores de mayor tamaño. Los canales deferentes de cada lado se fusionan en XII y se continúan pegados a la parte ventral, entre *B* y *C*, hasta 17/18 en donde penetran la pared corporal. En algunos ejemplares se observó iridiscencia en los embudos y en los canales deferentes. En un ejemplar (FA12) los septos XI y XII estaban unidos entre sí, tapando el segmento XII y dando la apariencia de una cámara testicular.

Dos pares de vesículas seminales acinosas en XI y XII. El primer par se inserta en 10/11, cubre parcialmente al esófago y en ocasiones se extiende a X; el segundo par, de menor tamaño que el primero, se inserta en 11/12. Glándulas prostáticas tubulares pareadas en XVII y XIX. El ducto muscular corre recto sin grandes oscilaciones pero solamente constituye de 1/3 a 1/7 de la longitud total de la glándula. La parte glandular se encuentra completamente extendida en dirección posterior por debajo del intestino; en ocasiones se extiende en dirección anterior, rodeando algunos segmentos intestinales. Las glándulas de XVII miden entre 15 y 21 mm y se extienden hasta XXXIII-XL; las de XIX miden entre 8.8 y 10.8 mm llegando hasta XXIV-XXXI. En la región donde se inserta el primer par de glándulas prostáticas se presenta un engrosamien-

to de la pared corporal que corresponde a las marcas genitales externas de XVII. Solamente en 2 ejemplares se observaron músculos retractores.

Dos pares de espermatecas diverticuladas. El primer par se ubica en VIII y es de menor tamaño que el par de IX. Se insertan a los lados de la LMV proyectándose en dirección postero-lateral. El ducto es corto y se divide en su parte posterior en un divertículo lateral pequeño y una ampulla ovoidal. El divertículo se proyecta en dirección lateral, se encuentra dividido en 3-4 cámaras seminales y constituye 1/3 de la longitud total de la espermateca. Las dimensiones de las espermatecas son: VIII: longitud (l.) 1.28-2.2 mm; diámetro (d.) 0.56-1.1 mm; IX: l. 1.64-3.5 mm; d. 0.8-1.64 mm. El cociente entre la longitud de IX:VIII es 1-1.6. Debajo de cada espermateca se encuentran un par de quetas genitales, cada una en folículos separados, los cuales están unidos por tejido conjuntivo y sujetos a la parte ventral por bandas delgadas de músculos.

CAPULLOS

Forma ovoidal alargada con un lado recto y los extremos acuminados. Longitud 6-7 mm; diámetro 2.5 mm.

ALIMENTACION

El contenido intestinal revela la presencia de material orgánico amorfo, tierra, granos de arena y cristales.

REPRODUCCION

La iridiscencia de los conductos deferentes, embudos seminales y los divertículos espermatecales indica una reproducción anfimítica, lo cual se confirmó al observar dos individuos en cópula en diciembre de 1985.

ANORMALIDADES

El P.FA29 presenta desalineados los surcos seminales, poros prostáticos, quetas peniales y genitales.

CONSIDERACIONES

L. maya se diferencia de *L. riparius* por el patrón de marcas genitales y por el número de quetas genitales.

El nombre hace referencia al grupo étnico preponderante en las selvas tropicales del sureste de México y Guatemala.

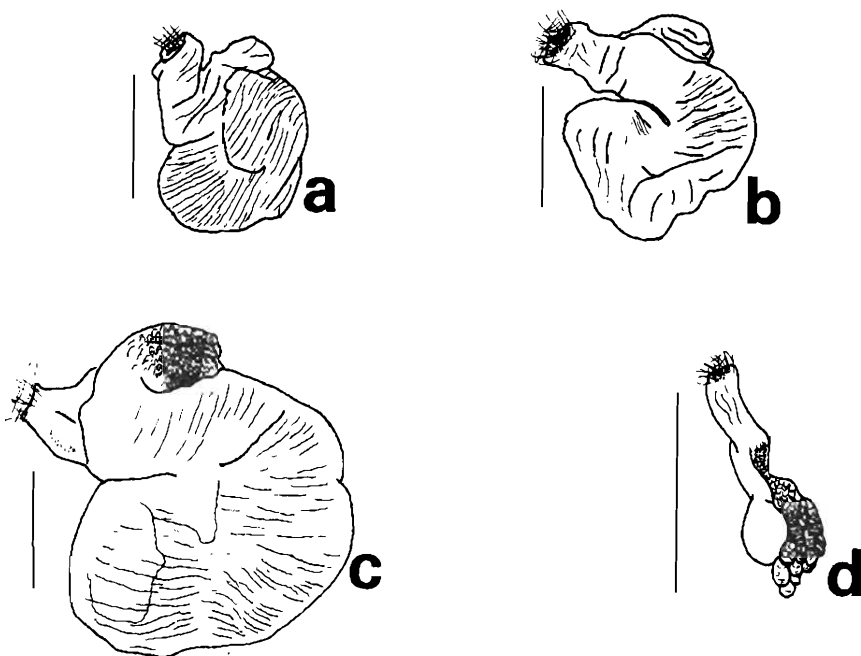


Figura 2

Espermatecas derechas (IX) en vista dorsal: a) *Lavello-drilus maya* sp. nov., holotipo; b,c) *L. riparius* sp. nov., holotipo y paratipo FA8; d) *L. parvus* sp. nov., paratipo FA52.

Escala: 1 mm.

***Lavello-drilus parvus* sp. nov.**

(Fig. 1c, 2d, 3g,h,i.)

MATERIAL: Chajul, Chis. CHAC: 29/4.82, 1-2-2; 6/5/82, 11-09-03, C. Fragoso; 6/6/82, 4-4-6, P. Lavelle y P. Rangel; 10/7/82, 01-15-22; 12/7/82, 00-04-10; 18/8/82, 0-0-1; 9/9/82, 3-7-5, C. Fragoso; 28/12/82, 7-3-8; 29/12/82, 25-17-03; 7/5/83, 02-17-13, C. Fragoso y P. Rangel.

