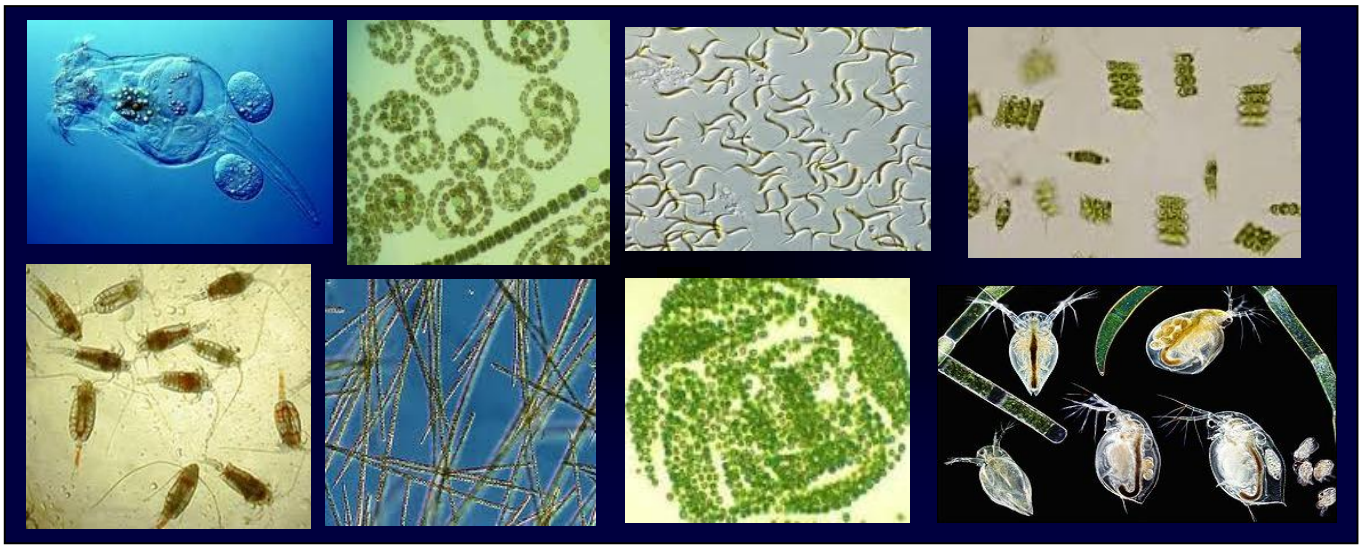
Tesina Licenciatura en Ciencias Biológicas

Pastoreo del zooplancton sobre Grupos Funcionales Basados en Morfología de fitoplancton



Maite Colina

Orientadores: Dra. Carla Kruk y Dr. Danilo Calliari

Tribunal: Dra. Gissell Lacerot

Montevideo junio 2013

Sección Limnología-IECA, Facultad de Ciencias-UdelaR

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable-MEC

Centro Universitario de la Región Este-CURE, Rocha, UdelaR

Índice de contenido

Resumen 3
Introducción 4
Grupos de zooplancton 5
Factores que afectan el pastoreo 5
Cantidad de alimento: respuestas funcionales 6
Calidad del alimento: características del fitoplancton 7
Clasificación de los organismos 8
Objetivos 10
Materiales y Metodología 11
a) Búsqueda Bibliográfica 11
b) Experimentos 13
Cultivos utilizados 13
D. magna - *Scenedesmus* sp. (grupo IV) 15
D. magna- Picocianobacterias (grupo I) 15
D. magna- *Microcystis* sp. (grupo VII) 15
Pseudodiaptomus sp.- *Scenedesmus* sp. (grupo IV) 15
c) Análisis de datos 16
Resultados 18
1) Caracterización de los grupos taxonómicos del zooplancton en relación al pastoreo 18
2) Preferencias alimenticias de cada grupo taxonómico de zooplancton 18
3) Respuestas funcionales 20
4) Resultados experimentales 21
Discusión 23
1) Caracterización de los grupos taxonómicos de zooplancton en relación al pastoreo 23
2) Preferencias alimenticias de cada grupo taxonómico del zooplancton 24
3) Determinación de Respuestas Funcionales 27
Conclusiones 30
Perspectivas 30
Bibliografía 32
Agradecimientos 36

Resumen

El pastoreo del zooplancton sobre el fitoplancton es la principal vía de transferencia entre niveles tróficos en los ecosistemas acuáticos y afecta significativamente la biomasa, composición, tamaños y dinámica del fitoplancton. Identificar los mecanismos por los cuales el zooplancton puede controlar al fitoplancton tiene una importancia fundamental para comprender el funcionamiento de los ecosistemas dulceacuícolas. Los rotíferos, copépodos y cladóceros se diferencian en los mecanismos de captura e ingestión del alimento, así como también en el efecto que pueden causar sobre el fitoplancton. Asimismo, el pastoreo es afectado por la abundancia y características del alimento (e.g., tamaño, presencia de espinas) y por la gran diversidad morfológica y fisiológica del fitoplancton. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la selectividad e intensidad del pastoreo de los principales grupos taxonómicos del zooplancton dulceacuícola. Se utilizó una organización funcional de la información, donde el zooplancton se agrupo en grupos taxonómicos (rotíferos, copépodos y cladóceros) y al fitoplancton en grupos funcionales basados en morfología (GFBM). La información analizada incluyó tasas de aclarado e ingestión y la concentración de alimento para al menos 60 casos representantes de cada grupo taxonómico obtenidas mediante una búsqueda bibliográfica sobre experimentos pastoreo. Se complementaron los resultados obtenidos realizando nuevos experimentos. De la comparación entre grupos de zooplancton se desprende que los cladóceros son los que alcanzan las mayores tasas de aclarado y los que podrían generar un mayor impacto sobre el fitoplancton por unidad de biomasa, con copépodos en segundo lugar. Tanto rotíferos como cladóceros desarrollan sus mayores tasas de aclarado cuando depredan sobre el fitoplancton del GFBM IV (tamaño medio, sin estructuras especializadas y con alta calidad como alimento). Para copépodos no fue posible identificar diferencias significativas en las tasas de aclarado frente a diferentes GFBM. Para la relación de tasa de ingestión en función de la disponibilidad de alimento fue posible ajustar la respuesta funcional de Tipo II tanto para rotíferos como cladóceros analizando en conjunto una amplia variedad de fitoplancton ofrecido como alimento. Para el caso de copépodos, no se lograron buenos ajustes combinando datos de diferentes tipos de alimento aunque si para los GFBM V y VI individualmente. Los experimentos realizados complementaron y reforzaron la información obtenida de la búsqueda. Con nuestro trabajo evidenciamos que la agrupación del zooplancton en grupos taxonómicos resume bien los rasgos que afectan al pastoreo. Al mismo tiempo la utilización de GFBM reflejó las preferencias alimenticias del zooplancton predecibles en función de los rasgos morfológicos del fitoplancton. Esto es de gran importancia para lograr sistematizar la información y generar indicadores que puedan ser utilizados en modelos para predecir la productividad y la respuesta a los cambios ambientales en un ecosistema.

Introducción

El zooplancton constituye la comunidad de heterótrofos que viven en suspensión en la columna de agua y se compone tanto de organismos herbívoros, como omnívoros y carnívoros, fundamentales por su rol central en la trasferencia de materia y energía en la trama trófica (Lampert & Sommer, 2007; Reynolds, 2006). El fitoplancton es la comunidad de organismos autótrofos que viven en suspensión en la columna de agua (Reynolds, 2006) de gran importancia en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos siendo responsable de la mitad de la producción primaria del planeta (Falkowski et al., 2003; Field et al., 1998). El consumo de fitoplancton por el zooplancton, conocido como pastoreo (grazing), es considerada la principal vía de transferencia de materia y energía a los niveles tróficos superiores en ecosistemas acuáticos (Hernández-Trujillo et al., 2007; Davis & Gobler, 2010) y tiene un rol fundamental en la transferencia de carbono a las capas profundas de la columna de agua (flujo vertical de carbono) (Turner, 2002). Asimismo, se reconoce que el pastoreo afecta significativamente la biomasa, la composición específica, los tamaños dominantes, y la dinámica del fitoplancton (Sommer, 1988; Reynolds, 2006; Anderson et al., 2010). En lagos someros, esto último se pone en evidencia durante las denominadas “fases de agua clara” donde la alta presión de pastoreo genera un mínimo en la densidad del fitoplancton causando un aumento drástico de la claridad del agua. Esto ocurre durante el verano a pesar de ser un período en el cual la disponibilidad de luz y nutrientes habilitan el máximo crecimiento del fitoplancton (Lampert & Sommer, 2007). Similares observaciones han permitido evidenciar como cambios en la estructura de la comunidad de zooplancton, como ser la distribución de tamaños se traducen en cambios en la estructura de la comunidad de fitoplancton, como por ejemplo los grupos y tamaños dominantes (Bergquist et al., 1985).

Comprender los factores que afectan la dinámica y la estructuración de las comunidades de productores primarios y secundarios en los sistemas dulceacuícolas permite la generación de modelos matemáticos que permitan predecir los niveles de productividad de un sistema y sus cambios frente a un disturbio (Fussmann & Blasius, 2005). A su vez habilita nuevas herramientas para elaborar planes de manejo frente a problemas de calidad de agua causados por crecimiento excesivo del fitoplancton (floraciones) que llegan a tener un impacto importante sobre la salud

ecosistémica y humana (Vidal & Britos, 2012; Méndez, 2006 Anderson et al., 2002). Una herramienta para el manejo de los ecosistemas acuáticos es la biomanipulación, entendida como la reestructuración de la comunidad biológica para la obtención de un cambio en el estado trófico del sistema (Perrow et al., 1997). Cuando la carga de nutrientes en un ecosistema dulceacuícola es alta y el fitoplancton es abundante la biomanipulación apunta a aumentar la depredación piscívora y disminuir la planctívora para controlar la densidad de fitoplancton y lograr una fase de agua clara constante (Sommer, 2008; Lammens et al., 1990; Perrow et al., 1997).

Grupos de zooplancton

Los grupos de metazoarios más representativos en el plancton de los cuerpos de agua dulce son los rotíferos y crustáceos, incluyendo estos últimos a cladóceros y copépodos (Lampert & Sommer, 2007; Reynolds, 2006). Estos grupos incluyen una gran variedad de especies con diferentes hábitos y preferencias alimenticias. Si bien tradicionalmente a la mayor parte de los organismos de estos grupos se los considera como “filtradores”, los mecanismos de captura e ingestión del alimento son variados, potencialmente provocando cada grupo un efecto diferente sobre la estructuración de la comunidad de fitoplancton (Reynolds, 2006). En general se reconoce que hay claras diferencias en referencia a los rangos de tamaño del alimento capturado entre estos grupos de zooplancton: los cladóceros serían los que abarcan un mayor rango de tamaño de presas, los rotíferos se alimentan sobre los más pequeños por su menor tamaño, y copépodos sobre los más grandes (Lampert & Sommer, 2007; Reynolds, 2006). Los copépodos incluso serían más selectivos que los restantes ya que son capaces de capturar las partículas de alimento individuales y tienen mecano o quimio-receptores (Hansen, 1994; Koehl & Strickler, 1981; Fuchs & Franks, 2010).

