

Estrategias de alimentación de tres especies del zooplancton límnic (Cladocera)

Feeding strategies of three freshwater zooplankton species (Cladocera)

GINGER MARTINEZ

Laboratorio de Limnología, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile, e-mail: bioptica@abello.dic.uchile.cl

RESUMEN

Los cladóceros han sido descritos como un grupo de microfiltradores pasivos en los sistemas acuáticos continentales, siendo una restricción sobre el tamaño de las partículas alimentarias, el principal mecanismo en el proceso de ingesta. A pesar de lo anterior, existe un creciente cuerpo de evidencias que indica que los cladóceros presentan una activa conducta de alimentación, lo cual tendría significativas implicancias en las relaciones consumidor – recurso que se establecen en los ensambles planctónicos. A través de experimentos de preferencia alimentaria en condiciones de laboratorio, se determinaron las tasas de ingesta de los cladóceros *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* sobre las microalgas clorofíceas *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp., ofrecidas en forma simultánea y que no difirieron en tamaño corporal. Los resultados mostraron que, a diferencia de *D. ambigua* que consumió indistintamente ambos recursos, *M. micrura* presentó preferencia por *Chlorella* sp. y *C. dubia* por *Oocystis* sp. Mientras que el nivel de ingesta sobre *Chlorella* sp. fue proporcional al tamaño de los consumidores, no se encontró esta relación sobre *Oocystis* sp. Estos resultados revelan la utilización de diferentes estrategias de forrajeo entre estas especies de cladóceros y que atributos diferentes al tamaño de las partículas intervendrían en la conducta alimentaria de Cladocera.

Palabras clave: preferencia alimentaria, estrategias de alimentación, Cladocera.

ABSTRACT

Cladocerans have been depicted as a group of filter-feeders with a passive food strategies in the freshwater aquatics systems, where mechanical restriction on food particles is the principal mechanism involved in the ingestion process. In spite of this, there is an increasing corp of evidences that shows cladocerans exhibit an active feeding behavior with significant consequences on the consumer-resource relationships in the planctonic assemblages. Through feeding selectivity experiments in laboratory conditions, ingestion rate of cladocerans *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia ambigua* were obtained on the microalgae chlorophycea *Chlorella* sp. and *Oocystis* sp. offered simultaneously and they do not differ in body size. Results showed that unlike *D. ambigua* that consumed on both food items in a similar rate, *M. micrura* preferred *Chlorella* sp. and *C. dubia* *Oocystis* sp. While ingestion rates on *Chlorella* were proportionals to consumer body size, it did not find this relationship in *Oocystis* sp. These results reveal the use of different foraging strategies among these cladoceran species, and show that attributes other than the body size of particles could take part in the feeding behavior in Cladocera.

Key words: feeding preference, foraging strategies, Cladocera.

INTRODUCCION

Los ensambles de zooplancton en los sistemas acuáticos continentales templados, presentan marcadas oscilaciones temporales en respuesta a variaciones estacionales en la disponibilidad de los recursos tróficos (Horne & Goldman 1994). Durante los pe-

ríodos de baja disponibilidad de alimento, la cantidad de recurso constituye una condición limitante para el crecimiento de las poblaciones (Lampert 1985), por lo que las estrategias de alimentación tendrían significativas implicancias en la sobrevivencia diferencial de los individuos (Lampert & Muck 1985).

Cladocera es el grupo de microcrustáceos más abundante en el zooplancton de los sistemas límnicos, a los que se le ha atribuido hasta un 80 % del consumo por herbivoría detectado en estos lugares (Haney 1973). Numerosos trabajos han descrito la conducta alimentaria de los cladóceros a través de una estrategia pasiva en el consumo de los recursos tróficos (Bogdan & McNaught 1975, Richman & Dodson 1983, Lampert & Muck 1985, DeMott 1985, 1986, 1988, Butler et al. 1989, Brendelberger 1991), ello debido a que el principal mecanismo descrito en el proceso de ingesta del alimento, es una restricción física sobre el tamaño de las partículas alimentarias impuesta por el espacio intersetular de los consumidores (Geller & Müller 1981, Gophen & Geller 1984, Brendelberger 1985).