HOLOTIPO: AC, Chajul, Chiapas. En suelo CHAC, 28/12/82 (FA52).

El holotipo y 4 paratipos (FA53-56) fueron desecados; 15 paratipos (FA57-71) fueron caracterizados sólo externamente.

DESCRIPCION

Caracteres externos:

Longitud: contraídos (sacrificados en F) 25-32 mm ($x = 27.9$ mm, $s = 2.03$, $n = 20$). Diámetro postclitelar 0.8-1.5 mm ($x = 1.15$ mm, $s = 0.16$, $n = 20$). Segmentos 70-93 ($x = 84$, $s = 6.4$, $n = 19$). Coloración crema claro (No. 260) con zonas grises, sin pigmento.

Prostomio invaginado prolóxico o proepilóxico.

Peristomio con numerosos surcos longitudinales. Patrón de anulación variable comenzando los primeros surcos secundarios (prequetal y postquetal) en VII-X y aumentando después del clitelo a 4-6 surcos (2,3 prequetales y 2,3 postquetales). Quetas 8 por segmento, presentes desde II, cercanamente pareadas a todo lo largo. Fórmula quetal ($aa:ab:bc:cd:dd$) en XII 4.6:1:6.3:1:21.4, en XXXV 6.3:1:6.3:1:23.3 y en los últimos segmentos 4.8:1:4.8:0.9:18.4 (media de 7 individuos). Las quetas *ab* de los segmentos XVII y XIX se encuentran modificadas como quetas peniales y se ubican mesialmente en concordancia con los poros prostáticos. Cada queta se encuentra en folículos separados, estando unido el par de cada lado por tejido conjuntivo. Las quetas *a* son más pequeñas y están ligeramente curvadas posteriormente; las quetas *b* son de mayor tamaño y presentan dos curvaturas: la primera posterior y la segunda vertical. Las longitudes son: XVIIa 0.637 mm; XVIIb 0.703 mm (FA54), siendo muy parecidas las dimensiones de las quetas de XIX. En ambos tipos de quetas el

ápice es afilado y acusadamente curvado; la ornamentación se limita al último quinto distal y consiste en hileras irregulares de espinas orientadas apicalmente. En IX se presentan quetas genitales (*ab*) cuya dirección (anterior) es contraria a la de las otras quetas. Miden 0.541 mm (FA53), y se curvan en la base para después continuar rectas. La ornamentación comienza un poco después de la mitad y consiste en varias hileras de espinas orientadas apicalmente que se continúan hasta antes del ápice; este último tiene forma lanceolada y su diámetro es igual al de la base.

Clitelo anular de color crema claro. Dorsalmente en XIII-XVI; ventralmente 3/4 XIII-3/4 XVI. En algunos ejemplares se logran distinguir los surcos y las quetas; en la parte media ventral de XVI el clitelo se ve limitado por la presencia de marcas genitales. Poros dorsales presentes a todo lo largo; el primero en 10/11 (7 ind.), 11/12 (8) y 12/13 (2). Los poros nefridiales no se reconocen externamente. Poros masculinos un par en XVIII a la altura de *AB*, en el ecuador o ligeramente anteriores. Poros femeninos un par en XIV a la altura de *A*, prequetales. Poros prostáticos pareados en XVII y XIX, mesiales, en conjunción con las quetas peniales. Un par de surcos seminales curvados mesialmente que corren a la altura de *B* unen los poros masculinos con los poros prostáticos.

Poros espermatecales pareados en 7/8 y 8/9, mesiales y en el centro de papilas ovoidales pequeñas que se extienden entre *A* y *A*. Marcas genitales ventrales. El patrón es variable y se caracteriza por una tumescencia ovoidal en IX que abarca todo el grosor del segmento y que se extiende entre 1/2*BC* y 1/2*BC* (11 ind.); en ocasiones se presenta otra tumescencia en X igual a la anterior y de menor tamaño (3 ind.), o localizada en un solo lado de la línea media ventral (LMV) (4 ind.). En XVII y XIX papilas circulares pareadas pequeñas en *AB* (20 ind.); papilas adicionales en XVI (un par, mesiales, circulares-11 ind.), XVII (una mesial, circular y pequeña-10 ind.), XVIII (una ovoidal, mesial-5 ind.; una circular prequetal y una ovoidal postquetal-2 ind.; un par circulares prequetales y una ovoidal de mayor tamaño postquetal-6 ind.). Se presentan 2 papilas circulares, mesiales y postquetales en XX y XXI (16 ind.) o bien una sola en XXI (4 ind.), siendo la posterior de mayor tamaño.

Caracteres internos:

Septos en 5/6-12/13, con forma de embudos abiertos anteriormente e imbricados entre sí; aquellos de 6/7-9/10 ligera-

mente muscularizados. Un buche grande en V; su ubicación interna corresponde a los segmentos externos 1/2 V, VI y VII. El intestino se origina en 13/14 (4 ind.), 14/15 (1), carece de cecas intestinales y presenta un tiflosolis dorsal ligeramente bífido que se inicia en XV, continuándose así hasta XX-XXII; a partir de estos segmentos es simple, terminando en LVII (1 ind.), LXII (1), LXVI (1) y LXVIII (1). Tiflosolis laterales y glándulas calcíferas ausentes. En VII-XIV el esófago se encuentra altamente vascularizado, dando la apariencia de lamelas calcíferas.

Vaso dorsal (VD) simple presente a todo lo largo visible hasta VII. En los ejemplares FA55,56 la sangre en el interior del vaso se encuentra separada, dando la apariencia de un VD doble. Vaso supraesofágico pequeño en VII-XII. Cuatro pares de corazones laterales en VII-X; dos pares de corazones lateroesofágicos en XI y XII. Vaso ventral presente; vaso subneural ausente.

