

Respuestas especie-específicas del fitoplancton frente al pastoreo en un lago andino

Claudia P. Queimaliños

Centro Regional Universitario Bariloche, UNC. Casilla de Correo 1336, 8400 Bariloche, Argentina

Resumen. *En este trabajo se analizaron las respuestas especie-específicas de las algas dominantes frente al pastoreo de dos especies de cladóceros. El estudio se desarrolló en la Laguna Ezquerra (Río Negro) durante cuatro meses (primavera y comienzos del verano) con una frecuencia de muestreo bisemanal. Durante todo el período, el fitoplancton estuvo dominado por una fracción de pequeño tamaño celular (nanoplancton, células menores de 20 µm), constituido principalmente por microflagelados (Rhodomonas lacustris) y una especie de crisofícea colonial (Stichogloeadoederleinii). Esta fracción de tamaño fue la pastoreada por los herbívoros. Los cladóceros estuvieron representados por Ceriodaphnia dubia y Bosmina longirostris; de diferente tamaño corporal y modo de alimentación. Se determinaron respuestas especie-específicas analizando la relación entre las tasas netas de crecimiento de S. doederleinii y R. lacustris y las densidades de C. dubia y B. longirostris respectivamente. La relación entre la tasa de crecimiento de Stichogloea y la densidad de Ceriodaphnia fue negativa (respuesta de tipo decreciente). Entre Rhodomonas y Bosmina no hubo correlación (respuesta neutra). Esta respuesta fue interpretada como el resultado de un balance entre los efectos negativo (directo) y positivo (indirecto) que los pastoreadores ejercen sobre sus recursos.*

Abstract. *The relationship between phyto and zooplankton was studied in a South Andes lake. The species-specific responses of the dominant algal species in relation to grazing by cladocerans were analyzed. The study was carried out at Laguna Ezquerra (Río Negro) during four months (spring and early summer) and the samples were taken biweekly. Phytoplankton was dominated by small sized species (cells smaller than 20 µm, nanoplankton) represented by microflagellates (Rhodomonas lacustris) and a colonial chrysophyte (Stichogloea doederleinii). This size fraction was the one grazed by the herbivores. Two cladoceran species were present (Ceriodaphnia dubia and Bosmina longirostris), which correspond to different body sizes and different feeding modes. The species-specific responses were determined relating the net growth rates of Stichogloea doederleinii and Rhodomonas lacustris with the densities of Ceriodaphnia dubia and Bosmina longirostris respectively. A negative relationship was obtained between Ceriodaphnia and the chrysophyte, whereas the relationship between Rhodomonas and Bosmina was neutral, attributable to the balance between the negative (direct) and positive (indirect) effects that grazers exert on their resources.*

Introducción

El pastoreo afecta al fitoplancton por una reducción directa en su densidad y/o biomasa, por una alteración en su composición, debida a la selectividad en la alimentación, y por una estimulación de las tasas de crecimiento algales causada por el reciclado de nutrientes (Gliwicz 1975, Lehman 1980a, b, Lehman y Scavia 1982, Sterner 1986, Elser y Goldman 1990, Elser et al. 1988). La selectividad en la alimentación está determinada en gran medida por el tamaño de las células fitoplanctónicas, de tal forma que las especies más susceptibles al pastoreo son las de menor tamaño celular (Lehman y Sandgren 1985). Estas consideraciones indican que el pastoreo es capaz de incidir en las tasas netas de crecimiento de las especies fitoplanctónicas tanto por afectar sus tasas de mortalidad como sus tasas reproductivas.

La relación entre las tasas netas de crecimiento de una especie algal y la densidad de un pastoreador determinan las denominadas respuestas especie-específicas frente a la presión de pastoreo. El análisis de estas respuestas posee una gran importancia en el estudio del fitoplancton (Bergquist et al. 1985, Lehman y Sandgren 1985, Elser et al. 1987). Las tasas específicas de crecimiento pueden aumentar, disminuir o permanecer sin cambio en relación con la densidad del pastoreador. Por ello las especies fitoplanctónicas pueden ser clasificadas de acuerdo con el tipo de respuesta: positiva o creciente, negativa o decreciente, neutra, y unimodal (véase la revisión de Sterner (1989)). Estas respuestas fueron descritas para el Hemisferio Norte y han tratado a un zooplancton de gran tamaño corporal donde los cladóceros del género *Daphnia* ejercen una supremacía en el control de los recursos y dominan el zooplancton en ausencia de peces (Brooks y Dodson 1965, Hall et al. 1976). Sin embargo, en los lagos andinos argentinos entre los paralelos 39° y 41° de latitud Sur el zooplancton se caracteriza por su pequeño tamaño (Margalef 1983, Balseiro y Modenutti 1990, Modenutti y Balseiro 1991); precisamente, Margalef (1983) señala la llamativa ausencia de especies del género *Daphnia* de gran tamaño corporal.