En forma paralela, se ha desarrollado una línea de evidencia que señala una ausencia de relación entre el tamaño de los individuos y sus tasas de filtración (Porter et al. 1983) y que la conducta alimentaria de los cladóceros sería altamente compleja y dependiente de atributos diferentes al tamaño de las partículas (McNaught et al. 1980, Richman & Dodson 1983, Meise et al. 1985, Butler et al. 1989, Bern 1990). Estos hallazgos indicarían una conducta activa frente a la variada oferta de recursos tróficos a que se encuentran expuestos estos individuos.

Determinaciones de la conducta de alimentación de cladóceros en condiciones de laboratorio, han revelado diferencias en las eficiencias de consumo y en las tasas de ingesta máximas alcanzadas por estas especies frente a un rango de concentración de dos recursos tróficos (G. Martínez, en prensa). A pesar que los recursos ofrecidos presentan importantes diferencias en palatabilidad, no difieren en tamaño corporal, lo cual ha sugerido un activo proceso de selectividad alimentaria por estas especies.

Debido a que la utilización de estrategias de forrajeo por las especies de cladóceros tendría significativas implicancias en las relaciones consumidor-recurso que se establecen dentro de los ensambles planctónicos, se plantea en el siguiente estudio

determinar y comparar en condiciones de laboratorio, la estrategia de alimentación de tres especies de cladóceros frente a dos ítems alimentarios. Los cladóceros coexisten en el medio natural y son parte del ensamble de especies del zooplancton en el lago El Plateado (71°39'W - 33°04'S, Valparaíso, Chile) (Ramos et al. 1998).

METODOLOGIA

Las especies de Cladocera, *Moina micrura* (Kurz, 1874) (Moinidae), *Ceriodaphnia dubia* (Richard, 1895) (Daphnidae) y *Daphnia ambigua* (Scourfield, 1947) (Daphnidae) fueron colectadas desde el lago El Plateado y cultivadas durante meses en matraces Erlenmeyer bajo condiciones experimentales controladas, a una temperatura de 20 ± 2 °C y en un fotoperiodo de 12:12 (L:O). Las especies seleccionadas como alimento fueron las microalgas clorofíceas *Chlorella* sp. Beijerinck y *Oocystis* sp. Nägeli. *Chlorella* sp. es comúnmente utilizada como alimento para microcrustáceos debido a su tamaño, forma y alto valor nutricional (Dawes 1986). *Oocystis* sp. ha sido descrita como un alga poco comestible para variados microcrustáceos, pudiendo en algunos casos llegar a ser tóxica (Soto & Hurlbert 1991, Gulati et al. 1985).

Los individuos experimentales de cladóceros fueron obtenidos a partir de la sexta generación de individuos provenientes del sistema natural, los cuales fueron aclimatados a las condiciones experimentales de concentración y tipo de alimento durante 48 horas previas a cada experimento, de tal modo uniformar las condiciones fisiológicas iniciales. Los cultivos de cladóceros fueron mantenidos con el agua proveniente del lugar de origen, tratada en autoclave y renovada periódicamente con agua esterilizada que incluía inóculos de microalgas. Para las microalgas se mantuvieron cultivos unialgales en medio de cultivo artificial PHM-1 (Borowitzka 1988).

A un número variable de individuos consumidores (N = 74 - 104) se les determinó el tamaño corporal midiendo la distancia desde la base de la espina caudal hasta el margen superior del ojo. A 100 células de

cada microalga se les midió el biovolumen a través del ajuste a una forma geométrica estandarizada, siguiendo la metodología propuesta por Kellar et al. (citado en Wetzel & Likens 1990). *Chlorella* sp. fue ajustada a una 'Esfera' [$\pi \times (D)^3/6$], siendo D = diámetro, y *Oocystis* sp. a una forma de 'Dos Conos' [$\pi \times L \times A^2/12$], siendo L = largo y A = ancho máximo. Los resultados muestran que ambas microalgas no difieren en tamaño corporal (*Chlorella* sp.: $65,4 \pm 11,2 \mu\text{m}^3$, *Oocystis* sp.: $52,3 \pm 18,3 \mu\text{m}^3$; $P > 0,05$).