Holonefridios sin vesículas, exonéfricos y aparentemente estomados. Parietales en II-VI y de XIII en adelante; en VII-XII septales. El nefroporo en C.

Un par de ovarios de gran tamaño y con forma de abanico en XIII, a los lados de la LMV de 12/13. Las hileras de óvulos dispuestas en la parte distal a manera de cuentas de collar. Un par de embudos femeninos en el mismo segmento a los lados de la LMV de 13/14, cuyo ducto desemboca en XIV. Holoándrico. Los testículos libres con forma de arbustos y los embudos con los bordes festonados, siendo los pares posteriores los de mayor tamaño. Los canales deferentes de cada lado se fusionan en XII extendiéndose ligeramente contorneados entre B y C, hasta XVII en donde penetran la pared corporal. Se observa iridiscencia en los embudos seminales y en los canales deferentes.

Dos pares de vesículas seminales acinosas en XI y XII, cubriendo total o parcialmente el intestino. Se insertan en 10/11 y 11/12 respectivamente. Aquéllas de XII son las de mayor tamaño. En algunos ejemplares las vesículas estaban aparentemente parasitadas, observándose en algunas de ellas una ligera iridiscencia. Glándulas prostáticas tubulares pareadas en XVII y XIX. Cada próstata se limita a su respectivo segmento, invadiendo ligeramente en ocasiones el segmento posterior. La parte glandular está replegada y es mucho mayor que el ducto muscular. En el ejemplar FA53 el par anterior estaba aparentemente parasitado. Músculos retractores muy tenues sujetando los folículos peniales.

Dos pares de espermatecas diverticuladas en VIII y IX, siendo el par posterior el de mayor tamaño. Se insertan a los lados de la LMV, proyectándose posteriormente. El ducto es corto, mide aproximadamente 0.3 mm y se divide en su parte posterior para formar el ámpula y un gran divertículo lateral. Este último mide 0.68-0.71 mm, tiene la misma longitud que el ámpula, está alargado y tiene el aspecto de un racimo debido a la presencia de numerosas cámaras seminales, las cuales son más conspicuas hacia la parte distal del divertículo. El ámpula mide 0.7 mm y consta de dos regiones, una anterior más o menos recta y una posterior ligeramente redondeada en su parte distal. Debajo de las espermatecas de IX se presentan quetas genitales, las cuales están dentro de grandes folículos pegados a 9/10. No se observan músculos retractores.

ALIMENTACION

El contenido intestinal revela la presencia de material orgánico amorfo.

REPRODUCCION

La iridiscencia en los conductos deferentes, embudos seminales, vesículas seminales y espermatecas indican una reproducción anfimítica.

CONSIDERACIONES

L. parvus se diferencia de *L. maya* y *L. riparius* por el tamaño, la forma de las espermatecas y la disposición de las próstatas. La forma de las espermatecas relaciona a *L. parvus* con *Notiodrilus zilchi* (Graff, 1957), cuya descripción está basada en un único ejemplar proveniente de El Salvador, macerado externamente, en el cual no se menciona la presencia de quetas genitales así como tampoco la ubicación de los poros espermatecales (Graff, 1957). Esta última especie se diferencia de *L. parvus* por presentar el buche en VI, el tamaño y forma de

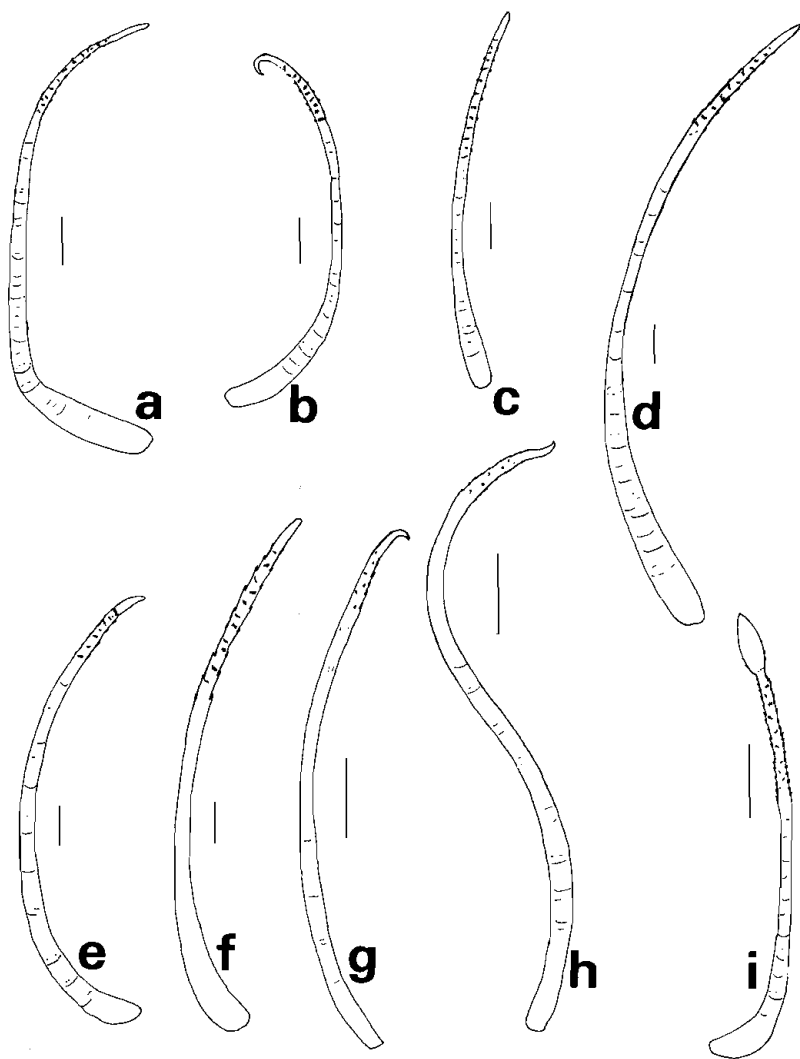


Figura 3

Quetas peniales (p) y genitales (g) de: *Lavellodrilus maya* sp. nov., a) pXVII, b) pXIX, c) gIX (holotipo); *L. riparius* sp. nov., d) pXVII, e) pXIX, f) gIX (paratipo FA3); *L. parvus* sp. nov., g) p.aXVII, h) p.bXVII (paratipo FA54), i) gIX (holotipo). Escala: 0.1 mm.

