

Variación espacio-temporal de la actividad del camarón dulceacuícola *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae)

VERÓNICA WILLINER¹ & PABLO COLLINS^{1,2,✉}

¹ Instituto Nacional de Limnología, Santo Tomé, Santa Fe, ARGENTINA

² Escuela Superior de Sanidad, Fac. de Bioquímica y Cs. Biológicas, Univ. Nac. del Litoral, Santa Fe, ARGENTINA

RESUMEN. Los ecosistemas manifiestan diferentes ciclos influenciados por factores endógenos y exógenos. Los organismos que los componen presentan, acordes a esos cambios, periodicidades en sus actividades. El objetivo del estudio fue determinar el ritmo nictemeral del camarón *Macrobrachium jelskii* en una lagunas del Parque Nacional Río Pilcomayo, Argentina, y su variación en una transecta perpendicular a la costa. Las capturas fueron realizadas con trampas cada cuatro horas durante tres días consecutivos. En la noche se registró mayor actividad en las zonas vegetadas, caracterizadas por la presencia de ejemplares adultos, principalmente machos. La actividad trófica resultó elevada durante el día en áreas vegetadas, pudiendo ser atribuida a la disponibilidad de abundantes recursos alimenticios. En zonas de transición entre aguas abiertas y vegetadas, los valores mínimos se presentaron durante el día. Contrariamente, en aguas libres de vegetación la actividad trófica fue menor durante la noche, respondiendo al ciclo de la oferta trófica y a la actividad desarrollada por algunos predadores potenciales. La actividad diaria en esta población mostró cierta elasticidad o ajuste de acuerdo a las características del medio, observándose variaciones relacionadas con la edad, el sexo y con la presencia o ausencia de vegetación (y con ésta la oferta de recursos tróficos y de refugio contra los predadores potenciales).

ABSTRACT. *Spatial and temporal variation in the activity of freshwater prawn *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae):* Exogenous and endogenous factors model different kind of cycles in ecosystems. Organisms reveal the influence of these components upon their activities. The aim of this study was to examine the circadian rhythm of shrimp *Macrobrachium jelskii* in a pond at Río Pilcomayo National Park and their possible variation along a transect perpendicular to the coast. Samples were taken with traps every four hours during three days. The highest activity was recorded in the macrophyte zone, mainly by adult males. Feeding process was high during the night in the vegetated area, due to resource abundance. The minimum activity level was recorded in the transition between open and vegetated waters during daylight hours. In open water, feeding activity was almost passive during nighttime, as a response to the trophic cycle and to predator activity. The studied population showed some degree of adjustment to environmental conditions, and showed variations related to sex, age, and presence or absence of vegetation (which provides resources and shelter).

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones se relacionan entre sí integrando redes tróficas que mantienen una dirección en el flujo de la energía y la materia dentro del sistema (Warren & Spencer 1996). Esta trama presenta variaciones cíclicas debidas a cambios en la abundancia y en la composición específica de los organismos que la

integran (Closs & Lake 1994) como consecuencia de la influencia de los factores ambientales sobre las especies coexistentes (Brown 1996). Las poblaciones presentan asimismo una ordenación y una distribución espacial que producen una determinada heterogeneidad en la composición cuantitativa dentro del ecosistema (Carter et al. 1996).

De manera general, se puede decir que todo ecosistema manifiesta periodicidades múlti-

✉ Escuela Sup. de Sanidad; Fac. de Bioquímica y Cs. Biológicas, Univ. Nac. del Litoral; Paraje El Pozo s/n; 3000 Santa Fe, ARGENTINA. pcollins@arnet.com.ar

Recibido: 25 julio 2001; Revisado: 29 octubre 2001
Aceptado: 5 noviembre 2001

ples y complejas. La forma en que los distintos períodos se reflejan sobre la vida de los organismos depende de la relación que existe entre la duración de los ciclos (ritmos anuales, ritmos estacionales, ritmos mensuales, ritmos diarios) y el lapso de vida de las especies.

La sucesión de días y noches significa una oscilación en la mayoría de los factores externos de interés ecológico (luz, temperatura, humedad; entre otros), lo que provoca ritmos diarios en el comportamiento de la fauna (Margalef 1986). La forma de actuar de las distintas especies en un ecosistema y su sincronización mutua facilita, dificulta o impide algunas interacciones. Los cambios en los factores cíclicos podrían inducir migraciones debido a fotocinesis y provocar que haya momentos de mayor actividad trófica, asociados a algún tipo de mecanismo de defensa intraespecífico e interespecífico de cada población (Begon et al. 1996). Estos condicionantes actúan sobre los organismos modificando su reloj interno, lo cual se manifiesta a través de cambios en las actividades locomotoras, reproductivas y alimentarias, que son componentes importantes de las funciones circadianas de los crustáceos.