Factores que afectan el pastoreo

El pastoreo es afectado por las características de los zooplanctontes como la forma de alimentación y el tamaño), las características abióticas del medio como la temperatura y la luz (Bämstedt et al., 2000) y por características del alimento disponible incluyendo su cantidad y su calidad (Reynolds, 2006). Para poder cuantificar el efecto del zooplancton sobre el fitoplancton se utilizan diferentes indicadores (Tabla 1).

Tabla 1: Principales indicadores del pastoreo del zooplancton sobre el fitoplancton (Morales et al., 2009).

	Tasa de Ingestión (TI)	**Tasa de Aclarado (TA)**
Definición	Cantidad de alimento (partículas; biomasa) consumido por individuo por tiempo	Volumen de agua procesado (liberado de partículas de alimento) por individuo y por tiempo
Unidades	ngC - µgC/ ind. *día	ml/ ind.*día

Cantidad de alimento: respuestas funcionales

La relación entre la tasa de consumo de alimento por un organismo y la abundancia de dicho alimento resulta en un comportamiento de alimentación que puede ser descripto como una respuesta funcional (Holling, 1959; Bämstedt et al., 2000; Porter et al., 1983). La respuesta funcional del zooplancton se define como la tasa de ingestión por individuo del zooplancton, por unidad de tiempo en función de la densidad del alimento (Bämstedt et al., 2000), en este caso fitoplancton. Convencionalmente los patrones de respuesta funcional del zooplancton se clasifican en tres principales categorías (Gentleman & Neuheimer, 2008). Estas son: Tipo I donde se observa una relación directa entre la tasa de consumo y la concentración del alimento, con una saturación abrupta; Tipo II (Gentleman & Neuheimer, 2008), donde se observa un incremento lineal con llegada cóncava a la saturación y donde la saturación es progresiva; y Tipo III que muestra un patrón de aumento con forma sigmoide (Figura 1). De acuerdo a la bibliografía disponible la respuesta que se ajusta en la mayoría de los casos al plancton de agua dulce es la Tipo II de Holling (Gentleman & Neuheimer, 2008). Se pueden utilizar distintas ecuaciones para describir las respuestas funcionales, en el caso de la Tipo II se puede utilizar la misma ecuación que para las reacciones enzimáticas de Michaelis-Menten (Gentleman & Neuheimer, 2008). Para todos los casos la tasa de ingestión alcanza un máximo a una concentración que algunos autores llaman Concentración Límite Incipiente (CLI), en concentraciones superiores la tasa de ingestión se mantiene constante o disminuye por disminución de la actividad de alimentación o por rechazo del exceso de partículas (Martinez; Ginger, 2000).

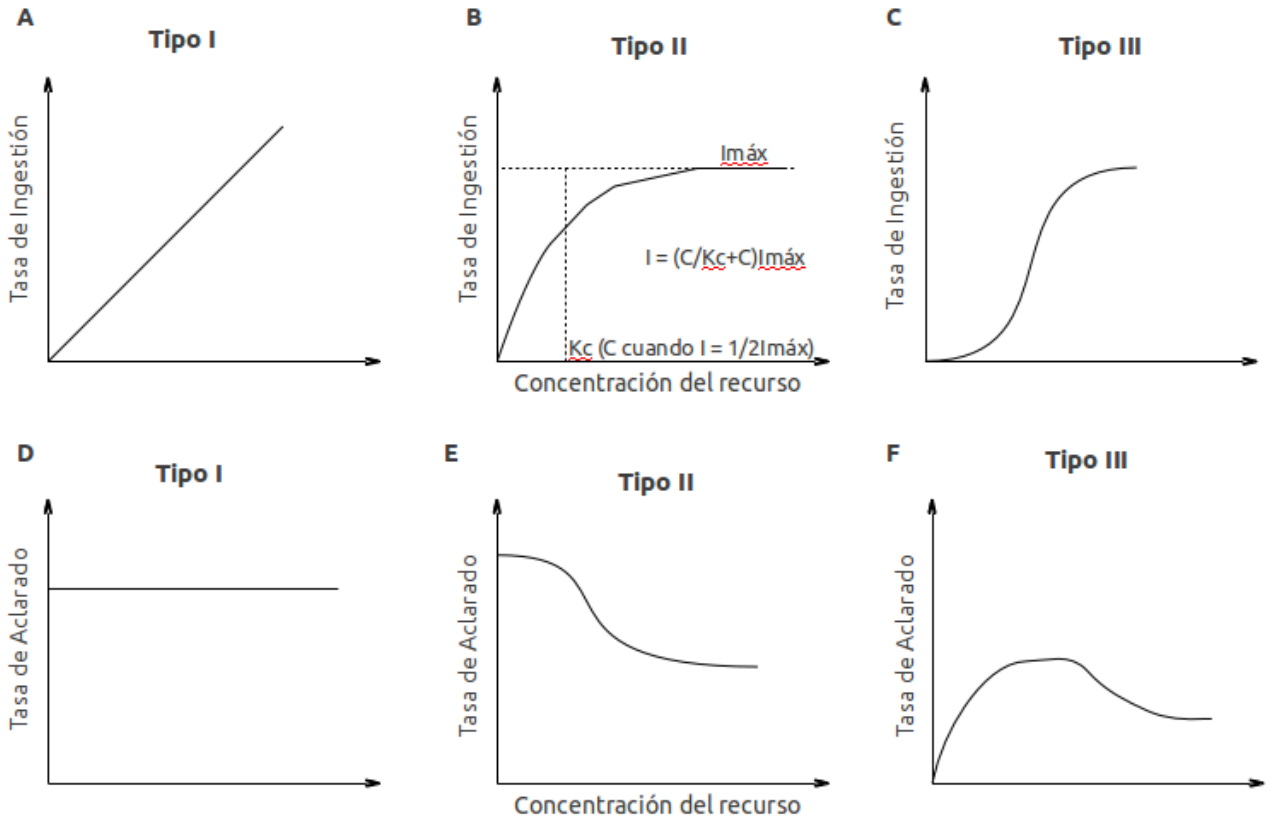


Figura 1. Curvas características de las respuestas funcionales, se observan las diferencias entre las relaciones de Tasa de Ingestión (A-C) y Tasa de Aclarado (D-F) en función de la disponibilidad de recurso. A) Tipo I linear; B) Tipo II ajustada a ecuación de tipo Michaelis-Menten donde I es la tasa de ingestión a una concentración dada, Imáx es la tasa máxima de ingestión, Kc es la constante media de saturación y C concentración del recurso; C) Tipo III sigmoide.

Calidad del alimento: características del fitoplancton

Las características del alimento como ser su tamaño (Bergquist et al., 1985) dimensión lineal máxima, presencia de espinas, mucílago, producción de toxinas, presencia de exoesqueleto de sílice (Bergquist et al., 1985; Hamm et al., 2003) y calidad nutricional (Sterner et al., 1993) entre otros, hacen a los organismos del fitoplancton más o menos palatables para el zooplancton (Reynolds, 2006; Kruk et al., 2010). Distintos autores han intentado establecer cuál es el tipo de fitoplancton mas palatable para distintos grupos de zooplancton a modo de lograr predecir las relaciones tróficas en un ambiente natural o el efecto de la biomanipulación. En este sentido se pueden encontrar en la bibliografía distintos coeficientes que intentan cuantificar una tasa de rechazo o selección positiva sobre el fitoplancton; tales coeficientes varían entre 0 (completo rechazo) y 1 (selección pasiva, "come todo lo que puede filtrar") (Sommer, 1988; Vanderploeg & Scavia, 1978).

Clasificación de los organismos

La variabilidad en las formas y tasas de alimentación de los organismos del zooplancton sumada a la gran diversidad de especies y características del fitoplancton, hacen difícil la predicción del pastoreo de distintas comunidades de zooplancton y de sus posibles efectos y control sobre distintas comunidades de fitoplancton (Kruk et al., 2010; Reynolds, 2006). Una forma de resumir la información es agrupar a los organismos. En esta propuesta se agrupará a los organismos de zooplancton en grandes grupos taxonómicos (rotíferos, copépodos y cladóceros) y a los de fitoplancton en Grupos Funcionales Basados en Morfología (GFBM; Kruk et al., 2010) (Figura 2). La utilización de grupos taxonómicos para el zooplancton se debe a que estos representan adecuadamente los rasgos (modo de alimentación, rangos de tamaños de presas) que caracterizan su pastoreo (Litchman et al., 2013; Barnett et al., 2007). La utilización de GFBM para el fitoplancton es más adecuada que el uso de grupos filogenéticos (e.g. cianobacterias, diatomeas) ya que las respuestas funcionales y en particular las características que afectan su consumo por el zooplancton se ven mejor reflejadas en términos morfológicos (Kruk & Segura, 2012). Por ejemplo entre los siete GFBM encontramos: el Grupo I que incluye organismos de pequeño tamaño y alta tasa de crecimiento, adaptados a una rápida captación de recursos y potencialmente susceptibles al consumo por zooplancton; Grupo III el cual está compuesto por filamentos largos, con alta relación superficie-volumen, aerótopos, incluyendo especies potencialmente tóxicas por lo cual se espera sean poco palatables para el zooplancton; Grupo IV formado por organismos de tamaño pequeño sin estructuras que dificulten su ingestión por lo que se espera presenten buenas cualidades como alimento; o el el Grupo VII integrado por organismos coloniales con mucílago y aerótopos, conteniendo especies potencialmente productores de toxinas que aportarían reflejen malas cualidades como alimento. Asimismo, la forma de organización de la información en grupos y no en especies facilita su aplicación en modelos matemáticos predictivos, para los cuales identificar los tipos de respuestas funcionales del zooplancton y sus preferencias alimenticias son claves (Fussmann & Blasius, 2005).