En un estudio previo, realizado en el mismo período, Balseiro et al. (1992) han concluido que las dos únicas especies de cladóceros de la Laguna Ezquerra que coexistieron durante la primavera y los comienzos del verano, estuvieron limitadas por el alimento. Estos autores han demostrado una fuerte relación entre ciertos parámetros demográficos de los cladóceros, como la fecundidad y el tamaño de la camada, con la densidad y/o biovolumen del recurso alimentario. Sabiendo que las poblaciones animales estuvieron afectadas por el alimento, el problema actual es determinar cómo reaccionaron estas poblaciones algales, de pequeño tamaño celular, que actuaron como forraje.

En este trabajo se presenta un análisis de las respuestas especie-específicas del fitoplancton frente al pastoreo. En tal sentido se ha estudiado la sucesión fitoplanctónica en relación con los cladóceros del zooplancton, discriminándose los diferentes tamaños celulares del fitoplancton y determinando las especies algales dominantes en cada uno de los rangos de tamaño seleccionados. A partir de este estudio se relacionaron las tasas netas de crecimiento de las especies fitoplanctónicas dominantes con la densidad de los pastoreadores cladóceros, determinando así las denominadas respuestas especie-específicas.

Materiales y Métodos

El ambiente seleccionado para realizar este estudio fue la Laguna Ezquerra (41° 30' S, 71° 3' W). Se trata de un cuerpo de agua pequeño y somero (6 ha y 3 m z_{max}), que pertenece al sistema del Nahuel Huapi y está ubicado a 758 m s.n.m., aproximadamente a 20 km al Oeste de la ciudad de San Carlos de Bariloche, Provincia de Río Negro.

Se realizaron muestreos de fitoplancton y zooplancton concurrentes durante un período de primavera y verano entre octubre de 1988 y enero de 1989, a intervalos de 3 y 4 días. La periodicidad se definió en función de las tasas de renovación de las especies planctónicas (Harris 1986, Reynolds 1984). Las muestras de fitoplancton fueron colectadas con una botella van Dom a 1 y 2 m de profundidad, realizando luego una integración de ambas profundidades para extraer submuestras de 500 ml, que fueron fijadas inmediatamente con Lugol acético. Las muestras de zooplancton fueron tomadas con una trampa Schindler-Patalas diseñada para obtener muestras compuestas, con una capacidad de 12,5 l con red de 40 μ m de abertura de malla. Se filtraron 25 l a 1-1,5 m de profundidad y otros 25 l a 2-2,5 m. Las muestras fueron fijadas con solución fría de azúcar en formol.

En el laboratorio, 250 ml de cada muestra de fitoplancton fueron sedimentados en probetas adecuadas durante 10 días. Se obtuvo un concentrado final de 5 ml, luego de extraer el sobrenadante por gravedad utilizando un tubo flexible de goma conectado a una micropipeta con su extremo curvado en forma de U, para evitar la succión pasiva de los organismos decantados. De estos 5 ml de muestra concentrada se tomaron alícuotas para realizar los recuentos en cámaras delgadas de 0.15 mm de espesor y 8.5 μ l de capacidad, con un microscopio Olympus BH2 (400x).