Para determinar preferencia alimentaria se obtuvo la tasa de ingesta de cada consumidor sobre cada ítem alimentario, mediante la tasa de pastoreo (g) y de filtración (F), cuantificadas a partir de las siguientes expresiones:

$$g = (\ln C_0 - \ln C_f) \times t^{-1}$$

donde g = tasa de pastoreo (h^{-1}), C_0 = concentración inicial de microalgas (células ml^{-1}), C_f = concentración final de microalgas (células ml^{-1}) y t = intervalo entre C_0 y C_f (h),

$$F = (V \times g) \times N^{-1}$$

donde F = tasa de filtración ($\text{ml herbívoro}^{-1} \text{h}^{-1}$), V = volumen de trabajo (ml) y N = número de herbívoros,

$$I = F \times C_0$$

donde I = tasa de ingesta (células herbívoro $^{-1} \text{h}^{-1}$).

Para la determinación de la tasa de pastoreo se siguió la metodología propuesta por Marín et al. (1987), quienes proponen un Tiempo Analítico Mínimo (TAM) para determinar una variación mínima pero significativa de la concentración de microalgas. El TAM se define como el doble del coeficiente de variación de los recuentos de microalgas ($\text{TAM} = 2 \times \text{CV}$, CV = Coeficiente de variación). Debido a que la variabilidad en los recuentos fue de aproximadamente 10 %, el TAM con esta técnica fue aquel en el cual la concentración de microalgas disminuyó entre un 20 - 25 %.

Para realizar los experimentos de preferencia alimentaria se mantuvieron 5 réplicas en matraces con 20 ml de cultivo, en los cuales 2 o 3 cladóceros fueron expuestos a ambos ítemes alimentarios en forma simultánea y homogénea mediante un agitador MISTRAL Multi-Mixer, a una concentración de 200.000 cels ml^{-1} , concentración saturante para los requerimientos de las tres especies de cladóceros (G. Martínez, en prensa). Esta concentración fue mantenida relativamente constante durante el tiempo experimental (20 - 30 min) a través de una suplementación periódica de microalgas cada 2 - 3 min. Se efectuaron seis recuentos de la concentración de cada microalga en cada réplica, en condiciones previas (T_0) y posteriores (T_f) a la adición de los consumidores en un intervalo de tiempo definido por el TAM. En forma simultánea se mantuvieron 5 réplicas del control que incluyó a ambas microalgas en ausencia de los consumidores, lo cual permitió detectar y corregir cualquier variación autogénica de las microalgas (crecimiento, mortalidad). El criterio para definir preferencia alimentaria fue una tasa de ingesta significativamente mayor sobre un ítem alimentario en presencia del ítem alternativo, lo cual indicaría preferencia por el primero. Para determinar diferencias de ingesta de cada consumidor se aplicó la prueba no paramétrica Mann-Whitney (Zar 1984).

RESULTADOS

Los resultados mostraron diferencias entre las respuestas de cada consumidor frente a la oferta de *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. *Moina micrura* presentó una tasa de ingesta significativamente mayor de *Chlorella* sp. que de *Oocystis* sp., la cual fue superior en aproximadamente tres veces [(cels herbívoro $^{-1} \text{h}^{-1} \times 10^3$); *Chlorella* sp. mediana (rango) = 202,8 (183,2 - 215,8), *Oocystis* sp. mediana (rango) = 67,8 (62,8 - 79,2), N = 5, Mann-Whitney = 25,0; P = 0,009; Fig. 1]. Por el contrario, *C. dubia* mostró una tasa de ingesta significativamente mayor de *Oocystis* sp. que del ítem alternativo *Chlorella* sp., la cual también fue superior

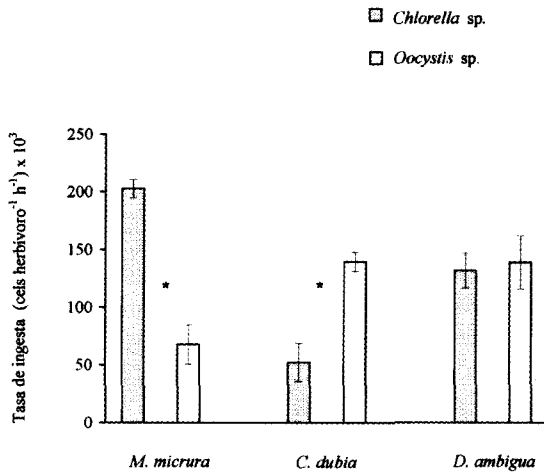


Fig. 1. Tasas de ingesta de *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* sobre los recursos *Chlorella* sp. □ y *Oocystis* sp. □ ofrecidos en forma simultánea. N = 5. La línea vertical indica 1 EE. * = P < 0,05.