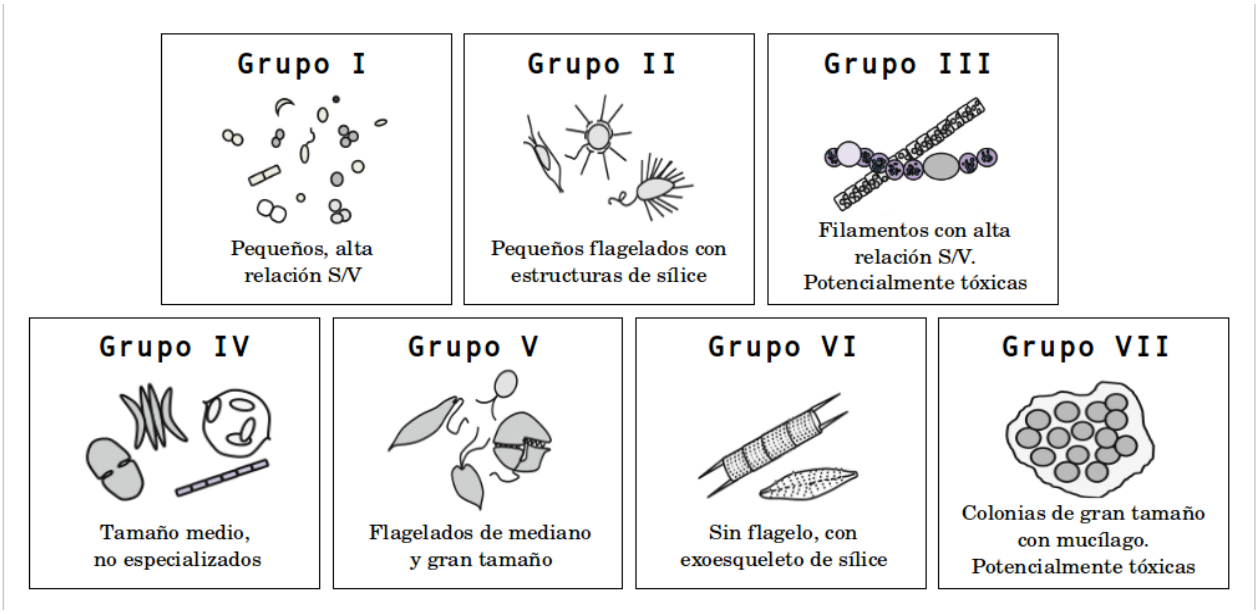


Figura 2: Esquema de los Grupos Funcionales Basados en Morfología (GFBM), indicando las principales características de cada uno. (S/V es la relación superficie-volumen).

Objetivos

El objetivo general de este trabajo fue caracterizar el pastoreo (preferencias alimenticias y respuestas funcionales) de los principales grupos taxonómicos del zooplancton dulceacuícola sobre GFBM de fitoplancton. Siendo los objetivos específicos:

a) determinar las principales características relacionadas al pastoreo de rotíferos, cladóceros y copépodos dulceacuícolas e identificar si existen diferencias claras entre ellos.

b) determinar las preferencias alimenticias (reflejadas en las tasas de aclarado) de rotíferos, cladóceros y copépodos sobre cada GFBM.

c) determinar las respuestas funcionales de rotíferos, cladóceros y copépodos combinando distintos GFBM y analizando cada uno de ellos.

Para cumplir los objetivos planteados se realizó una búsqueda bibliográfica de experimentos de pastoreo y se complementó la información encontrada con experimentos realizados en condiciones controladas.

Materiales y Metodología

a) Búsqueda Bibliográfica

Para lograr caracterizar el pastoreo de los tres grupos taxonómicos del zooplancton se realizó una búsqueda bibliográfica sistematizada sobre resultados experimentales de pastoreo de zooplancton sobre fitoplancton. A partir de la búsqueda mencionada se confeccionó una matriz de datos en LibreOffice Calc donde se incluyó información experimental sobre tasas máximas de aclarado e ingestión para especies de zooplancton dulceacuícola, así como la concentración de alimento a la cual fueron realizados los experimentos citados; el tipo de fitoplancton consumido y características del mismo (contenido de carbono y morfología). Las especies de zooplancton se clasificaron en grupos taxonómicos de zooplancton (rotíferos, cladóceros, copépodos) y las de fitoplancton en GFBM (Kruk et al., 2010).

Durante la búsqueda bibliográfica se seleccionaron únicamente aquellos trabajos donde las condiciones experimentales fuesen comparables, en este sentido se registró la temperatura a la cual se llevaron a cabo los experimentos, la duración de los mismos, el fotoperíodo (en horas luz), la densidad de zooplancton utilizada, etc. No se usaron datos de experimentos realizados *in situ* y se buscó que en todos los experimentos citados se utilizaran cultivos monoespecíficos de zooplancton y que los mismos se alimentaran sobre cultivos monoespecíficos de fitoplancton.

La búsqueda bibliográfica se diseñó de modo de cubrir al menos 60 datos para cada grupo taxonómico de zooplancton, y a su vez cubriendo la interacción de dichos grupos de zooplancton con la mayor parte de los siete GFBM de fitoplancton existentes (Tabla 2). En el caso del GFBM II no fue posible encontrar información sobre interacción con zooplancton en sistemas dulceacuícolas por lo cual quedó excluido de este trabajo y para el GFBM VI solo se encontró información para copépodos. Fueron analizados un total de 209 casos experimentales repartidos equitativamente entre los tres grupos del zooplancton (Tabla 2).

Tabla 2. Número de casos bibliográficos extraídos, número de especies de zooplancton (Spp. zoo) y fitoplancton (Spp. fito) citadas, GFBM del fitoplancton para los cuales se encontró información, número de citas por grupo taxonómico de zooplancton y rango de temperatura (en ºC) dentro del cual fueron llevados a cabo los experimentos.

	Casos	Spp. zoo	Spp. fito	GFBM	Rango temp. (ºC)	Citas
Rotíferos	68	10	9	I-III-IV-V-VII	19-25	7
Cladóceros	79	16	13	I-III-IV-V-VII	15-27	12
Copépodos	63	10	31	I-III-IV-V-VI-VII	5-24	10

Para poder comparar la información sobre tasas de ingestión y aclarado, así como sobre las concentraciones de fitoplancton utilizadas en experimentos de diferentes estudios fue necesario realizar conversiones entre contenido de carbono y número de células de fitoplancton. Las conversiones de número de células a contenido de carbono (o viceversa) se realizaron en base a la relación entre el volumen celular y el contenido de carbono para cada grupo filogenético de fitoplancton. Para diatomeas, clorofitas, crisofitas y dinoflagelados se utilizaron las relaciones plantadas por Menden-Deuer & Lessard (Menden-Deuer & Lessard, 2000), donde:

Diatomeas: $\log(pgC/cel) = 0{,}287 + 0{,}811\log(Vol(um3))$

Clorofitas: $\log(pgC/cel) = 0{,}094 + 1{,}088\log(Vol(um3))$

Crisofitas: $\log(pgC/cel) = 0{,}020 + 1{,}218\log(Vol(um3))$

Dinoflagelados: $\log(pgC/cel) = 0{,}443 + 0{,}864\log(Vol(um3))$

donde log = logaritmo en base 10; cel= células; Vol= volumen)

Para cianobacterias se utilizó la relación planteada por Roacha & Duncan (1985) (Montagnes et al., 1994):

$y = ax^b$

donde y= contenido de carbono en picogramos/célula; x= volumen celular (µm^3), a es una contante (0,120) b es otra constante (1,051)).

Para los volúmenes celulares se intentó tomar el dato provisto en el trabajo original para evitar sobre o subestimar las concentraciones al convertir las unidades; cuando no fue posible acceder al dato exacto del volumen celular usado en los experimentos se calculó el mismo a partir del ESD (*equivalent spherical diameter*, o diámetro esférico equivalente) con la fórmula:

$V(um3) = 4/3\,\Pi r^3$ siendo el radio (r) 1/2 del ESD.

En los casos en que ni el volumen celular ni el ESD puedo ser obtenido de la cita se buscó un valor promedio del volumen celular para la especie en consideración en una base de datos de C. Kruk (pers. comm).

Se realizaron también conversiones de la tasa de aclarado a tasa de ingestión y viceversa, para tales cálculos se usó la siguiente relación, donde la concentración de fitoplancton fue la concentración inicial para cada experimento:

$$Tingestión(cel/ind.d) = Concentraciónfito.(cel/ml) \cdot Taclarado(ml/ind.d)$$

Con la información recabada con la búsqueda bibliográfica se logró definir mejor las condiciones experimentales (volumen, luz, duración, densidades de fitoplancton y zooplancton) para la realización de los experimentos que se detallan a continuación.

b) Experimentos

Para complementar los resultados obtenidos de la búsqueda bibliográfica se llevaron a cabo experimentos de pastoreo donde se incubó uno o dos individuos de zooplancton con una suspensión monoespecífica de fitoplancton. Se utilizó una especie representante de cladóceros (*Daphnia magna*) en combinación con 3 GFBM (grupo I: especie de pico-cianobacteria, VI: *Scenedesmus sp*. y VII: *Microcystis sp*.), donde se esperaba observar claras diferencias en su palatabilidad. Se eligió hacer los experimentos con cladóceros por ser un grupo representativo del plancton de agua dulce cuyo mantenimiento en cultivos de laboratorio y su manipulación para los experimentos es sencilla. Posteriormente se realizó un experimento con una especie de copépodo Calanoide *(Pseudodiaptomus sp.*) sobre el GFBM IV (*Scenedesmus sp*.).

Cultivos utilizados

Los individuos de *D. magna* utilizados se obtuvieron a partir de cultivos mantenidos en sala de cultivo del laboratorio de Limnología y CURE-Rocha por la estudiante de Magíster Carmela Carballo. Los individuos de *Pseudodiaptomus sp.* fueron colectados en el campo (Laguna de Rocha). Para su mantenimiento los cultivos fueron alimentados con microalgas *Scenedesmus sp.*

mantenidas en el laboratorio. Todos los cultivos de fitoplancton utilizados fueron mantenidos en la Sección Limnología de Facultad de Ciencias y en el CURE-Rocha.

Los experimentos se realizaron en botellas de vidrio de 250ml las cuales fueron expuestas a luz y fotoperíodo natural y a temperatura constante (23ºC). Los experimentos se realizaron a más de una concentración de alimento para cada combinación de zooplancton-fitoplancton, utilizando en cada concentración (tratamiento) tres réplicas (con presencia del predador) y tres controles (sin la presencia del predador). Las suspensiones experimentales de microalgas se prepararon por dilución serial de los cultivos, y se corroboraron las concentraciones exactas de cada tratamiento previo al inicio del experimento mediante analizador de partículas (Elzone II 5390). Dichas diluciones se prepararon con 2 litros de agua declorada y filtrada por filtro mili-Q, y se le agregó el volumen de cultivo de fitoplancton necesario para la dilución deseada, así como la concentración de nutrientes necesaria para permitir el crecimiento de las células durante la incubación. De cada dilución inicial (stocks) se reservaron 50ml fijados con lugol.

La determinación del número de individuos de zooplancton por botella se basó en que la capacidad de aclarado total se encontrara entre un 20 y un 40% del volumen del contenedor (para lo cual también se usó la información obtenida en la búsqueda bibliográfica), para los experimentos de *D. magna* se colocó un solo individuo por botella y para los de *Pseudodiaptomus sp.* se colocaron dos individuos por botella. Cada individuo experimental fue seleccionado bajo lupa binocular utilizando sólo adultos de talla similar. Cada botella experimental se completó al ras con la dilución de microalgas y se selló de modo de no dejar aire dentro del mismo. Cada 4-6 horas las botellas fueron rotadas manualmente para minimizar la sedimentación de las algas y asegurar una distribución homogénea de la suspensión. Transcurridas 20 horas se observó que en en cada réplica el zooplancton se encontrara con vida. Luego se abrió cada botella y se filtró por filtro de 50µm para separar el zooplancton reservando la dilución con fitoplancton. Los controles también fueron filtrados a modo de dar el mismo tratamiento a todas las botellas. Un volumen de 50ml de cada botella (réplicas y controles) fueron medidos en el analizador de partículas (equipado con tubo de orificio de 95 micras) obteniendo así las concentraciones finales y controles de cada experimento, un volumen similar fue fijado con lugol y reservado.