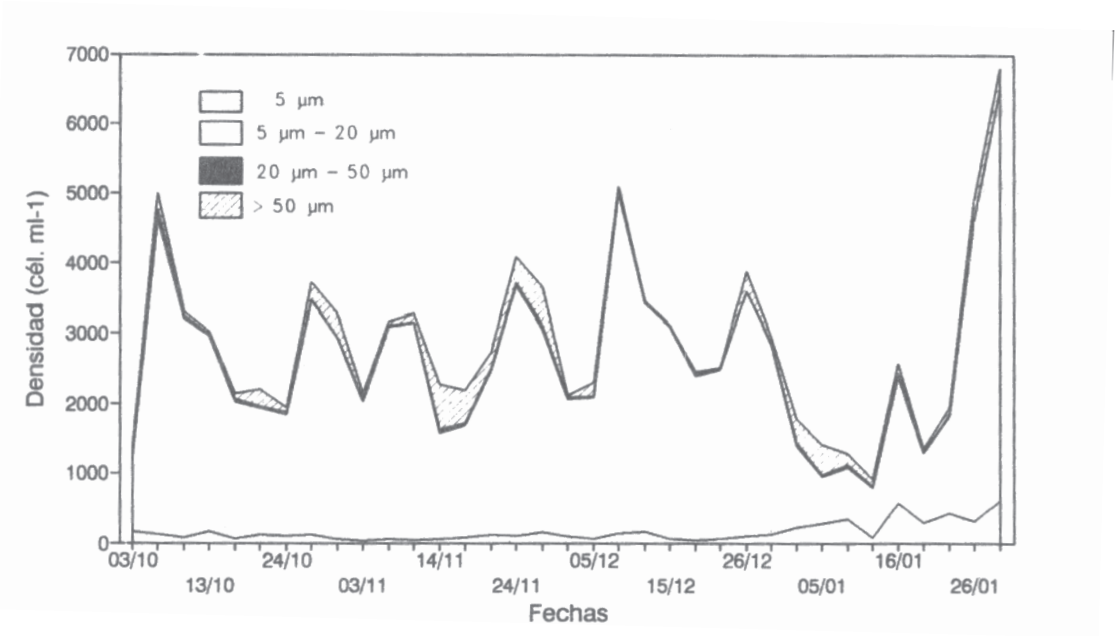


Figura 1. Densidad celular acumulada de los rangos de tamaño en los que se dividió a la comunidad fitoplanctónica.

Figure 1. Cumulative density of different size classes of the phytoplanktonic community.

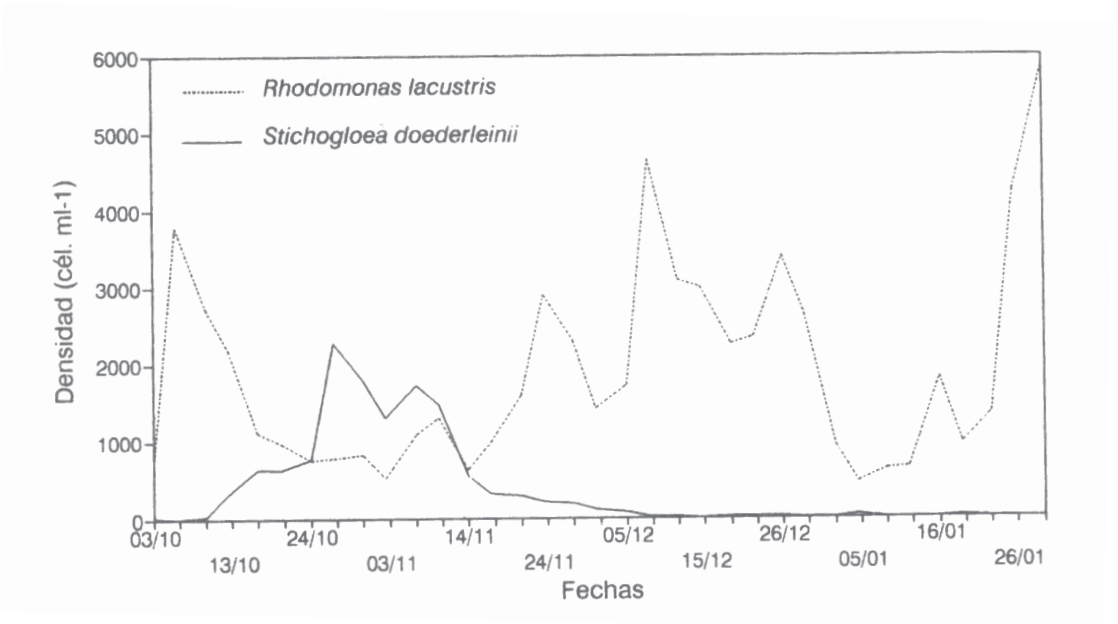


Figura 2. Densidad de las especies dominantes del fitoplancton.

Figure 2. Density of the dominant species of the phytoplankton.

El recuento de los cladóceros fue realizado en cámaras de Bogorov de 5 ml bajo microscopio estereoscópico.

Con el propósito de estudiar el espectro de tamaños del fitoplancton se estimó la máxima dimensión lineal de la célula. Esta medición se denomina GALD (Greatest Axial Linear Dimension) (sensu Reynolds 1984) y se obtuvo un promedio para cada especie sobre la base de la medición de 30 células de cada muestra, realizada con un ocular micrométrico (precisión= 1 μm). Los rangos de tamaño seleccionados fueron: células menores de 5 μm , células entre 5 y 20 μm , entre 20 y 50 μm y mayores de 50 μm . El nanoplancton es la fracción algal constituida por células con GALD menor de 20 μm , y el fitoplancton de red es aquella con células mayores de dicho tamaño (Margalef 1983).

Las respuestas especie-específicas se determinaron realizando análisis de regresión entre las tasas netas de crecimiento de las especies nanoplanctónicas dominantes y las densidades de las especies pastoreadoras. La fórmula utilizada (sensu Lehman y Sandgren 1985) para el cálculo de las tasas netas de crecimiento de las algas fue $g = \ln(N_f/N_i) / \Delta t$, donde, N_i es la densidad algal inicial en cél ml^{-1} , N_f es la densidad algal final en cél ml^{-1} y Δt es el intervalo de tiempo involucrado entre una y otra medición.