Macrobrachium jelskii es un camarón de agua dulce hallado recientemente en ambientes acuáticos de la Argentina (Collins 2000), del cual se desconocen muchos aspectos de su biología y ecología. El objetivo de este trabajo fue analizar el ritmo diario de la actividad del camarón *M. jelskii* en el Parque Nacional Río Pilcomayo y su variación en una transecta perpendicular a la costa de una laguna.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El trabajo fue realizado en el Parque Nacional Río Pilcomayo (25°30'S; 58°30'O), ubicado en el Departamento Laguna Blanca de la provincia de Formosa, Argentina (Figura 1). El parque se encuentra en la ecoregión del Chaco húmedo, caracterizada por su clima húmedo a subhúmedo con períodos de excedentes hídricos. La unidad ambiental seleccionada para la captura de los individuos fue una laguna con espejo de agua libre y el sector muestreado se denomina laguna La Blanca. Este ambiente lenítico permanente está conformado por un litoral con macrófitas acuáticas arraigadas y flotantes: *Eichhornia crassipes*,

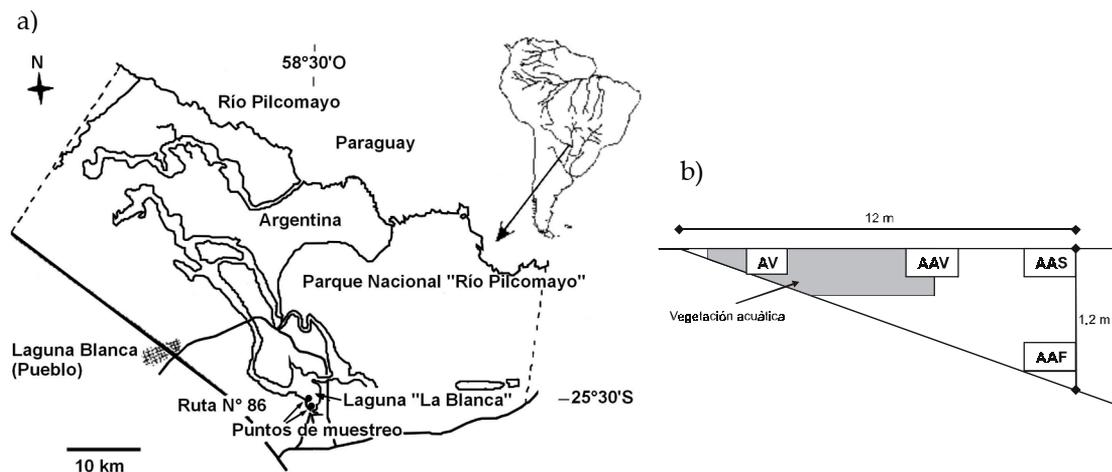


Figura 1. a) Mapa del Parque Nacional Río Pilcomayo y de la laguna La Blanca donde se realizaron los muestreos de *Macrobrachium jelskii* a lo largo del día (modificado de Reca & Pujalte 1986). Escala: aproximadamente 1:1 000 000. b) Perfil vertical esquemático de la laguna indicando la disposición de las trampas en las distintas zonas. AV: aguas vegetadas, AAV: zona de transición entre aguas abiertas y vegetadas, AAS: aguas abiertas en superficie, AAF: aguas abiertas sobre el fondo.

Figure 1. a) Map of Río Pilcomayo National Park and La Blanca pond, where *Macrobrachium jelskii* was sampled at different times of the day (modified from Reca & Pujalte 1986). Scale: approximately 1:1 000 000. b) Schematic vertical profile of the pond showing trap arrangement in the different zones. AV: vegetated waters, AAV: transition between open and vegetated waters, AAS: surface of open waters, AAF: bottom of open waters.

Tabla 1. Promedios (\pm DE) de la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, la conductividad, el pH y la transparencia en los diferentes horarios de muestreo en la laguna La Blanca, Parque Nacional Río Pilcomayo.

Table 1. Mean (\pm SD) water temperature, dissolved oxygen, conductivity, pH, and transparency at different times of the day at La Blanca pond, Río Pilcomayo National Park.

Hora	Temperatura (°C)	Oxígeno (mg/L)	Conductividad (uohms/cm)	pH	Transparencia (cm)
07:00	15.0 \pm 0.50	7.5 \pm 1.00	320 \pm 10.0	7.5 \pm 0.12	54.0 \pm 5.29
11:00	17.5 \pm 0.50	7.2 \pm 0.91	323 \pm 5.8	7.6 \pm 0.00	48.3 \pm 4.16
15:00	21.2 \pm 1.04	8.0 \pm 0.35	327 \pm 20.8	7.5 \pm 0.12	46.0 \pm 3.61
19:00	18.7 \pm 0.58	8.8 \pm 1.48	312 \pm 2.9	7.4 \pm 0.00	41.5 \pm 2.53
23:00	17.2 \pm 0.29	7.6 \pm 0.96	320 \pm 10.0	7.5 \pm 0.12	-
03:00	15.8 \pm 0.29	7.2 \pm 0.70	320 \pm 10.0	7.4 \pm 0.00	-