***D. magna* - *Scenedesmus* sp. (grupo IV)**

Se prepararon 30 botellas experimentales para cubrir 5 densidades de *Scenedesmus sp.,* a fin de obtener la respuesta funcional. Tanto en este caso como en los experimentos restantes las densidades de alimento fueron seleccionadas en base a la información de la literatura y experimentos piloto buscando cubrir el gradiente de alimento correcto, desde la mínima concentración para que los organismos de zooplancton desarrollen su actividad de alimentación hasta un máximo que evidencie una clara saturación de la respuesta funcional (Porter et al., 1982). Se prepararon 5 stocks de diluciones con 5 densidades de alimento: 20, 200, 500, 1000 y 5000 µgC/l.

***D. magna*- Picocianobacterias (grupo I)**

Se prepararon 30 botellas, con 5 densidades de alimento para lo que se prepararon 5 stocks con las diluciones de alimento: 20, 100, 300, 800 y 4500 µgC/l. El seguimiento y tratamiento de muestras se hizo igual al caso de D. magna - Scenedesmus sp..

***D. magna*- *Microcystis* sp. (grupo VII)**

Se prepararon 12 botellas, con 2 densidades de alimento 100 y 500 µgC/l. Dado el tamaño de las colonias no fue posible pasar muestras del cultivo por el analizador de partículas y las concentraciones deseadas se lograron separando las colonias bajo lupa binocular. Se estimó por conteo al microscopio óptico el número de células de una colonia de *Microcystis sp.* del cultivo a utilizar, y el volumen de dicha colonia. Se calculó el contenido de carbono para una célula individual utilizando la relación establecida para cianobacterias por Roacha & Duncan (1985) (Montagnes et al., 1994) y con la relación de cantidad de células por unidad de volumen se obtuvieron los µgC de una colonia de *Microcystis sp.* Para llegar a las concentraciones experimentales se midieron, contaron y separaron bajo lupa binocular la cantidad de colonias necesarias y se colocaron directamente en las botellas experimentales. Finalizadas las 20hrs se abrieron las botellas, se retiró el zooplancton y se filtró por 63µm, las colonias que fueron retenidas en el filtro se separaron para medir y contar bajo lupa binocular. La porción que atravesó el filtro se midió inmediatamente en el analizador de partículas.

***Pseudodiaptomus* sp.- *Scenedesmus* sp. (grupo IV)**

Se prepararon 18 botellas experimentales, con tres densidades de alimento diferentes: 20, 200, 500 µgC/l. El tratamiento de muestras se hizo igual que para el caso de D. magna - Scenedesmus

sp..

Todas las concentraciones de los cultivos de fitoplancton (exceptuando el experimento con el grupo VII) fueron determinadas con el analizador de partículas presente en el CURE-Rocha, que con la configuración utilizada permite cuantificar y medir el volumen individual de partículas en un rango de 2 a 60 micras (ESD). En esta instancia las muestras fueron analizadas sin fijar. En todos los casos las concentraciones finales fueron fijadas con lugol para su conteo en microscopio óptico invertido mediante método de Utermhöl (1958).

En cada caso finalizados los experimentos se estimaron las tasas de ingestión y aclarado para cada concentración de alimento.
Inicialmente se estimó la tasa de aclarado a partir de la relación:

$$TA = \frac{V}{nºind * tiempo} * \ln[(promedioCc)/Ce]$$

donde V es el volumen experimental, Ce es la concentración final de fitoplancton de la botella experimental, Cc es la concentración final en la botella control, nº ind. es el número de herbívoros y el tiempo es la duración en horas del experimento.

Luego la tasa de ingestión se estimó como la relación:

$$TI = Cm * TA$$

siendo Cm la concentración experimental promedio, que se calcula como:

$$e^{[(lnCi+lnCf)/2]}$$

siendo Ci la concentración inicial y Cf la concentración final en las botellas con zooplancton.

c) Análisis de datos

c.i) Datos de la búsqueda bibliográfica: inicialmente se realizaron gráficos de boxplot para comparar las tasas máximas de aclarado y tamaño individual entre grupos taxonómicos de zooplancton. Luego para cada grupo de zooplancton se compararon las tasas máximas de aclarado en función del GFBM del fitoplancton. Se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis para identificar

diferencias significativas y se aplicaron pruebas de *post-hoc* para identificar las diferencias entre niveles particulares. Por otro lado se ajustaron curvas de respuesta funcional Tipo II a las relaciones entre tasa de ingestión y concentración del recurso para cada grupo taxonómico de zooplancton. A partir de dichos justes se estimaron los siguientes parámetros: tasa máxima de ingestión (Imáx), constante media de saturación (kc) y concentración límite incipiente (CLI) como el doble de kc.

Para el caso especial de los copépodos se buscó reorganizar los datos obtenidos por características propias del zooplancton (género, tamaño, tasas de aclarado e ingestión) o por las condiciones experimentales (concentración del fitoplancton, temperatura, densidad de zooplancton, etc) a fin de encontrar una relación entre dichos factores y el GFBM del fitoplancton consumido. Para este fin se realizaron análisis de clasificación jerárquicos en el programa estadístico Past. Se utilizaron grupos pareados y medida de similaridad de Bray-Curtis, para testear la importancia de las agrupaciones se realizaron Bootstrap con N=100.

c.ii) Datos experimentales: primero se corroboró si los mismos presentaban una distribución normal y homogeneidad de varianza. En caso de no cumplir con estos supuestos se intentó transformar los datos, si aun así no resultaron parametrizables se aplicaron pruebas no paramétricas de medias Kruskal-Wallis. En cualquiera de los casos para finalizar se aplicaron test *post-hoc* para analizar las diferencias entre niveles particulares. Finalmente se construyeron las curvas de respuesta funcional y se estimaron sus parámetros buscando ajustar la respuesta funcional de Tipo II en los casos que resultase posible.

c.iii) Complementando los datos de la búsqueda bibliográfica con los datos experimentales: en conjunto con los datos de la búsqueda bibliográfica y las tasas medidas experimentalmente se realizó una ponderación de la tasa de aclarado individual en base a los promedios de la tasa de aclarado de cada grupo taxonómico de zooplancton sobre cada GFBM de fitoplancton. La finalidad de dicha ponderación fue resumir la capacidad potencial de cada grupo taxonómico de zooplancton de impactar sobre cada GFBM. Se asignaron valores entre 0 y 1 en base a una regla de tres donde se tomó como valor 1 la tasa de aclarado más alta sobre cada GFBM.

Resultados

1) Caracterización de los grupos taxonómicos del zooplancton en relación al pastoreo

Se encontraron diferencias significativas tanto en el tamaño individual de los componentes de cada grupo taxonómico del zooplancton (χ^2_2= 99,14; p < 0,001), como en las tasas de aclarado desarrolladas por cada uno de ellos (χ^2_2= 49,93; p < 0,001). Cladóceros y copépodos fueron los grupos con mayores tamaños individuales (con un promedio de 1,08mm y 1,02mm respectivamente) y a la vez donde encontramos las mayores tasas de aclarado (Figura 3). Para rotíferos el tamaño promedio fue de 0,17mm.

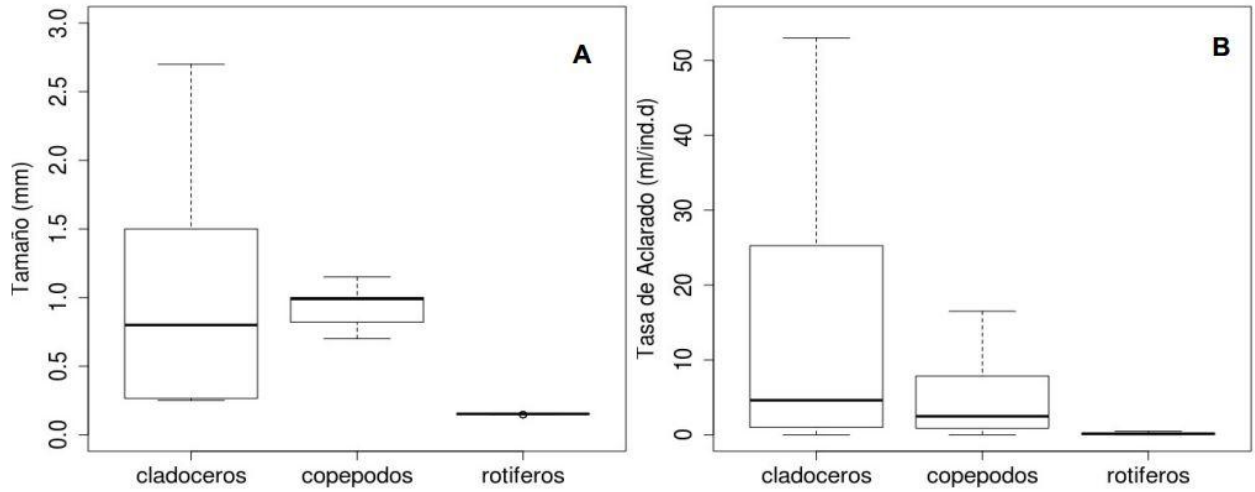


Figura 3: A) Boxplot del tamaño (en mm) de los individuos del zooplancton por grupo taxonómico. B) Boxplot de la tasa de aclarado (en ml/individuo.día) de los grupos taxonómicos del zooplancton. En ambos casos la línea horizontal oscura es la mediana de los datos, el rectángulo abarca el 1er y 3er cuartil y la línea punteada vertical representa el rango de distribución; no se incluyen los datos alejados más de 1,5 veces por encima del cuartil.

2) Preferencias alimenticias de cada grupo taxonómico de zooplancton

Los rotíferos mostraron diferencias en la tasa de aclarado frente a los distintos GFBM (χ^2_4=34,79; p < 0,001). Afectaron en mayor medida a los GFBM I y IV siendo los GFBM III, V y VII los que sufrieron menores tasas de aclarado. Al igual que los rotíferos los cladóceros mostraron diferencias significativas en sus tasas de aclarado frente a los diferentes GFBM (χ^2_4=32,33; p < 0,001). En este caso el GFBM IV fue el más afectado por cladóceros siendo la tasa de aclarado sobre este grupo significativamente más alta que sobre el resto. En el caso de copépodos no fue posible identificar tasas de aclarado significativamente distintas para ninguno de los GFBM analizados (χ^2_5= 9,98; p >

0,07). Las tasas de aclarado fueron equivalentes entre los grupos I, III, V y VI (Figura 4).