Estos análisis de regresión fueron realizados con una transformación logarítmica de la variable independiente (densidad del zooplancton). El motivo de esta transformación se debe a que la tasa neta de crecimiento (g) expresa cambios proporcionales en la densidad de la especie algal y, por lo tanto, resulta adecuado referirla también a cambios proporcionales en la densidad del zooplancton, los que quedan expresados mediante la transformación logarítmica.

Resultados

Fitoplancton

La fracción menor de 5 μm estuvo presente en la primavera con bajas densidades, pero fue más importante a comienzos del verano, cuando presentó su máximo de 500 cél. ml^{-1} a mediados de enero (Figura 1). Estuvo constituida exclusivamente por *Chrysochromulina parva* Lackey (4,9 μm GALD) y por células flageladas del tipo *Ochromonas* sp (4,8 μm GALD).

La fracción entre 5 y 20 μm fue absolutamente dominante durante todo el período de estudio. Durante la primavera y los comienzos del verano la densidad de esta fracción osciló entre 2000 y 5000 cél. ml^{-1} , pero al final de este período (mediados de enero) presentó un mínimo de 500 cél. ml^{-1} (Figura 1). Las especies que dominaron esta fracción algal fueron la criptofícea *Rhodomonas lacustres* (Pasch. & Rutt.) Javornicky (9,3 μm GALD) y la crisofícea de estructura colonial laxa *Stichogloea doederleinii* (Schm.) Wille (8,3 μm GALD). *R. lacustres*, especie microflagelada de células desnudas, estuvo siempre presente durante los cuatro meses (Figura 2). *S. doederleinii*, constituida por células con pared celular gruesa, sin flagelo, sólo se registró entre mediados de octubre y mediados de diciembre con un ciclo unimodal (Figura 2). Todas las especies halladas dentro de las fracciones menores de 20 μm son consideradas como muy susceptibles al pastoreo (Sterner 1989).

Las fracciones entre 20 y 50 μm , y mayor de 50 μm no fueron importantes en ningún momento del estudio (Figura 1). Esto implica que en la Laguna Ezquerra la fracción nanoplanctónica fue la dominante durante todo el período estudiado, en comparación con el Fitoplancton de red (mayor de 20 μm) (Figura 1).

Zooplancton: Cladóceros

Los cladóceros estuvieron representados por dos especies, *Bosmina longirostris* (O.F.M.) (Bosminidae) y *Ceriodaphnia dubia* Richards (Daphnidae) (Balseiro et al. 1991). El zooplancton estuvo ampliamente dominado por estos microcrustáceos durante todo el período estudiado, a excepción de una única fecha de muestreo a comienzos de enero, en la que los rotíferos fueron importantes.

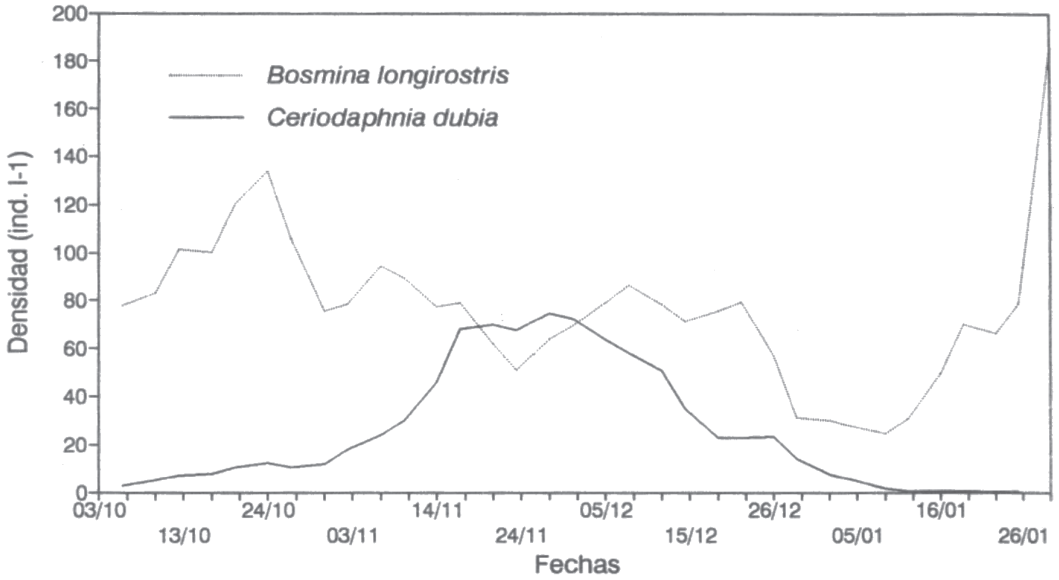


Figura 3. Densidad de *Ceriodaphnia dubia* y *Bosmina longirostris* en la Laguna Ezquerra durante el período estudiado. Extraído de Balseiro et al. (1992).