las quetas peniales y, al revisar el holotipo de *N. zilchi*, por la ausencia de quetas genitales y por presentar los poros espermatecales laterales. Sin embargo Fragoso (1985) y Fragoso y Lavelle (1987), dada la similitud en el tamaño y en la forma de las espermatecas, consideraron a *L. parvus* como *N. zilchi*.

El nombre proviene del latín y hace referencia a su pequeño tamaño.

Biología y Ecología

Lavello-drilus parvus

En el desarrollo sexual de esta especie las estructuras genitales externas aparecen en el siguiente orden: poros espermatecales y prostáticos, quetas peniales y genitales, marcas genitales y clitelo.

La reproducción ocurre principalmente durante la época lluviosa (junio, julio, agosto y septiembre); durante los meses secos los individuos entran en un estado de quiescencia, que se caracteriza por la ausencia de tierra en el intestino y una abundante cantidad de moco en el mismo.

De 205 ind. colectados solamente 3 (1.4%) (uno en junio y dos en septiembre) presentaron signos de regeneración en la parte posterior. Los J. presentaron un peso fresco <15 mg los AG un peso >15 mg y los AC un peso promedio de 25.8 ± 5.8 mg. La abundancia relativa de cada clase fue: J 26%, AG 38%, AC 35%. Este patrón, presentó una variación estacional, con un dominio de J y AG durante la sequía, y una preponderancia de AC durante las lluvias (Fig. 4a).

La densidad y biomasa promedio en los suelos aluviales (CHAA) fue de 9 ind. m^{-2} y 0.17 mg peso fresco m^{-2} respectivamente.

El análisis de la distribución espacial muestra que esta especie se concentra primordialmente en los primeros 10 cm de profundidad (Fig. 4b), con una reducida migración durante la sequía a los 10-20 cm. En la distribución horizontal se encontró un patrón de agregación bien definido ($P > 0.05$; prueba de X^2) que no se correlacionó signifi-

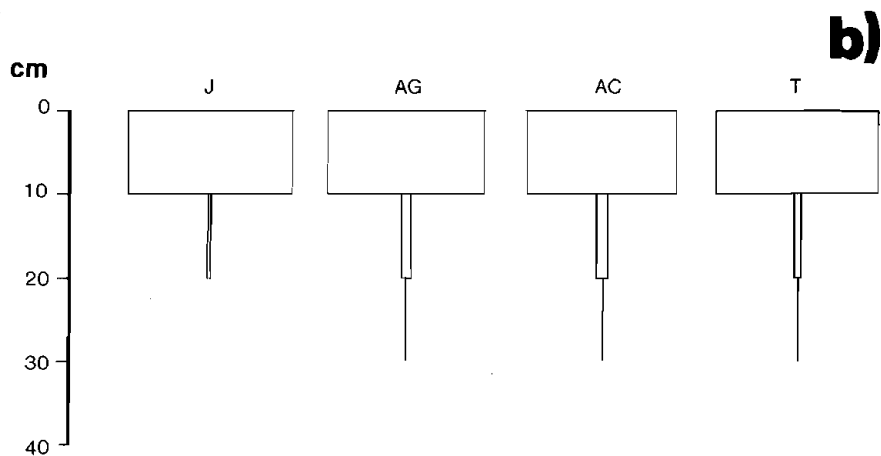
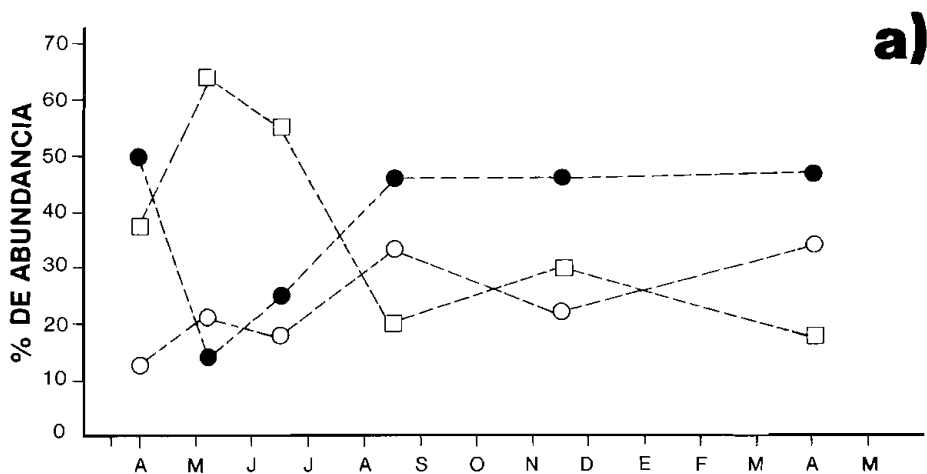


Figura 4

Lavello-drilus parvus sp. nov.: a) Distribución temporal de jóvenes (—●—), adultos (—○—) y adultos clitelados (—□—); b) Distribución vertical promedio en porcentaje de abundancia de jóvenes (J), adultos (AG), adultos clitelados (AC) y total (T).

cativamente con ninguno de los parámetros edáficos analizados (Fragoso y Lavelle, 1987). Evidencias indirectas señalan al tipo de hojarasca (hojas de *Guarea glabra*) como un factor importante en esta agregación.