Ingestion Rates of *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia ambigua* on *Chlorella* sp. □ and *Oocystis* sp. □ resources, which were offered simultaneously. N = 5. Vertical line represents 1 SE. * = P < 0.05.

en tres veces [(cels herbívoro⁻¹ h⁻¹ x 10³); *Chlorella* sp. mediana (rango) = 52,2 (41,5 – 57,3), *Oocystis* sp. mediana (rango) = 139,3 (125,4 – 159,5), N = 5, Mann-Whitney = 0,0; P = 0,009; Fig. 1]. A diferencia de las dos especies anteriores, *D. ambigua* no presentó preferencia por alguno de los ítems ofrecidos, observándose tasas de ingesta similares de cada uno de ellos [(cels herbívoro⁻¹ h⁻¹ x 10³); *Chlorella* sp. mediana (ran-

go) = 131,6 (121,4 – 151,6), *Oocystis* sp. mediana (rango) = 138,5 (124,2 – 169,9); N = 5; Mann-Whitney = 6,0; P = 0,175; Fig. 1).

El análisis sobre cada ítem trófico reveló que la tasa de ingesta de *Chlorella* sp. fue proporcional al tamaño de los consumidores, donde la especie de mayor tamaño corporal, *M. micrura*, presentó la mayor tasa de ingesta, la cual fue una y media veces mayor a la tasa de ingesta presentada por *D. ambigua* (Tukey, P < 0,001; Tabla 1) y cuatro veces mayor a la presentada por *C. dubia* sobre esta microalga (Tukey, P < 0,001; Tabla 1). Por el contrario, no se detectó una relación entre el tamaño del consumidor y la tasa de ingesta de *Oocystis* sp. (Tabla 1), siendo la especie de menor tamaño, *C. dubia*, la que presentó la mayor tasa de ingesta (Tukey, P < 0,001; Tabla 1).

DISCUSION

Existen numerosas evidencias que apoyan el comportamiento generalizado en el uso de los recursos tróficos presentado por *D. ambigua* (DeMott 1982, 1985, 1986, Butler et al. 1989, Richman & Dodson 1983). El principal mecanismo citado es una restricción física del tamaño intersetular en los consumidores que hace del tamaño de las partículas alimentarias un atributo relevante en el proceso de ingesta de alimento. Sin

TABLA 1

Tamaño corporal (promedio ± DE, N = Número de individuos) y tasa de ingesta [mediana (rango); N = Número de individuos] de *C. dubia*, *D. ambigua* y *M. micrura* sobre los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. Los superíndices indican diferencias significativas por tamaño corporal y entre tasas de ingesta para un mismo recurso (ANDEVA, Tukey, P < 0,001)

Body size (mean ± SD, N= number of individuals) and ingestion rate [median (range); N = number of individuals] of *C. dubia*, *D. ambigua* and *M. micrura* on *Chlorella* sp. and *Oocystis* sp. resources. Superindexes show significant differences by body size and ingestion rate for the same resource (ANOVA, Tukey, P < 0,001)