Figure 3. Density of *Ceriodaphnia dubia* and *Bosmina longirostris* in Laguna Ezquerra during the study period. From Balseiro et al. (1992).

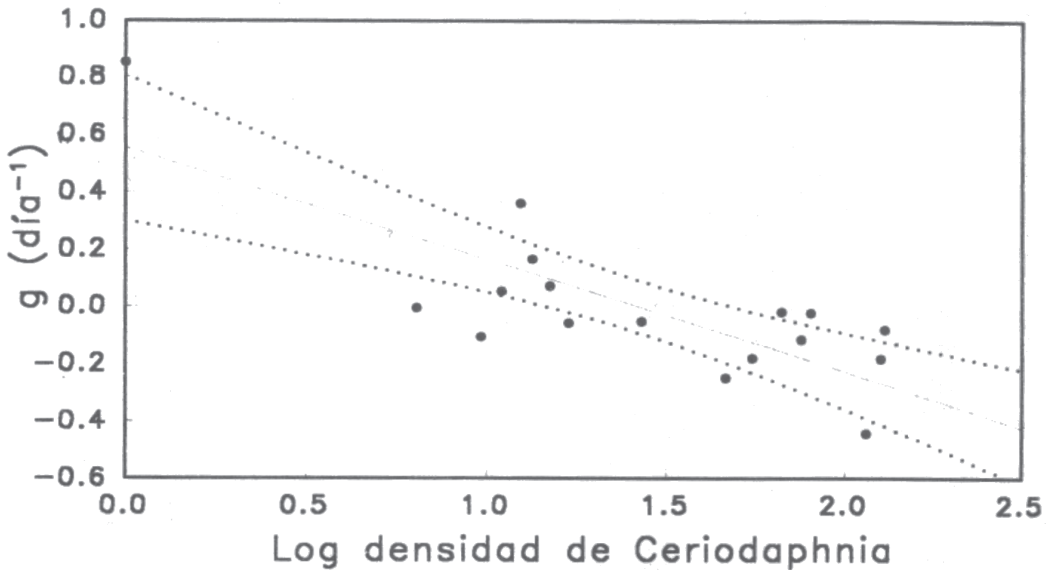


Figura 4. Relación entre la tasa neta de crecimiento de *Stichogloea doederleinii* y el logaritmo de la densidad de *Ceriodaphnia dubia* ($r = -0.79$; $P < 0.01$).

Figure 4. Relationship between net growth rate of *Stichogloea doederleinii* and log density of *Ceriodaphnia dubia* ($r = -0.79$; $P < 0.01$).

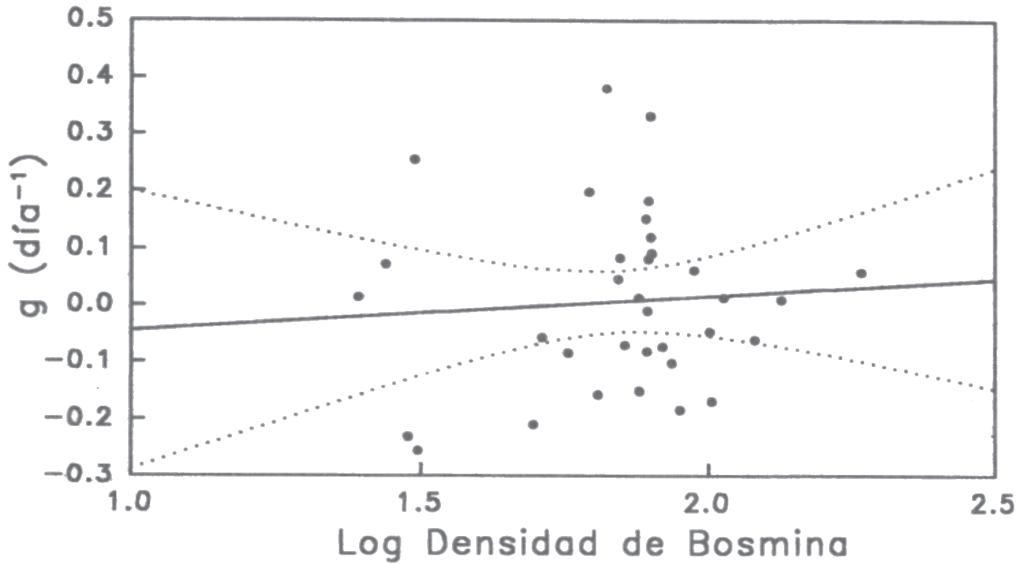


Figura 5. Relación entre la tasa neta de crecimiento de *Rhodomonas lacustris* y el logaritmo de la densidad de *Bosmina longirostris*.

Figure 5. Relationship between net growth rate of *Rhodomonas lacustris* and log density of *Bosmina longirostris*.