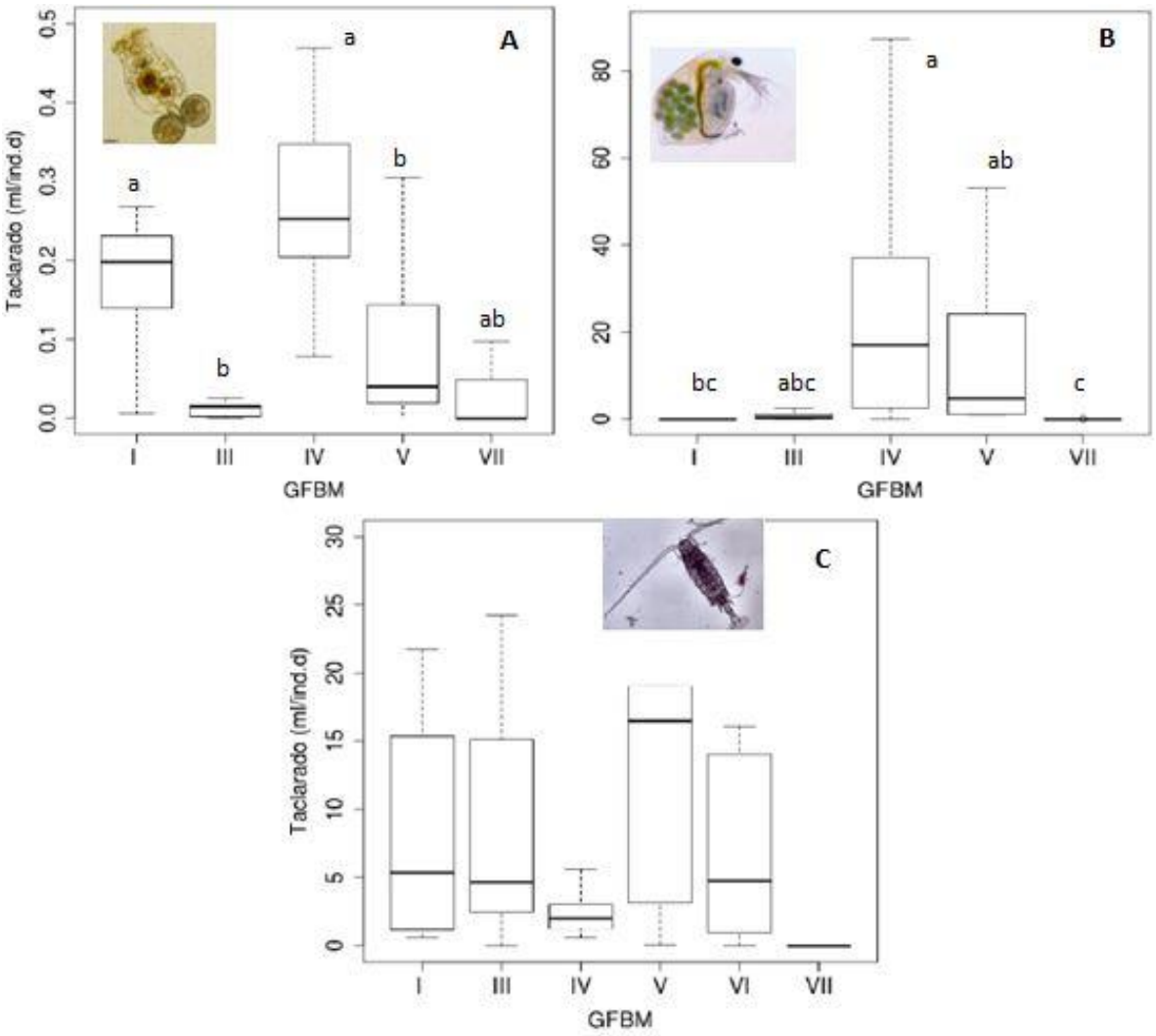


Figura 4: Tasa de aclarado (en ml/individuo por día) sobre GFBM del fitoplancton para rotíferos (A); cladóceros (B) y copépodos (C). Para (A) y (B) se indican con letra minúscula los subgrupos identificados con el análisis *post-hoc*. La línea horizontal oscura es la mediana de los datos, el rectángulo abarca el 1er y 3er cuartil y la línea punteada vertical representa el rango de distribución; no se incluyen los datos alejados más de 1,5 veces por encima del cuartil.

Se logró realizar una ponderación de la tasa de aclarado de cada grupo taxonómico de zooplancton sobre cada GFBM de fitoplancton, promediando tanto las tasas extraídas de la bibliografía como las obtenidas experimentalmente. Se obtuvo que la mayor tasa de aclarado sobre los GFBM I, IV y V es ejercida por Cladóceros, mientras que sobre los GFBM III y VI la mayor tasa de aclarado es ejercida por Copépodos (Tabla 3).

Tabla 3: Ponderación de la tasa de aclarado de cada grupo taxonómico de zooplancton sobre cada GFBM. Entre paréntesis se indica el promedio de la tasa de aclarado (en ml/ind.d) sobre cada GFBM. Se agrega en la tabla la tasa máxima de crecimiento (µmax) de cada GFBM (Segura et al., 2012).

	GFBM I	GFBM III	GFBM IV	GFBM V	GFBM VI	GFBM VII
µmax (días^{-1})	2,08	0,67	1,49	0,89	0,93	0,94
Rotíferos	**0** (0,20)	**0** (0,00)	**0** (0,30)	**0** (0,10)	-	**0** (0,00)
Cladóceros	**1** (71,50)	**0** (0,80)	**1** (64,70)	**1** (22,70)	-	**0** (0,00)
Copépodos	**0** (6,60)	**1** (14,90)	**0,1** (10,20)	**0,7** (16,40)	**1** (9,50)	**0** (0,00)

3) Respuestas funcionales

Tanto para rotíferos como para cladóceros se pudo ajustar la respuesta funcional de Tipo II a la relación entre la tasa de ingestión y la concentración de alimento, tanto combinado todos los GFBM como eligiendo los preferidos de acuerdo con sus tasas de aclarado (Tabla 4). En el caso de rotíferos el ajuste para todos los grupos juntos tuvo un R^2 = 0,87 ($p < 0,0001$). Al ajustar la respuesta funcional de Tipo II utilizando únicamente los datos de los grupos más palatables se obtuvo: para el grupo I un nivel de ajuste de R^2 = 0,96 (p =0,24); y para el grupo IV un nivel de ajuste de R^2 = 0,89 (p = 0,60). Para Cladóceros el nivel de ajuste de la respuesta funcional combinando todos los GFBM fue de R^2 = 0,90 ($p < 0,0001$) (Figura 5). El ajuste de la respuesta funcional utilizando únicamente los datos del grupo IV (el más palatable) fue muy bueno con un R^2 = 0,95 ($p < 0,0001$).

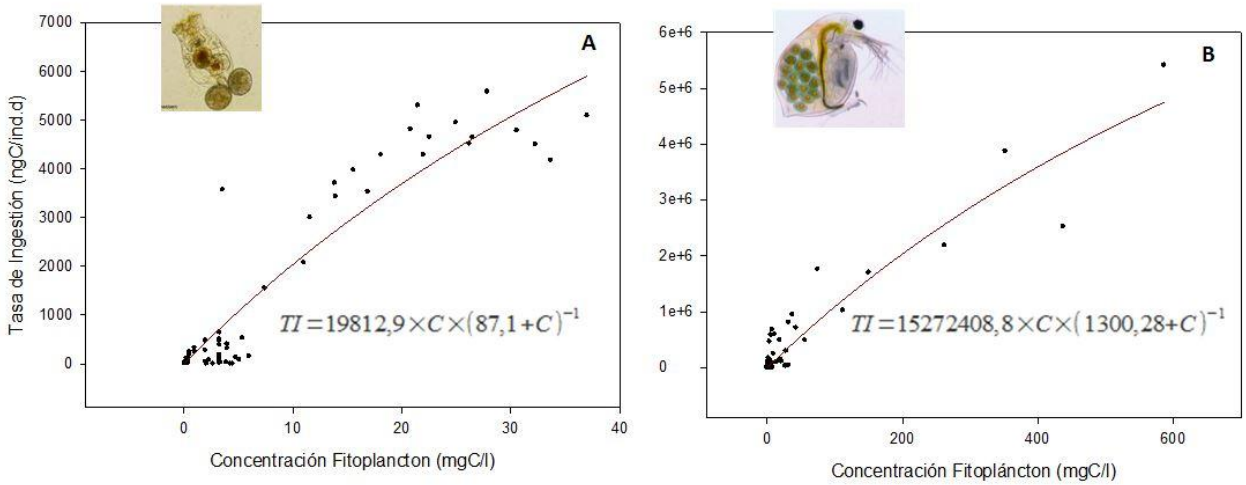


Figura 5: Tasa de ingestión (en ngC/individuo por día) en función de la concentración de fitoplancton (en µgC/litro) para rotíferos (A) y cladóceros (B). Se ajusta para ambos casos la respuesta funcional Tipo II.

Al analizar en conjunto los datos de todas las especies de copépodos no se logró un buen ajuste de la respuesta funcional Tipo II combinando todos los GFBM (R^2 = 0,19). Tampoco fue posible encontrar una relación agrupando a los copépodos de distintas maneras por sus características

propias (género-especie, tamaño, tasas de aclarado o ingestión) o por características de las condiciones experimentales (temperatura, densidad del zooplancton, concentración del alimento) mediante los análisis de clasificación jerárquica en el programa estadístico Past. Sin embargo, fue posible ajustar la respuesta funcional de los copépodos en conjunto sobre los grupos más palatables: se obtuvo un buen ajuste sobre el GFBM V (R^2 = 0,89; $p < 0,01$) y sobre el GFBM VI (R^2 = 0,88; $p < 0,005$). Frente al GRFM VI la tanto la tasa máxima de ingestión como Kc y la CLI fueron mayores que frente al GFBM V (Figura 6). No se logró realizar el ajuste utilizando los datos del grupo III (Tabla 4).

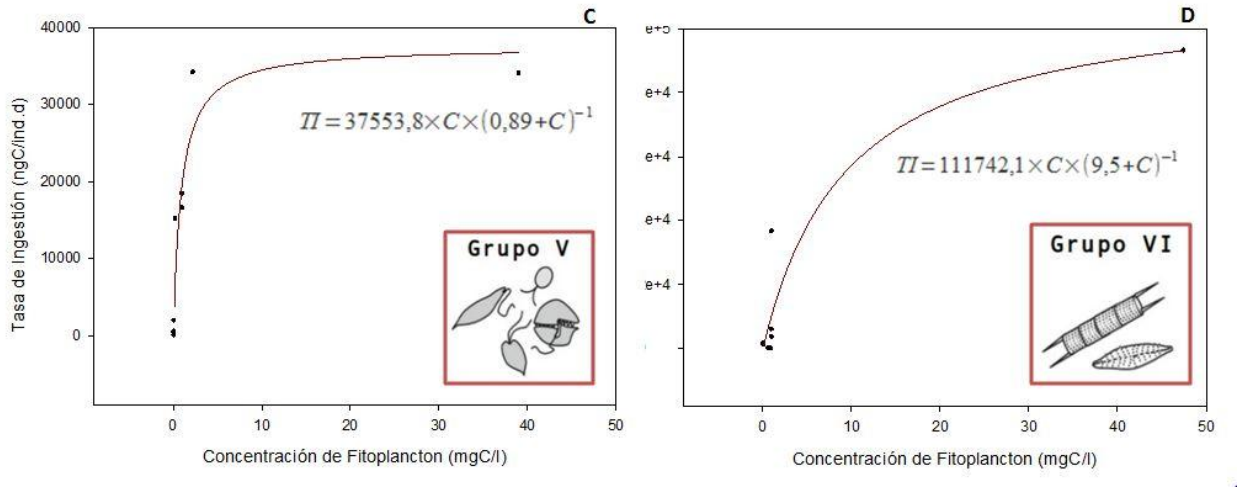


Figura 6: Tasa de ingestión (en ngC/individuo por día) en función de la concentración de fitoplancton (en µgC/litro) para copépodos sobre GFBM V (A) y sobre el GFBM VI (B). En ambos casos se ajusta la respuesta funcional Tipo II.