Consumidores	Tamaño corporal (mm)	Tasa de ingesta (cels herbívoro ⁻¹ h ⁻¹) x 10 ³	
		<i>Chlorella</i> sp.	<i>Oocystis</i> sp.
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0,72 ± 0,10 ^a , N=104	52,2 (41,5-57,3) ^a , N=5	139,3 (125,4-159,5) ^a , N=5
<i>Daphnia ambigua</i>	0,81 ± 0,08 ^b , N=74	131,6 (121,4-151,6) ^b , N=5	138,5 (124,2-169,9) ^b , N=5
<i>Moina micrura</i>	0,91 ± 0,06 ^c , N=104	202,8 (183,2-215,8) ^c , N=5	67,8 (62,8-79,2) ^c , N=5

embargo, a pesar de que un proceso de ingesta basado en el tamaño de las partículas alimentarias sugiere fuertemente una estrategia pasiva en el consumo del alimento (Geller & Muller 1981, Gophen & Geller 1984), se ha encontrado que este atributo puede modular procesos de selectividad alimentaria entre especies de cladóceros. Bern (1990) encuentra que *Daphnia cucullata* presenta preferencia por aquellos ítems con mayor valor nutricional, solamente si el tamaño de éstos es mayor a 11 µm. En caso contrario, *D. cucullata* se comporta como un estratega generalizado en el consumo del alimento, el cual no discrimina frente a la calidad alimenticia de las partículas. La existencia de umbrales de discriminación explicaría la conducta de alimentación presentada por *D. ambigua*, puesto que el tamaño de *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. varió entre 5 y 8 µm de diámetro. Sin embargo, esto además indicaría una conducta alimentaria altamente variable en *Daphnia*, dependiente de la estructura de tamaños de las poblaciones de microalgas y que a diferencia de lo señalado en la literatura, sería evidencia más bien de un comportamiento alimentario complejo de los cladóceros frente a la oferta de recursos tróficos.

A diferencia de lo encontrado para *D. ambigua*, el umbral en el tamaño de los recursos no constituye suficiente explicación para describir el comportamiento selectivo presentado por *M. micrura* y *C. dubia*. Las diferencias entre las tasas de ingesta presentadas por *M. micrura* sobre ambos ítems alimentarios pueden surgir como consecuencia de dos mecanismos: 1) a través de una preferencia por *Chlorella* sp., lo cual es fácilmente explicado en base a la mayor palatabilidad que ofrece este ítem en relación a la del ítem alternativo, *Oocystis* sp. (Dawes 1986), y 2) como consecuencia de un rechazo de *Oocystis* sp. Antecedentes bibliográficos describen a *Oocystis* sp. como una microalga de baja palatabilidad y tóxica para muchos microcrustáceos acuáticos (Gulati et al. 1985). En forma consistente, Soto & Hurlbert (1991) indican efectos deletéreos de *Oocystis* sp. sobre poblaciones del zooplancton a través de una interferencia en el

proceso de ingesta del alimento. Además, los menores valores en tasa de ingesta presentados por la especie de mayor tamaño corporal, sugiere un rechazo de *Oocystis* sp. por estos cladóceros.

Daphnia sp. ha sido utilizada en forma recurrente en experimentos de preferencia alimentaria, lo que ha generado un extenso cuerpo de conocimiento acerca de la conducta de alimentación en Cladocera. Una conducta uniforme y pasiva es la conclusión que necesariamente ha surgido como consecuencia de la extrapolación de la conducta de *Daphnia* sp. hacia otras especies de cladóceros, a diferencia de los resultados mostrados aquí, donde especies de cladóceros cercanamente emparentadas (Daphnidae – Moinidae) presentan significativas diferencias en sus estrategias de alimentación. Debido a que estas especies coexisten en el medio natural, estos resultados constituyen un aporte a la comprensión de las relaciones consumidor – recursos que se establecen en los ensambles de cladóceros en los sistemas acuáticos, a la vez que permiten señalar que, el comportamiento alimentario inverso entre los cladóceros *M. micrura* y *C. dubia* facilitaría su coexistencia debido a una complementariedad en el consumo de los recursos tróficos. Por el contrario, una estrategia más generalizada sobre los recursos generaría interacciones competitivas y consecuentemente, dinámicas poblacionales menos estables entre *Daphnia* sp. y otras especies del ensamble de especies del zooplancton límnic.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio es parte de los resultados del trabajo de Tesis de Maestría de la autora. Deseo agradecer a los profesores Vivian Montecino, Rodrigo Medel y Luis Zúñiga por el apoyo teórico y logístico durante la realización del trabajo. Agradezco también a dos correctores anónimos que contribuyeron en forma significativa a mejorar este manuscrito. Este estudio fue financiado por el Proyecto de Investigación DTI 090-94 otorgado a la autora por la Universidad de Chile.