Los pastoreadores cladóceros presentaron comportamientos diferentes en relación a su abundancia (Figura 3). *B. longirostris* fue registrada en todo momento a lo largo del período estudiado (Figura 3). Durante la primavera, su densidad osciló alrededor de los 100 ind.l⁻¹, disminuyendo hacia fines de diciembre y enero, y aumentando luego hasta alcanzar un valor máximo de 180 ind.l⁻¹ (Modenutti et al. 1993) (Figura 3). Por su parte, *C. dubia* presentó un ciclo unimodal desde octubre a diciembre con un máximo de 80 ind.l⁻¹ a fines de noviembre (Figura 3) (Balseiro et al. 1992). Este ciclo, cuyo pico está desplazado en el tiempo respecto del de la crisofícea *Stichogloea doederleinii*, sugiere que ambas especies están relacionadas y que existe una demora temporal en la respuesta del pastoreador. Estos pastoreadores son considerados de pequeño a mediano tamaño corporal, con una variación entre 250 a 350 μm en el caso de *B. longirostris* y entre 400 a 620 μm en el de *C. dubia*.

Respuestas especie-específicas

La relación entre las tasas netas de crecimiento de *Stichogloea* y el logaritmo de la densidad de *Ceriodaphnia* fue inversa (Figura 4). Esto significa que a medida que la densidad del pastoreador aumentó, las tasas netas de crecimiento fueron disminuyendo. Entre *Rhodomonas* y *Bosmina* no se observó una relación evidente entre ambas variables. La regresión obtenida fue estadísticamente no significativa (Figura 5). Por ello, la respuesta de *Rhodomonas* debe considerarse como neutra, es decir que esta especie no experimentó reducción ni aumento ante cambios en la densidad del herbívoro.

Discusión

El fitoplancton de la Laguna Ezquerria estuvo dominado por especies de pequeño tamaño celular ($< 20 \mu\text{m}$) o nanoplanctónicas representadas por dos grupos taxonómicos. En el mismo período coexistieron dos especies de cladóceros. Para ambas especies zooplanctónicas se halló una relación, entre su fecundidad y el recurso alimentario, lo que significa que estos cladóceros se encontraban limitados por el alimento durante este período (Balseiro et al. 1992).

De acuerdo con el modelo HSS (Hairston et al. 1960) si los herbívoros se encuentran limitados por sus recursos, entonces estos últimos (en este caso el nanoplancton) están afectados fuertemente por el pastoreo. De esta manera, la tasa de crecimiento de las especies nanoplanctónicas deberían mostrar algún tipo de relación con la densidad del pastoreador. Estas relaciones estarían enmarcadas dentro de los diferentes tipos de respuestas especie-específicas señaladas por Sterner (1989).

Sin embargo, dado que el estudio se basó en las especies nanoplanctónicas, que dominaron el fitoplancton de la Laguna Ezquerria en este período, una respuesta creciente no hubiera sido esperable. Esto se debe a que este tipo de respuesta se presenta en general en especies algales de mayor tamaño celular, que no son consumidas por el zooplancton (Bergquist et al. 1985).

Las relaciones entre las tasas netas de crecimiento de las dos especies nanoplanctónicas dominantes con las densidades de los cladóceros presentes permitieron conocer las respuestas de cada una de las dos especies fitoplanctónicas.

La decisión de analizar la relación entre *S. doederleinii* y *C. dubia* se basa en que *Ceriodaphnia* es un pastoreador no selectivo (DeMott 1982, 1986) que pudo alimentarse alternativamente de células con o sin flagelo. Debido a que *S. doederleinii* fue dominante ($>70\%$) en el momento en el que este cladóceros presentó su ciclo unimodal (Figuras 2 y 3) y que el mayor biovolumen algal alcanzado afectó significativamente a su fecundidad (Balseiro et al. 1992), es posible concluir que *Stichogloea* pudo ser consumida en mayor proporción que las células flageladas.

Por su parte, *B. longirostris* es un pastoreador selectivo que prefiere células flageladas (DeMott 1982, 1986). El microflagelado dominante durante todo el período fue *R. lacustris*, señalándose una relación directa entre su concentración y la fecundidad de *Bosmina* (Balseiro et al. 1992). Estos hechos justifican la relación entre, ambas especies, y no así entre este cladóceros con especies no flageladas como *Stichogloea*.