Tabla 4. Comparación de la CLI (Concentración Límite Incipiente) en µgC/l de los ajustes a respuesta funcional Tipo II de los distintos grupos taxonómicos frente a todos los GFBM juntos o sobre los de mayor tasa de filtración. Se indica NS cuando los ajustes no fueron significativos y NP cuando el GFBM no es de preferencia.

Grupo zoo	Todos los GFMB	I	IV	V	VI	III
Rotíferos	174.2	35.84	1.50	NP	NP	NP
Cladóceros	2600	NP	2068	NS	NP	NP
Copépodos	NS	NP	NP	1.79	19	NS

4) Resultados experimentales

Se logró un muy buen ajuste de la respuesta funcional Tipo II para el caso de *D. magna* - *Scenedesmus sp.* (grupo IV) con un R^2 = 0,90 y la CLI fue de 23339µgC/l (Figura 7), lo cual

concuerda con lo obtenido en los ajustes con los datos de la búsqueda bibliográfica.

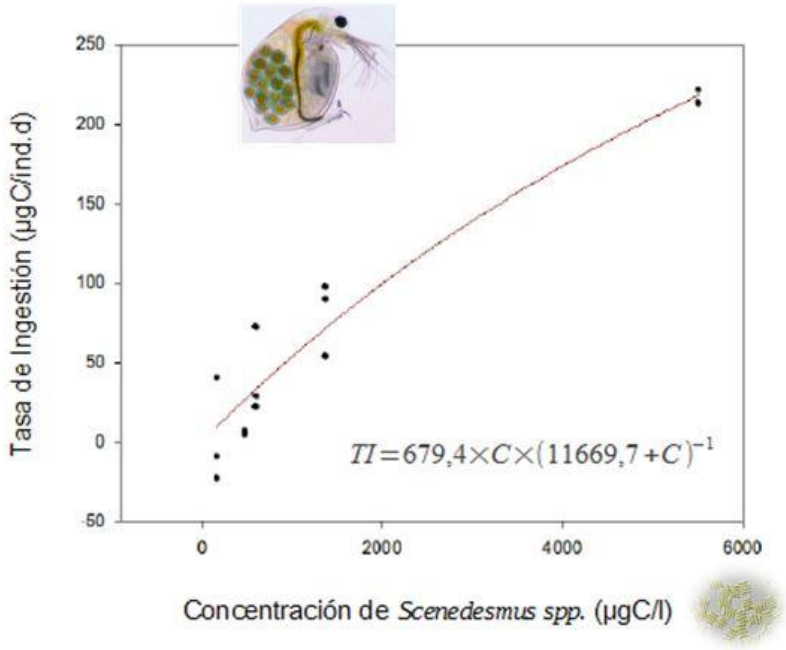


Figura 7: Tasa de ingestión (en µgC/individuo por día) en función de la concentración de *Scenedesmus sp.* (en µgC/litro) para *Daphnia magna.* Se ajusta la respuesta funcional Tipo II.

No se obtuvo una curva a la cual fuese posible ajustar la respuesta funcional de Tipo II para *D. magna* - Picociano (grupo I). Las tasas de ingestión fueron de 2,4 a 248,1µgC/ind.d, con un promedio de 33,9µgC/ind.d. La tasa promedio de ingestión para *D. magna- Microcystis sp.* (grupo VII) fue nula siendo concordante con lo obtenido en la búsqueda bibliográfica. Para el caso de *Pseudiodiaptomus sp.- Scenedesmus* (grupo VI) el rango de tasas de ingestión fue de 0,16 a 6,44µgC/ind.d con un promedio de 2,42µgC/ind.d. Si bien no se ajustó una curva de respuesta funcional se observó una leve tendencia a aumentar la tasa de ingestión con la concentración de alimento.

Discusión

Se logró cumplir con el objetivo general de este trabajo al caracterizar el pastoreo (preferencias alimenticias y respuestas funcionales) de los principales grupos taxonómicos del zooplancton dulceacuícola sobre GFBM del fitoplancton. La clasificación de las especies de zooplancton en grupos taxonómicos reflejó diferencias claras en su pastoreo y permitió identificar preferencias por algunos GFBM particularmente para rotíferos y cladóceros. La utilización de GFBM para agrupar a los organismos del fitoplancton también reflejó preferencias del zooplancton predecibles en función de los rasgos morfológicos del fitoplancton, como por ejemplo la dificultad en el consumo por parte de rotíferos y cladóceros de fitoplancton con paredes de sílice o formas filamentosas. Estos resultados apoyan la idea de que agrupar a los organismos en GFBM es útil a la hora de describir las relaciones tróficas entre fitoplancton y zooplancton dulceacuícola (Segura et al., 2012; Kruk et al., 2010).

1) Caracterización de los grupos taxonómicos de zooplancton en relación al pastoreo

Del análisis realizado en este trabajo se observa que los grupos taxonómicos de zooplancton que desarrollan las mayores tasas de aclarado son cladóceros y copépodos. Varios mecanismos podrían explicar estas diferencias, entre ellos el tamaño corporal y la forma de alimentación de los organismos (Litchman et al., 2013; Barnett et al., 2007; Ramos-Jiliberto, 1995). Los cladóceros y copépodos fueron los que presentaron los mayores tamaños individuales, mientras que los tamaños promedio de rotíferos resultan ser un 15% del tamaño de cladóceros y un 16% del de copépodos. Algunos autores han demostrado la existencia de un escalamiento de la tasa de aclarado con el tamaño corporal de la gran mayoría de los cladóceros, especialmente los del género *Daphnia* donde el tamaño corporal podría explicar entre el 60 y el 80% de las variaciones en las tasas de aclarado, siendo la temperatura un factor secundario (Mourelatos & Lacroix, 1990; Barnett et al., 2007). Esta marcada relación entre el tamaño y la tasa de aclarado para cladóceros podría explicar lo observado en nuestro trabajo donde encontramos que las medias de los tamaños y las tasas de aclarado de cladóceros y copépodos tienen valores muy similares. Sin embargo, sería necesario hacer un estudio de la relación entre las tallas y tasas de aclarado individuales de los zooplanctontes.

Nuestros resultados se basaron en experimentos realizados en laboratorio. Para utilizar esta información para describir los efectos de las comunidades naturales de zooplancton es necesario tener presente la información de las abundancias relativas de los diferentes grupos de fitoplancton y zooplancton en el ambiente. Los organismos más pequeños son los más abundantes (White et al., 2007; Rodríguez, 2005) y tienen mayores tasas de crecimiento poblacional (Litchman et al., 2013). En este sentido, si analizáramos el pastoreo a nivel poblacional o comunitario las tasas de aclarado o ingestión relativas de los rotíferos podrían ser mayores que las de cladóceros o copépodos ejerciendo un efecto mayor (mayor presión de pastoreo) sobre la comunidad de fitoplancton que el zooplancton de mayor tamaño. La presión de pastoreo ejercida por cada grupo taxonómico de zooplancton dependerá entonces de su abundancia relativa en el ecosistema a estudiar. En general, esta bien establecido en la literatura que para lagos templados son los cladóceros de gran tamaño (género *Daphnia*) los que finamente ejercen mayor presión de pastoreo ya que combinan altas tasas individuales y abundancias importantes (Brooks & Dodson, 1965; Meerhoff et al., 2007; Martinez et al., 2000). En los lagos subtropicales dominarían los cladóceros pequeños y la presión de pastoreo ejercida por ese grupo no sería claramente dominante (Meerhoff et al., 2007).

2) Preferencias alimenticias de cada grupo taxonómico del zooplancton

La agrupación del fitoplancton en Grupos Funcionales Basados en Morfología (GFBM; Kruk et al., 2010) permitió analizar a grandes rasgos la influencia combinada de las características morfológicas del fitoplancton (presencia de espinas, mucílago, MLD, paredes de sílice, etc.) sobre las tasas de aclarado desarrolladas por el zooplancton. En este sentido, fue posible caracterizar las tasas de aclarado de los tres grupos taxonómicos del zooplancton sobre los GFBM I, III, IV, V y VII. En el caso de copépodos también sobre el GFBM VI. No se encontró información de experimentos de pastoreo con el GFBM II para ninguno de los tres grupos de zooplancton por lo que no pudimos estudiar su relación con el zooplancton.

Se observó que las tasas de aclarado resultan significativamente más altas cuando tanto rotíferos como cladóceros se encuentran en presencia de los GFBM I y IV respectivamente. El grupo funcional IV está formado por organismos de tamaño medio (MLD > 20µm y < a 60µm), sin estructuras que puedan dificultar su manipulación (mucílago, espinas, paredes de sílice, etc.) (Kruk

et al., 2010). Asimismo, tienen una muy buena calidad nutricional tanto para cladóceros (Sterner et al., 1993) como para rotíferos (Rothhaupt, 1995) por su contenido de ácidos grasos y de fósforo siempre que no se encuentre limitado por el mismo (Sterner et al., 1993; Boersma, 2000). La combinación de su forma y calidad nutricional los hacen un alimento muy adecuado (Brito et al., 2006).

Rotíferos y cladóceros se diferenciaron en cuanto a sus preferencias por el GFBM I, siendo aclarado significativamente en relación a los demás GFBM solo por los primeros. El GFBM I se compone de fitoplancton de pequeño tamaño y alta relación superficie/volumen, con altas tasas de crecimiento y altas abundancias. No presentan ninguna estructura que pueda dificultar su ingestión (Kruk et al., 2010), razón por la cual podrían ser considerados un buen alimento para organismos filtradores. La diferencia en las preferencias sobre el grupo I entre rotíferos y cladóceros podría deberse a las relaciones de tamaño predador – presa (Hansen, 1994). Para los filtradores existe un rango óptimo de tamaño del alimento en el cual las tasas de aclarado son máximas (Fuchs & Franks, 2010; Wirtz, 2012). Tanto las presas muy grandes como las muy pequeñas son difícilmente retenidas por el aparato filtrador (Rubenstein & Koehl, 1977). Como ya se mencionó los cladóceros se caracterizaron por tener mayores tallas corporales que los rotíferos, el pequeño tamaño del GFBM I en relación a los cladóceros limitaría la capacidad de estos últimos de aprovechar al fitoplancton del grupo I como alimento.