Las especies con las cuales mostró una fuerte asociación fueron *Ocnerodrilus occidentalis*, *Ramiellona* sp. nov.2 y *Balanteodrilus pearsei*.

La categoría ecológica de esta especie es endógea polihúmica.

Lavellodrilus riparius

Esta especie fue colectada en los meses de noviembre y enero que corresponden respectivamente al final de las lluvias y al comienzo de la estación seca. En ambos meses el no. de AG-AC fue mayor o igual al de J.

Las estructuras genitales externas aparecen en el siguiente orden: poros espermatecales y prostáticos, quetas peniales y genitales, marcas genitales de IX, 16/17, 20/21-24/25 (en ese orden) y clíelo.

El peso en formol de los AC es de alrededor 700 mg; considerando las correcciones sugeridas por Fragoso (1985) esto equivaldría a un peso fresco de 930 mg.

Categoría ecológica: endógea hidrófila.

Lavellodrilus maya

El patrón de desarrollo sexual externo es igual al de las especies anteriores. Se encontraron individuos durante todos los meses del estudio.

De los 304 ind. colectados solamente 12 fueron AC (3.9%), 11 de los cuales provinieron del mes de diciembre (1982, 1984 y 1985), lo que indica que en este mes la reproducción alcanza su punto máximo. En los meses más secos estudiados (abril y mayo) se observó en los individuos examinados el intestino vacío y una cierta regresión en las características sexuales externas e internas; encontrándose además los únicos 14 individuos en regeneración. Estos últimos constituyeron el 40-70% de los individuos colectados en ese mes. Lo anterior probablemente está indicando que durante la sequía esta especie entra en un estado de quiescencia, utilizando la energía que normalmente destina a la reproducción para regenerar estructuras somáticas.

El peso en formol de los AC es de 450-500 mg, que equivale a 600-670 mg de peso fresco (Fragoso, 1985).

En los suelos aluviales (CHAA) y ferralítico-gleys (CHF-CHG) de Chajul la densidad y biomasa promedio calculadas fueron 3 ind. m^{-2} y 0.45 g.p.f. m^{-2} para el primer caso y 9 ind. m^{-2} y 1.75 g.p.f. m^{-2} para el segundo.

Alrededor del 79% de los individuos se concentraron en los 10-30 cm de profundidad, con migraciones a los 0-10 cm durante la época lluviosa y a los 30-40 cm durante la época seca. Los J prefirieron los estratos superficiales, mientras que los AG-AC los estratos más profundos (Fig. 5a,b).

El análisis del patrón de distribución horizontal reveló que esta especie presenta agregaciones significativas ($p > 0.05$; prueba de X^2) en los suelos arenosos, húmedos y ácidos (Fragoso y Lavelle, 1987).

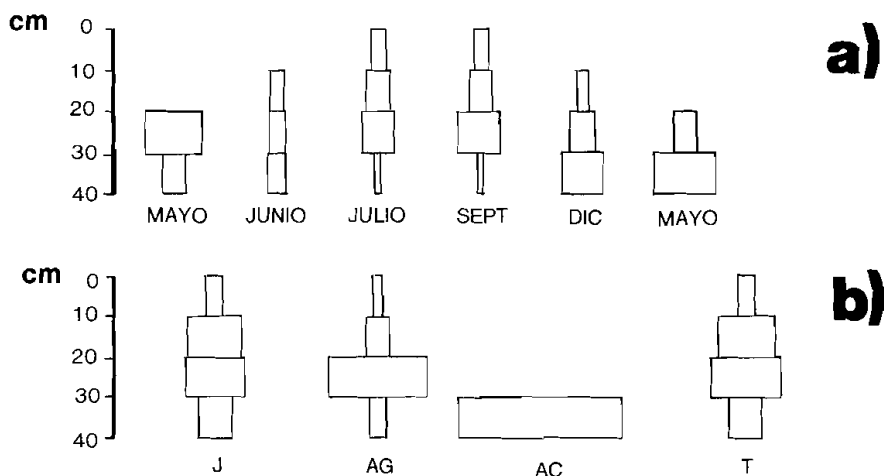


Figura 5

Lavellodrilus maya sp. nov.: a) Variación de la distribución vertical (en porcentaje de abundancia) durante los meses de estudio; b) Distribución vertical promedio de jóvenes (J), adultos (AG), adultos clitelados (AC) y total (T).

DISCUSION

Sistemática

Lavello-drilus gen. nov. se encuentra estrechamente relacionado con los géneros *Diplo-trema*, *Notiodrilus*, *Balanteodrilus* y *Diplocardia*. La historia de los dos primeros géneros es bastante complicada y con numerosos cambios. *Diplo-trema* fue redefinido por Jamieson (1971a,b) y Jamieson & Dyne (1976) para incluir a todas las lombrices australianas con arreglo acantodrilino, próstatas tubulares, espermatecas diverticuladas, holonefridios avesciculados, sin glándulas calcíferas, con un buche y con o sin quetas genitales. La mayoría de estas especies se encontraban antes en *Eodrilus*, el cual fue derogado por Jamieson (1971b) al constatar que el holotipo de *Diplo-trema* cumplía con las características de *Eodrilus*. Dado que *Diplo-trema* es más antiguo tuvo prioridad sobre *Eodrilus*. Este último género incluía no solamente especies de Australia sino también de varias regiones del hemisferio sur (Madagascar, Nueva Zelanda, Islas antárticas, Argentina, Chile y Sudáfrica) (Michaelson, 1897, 1900, 1907, 1910; Pickford, 1937; Lee, 1959, 1968) y de América central (Gates, 1982). Al quedar invalidado *Eodrilus* todas las especies no australianas pasaron a *Notiodrilus*. En la actualidad este género agrupa a 64 especies de las cuales solamente seis (todas provenientes de las islas antárticas y el sur de Argentina) presentan el principal carácter diagnóstico del holotipo (*N. georgianus*): vesículas nefridiales. En el resto de las especies estas vesículas están ausentes, ocurriendo una gran variación en la presencia o ausencia de glándulas calcíferas.