La relación hallada entre *S. doederleinii* y *C. dubia* fue lineal, negativa y altamente significativa (Figura 5), y se corresponde con el tipo de respuesta denominada negativa o decreciente. Esta respuesta es sencilla y la más común de esperar teóricamente en la interacción de pastoreo si se asumen sólo los efectos directos de pérdida causados por la herbivoría (Sterner 1989). La respuesta hallada implica que la tasa neta de crecimiento del alga disminuye a medida que aumenta la densidad del pastoreador. Si bien la evidencia es solamente correlativa y no se pueden extraer conclusiones definitivas sobre relaciones de causalidad, la correlación sugiere que *Ceriodaphnia* puede haber sido un importante control de la población de *Stichogloea*. Esta capacidad de los dáfidos de controlar su recurso fue citada reiteradas veces en la literatura (Lampert et al. 1986, Sommer et al. 1986). También debe considerarse que el mayor tamaño corporal de *Ceriodaphnia* pudo influir en la respuesta decreciente de *Stichogloea* debido a que existe una relación exponencial entre el tamaño corporal y la tasa de filtración de los zoopláncteres (Hall et al. 1976, Lampert 1987).

La respuesta encontrada entre *R. lacustris* y *B. longirostris* fue neutra implicando que la especie algal no experimentó reducción ni aumento por la presión de pastoreo. En términos biológicos, esta respuesta no implica necesariamente una ausencia de interacción. Las criptofíceas constituyen un ítem alimentario excelente para el zooplancton herbívoro y numerosos investigadores han señalado que especialmente *Rhodomonas* es un alimento de gran calidad y muy seleccionado por el zooplancton (Gilbert y Bogdan 1984, Klaveness 1990, Queimaliños 1993). Precisamente Reynolds et al. (1982) consideran que las mayores pérdidas de esta especie se deben al pastoreo. Es posible asumir entonces que *Bosmina* ejerce un efecto directo (negativo) sobre la población de *Rhodomonas*, y por lo tanto una respuesta esperable sería del tipo decreciente. Sin embargo, el pastoreo no sólo produce pérdidas sino que también involucra un proceso en el cual los nutrientes son rápidamente regenerados a través de la digestión de los zoopláncteres. Se ha comprobado que este proceso sostiene al crecimiento y a la

productividad de las poblaciones de criptofíceas (Ilmavirta 1980). Por esta razón las pérdidas por pastoreo podrían compensarse con el reciclado de nutrientes o incluso sobrecompensarse en una respuesta del tipo creciente.

Los cambios en las tasas netas de crecimiento algal son el resultado de la interacción entre las tasas de reproducción y de pérdida. Las concentraciones de nutrientes también son el resultado de procesos de generación y utilización de los mismos en una interfase nutriente-alga-pastoreador, que conforman un sistema integrado (Lehman 1984, Lehman y Scavia 1982, Sterner 1989). Elser et al. (1987) puntualizaron que los microflagelados altamente pastoreados, de células desnudas, son especies adaptadas para capitalizar esta concentración de nutrientes otorgada por los herbívoros y contrarrestar de esta manera las pérdidas por el pastoreo. En estos casos, la regeneración de los nutrientes por parte de los pastoreadores parece ser suficiente para compensar a la mortalidad por el pastoreo, es decir, que el efecto neto frente al incremento de la presión de pastoreo es cero (Lehman y Sandgren 1985). Por lo expuesto, la respuesta neutra entre *R. lacustres* y *B. longirostris* en la Laguna Ezquerria se puede interpretar como el resultado de un balance entre los efectos negativo (directo) y positivo (indirecto) que ejerce el pastoreador sobre su recurso.

En resumen, el modo de alimentación, la selectividad de los zoopláncteres, y su tamaño corporal fueron variables importantes en la relación de pastoreo estudiada. Pero también las características celulares de las algas como el tamaño, la morfología y la presencia o ausencia de flagelo han influido decisivamente en la obtención de las diferentes respuestas especie-específicas.

Agradecimientos. Agradezco a B.E. Modenutti por sus valiosos aportes durante la redacción de este trabajo, a E.G. Balseiro por su ayuda y la opinión crítica sobre el manuscrito, y a ambos por haberme facilitado los datos del zooplankton. También quiero agradecer a los revisores, al editor y a H. Zagarese por sus estimables sugerencias sobre las últimas versiones del manuscrito. Este trabajo fue financiado por los subsidios CONICET PIB 5168/89 a B.E.M. e IFS (A/1590-2) a E.G.B.