E. azurea, *Pontederia cordata*, *P. lanceolata*, *Nymphoides indica*, *Pistia stratiotes* y *Azolla* spp.

Diseño del muestreo

Las capturas se efectuaron con trampas de embudo de 10 L, sin cebo, colocando una trampa por cada sitio y recogiénolas cada cuatro horas (11:00, 15:00, 19:00, 23:00, 03:00 y 07:00 h) durante tres días consecutivos. Las trampas y sus respectivas réplicas fueron colocadas a lo largo de una transecta perpendicular a la línea de costa de la laguna, definiendo cuatro zonas: aguas abiertas sobre el fondo, aguas abiertas en superficie, zona de transición entre aguas abiertas libres de vegetación y la zona vegetada y aguas vegetadas (Figura 1). Los muestreos se realizaron en dos sitios de características similares.

En cada uno de los horarios y durante los tres días se registraron las siguientes variables ambientales: temperatura del agua superficial (con termómetro de mercurio), pH (con comparador colorimétrico Helige), oxígeno disuelto (con oxímetro YSI 57) y conductividad (con conductímetro Beckman).

Análisis en laboratorio

En cada una de las muestras obtenidas en los diferentes horarios y zonas se determinó en laboratorio el número de *Macrobrachium jelskii* capturados. A cada individuo se le midió la longitud del cefalotórax (desde el extremo rostral hasta el borde posterior del cefalotórax) con un calibre bajo microscopio estereoscópico (± 0.1 mm). El sexo se distinguió por la presencia del appendix masculino, mientras que el grado de repleción estomacal se estableció

cualitativamente mediante disección bajo microscopio estereoscópico, adoptándose una escala jerárquica no métrica de 0 (vacío) a 5 (lleno con extensión de las paredes del estómago) (Collins & Paggi 1998).

Análisis estadístico

El número de individuos capturados en cada zona y horario fue comparado mediante un Análisis de la Varianza luego de verificar la normalidad y la homogeneidad de varianza de los datos (Prueba de Bartlett y de Chi-Cuadrado). Las tallas promedio fueron comparadas mediante la Prueba de Tukey de comparación múltiple, considerando como hipótesis nula valores iguales en cada zona y horario. El grado de repleción estomacal fue analizado a través de la Prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1996).

RESULTADOS

Las variables ambientales exhibieron las fluctuaciones propias del ritmo diario correspondiente a regiones subtropicales, siendo la temperatura superficial y el oxígeno disuelto los parámetros que mostraron las mayores oscilaciones en la laguna (Tabla 1).

Macrobrachium jelskii fue hallado en las cuatro zonas muestreadas, presentando algunas diferencias entre ellas. El número total que resultó de las capturas fue de 330 individuos. Las cantidades de individuos capturados en los sectores de aguas abiertas, tanto sobre el fondo como en superficie, fueron significativamente menores (ANOVA, $P < 0.05$) que las colectadas en las trampas ubicadas en las zo-