Los cladóceros también mostraron preferencia por el GFBM V, caracterizado por integrar organismos con flagelo y de tamaño medio a grande (Kruk et al., 2010). La presencia de flagelo y el gran tamaño puede hacer que el GFBM V no se encuentre entre el fitoplancton de mayor preferencia (como el caso del GFBM IV) pero igualmente es palatable.

A partir del análisis de las tasas de aclarado de copépodos no fue posible identificar uno o varios GFBM sobre los cuales las tasas fuesen significativamente más altas. Los copépodos parecen mostrar un mayor espectro de preferencias en su dieta. Desarrollan tasas de aclarado muy similares entre los GFBM I, III, V y VI. El grupo funcional VI está formado por organismos con exoesqueleto de sílice de tamaños medios (MLD > 20µm)(Kruk et al., 2010) en nuestro caso representados totalmente por diatomeas. Las paredes de sílice les aportan a los organismos del

GFBM VI algunas adaptaciones y resultan el principal impedimento para muchos representantes del zooplancton (Hamm et al., 2003) siendo el impacto del zooplancton sobre este grupo moderado (Kruk & Segura, 2012). Información de tasas de aclarado para este grupo solo se encontró para copépodos, si bien se reconoce que algunas especies de cladóceros podrían desarrollar estrategias para romper las paredes de las diatomeas (Hamm et al., 2003).

El GFBM III está compuesto por largos filamentos, que pueden presentar aerótopos y con representantes potencialmente tóxicos, se espera que sea poco vulnerable al pastoreo (Kruk et al., 2010; Rolland, 1988; Lampert, 1987). Al igual que el GFBM III el grupo VII también está integrado por especies potencialmente generadoras de toxinas y se caracteriza por formar grandes colonias con mucílago, un conocido representante de este grupo es el género *Microcystis* (Kruk et al., 2010). Poder predecir el pastoreo sobre ambos grupos funcionales de fitoplancton es de gran utilidad para llevar a cabo un control biológico y evitar las floraciones que afectan la calidad del agua. Dicho control biológico implicaría el aumento en la abundancia de aquel o aquellos grupos de zooplancton capaces de predar sobre el fitoplancton causante de las floraciones (Sommer, 2008; Lammens et al., 1990; Perrow et al., 1997). Si bien en nuestro trabajo para ambos GFBM la información de tasas de aclarado es escasa (para el GFBM VII el total de casos analizados fue de 11 y para el GFBM III de 40 donde 25 pertenecen a experimentos con copépodos) fue posible encontrar resultados interesantes. Si bien para el GFBM VII las tasas de aclarado encontradas en todos los casos fueron nulas o casi nulas (Kâ et al., 2012; Rolland & Hans, 1987), por otro lado para el caso del grupo III se encontró que tanto cladóceros como copépodos llegaron a tener una tasa de aclarado significativa y por lo tanto podrían llegar a controlar en la naturaleza este tipo de organismos.

A partir de la ponderación de la tasa de aclarado presentada en la Tabla 3 y de su comparación con las tasas de crecimiento de los diferentes GFBM del fitoplancton se desprenden observaciones interesantes: los rotíferos no desarrollan frente a ninguno de los GFBM tasas de aclarado que puedan superar las tasas de crecimiento del fitoplancton, incluso cuando se trata del GFBM I el de mayor preferencia por estos. Esto podría indicar que un impacto de los rotíferos sobre la comunidad de fitoplancton solo podría generarse en casos de alta densidad poblacional de rotíferos. Por el contrario tanto cladóceros como copépodos desarrollan tasas de aclarado que

superan las tasas de crecimiento del fitoplancton en todos los casos menos con el GFBM VII. Siendo cladóceros los de mayores tasas sobre los GFBM I, IV y V y copépodos sobre el III y el VI. Cladóceros y copépodos serían más capaces por lo tanto, de generar un impacto sobre la comunidad de fitoplancton.

En la bibliografía encontramos que las floraciones de especies coloniales (GFBM VII) y especies filamentosas (GFBM III) de cianobacterias suelen ser asociados con cambios en la composición de la comunidad de zooplancton, donde desaparecen los grandes cladóceros y se incrementa la abundancia de pequeños cladóceros, rotíferos y copépodos (Rolland & Hans, 1987; Boon et al., 1994). En este sentido, los copépodos podrían predar tanto sobre colonias del GFBM VII como sobre filamentos del III (Burns & Hegarty, 1994; DeMott & Moxter, 1991; Fulton, 1988), esto va en consonancia con nuestros resultados donde además se encontraron un alto número de experimentos entre copépodos y el GFBM III. Otros autores han aportado que rotíferos si bien podrían predar sobre floraciones de cianobacterias no podrían controlar dichas floraciones (Sellner et al., 1993). Los grandes cladóceros como los del género *Daphnia* serían los más afectados por las floraciones de cianobacterias, siendo posibles causas: i) que la morfología de filamentos y el mucílago de las grandes colonias obstruyen el aparato filtrador ii) una mayor susceptibilidad a las toxinas iii) bajo valor nutricional de las cianobacterias (Rolland & Hans, 1987; Sarnelle et al., 2010). Seguramente una profundización en la búsqueda de información de tasas de aclarado sobre los GFBM III y VII por diferentes géneros de cladóceros pueda aportar más luz sobre nuestros resultados.

3) Determinación de Respuestas Funcionales

A partir de la información que sistematizamos con la búsqueda bibliográfica fue posible ajustar curvas de respuesta funcional a las relaciones de tasa de consumo y concentración del alimento (fitoplancton) para cada uno de los grupos taxonómicos de zooplancton. La respuesta ajustada en todos los casos fue la Tipo II, con la ecuación ya descripta de Michaelis Menten (Holling Tipo II), donde la tasa de consumo aumenta proporcionalmente con la concentración del alimento hasta una concentración (CLI) donde la tasa de ingestión se vuelve constante (Gentleman & Neuheimer, 2008). Según este tipo de respuesta funcional la tasa de consumo del zooplancton aumenta hasta una densidad de fitoplancton sobre la cual solo es capaz de ejercer un impacto incrementando su

densidad poblacional.

En el caso de rotíferos y cladóceros la respuesta funcional Tipo II se ajustó utilizando los datos de todos los GFBM analizados en conjunto, lo que permitiría destacar para estos grupos un carácter de filtradores generalistas (Litchman et al., 2013; Barnett et al., 2007). Fundamentalmente en el caso de los grandes cladóceros (ej: género *Daphnia*) algunos trabajos los caracterizan con una baja selectividad frente a su alimento y un desarrollo de altas tasas de aclarado (Barnett et al., 2007; Litchman et al., 2013). Mientras que cladóceros de pequeño tamaño como los del género *Bosmina* serían más selectivos (Mourelatos & Lacroix, 1990). Serían por tanto útil profundizar estos análisis para diferentes géneros dentro de cada grupo taxonómico.

Para rotíferos también se ajustó la respuesta Tipo II utilizando sólo los datos del GFBM I, sobre el cual se encontró la mayor cantidad de información y la mayor preferencia por rotíferos. En la bibliografía consultada sin embargo, encontramos autores que ajustan para rotíferos la respuesta funcional Tipo III en experimentos donde se utilizaba también fitoplancton del GFBM I (Fussmann et al., 2005). En la respuesta Tipo III la curva ajustada tiene una forma sigmoide la cual suele explicarse por una aclimatación de los organismos al alimento (Gentleman & Neuheimer, 2008). Los datos a los cuales fue ajustada la respuesta Tipo III fueron incluidos en nuestra base de datos y se ajustó la respuesta Tipo II al conjunto de todos los datos a modo de obtener una respuesta general y comparable con los otros grupos taxonómicos.

Para cladóceros se realizó un muy buen ajuste para el GFBM IV (el más palatable para cladóceros de acuerdo a nuestros resultados). Lo obtenido, en este sentido coinciden con lo encontrado por otros autores donde el comportamiento de pastoreo para cladóceros (especialmente del género *Daphnia*) es bien descripto por la respuesta funcional Tipo II (Porter. et al., 1983; Porter. et al., 1982; Martinez, 2000). El buen nivel de ajuste de la respuesta Tipo II para cladóceros y los altos valores de CLI y tasa máxima de ingestión en comparación con otros grupos indicaría ventajas competitivas en cuanto al pastoreo: a bajas concentraciones de alimento los cladóceros tendrían la capacidad de desarrollar altas tasas de aclarado para optimizar la ingestión y así optimizar la utilización de recursos escasos; a la vez que son capaces de mantener altas tasas de ingestión a altas concentraciones de alimento (Martinez, 2000; Porter et al., 1983). Nuestros resultados

experimentales utilizando *Daphnia magna* coincidieron con los resultados bibliográficos. Se obtuvo muy buen ajuste para *Scenedesmus sp.* (GFBM IV) con valores de CLI equiparables a los obtenidos con los datos de la búsqueda bibliográfica, tanto analizando todos los GFBM en conjunto como sólo sobre el grupo IV. En el caso de GFBM I (especie de pico-ciano) no fue posible ajustar la respuesta funcional como dijimos antes no destacándose este como buen alimento para los grandes cladóceros. También en coincidencia con lo discutido en la sección anterior los experimentos realizados entre *D. magna* y *Microcystis sp.* (grandes colonias) demostraron que el GFBM VII no es consumido. Las causas posibles para que *Microcystis sp.* no fuera consumida son la presencia de mucílago que se adhiere al aparato filtrador e impide la filtración y el gran tamaño de las colonias (Kruk et al., 2010). Particularmente en los experimentos se utilizaron colonias de gran tamaño observables a simple vista.

Dado que para copépodos el ajuste de la respuesta funcional Tipo II utilizando los datos de todos los GFBM en conjunto fue muy pobre, este no fue considerado al igual que los análisis de clasificación jerárquica para intentar agrupar las diferentes especies. Por el contrario se lograron obtener los ajustes de la respuesta Tipo II analizando por separado los GFBM V y VI. Creemos que lo obtenido para copépodos se debe a un comportamiento de pastoreo más selectivo que en el caso de rotíferos y cladóceros, lo que les permite variar su selección de alimento en comparación con un organismos puramente filtrador (Litchman et al., 2013). El modo de alimentación por filtración, al cual se asemejarían más rotíferos y cladóceros permite la variación en el rango de tamaños de sus presas a través del cambio en la separación entre las fibras del aparato filtrador, o la velocidad del agua que pasa por el aparato filtrador (Rubenstein & Koehl, 1977). Sin embargo, únicamente los organismos que pueden manipular sus presas podrían aclarar fitoplancton de mayores tamaños y de formas muy variables (Wirtz, 2012). Esto permite observar un amplio espectro de preferencias en la dieta de copépodos (Litchman et al., 2013). Otros autores destacan que copépodos desarrollan un comportamiento diferente de acuerdo al tipo de fitoplancton sobre el cual se alimentan gracias a la presencia de mecano-quimio receptores y mayor musculatura para manipular las presas (Barnett et al., 2007; Litchman et al., 2013). El comportamiento selectivo frente al fitoplancton podría ser mejor descripto por una respuesta funcional Tipo III (Gentleman & Neuheimer, 2008) con lo cual queda planteado a futuro realizar dicho ajuste a nuestros datos.