Balanteodrilus fue descrito por Pickford (1938) a partir de unos ejemplares colectados en cuevas del estado de Yucatán. Posteriormente Gates (1977), Fragoso y Lavelle (1987) y Fragoso (en prep.) lo han encontrado en Yucatán, Chiapas y Quintana Roo. Sin embargo en todos los casos se ha tratado de la misma especie (*B. pearsei*) por lo que es necesario reconsiderar la posición de este género monoespecífico. *Diplocardia* es un género que abarca cerca de 40 especies, nativo de Norteamérica, que se caracteriza por la presencia de dos buches en V y VI.

La importancia dada por Jamieson (1971a,b) y Jamieson & Dyne (1976) a la presencia de quetas genitales como un carácter discriminativo a nivel genérico no aclara el panorama, pues estas estructuras se presentan en *Acanthodrilus*, *Diplo-trema* y *Balanteodrilus*.

En este último género se presenta inclusive una variación intraespecífica (Gates, 1977; Fragoso, en prep.). En *Notiodrilus*, por otro lado, una revisión bibliográfica preliminar indica la presencia de estas estructuras en cuando menos dos especies provenientes de Cuba y Guatemala (*N. ulrici* y *N. hamiger* respectivamente; Michaelsen, 1911, 1923), las cuales se diferencian de *Diplorema* por la presencia de glándulas calcíferas.

Ante tal panorama se considera que las especies descritas en este trabajo, no obstante que se encuentran muy relacionadas con los géneros *Diplorema* y *Balanteodrilus*, presentan tal uniformidad en la localización de los poros espermatecales y prostáticos, últimos corazones e inicio intestinal que amerita la constitución de un nuevo género.

La falta de objetividad y uniformidad en los estudios taxonómicos de oligoquetos terrestres es un aspecto que se repite constantemente. Un modo de solucionar este problema es recurrir a una metodología adecuada que permita reconstruir objetivamente la filogenia del grupo. En este sentido el establecimiento de las relaciones filogenéticas de *Lavello-drilus* con los restantes géneros de Acantodrilina requiere de un análisis fenético-cladista. La revisión de holotipos y una colecta intensiva deben ser el paso previo e imprescindible de dicho análisis.

Ecología Evolutiva

La distribución simpátrica (en Chajul) y las pequeñas diferencias entre *L. riparius* y *L. maya* pueden sugerir la presencia de una sola especie polimórfica para los caracteres quejas genitales y marcas genitales, dos subespecies, o dos especies distintas. En el primer caso la existencia de un polimorfismo debería ser independiente de la distribución espacial de la especie y suponer además la presencia de flujo genético, por lo que ambos morfos deberían encontrarse tanto en los suelos CHAA-CHF-CHG como en CHAC y BR. Por otro lado, si consideramos que son subespecies, la simpatría en la que se presentan requiere ser explicada, sobre todo si se considera que *L. maya* y *L. riparius* están separadas por menos de 1 km de distancia (Fragoso & Lavelle, 1987). La tercera alternativa sería considerarlas como especies biológicas (en el sentido de Mayr, 1963), lo que implica la interrupción irreversible del flujo genético entre ambas especies.

La ausencia de híbridos y los diferentes habitat en los que se localiza cada especie (*L. riparius* en suelos alcalinos y *L.*

maya en suelos ácidos) sugiere que se trata de dos especies que, en condiciones naturales, están aisladas genéticamente entre sí. Para determinar si este aislamiento genético es irreversible o no se debe recurrir a evidencias experimentales más directas (v.g. cruzas). Otra forma de abordar el problema consistiría en realizar electroforesis para evaluar la distancia genética entre ambas especies. Jaenike (1982), por ejemplo, utilizó este método para determinar que las dos subespecies reconocidas de *Eisenia fetida* en realidad constituyen dos especies biológicas distintas.

Los ambientes en los que se encuentra cada especie difieren claramente en el contenido de materia orgánica y pH (Cuadro 1), por lo que cada especie se encuentra fisiológicamente adaptada y en cierto modo especializada a estas condiciones. Considerando que *Lavello-drilus* es uno de los géneros más primitivos de Megascolecidae y la evolución tan lenta de los oligoquetos (Omodeo, 1963) estos cambios se deben haber adquirido a lo largo de millones de años, tiempo suficiente para que estas especies llegaran a diferir en otros caracteres morfológicos tales como quetas genitales y marcas genitales.

Estos cambios pueden ser el resultado de una fijación azarosa de los genes correspondientes o bien de una fijación controlada por la selección natural. En el primer caso se supone que los caracteres son neutros y la causa de su fijación es un proceso de deriva genética; Pickford (1937) considera que la mayoría de los caracteres taxonómicos en las lombrices terrestres pertenecen a este grupo.

Si consideramos que el cambio en los caracteres es el resultado de un proceso selectivo entonces es necesario postular la función adaptativa correspondiente (Futuyma, 1979). Para el caso de las marcas y quetas genitales se han sugerido varias funciones. Stephenson (1930) propone que estas estructuras proporcionan mayor adhesión durante la cópula, mientras que Beddard (1912, citado en Stephenson, 1930) las considera como señales de reconocimiento inter e intraespecíficas que de algún modo ayudan a evitar la hibridización. Si aceptamos la hipótesis de este último autor entonces la selección natural sería la responsable de la fijación diferencial de estos caracteres en cada especie. Según la interpretación que se adopte, aleatoria o selectiva, se pueden considerar diferentes modos de especificación.