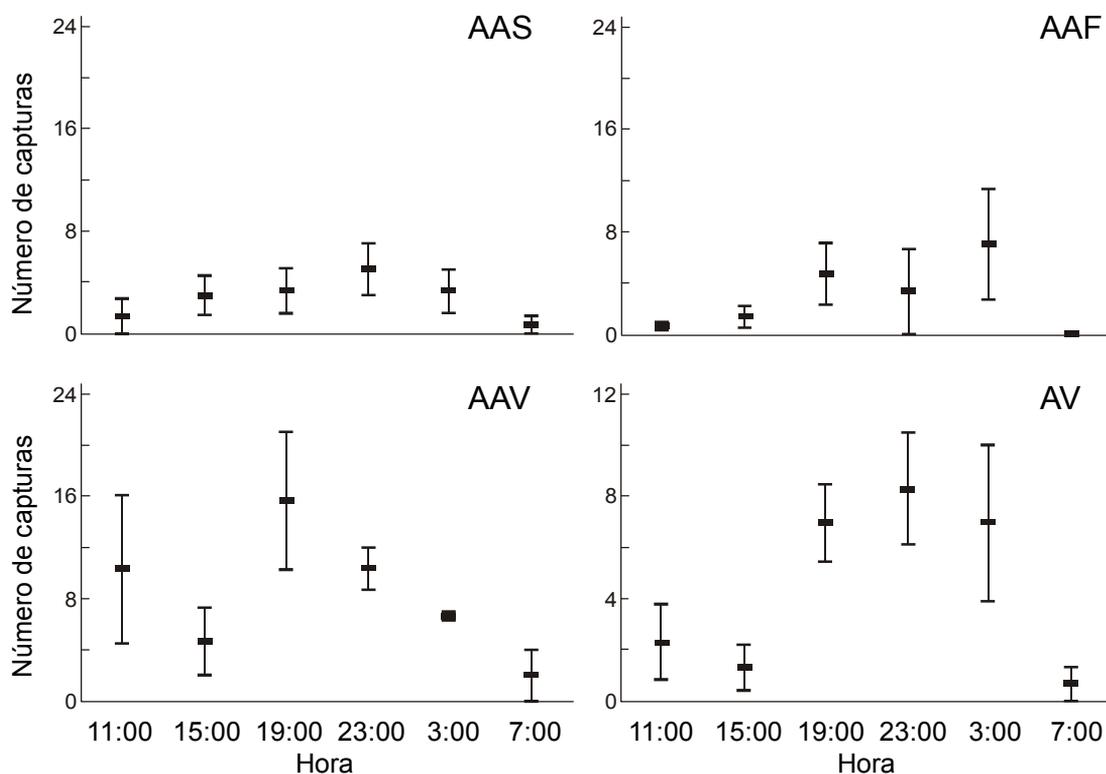


Figura 2. Número promedio (\pm DE) de *Macrobrachium jelskii* capturados en las cuatro zonas en los diferentes horarios de muestreo durante tres días consecutivos en dos lugares de la laguna La Blanca, Parque Nacional Río Pilcomayo. Los códigos de las zonas son los mismos que en la Figura 1.

Figure 2. Mean number (\pm SD) of *Macrobrachium jelskii* captured in the four zones at different times of the day during three consecutive days in two sites of La Blanca pond, Río Pilcomayo National Park. Zone codes are the same as in Figure 1.

nas de transición y con vegetación acuática. El sector de transición entre las aguas abiertas y la zona vegetada presentó los mayores valores de captura, representando el 46% de los individuos muestreados. En los sitios correspondientes al espejo de agua libre de vegetación, el promedio de capturas por trampa se incrementó en los horarios nocturnos. En la zona de transición, *Macrobrachium jelskii* fue colectado en cantidades decrecientes desde el atardecer hacia las horas cercanas al amanecer. En la zona litoral vegetada, las mayores capturas se produjeron en las horas de oscuridad; en general, los menores registros correspondieron a las horas de luz (Figura 2).

El análisis de la distribución de tallas (longitud del cefalotórax) de *Macrobrachium jelskii* no reveló diferencias significativas (Prueba de Tukey de comparación múltiple, $P > 0.05$) entre los individuos capturados en las distintas zonas (Figura 3). Con relación al tamaño, se

observó que en la zona de aguas abiertas de fondo los valores de tamaño promedio de los individuos se incrementaron hacia la noche. La talla de los individuos de la zona superficial y de la de transición presentó sus menores valores a las 11:00 h. En la zona litoral, los individuos de mayor talla fueron observados en los horarios nocturnos.

En relación con la distribución de la captura por sexos (Figura 4), en la zona de aguas abiertas sobre el fondo se observó una mayor proporción de machos al atardecer, mientras que en los restantes horarios predominaron las hembras. El sector de aguas abiertas en superficie mostró un patrón diferente, capturándose en su mayoría individuos machos desde el atardecer hasta el amanecer. En la zona de transición, los machos representaron la mayor proporción de la captura, exceptuando las horas cercanas al mediodía (11:00 h). En el sector vegetado, el número de machos fue supe-