LITERATURA CITADA

- BERN L (1990) Size-related discrimination of nutritive and inert particles by freshwater zooplankton. *Journal of Plankton Research* 12: 1059-1067.
- BOGDAN KG & DC McNAUGHT (1975) Selective feeding by *Diatomus* and *Daphnia*. *Verhandlungen Internationale Verein Limnologie* 19: 2935-2942.
- BOROWITZKA MA (1988) Algal growth media and sources of algal cultures. En: Borowitzka MA & LJ Borowitzka (eds) *Microalgal Biotechnology*: 456-465. Cambridge University Press, Cambridge.
- BRENDELBERGER H (1985) Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with Cladocera. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 21: 135-146.
- BRENDELBERGER H (1991) The filter mesh-size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria. *Limnology and Oceanography* 36: 884-894.
- BUTLER NM, CA SUTTLE & WE NEILL (1989) Discrimination by freshwater zooplankton between single algal cells differing in nutritional status. *Oecologia* 78: 368-372.
- DAWES C (1986) *Botánica Marina*. Editorial Limusa. 673 pp.
- DEMOTT WR (1982) Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography* 27: 518-527.
- DEMOTT WR (1985) Relations between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 21: 125-134.
- DEMOTT WR (1986) The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- DEMOTT WR (1988) Discrimination between algae and detritus by freshwater and marine zooplankton. *Bulletin of Marine Science* 43: 486-499.
- GELLER W & H MÜLLER (1981) The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* 49: 316-321.
- GOPHEN M & W GELLER (1984) Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia*. *Oecologia* 64: 408-412.
- GULATI RD, K SIEWERTSEN & G POSTEMA (1985) Zooplankton structure and grazing activities in relation to food quality and concentration in Dutch lakes. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie* 21: 91-102.
- HANEY JF (1973) An in situ examination of grazing activities of natural zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie* 72: 87-132.
- HORNE AJ & CR GOLDMAN (1994) Zooplankton and Zoobenthos. En: *Limnology*: 265-298. Second edition. McGraw-Hill inc., USA.
- LAMPERT W (1985) Food limitation and the structure of zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 21. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuch-handlung, Stuttgart. viii + 497 pp.
- LAMPERT W & P MUCK (1985) Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia-Eudiaptomus* example. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 21: 311-322.
- MARIN V, ME HUNTLEY & B FROST (1987) Measuring feeding rates of pelagic herbivores: analysis of experimental design and methods. *Marine Biology* 93: 49-58.
- MARTINEZ G (en prensa) Conducta alimentaria de *Daphnia ambigua* Scourfield 1947, *Moina micrura* Kurz 1874 y *Ceriodaphnia dubia* Richard 1895 (Cladocera) frente a un gradiente de concentración de alimento. *Revista Chilena de Historia Natural*.
- McNAUGHT DC, D GRIESMER & M KENNEDY (1980) Resource characteristics modifying selective grazing by copepods. En: Kerfoot WC (ed) *Evolution and ecology of zooplankton communities*: 292-298. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- MEISE CJ, WR MUNNS Jr & NG HAIRSTON Jr (1985) An analysis of the feeding behavior of *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* 30: 862-870.
- PORTER KG, YS FEIG & EF VELTER (1983) Morphology, flow regimes and filtering rates of *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, and *Bosmina* fed natural bacteria. *Oecologia* 58: 156-163.
- RAMOS R, C TRAPP, F FLORES, A BRIGNARDELLO, O SIEBECK & L ZUÑIGA (1998) Temporal succession of planktonic crustaceans in a small eutrophic temperate lake (El Plateado, Valparaíso, Chile). *Verhandlungen Internationale Verein Limnologie* 26: 1997-2000.
- RICHMAN S & SI DODSON (1983) The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diatomus*. *Limnology and Oceanography* 28: 948-956.
- SOTO D & S HURLBERT (1991) Long-term experiments on calanoid-cyclopoid interactions. *Ecological Monographs* 61: 245-265.
- WETZEL RG & GE LIKENS (1990) Composition and biomass of phytoplankton. En: *Limnological Analyses*: 139-165. Second edition, Springer-Verlag, USA.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.