Tomando en cuenta los patrones de distribución espacial y el diferente nicho de cada especie la especiación puede haber sido simpátrica o alopátrica. En el primer caso un cambio de habitat (de

los suelos ácidos pantanosos a los suelos alcalinos de las playas), combinado con una adecuación menor de los híbridos, habría hecho divergir a las dos poblaciones. La acción constante de la selección en contra de los híbridos favorecería el surgimiento de mecanismos de aislamiento pre-copulatorio, lo que explicaría, de acuerdo con Beddard, las diferencias en las marcas y quetas genitales. Por otro lado, si suponemos que la separación fue accidental (v.g. dispersión fluvial) entonces la especiación debió ser, en el sentido de Pickford (1937), alopátrica. Esta autora, en su monografía de los acanthodrilinos sudafricanos, considera que en la mayoría de las especies que estudió la especiación ha sido el resultado de una diferenciación por deriva genética en poblaciones separadas geográficamente (alopátricas). En esta situación la mayoría de los caracteres taxonómicos carecerían de función adaptativa, y cambiarían por un proceso aleatorio de deriva genética que, dada la naturaleza de las lombrices terrestres, se vería altamente favorecido en pequeñas poblaciones alopátricas.

Aún cuando se sostiene que la especiación en las lombrices terrestres es fundamentalmente alopátrica, existen algunos casos en los que se considera una posible especiación simpátrica:

1) La misma Pickford (1937) reconoce que en ciertas especies la especiación simpátrica seguramente ocurrió por lo que ella denomina "incompatibilidad morfológica" de tamaño. Lee (1959), en su estudio sobre la fauna de lombrices terrestres de Nueva Zelanda señala que la separación geográfica ha sido muy importante en la especiación de estas lombrices, pero indica que también la especiación simpátrica (por selección de hábitat) ha jugado un papel preponderante.

2) Desde un punto de vista teórico las lombrices terrestres constituyen un grupo idóneo para la especiación simpátrica. Levins (1968) demuestra a partir de modelos teóricos que en medios heterogéneos podría ocurrir una especiación simpátrica en organismos que, como es el caso de las lombrices, presentan una percepción del medio de grano grueso (tiempo de generación corto y vagilidad reducida).

3) La poliploidía y la partenogénesis son fenómenos frecuentes en las lombrices (Omodeo, 1952, 1955; Gates, 1972) y que teóricamente pueden producir especies simpátricas. Jaenike & Selander (1979) proponen un modelo teórico en donde la adquisición de una reproducción partenogenética produce, como un efecto secundario, una serie de razas con diferente ploidía. Si estas razas adquieren de nuevo la

reproducción biparental el resultado neto es la formación de especies sexuales con diferente número cromosómico. Perel (1983, 1985) estudiando los lumbrícidos asiáticos ha encontrado razas anfímiticas con diferentes número cromosómico cuyo origen se plantea a partir de poblaciones partenogenéticas.

Por los argumentos anteriores es probable un modo simpátrico de especiación entre *L. maya* y *L. riparius*, siendo necesario contar con mayor número de elementos que apoyen esta suposición (v.g. establecer la función adaptativa de las quetas y marcas genitales, estudiar los cariotipos y diferencias bioquímicas de cada especie y realizar colectas en otras zonas).

Para algunos taxónomos (Pickford, 1937; Lee, 1959) los patrones en las marcas genitales son un caracter de poca validez en la discriminación específica, pues presentan una gran variación intraespecífica. En el presente estudio se demuestra la importancia de incluir aspectos ecológicos en la discriminación de especies muy parecidas, puesto que la correlación entre adaptaciones fisiológicas y ciertos caracteres morfológicos (marcas genitales) ayuda a reconsiderar el estado de estos últimos y su posible relación con los modos de especiación.

CONCLUSIONES

El establecimiento de un nuevo género acantodrílido centroamericano estrechamente emparentado con los diplotremoides australianos indica una clara relación filogenética entre la oligoquetofauna de Australia y Centroamérica. Esto constituye un apoyo más a la hipótesis planteada por Jamieson (1981) acerca de la relación entre la biogeografía de las lombrices terrestres y la teoría de la deriva continental.

No obstante que se sostiene que la especiación en las lombrices terrestres es principalmente alopátrica (Pickford, 1937; Lee, 1959), en este estudio se presenta un caso en el cual es posible que este proceso haya sido simpátrico. La reconsideración de más factores ecológicos en las descripciones taxonómicas quizás demuestre que este tipo de especiación es más frecuente de lo que se ha supuesto hasta ahora.

Ante la afirmación de la neutralidad de los caracteres taxonómicos (Pickford, 1937), Bouché (1972, 1977) y Lavelle (1983) han señalado algunos caracteres sumamente plásticos en las lombrices cuya variación se da en respuesta a presiones selectivas ambientales (buche, musculatura, pigmentación, forma del cuerpo, etc.). Muchos de estos caracteres a menudo son considerados importantes desde el punto de vista taxonómico.

Demostrar la función adaptativa de estos caracteres así como evaluar su plasticidad ante los cambios ambientales son aspectos que deberán ser tomados en cuenta en el futuro, sobre todo en los estudios filogenéticos.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. P. Lavelle (Ecole Normale Supérieure) y al Dr. G. Righi (Universidad de Sao Paulo) por sus correcciones al manuscrito. Al Dr. m. Grasshoff (Forschungsinstitut Senckenberg) y al Biol. J. Rombke (Batelle Institut) por las facilidades brindadas para revisar el holotipo de *N. zilchi*.