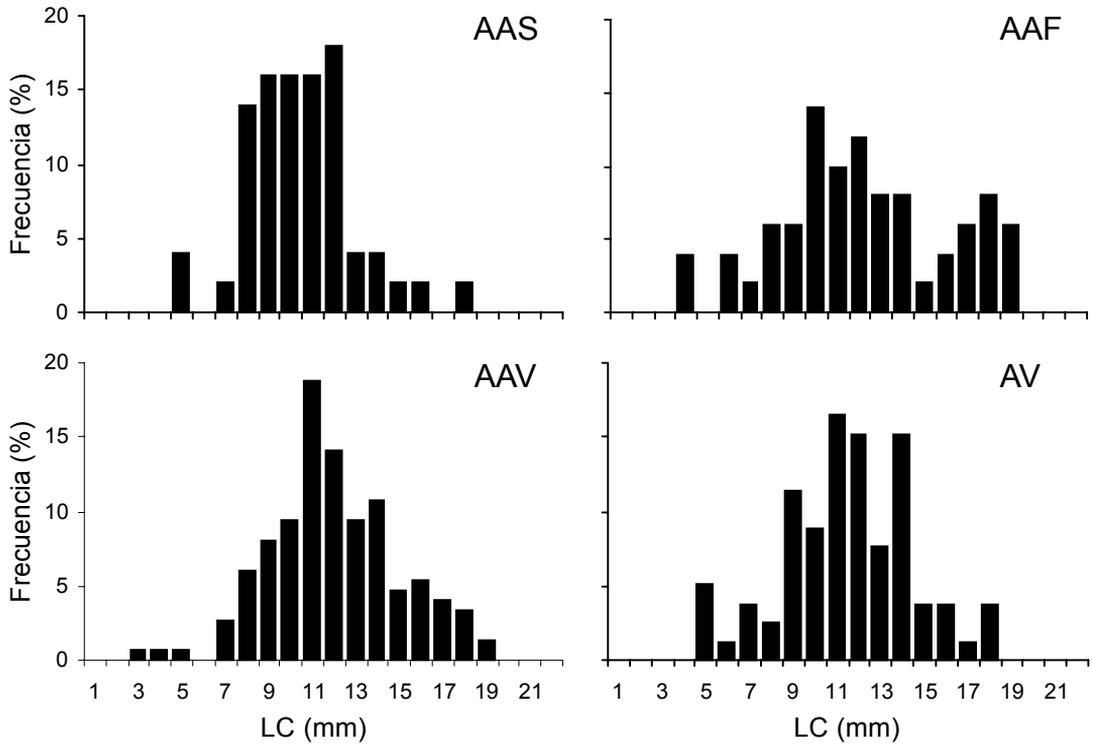


Figura 3. Distribución de frecuencias relativas de los valores de la longitud del cefalotórax (LC) de *Macrobrachium jelskii* capturados en las cuatro zonas en dos lugares de la laguna La Blanca, Parque Nacional Río Pilcomayo. Los códigos de las zonas son los mismos que en la Figura 1.

Figure 3. Distribution of values for cephalothorax length (LC) of *Macrobrachium jelskii* captured in the four zones in two sites of La Blanca pond, Río Pilcomayo National Park. Zone codes are the same as in Figure 1.

rior al de hembras en todos los horarios excepto después del mediodía (15:00 h), cuando predominaron las hembras.

El análisis del grado de repleción estomacal mostró diferencias significativas entre las distintas zonas (Prueba de Kruskal-Wallis, $P < 0.05$). En el sector de aguas abiertas, tanto sobre el fondo como en superficie, el horario de las 03:00 h difirió del resto de los horarios por presentar una menor actividad trófica. Contrariamente, en el área de transición, los índices de actividad relacionados con la alimentación fueron mayores durante las horas nocturnas, en tanto que los menores valores correspondieron al mediodía y al atardecer. Con relación a la zona litoral vegetada, el grado de repleción estomacal mostró que la utilización de los recursos tróficos ocurre principalmente luego del atardecer, de manera similar a los individuos capturados en la zona de transición (Figura 5). En este caso, si bien a las 15:00 h fue observado un valor alto del grado de repleción estomacal, el bajo número de

individuos capturados no representó resultados estadísticamente significativos.

DISCUSIÓN

Un organismo reacciona a los cambios y, si éstos son frecuentes, la respuesta adquiere un carácter adaptativo en virtud de la selección natural. Algunos ejemplos son la regulación de la actividad en función de la luz, la temperatura, las radiaciones ultravioletas, los recursos potenciales, refugios y predadores, entre otros (Margalef 1986; Aréchiga & Rodríguez-Sosa 1997). En este sentido, y bajo una visión más holística, las comunidades están compuestas por esas especies co-adaptadas a la dinámica impuesta en el tiempo por las características del hábitat y su grado de estabilidad, siendo el producto de la evolución orgánica conjunta (Gwinner 1992; Walker 1994; Barton & Anholt 1997). Esto se ha podido establecer a través de los hallazgos de cambios en la abundancia y la composición específica de los regis-