Bibliografía

- Balseiro, E.G. y B.E. Modenutti. 1990. Zooplankton dynamics of Lake Escondido (Río Negro, Argentina) with special reference to a population of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Calanoida). Int. Revue ges. Hydrobiol. 75:475-491.
- Balseiro, E.G., B.E. Modenutti y C.P. Queimaliños. 1992. The coexistence of *Bosmina* and *Ceriodaphnia* in a South Andes lake: an analysis of demographic responses. Freshw. Biol. 28:93-101.
- Balseiro, E.G., C.P. Queimaliños y B.E. Modenutti. 1991. Evidence of interference of *Asterionella formosa* with the feeding of *Bosmina longirostris*: a field study in a south Andes Lake. Hydrobiologia 224:111-116.
- Bergquist, A.M., S.R. Carpenter y J.C. Latino. 1985. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. Limnol. Oceanogr. 30:1037-1045.
- Brooks, J.L. y J.I. Dodson. 1965. Predation, body size and composition of plankton. Science 150:28-35.
- DeMott, W.R. 1982. Feeding selectivities and relative ingestion rate of *Daphnia* and *Bosmina*. Limnol. Oceanogr. 27:518-527.
- DeMott, W.R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. Oecologia 69:334-340.
- Elser, J.J., M.M. Elser, N.A. MacKay y S.R. Carpenter. 1988. Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. Limnol. Oceanogr. 33:1-14.
- Elser, J.J., N.C. Goff, N.A. MacKay, A.L. St. Amand, M.M. Elser y S.R. Carpenter. 1987. Species-specific algal responses to zooplankton: experimental and field observations in three nutrient-limited lakes. J. Plank. Res. 9:699-717.
- Elser, J.J. y C.R. Goldman. 1990. Experimental separation of the direct and indirect effects of herbivorous zooplankton on phytoplankton in a subalpine lake. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24:493-498.
- Gilbert, J.J. y K.G. Bogdan. 1984. Rotifer grazing: *In situ* studies on selectivity and rates, 97-133. En Meyers, D.G. y J.R. Strickler (Eds.), Trophic Interactions within Aquatic Ecosystems. AAAS Selected Symposium 85, Westview Press, Boulder, Colorado, U.S.A.
- Gliwicz, Z.M. 1975. Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19:1490-1497.
- Hall, D.J., S.T. Threlkeld, C.W. Burns y P.H. Crowley. 1976. The size-efficiency hypothesis and the size

- structure of zooplankton communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7:177-208.
- Hairton, N.G., F.E. Smith y L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Nat.* 94:421-425.
- Harris, G.P. 1986. *Phytoplankton Ecology. Structure, Function and Fluctuation.* Chapman and Hall, New York, 384 pp.
- Ilmavirta, V. 1980. Phytoplankton in 35 Finnish brown-water lakes of different trophic status. *Dev. Hydrobiol.* 3:121-130.
- Klaveness, D. 1990. Ecology of the Cryptomonadida: a first review, 105-133. En Sandgren, C.D. (Ed.) *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton.* Cambridge Univ. Press.
- Lampert, W. 1987. Feeding and nutrition in *Daphnia*: 143-192. En Peters, R.H. y R. De Bernardi (Eds.) *Daphnia.* Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 45, Verbania, Pallanza.
- Lampert, W., W. Fleckner, H. Rai y B.E. Taylor. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 31:478-490.
- Lehman J.T. 1980x. Nutrient cycling as an interface between algae and grazers in freshwater communities:251-263. En Kerfoot, W.C.(Ed.) *Ecology and Evolution of Zooplankton Communities.* Press of New England, Hanover.
- Lehman, J.T. 1980b. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 25:620-632.
- Lehman, J.T. 1984. Grazing, nutrient release, and their impacts on the structure of phytoplankton communities:49-72. En Meyers, D.G. Y J.R. Strickler (Eds.) *Trophic Interactions within Aquatic Ecosystems.* AAAS Selected Symposium 85, Westview Press, Boulder.
- Lehman, J.T. y C. Sandgren. 1985. Species-specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae. *Limnol. Oceanogr.* 30:34-46.
- Lehman, J.T. Y D. Scavia. 1982. Microscale patchiness of nutrients in plankton communities. *Science* 216:729-730.
- Margalef, R. 1983. *Limnologia.* Omega, Barcelona, 1010 pp.
- Modenutti, B.E. Y E.G. Balseiro. 1991. Zooplankton de cuerpos de agua del Sistema sur del Nahuel Huapi. *Biología Acuática* 15:134-135.
- Modenutti, B.E., E.G. Balseiro, y P.M. Cervellini. 1993. Effect of selective feeding of *Galaxias maculatus* (Salmoniforme, Galaxiidae) on zooplankton of a South Andes lake. *Aq. Sci.* 55/1:65-75.
- Queimaliños, C.P. 1993. Efectos de; zooplankton sobre la dinámica sucesional del fitoplancton en un ambiente lacustre andino. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 152 pp.
- Reynolds, C.S. 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, 365 pp.
- Reynolds, C.S., J.M. Thompson, A.J.D. Ferguson y S.W. Wiseman. 1982. Loss processes in the population dynamics of phytoplankton maintained in closed systems. *J. Plank. Res.* 4:561-600.
- Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert y A. Duncan. 1986. The PEG-Model of seasonal succession events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106:433-471.
- Sterner, R.W. 1986. Herbivores' direct and indirect effects on algal populations. *Science* 231:605-607.
- Sterner, R. W. 1989. The Role of Grazers in Phytoplankton Succession: 107-170. En Sommer, U. (Ed.) *Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities.* Springer-Verlag, New York.

Recibido: 15/12/93

Aceptado: 27/10/94