BIBLIOGRAFIA

- Bouche, M.B.** 1972. Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. *Ann. Sol., Ecol. Anim.*, número especial, 72(2):1-671.
- Bouche, M.B.** 1977. Stratégies Lombriciennes. *Ecol. Bull.* (Stockholm) 25:122-132.
- Fragoso, C.** 1985. Ecología general de las lombrices terrestres (Oligochaeta: Annelida) de la región Boca del Chajul, Selva Lacandona, Estado de Chiapas. Tesis. UNAM. México.
- Fragoso, C. and P. Lavelle.** 1987. The earthworm community of a mexican tropical rain forest (Chajul, Chiapas). In: A.M. Bonvicini Pagliai & P. Omodeo (eds.). On Earthworms. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 2, Mucchi, Modena. 281-295.
- Futuyma, D.J.** 1979. Evolutionary Biology. Sunderland, Mass. Sinauer.
- Gates, G.E.** 1972. Burmese earthworms. *Trans. Am. Phil. Soc.* (n. ser.), 62(7):1-326.
- Gates, G.E.** 1977. On some earthworms from North American Caves. *Assoc. Mexican Cave Stud. Bull.* 6:1-14.
- Gates, G.E.** 1982. Farewell to North American Megadriles. *Megadrilologica* 4(1-2):12-77.
- Graff, V.O.** 1957. Regenwurmer aus El Salvador (Oligochaeta). *Senck. Biol.* 38(1-2):115-143.
- Halfpter, G., Reyes-Castillo, P. Maury, M.E. Gallina, S. y E. Ezcurra.** 1980. La conservación del germoplasma: soluciones en México. *Folia Entomol. Mex.* 46:31-64.
- Jaenike, J.** 1982. *Eisenia fetida* is two biological species. *Megadrilologica* 4(1-2):6-7.
- Jaenike, J. & R.K. Selander.** 1979. Evolution and ecology of parthenogenesis in earthworms. *Amer. Zool.* 19:729-737.
- Jamieson, B.G. M.** 1971a. A review of the Megascoleoid earthworm genera (Oligochaeta) of Australia. Part I. Reclassification and checklist of the megascoleoid genera of the world. *Proc. R. Soc. Qd.*, 82(6):75-86.
- Jamieson, B.G. M.** 1971b. A review of the Megascoleoid earthworm genera (Oligochaeta) of Australia. Part. II. The subfamilies Ocneroдрilinae and Acanthodrilinae. *Proc. R. Sc. Qd.*, 82(8):95-108.

- Jamieson, B.G. M.** 1978. Phylogenetic and phenetic systematics of the Opisthoporou Oligochaeta (Annelida: Clitellata). *Evolutionary theory*, 3:195-233.
- Jamieson, B.G. M.** 1981. Historical biogeography of Australian Oligochaeta. In: A. Keast. (ed.) *Ecological Biogeography of Australia*. Junk. pp:887-921.
- Jamieson, B.G. M. & G. Dyne.** 1976. The acanthodrilene earthworm genus *Microscoplex* (*Diploptrema*) (Megascolecidae: Oligochaeta) in the northern territory of Australia. *Aust. J. Zool.* 24:445-476.
- Lavelle, P.** 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. In: F. Bourlière (ed.): *Tropical Savannas* 485-504. Elsevier.
- Lavelle, P. et B. Kohlmann.** 1984. Etude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale mexicaine (Bonampak, Chiapas). *Pedobiología* 27:377-393.
- Lee, K.E.** 1959. The earthworm fauna of New Zealand. *Bull. N.Z. Dep. Scient. Ind. Res.* 130:1-486.
- Lee, K.E.** 1968. Oligochaeta from Subantartic Islands. B.A.N.Z. *Antar. Res. Exp. Rep.* 8:149-165.
- Levins, R.** 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press.
- Mayr, E.** 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press, Cambridge. Massachusetts.
- Michaelsen, W.** 1897. Die Terricolen des Madagassischen Inselgebiets. *Abh. Senckenb. Natur. Ges.* 21:217-252.
- Michaelsen, W.** 1900. Oligochaeta. Das Tierreich. 10. Friedlander & Sohn, Berlin.
- Michaelsen, W.** 1907. Oligochaeten von Madagaskar, den Comoren und anderen Inseln des westlichen Indischen Ozeans. In: Voeltzkow: *Reise in Ostafrika 1903-1905. Wissenschaftliche Ergebnisse* Bd. II p. 41-50. Stuttgart.
- Michaelsen, W.** 1910. Oligochaeten von verschiedenen Gebieten. *Mitt. Mus. Hamburg* 27:47-169.
- Michaelsen, W.** 1911. Zur Kenntnis der Eodrilaceen und ihrer Verbreitungsverhältnisse. *Zool. Jahrb. Syst.* 30:527-572.

- Michaelsen, W.** 1923. Oligochaeten von den wärmeren Gebieten Amerikas und des Atlantischen Ozeans. Sowie ihre faunistischen Beziehungen. *Mitt. Mus. Hamburg* 41:71-83.
- Omodeo, P.** 1952. Cariologia dei Lumbricidae. *Caryologia* 4:173-275.
- Omodeo, p.** 1955. Cariologia dei Lumbricidae. II Contributo. *Caryologia* 8:135-178.
- Omodeo, P.** 1963. Distribution of the terricolous Oligochaetes on the two shores of the Atlantic. *In: North Atlantic Biota and their History*. Pergamon Press. p. 127-151.
- Perel, T.S.** 1983. Geographical peculiarities of reproduction in lumbricid earthworms. *In: Ph. Lebrun et al. (eds.): New trends in soil biology*. Dieu-Brichart, Louvain-La-Neuvé. p. 667-668.
- Perel, T.S.** 1985. Endemism of Lumbricid fauna of Altai-Sayan mountain range. *Int. Symp. on Earthworms*. Bologna, Italy. marzo-abril.
- Pickford, G.E.** 1937. A monograph of the acanthodriline earthworms of South Africa. Heffer & Sons. Cambridge.
- Pickford, G.E.** 1938. Earthworms in Yucatan caves. *Publ. Carnegie Inst. Wash.*, 491:71-100.
- Seguy, E.** 1936. Code universel des couleurs. *Encyclopédie Pratique du Naturaliste*, T. XXX. Éditions P. Lechevalier. Paris.
- Stephenson, J.** 1930. *The Oligochaeta*. Oxford University Press.