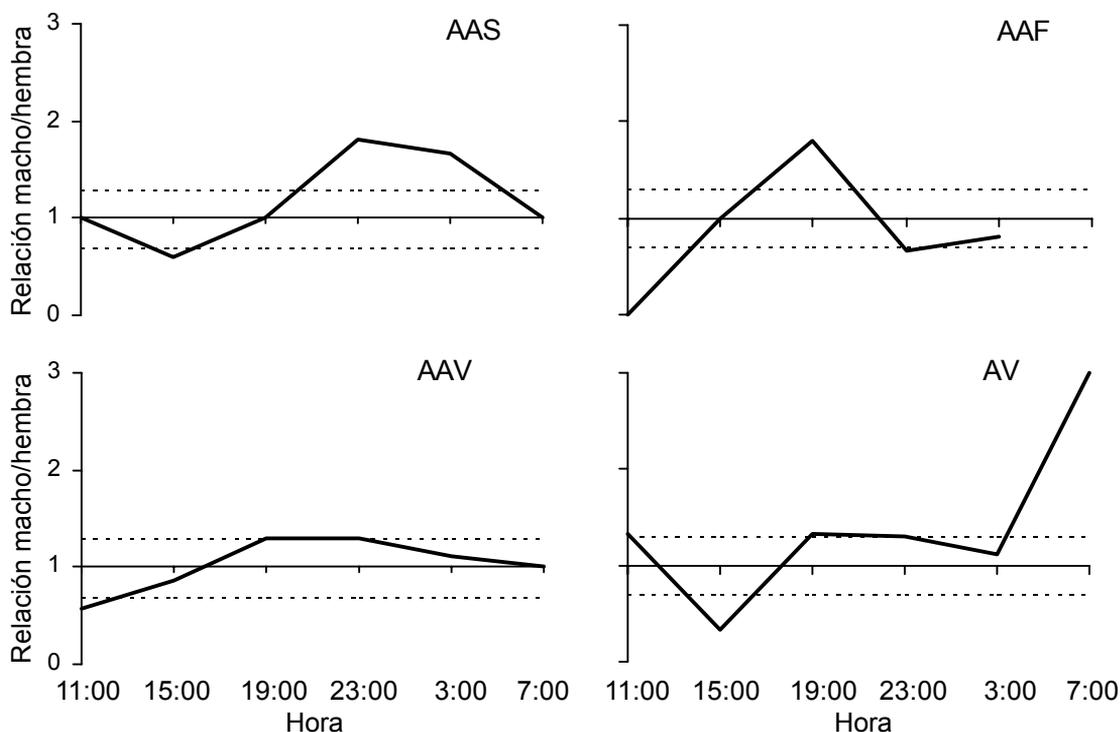


Figura 4. Valor promedio de la relación macho/hembra de *Macrobrachium jelskii* capturados en las cuatro zonas en los diferentes horarios de muestreo durante tres días consecutivos en dos lugares de la laguna La Blanca, Parque Nacional Río Pilcomayo. Los códigos de las zonas son los mismos que en la Figura 1. La línea de puntos indica un valor de $P < 0.05$.

Figure 4. Mean value of male/female ratio for *Macrobrachium jelskii* captured in the four zones at different times of the day during three consecutive days in two sites of La Blanca pond, Río Pilcomayo National Park. Zone codes are the same as in Figure 1. Lines indicate $P < 0.05$ values.

tros fósiles en el curso del tiempo (Nielsen 1995).

Los crustáceos de agua dulce están influenciados por diferentes tipos de ciclos. En *Macrobrachium jelskii* fueron observados distintos ritmos de actividad locomotora según el sexo y el tamaño de los individuos, así como en relación con la presencia o ausencia de vegetación acuática.

La mayor utilización de las zonas litorales podría deberse a que en esta franja, de escasa profundidad, el costo de energía para trasladarse en toda la columna de agua sería menor que el requerido en zonas de aguas abiertas. De esta manera, esta especie seleccionaría positivamente las áreas no muy profundas de modo tal de utilizar la columna de agua en su totalidad sin producir un alto desbalance energético. Además, las zonas menos profundas coinciden con la mayor abundancia de macrófitas, las cuales proporcionarían abundantes recursos alimenticios y mayor cantidad de

refugios (Paporello de Amsler 1987; Junk et al. 1989), favoreciendo la disminución del riesgo de ser predados por peces, reptiles y aves (Sogard & Able 1994; McNeil et al. 1995).

Los crustáceos presentan, en general, movimientos diferenciados en el tiempo y el espacio, desplazándose las hembras y los juveniles por un lado y los machos por otro (Miquel et al. 1985). Estos movimientos tenderían a disminuir la mortalidad de hembras ovígeras y juveniles, trasladándose a áreas de menor riesgo. De esta manera se explicaría el desplazamiento de los machos a zonas de aguas abiertas y la mayor cantidad de hembras en zonas vegetadas.

El ritmo trófico también presentó diferencias caracterizadas por una mayor actividad en zonas vegetadas por la tarde y las primeras horas de la noche, mientras que en aguas libres de macrófitas la alimentación se desarrolló durante el día. Estos resultados podrían deberse tanto a diferencias cualitativas y cuan-

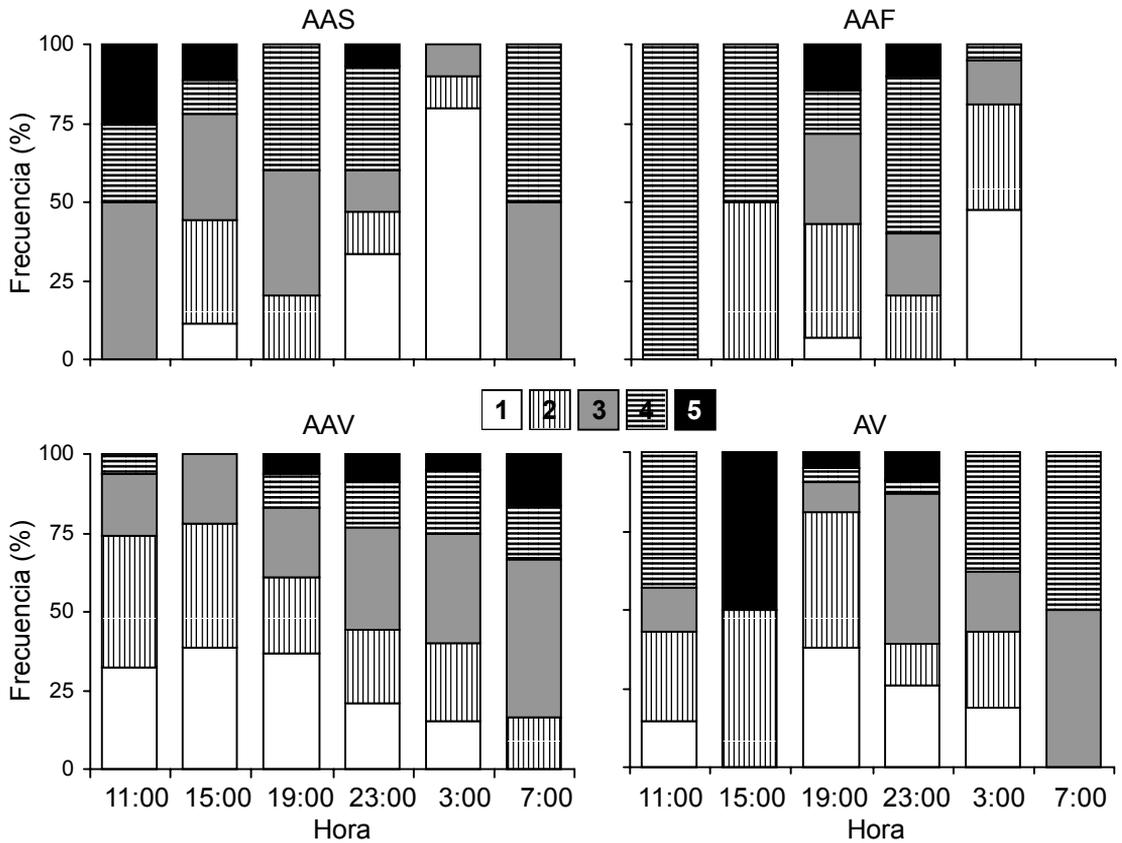


Figura 5. Frecuencia relativa de los valores del grado de repleción estomacal (1 a 5) de *Macrobrachium jelskii* capturados en las cuatro zonas en los diferentes horarios de muestreo en dos lugares de la laguna La Blanca, Parque Nacional Río Pilcomayo. Los códigos de las zonas son los mismos que en la Figura 1.

Figure 5. Distribution of values for repletion degree of *Macrobrachium jelskii* captured in the four zones at different times of the day in two sites of La Blanca pond, Río Pilcomayo National Park. Zone codes are the same as in Figure 1.

titativas en los recursos que la laguna proporciona en las distintas zonas, como también al desigual riesgo de predación al que estarían expuestas las poblaciones de camarones en esas zonas. Otra influencia a considerar, como se ha mencionado anteriormente, sería el resultado de la posible combinación de las acciones de los distintos predadores y las potenciales presas (Sogard & Able 1994; McNeil et al. 1995; Spanier et al. 1998; Englund & Krupa 2000). Además, la utilización de las diferentes zonas por individuos de distintas tallas puede deberse a la capacidad natatoria diferenciada de los individuos juveniles y adultos, indicando posiblemente algún tipo de separación etaria con relación a las actividades tróficas.

Los cambios en los parámetros físico-químicos y biológicos en los ambientes imprimen ajustes de nivel ecológico y etológico en las

comunidades. Tales adaptaciones les permiten permanecer temporalmente a través de la dispersión entre parches locales, mediante un eficiente aprovechamiento de los mismos (Lampert et al. 1992; Lavorel & Chesson 1995; Eggleston et al. 1998). Estas condiciones ambientales favorecerían las interacciones agresivas que podrían dar origen a cierta competencia interespecífica (Blank & Fingler 1996).

Con relación a los ciclos de actividad, éstos se alternan con cierta periodicidad. Las variaciones nictemerales reflejan momentos activos y otros pasivos durante el día, de acuerdo a diversos factores internos y externos de las especies. En este sentido, la ecología evolutiva explica que factores ecológicos como el riesgo de ser predado inducen variaciones en la historia de vida y en el comportamiento de las especies (Sparkes 1996). Por lo tanto, las relaciones entre fisiología, comportamiento indi-

vidual y poblacional pueden ser consideradas importantes para las especies competidoras que coexisten (Rossi et al. 1983; Begon & Wall 1987).

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren expresar su sincero agradecimiento a Parques Nacionales, especialmente al personal del Parque Nacional Río Pilcomayo.

BIBLIOGRAFÍA

- ARÉCHIGA, H & L RODRÍGUEZ-SOSA. 1997. Coupling of environmental and endogenous factors in the control of rhythmic behavior in decapod crustaceans. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* **77**:17–29.
- BARTON, DR & B ANHOLT. 1997. The macrobenthos of lake Ontario during 1964 to 1966, and subsequent changes in the deepwater community. *Aquat. Sci.* **59**(2):158–175.
- BEGON, M; M MORTIMER & DJ THOMPSON. 1996. *Population ecology. A unified study of animals and plants*. Blackwell Science. 247 pp.
- BEGON, M & R WALL. 1987. Individual variation and competitor coexistence: a model. *Funct. Ecol.* **1**:237–241.
- BLANK, GS & MH FINGLER. 1996. Interspecific shelter competition between the sympatric crayfish species *Procambarus clarkii* (Girard) and *Procambarus zonangulus* (Hobbs and Hobbs). *J. Crustacean Biol.* **16**(2):300–309.
- BROWN, JS. 1996. Coevolution and community organization in three habitats. *Oikos* **75**(2):193–206.
- CARTER, JL; SV FEND & SS KENNELLY. 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structures. *Freshwater Biol.* **35**:109–124.
- CLOSS, GP & PS LAKE. 1994. Spatial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecol. Monogr.* **64**(1):1–21.
- COLLINS, PA. 2000. A new distribution for *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) in Argentina. *Crustaceana* **73**(9):1167–1169.
- COLLINS, PA & JC PAGGI. 1998. Feeding ecology of *Macrobrachium borellii* (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in the flood valley of the River Paraná, Argentina. *Hydrobiologia* **362**:21–30.
- EGGLESTON, DB; LL ETHERINGTON & WE ELIS. 1998. Organism response to habitat patchiness: species and habitat-dependent recruitment of decapod crustaceans. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **223**(1):111–132.
- ENGLUND, G & JJ KRUPA. 2000. Crayfish habitat use in stream pools: influence of predators, depth and body size. *Freshwater Biol.* **43**(1):75–83.
- GWINNER, E. 1992. Circannual rhythms: mechanisms and functions. *Verh. dt. zool. Ges.* **85**(2):201–215.
- JUNK, WJ; PB BAYLEY & RE SPARKES. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication Fisheries Aquatic Science* **106**:110–127.
- LAMPERT, W; W GABRIEL & KO ROTHHAUPT. 1992. Ecophysiological models: a tool for understanding interactions in freshwater communities? *Verh. dt. zool. Ges.* **85**(2):95–110.
- LAVOREL, S & P CHESSON. 1995. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. *Oikos* **74**:103–114.
- MARGALEF, R. 1986. *Ecología*. Omega, Barcelona. 951 pp.
- MCNEIL, R; O DÍAZ; AI LIÑERO & SJR RODRÍGUEZ. 1995. Day- and night-time prey availability for waterbirds in a tropical lagoon. *Can. J. Zool.* **73**:869–878.
- MIQUEL, JC; PM ARNAUD & T DO-CHI. 1985. Population structure and migration of the stone crab *Lithodes murrayi* in the Crozet Islands, Subantarctic Indian Ocean. *Mar. Biol.* **89**:263–269.
- NIELSEN, C. 1995. *Animal evolution. Interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press. 467 pp.
- PAPORELLO DE AMSLER, G. 1987. Fauna Asociada a las raíces de *Eichhornia crassipes* en una laguna del valle aluvial del río Paraná ("Los Matadores", Santa Fe, Argentina). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* **18**(1):93–103.
- RECA, A & JC PUJALTE. 1986. *Criterios para el relevamiento de unidades ecológicas en Parques Nacionales*. Administración de Parques Nacionales. Serie del Cincuentenario N° 9. 25 pp.
- ROSSI, L; EA FANO & A BASSET. 1983. Sympatric coevolution on the trophic niche of two detritivorous isopods, *Asellus aquaticus* and *Proasellus coxalis*. *Oikos* **40**:208–215.
- SOGARD, SM & KW ABLE. 1994. Diel variation in immigration of fishes and decapod crustaceans to artificial seagrass habitat. *Estuaries* **17**(3):622–630.
- SPANIER, E; TP MCKIENZE; JS COBB & M CLANCY. 1998. Behaviour of juvenile american lobsters, *Homarus americanus*, under predation risk. *Mar. Biol.* **130**(3):397–406.
- SPARKES, T. 1996. The effects of size-dependent predation risk on the interaction between behavioral and life history traits in a stream-dwelling isopod. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **39**:411–417.
- WALKER, I. 1994. The benthic litter-dwelling macrofauna of the Amazonian forest stream Tarumã-Mirim: patterns of colonization and their implications for community stability. *Hydrobiologia* **291**:75–92.
- WARREN, PH & M SPENCER. 1996. Community and food-web responses to the manipulation of energy input and disturbance in small ponds. *Oikos* **75**:407–418.
- ZAR, JH. 1996. *Biostatistical analysis*. 3ra edn. Prentice Hall, Upper Saddle River. 662 pp.