Conclusiones

1- Cladóceros y copépodos presentan tamaños y tasas de aclarado significativamente mayores que rotíferos. El tamaño es un rasgo ecológico fundamental para entender el estructuramiento de las redes tróficas y la aplicación de modelos dinámicos (Wirtz, 2012). Su combinación con la agrupación de los organismos en términos de grupos taxonómicos del zooplancton es una buena aproximación para resumir los efectos del pastoreo sobre el fitoplancton dulceacuícola.

2- Las preferencias por cada GFBM de parte del zooplancton fueron coincidentes con lo predecible a partir de los rasgos morfológicos del fitoplancton. Para rotíferos se evidenció una preferencia por los GFBM I y IV y para cladóceros por el grupo IV fundamentalmente. Para copépodos se evidenció un espectro amplio de preferencias alimentarias.

3- En el caso del GFBM III si bien encontramos que puede ser aclarado por cladóceros y copépodos no se destaca en ningún caso una preferencia por dicho grupo funcional. Para el GFBM VII la información encontrada durante este trabajo resulta escasa para poder establecer si es o no palatable por alguno de los grupos taxonómicos del zooplancton dulceacuícola, o al menos por algunos representantes pertenecientes a cada grupo de zooplancton. Dada la importancia de las floraciones causadas por estos GFBM e incluso sus consecuencias sobre la estructuración de la comunidad de zooplancton creemos importante continuar la búsqueda de información.

4- Tanto para cladóceros como para copépodos encontramos que al alimentarse sobre GFBM palatables logran desarrollar tasas de aclarado que superan las tasas de crecimiento del fitoplancton, con lo que se podría esperar que ambos grupos sean capaces de ejercer un control sobre una comunidad de fitoplancton compuesta por dichos GFBM. En el caso de rotíferos estos nunca desarrollan tasas de aclarado que superen las tasas de crecimiento del fitoplancton (incluso del más palatable) con lo cual esperamos que en general no sean capaces de controlar a la comunidad de fitoplancton. En cualquiera de los casos un control de la comunidad de fitoplancton solo ocurriría en condiciones de alta densidad poblacional del zooplancton.

5- La respuesta funcional Tipo II describe bien la relación entre la tasa de ingestión y la concentración del alimento para el zooplancton de agua dulce, especialmente para rotíferos y cladóceros. Copépodos muestran una mayor plasticidad en sus preferencias alimenticias así como en sus modos de alimentación.

Perspectivas

Sería ideal generar a partir de nuestros resultados un indicador que resuma la presión de pastoreo que es capaz de ejercer cada uno de los grupos taxonómicos del zooplancton dulceacuícola y la

susceptibilidad de cada GFMB. Dicho indicador se elaboraría a partir de las tasas de aclarado de cada grupo taxonómico de zooplancton sobre cada GFBM del fitoplancton y teniendo en cuenta a la vez, la tasa media de crecimiento de cada GFBM del fitoplancton. Deberá ser adaptable a la comunidad en estudio, ya que las presiones de pastoreo dependerían de las abundancias relativas de cada grupo de zooplancton y a su vez del fitoplancton presente. Las abundancias de los diferentes GFBM del fitoplancton podrían estimarse conociendo las variables ambientales que afectan la adecuación de estos grupos de fitoplancton así como de los grupos de zooplancton, en un ecosistema dado (Kruk & Segura, 2012).

Al cuantificar la presión de pastoreo la información se podrá incluir en modelos matemáticos que permitan la cuantificación de la transferencia de materia y energía entre niveles y predecir la respuesta de un sistema dado frente a cambios o disturbios. Los datos ya obtenidos en este trabajo podrían incluirse en el modelo propuesto sustituyendo el factor de pastoreo como la tasa de aclarado promedio de cada grupo taxonómico de zooplancton sobre cada GFBM por las abundancias relativas de fito y zooplancton en el ecosistema a estudiar (Segura et al., 2012).

Bibliografía

Anderson, D. M., Glibert, P. M., & Burkholder, J. M. (2002). Harmful Algal Blooms and Eutrophication: Nutrient Sources, Composition, and Consequences. *Estuaries*, *25*(4), 704–726.

Anderson, T. R., Gentleman, W. C., & Sinha, B. (2010). Influence of grazing formulations on the emergent properties of a complex ecosystem model in a global ocean general circulation model. *Progress in Oceanography*, *87*(1-4), 201–213. doi:10.1016/j.pocean.2010.06.003

Bämstedt, U., Gifford, D. J., Irigoien, X., Atkinson, A., & Roman, M. (2000). Feeding. In R. . Harris, P. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, & M. Huntley (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual* (1º ed., pp. 297–399). Academic Press.

Barnett, A. J., Finlay, K., & Beisner, B. E. (2007). Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, *52*(5), 796–813. doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01733.x

Bergquist, A. M., Carpenter, S. R., & Latino, J. C. (1985). Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnology and Oceanography*, *30*(5), 1037–1045. doi:10.4319/lo.1985.30.5.1037

Boersma, M. (2000). The nutritional quality of P-limited algae for Daphnia. *Limnology and Oceanography*, *45*(5), 1157–1161.

Boon, P. I., Bunn, S. E., Green, J. D., & Shiel, R. J. (1994). Consumption of Cyanobacteria by Freshwater Zooplankton: Implications for the Success of “Top-down” Control of Cyanobacterial Blooms in Australia. *Marine and Freshwater Research*, *45*, 875–887.

Brito, D., Milani, N., & Pereira, G. (2006). Tasa de filtración e ingestión de Simocephalus vetulus (Müller, 1776) (Crustacea: Cladocera) alimentado con Selenastrum copricornutum (Printz, 1914) y Chlorella vulgaris (Beijerinck, 1890). *INTERCIENCIA Revista de ciencia y tecnolog´ia de America*, *31*(10), 753–757.

Brooks, J. ., & Dodson, S. . (1965). Predation, body size and composition of plankton. *Science*, *150*(3692), 28–35.

Burns, C. W., & Hegarty, B. (1994). Diet selection by copepods in the presence of cyanobacteria. *Journal of Plankton Research*, *16*(12), 1671–1690.

Davis, T. W., & Gobler, C. J. (2010). Grazing by mesozooplankton and microzooplankton on toxic and non-toxic strains of Microcystis in the Transquaking River, a tributary of Chesapeake Bay. *Journal of Plankton Research*, *33*(3), 415–430. doi:10.1093/plankt/fbq109

DeMott, W., & Moxter, F. (1991). Foraging on Cyanobacteris by Copepods: Responses to Chemical Defenses and Resource Abundance. *Ecological Society of America*, *72*(5), 1820–1834.

Falkowski, P. G., Laws, E. A., Barber, R. T., & Murray, J. W. (2003). Phytoplankton and Their Role in Primary, New, and Export Production. In F. M.S.R. (Ed.), *Ocean Biogeochemistry: The Role of the Ocean Carbon Cycle in Global Change* (pp. 99–121). Berlin.

Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. G. (1998). Primary Production of the

Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*, *281*(5374), 237–240. doi:10.1126/science.281.5374.237

Fuchs, H., & Franks, P. (2010). Plankton community properties determined by nutrients and size-selective feeding. *Marine Ecology Progress Series*, *413*, 1–15. doi:10.3354/meps08716

Fussmann, G. F., & Blasius, B. (2005). Community response to enrichment is highly sensitive to model structure. *Biology letters*, *1*(1), 9–12. doi:10.1098/rsbl.2004.0246

Fussmann, G. F., Weithoff, G., & Yoshida, T. (2005). A direct, experimental test of resource vs. consumer dependence. *Ecology*, *86*(11), 2924–2930. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17601152

Gentleman, W. C., & Neuheimer, A. B. (2008). Functional responses and ecosystem dynamics: how clearance rates explain the influence of satiation, food-limitation and acclimation. *Journal of Plankton Research*, *30*(11), 1215–1231. doi:10.1093/plankt/fbn078

Hamm, C. E., Merkel, R., Springer, O., Jurkojc, P., Maier, C., Prechtel, K., & Smetacek, V. (2003). Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature*, *421*(6925), 841–3. doi:10.1038/nature01416

Hansen, B. (1994). The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography*, *39*(2), 395–403.

Hernández-Trujillo, S., Zárate-Villafranco, A., Pacheco-Chávez, R., & Esqueda-Escárcega, G. (2007). Pastoreo del mesozooplancton sobre el fitoplancton en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hydrobiologia*, *17*(3), 225–231.

Holling, H. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Carad. Entomol* (pp. 385–398).

Kâ, S., Mendoza-Vera, J. M., Bouvy, M., Champalbert, G., N'Gom-Kâ, R., & Pagano, M. (2012). Can tropical freshwater zooplankton graze efficiently on cyanobacteria? *Hydrobiologia*, *679*(1), 119–138. doi:10.1007/s10750-011-0860-8

Koehl, M. A. R., & Strickler, J. R. (1981). Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. *Limnology and Oceanography*, *26*(6), 1062–1073.

Kruk, C., Huszar, V. L. M., Peeters, E. T. H. M., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., Reynolds, C. S., et al. (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, *55*(3), 614–627. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x

Kruk, C., & Segura, A. M. (2012). The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. *Hydrobiologia*, *698*(1), 191–202. doi:10.1007/s10750-012-1072-6

Lammens, E. H. R. R., Gulati, R. D., Meijer, M.-L., & Van Donk, E. (1990). The first biomanipulation conference: a synthesis. *Hydrobiologia*, *200/201*(1965), 619–627.

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnoecology* (Second Edi., pp. 162–180). New York: OXFORD UNIVERSITY PRESS.

Lampert, W. (1987). Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *Marine and Freshwater Research*, *21*, 483–490.

Litchman, E., Ohman, M. D., & Kiorboe, T. (2013). Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, *35*(3), 473–484. doi:10.1093/plankt/fbt019

Martinez; Ginger. (2000). 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*, *73*, 47–54.

Menden-Deuer, S., & Lessard, E. J. (2000). Carbon to Volume Relationships for Dinoflagellates, Diatoms, and Other Protist Plankton. *Limnology and Oceanography*, *45*(3), 569–579.

Méndez, S. M. (2006). Impacto de las floraciones algales nocivas en Uruguay: orígen, dispersión, monitoreo, control y mitigación. In R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino, & D. Conde (Eds.), *Bases para la Conservación y el Manejo de la Costa Uruguaya* (pp. 57–69). Montevideo: Vida Silvestre Uruguay.

Meerhoff, M., Iglesias, C., De Mello, F. T., Clemente, J. M., Jensen, E., Lauridsen, T. L., & Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, *52*(6), 1009–1021. doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01748.x

Montagnes, D. J. S., Berges, J. a., Harrison, P. J., & Taylor, F. J. R. (1994). Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, *39*(5), 1044–1060. doi:10.4319/lo.1994.39.5.1044

Morales, C. E., Vargas, C. A., & Böttjer, D. (2009). Ingestión y Consumo. In V. . Alder & C. E. Morales (Eds.), *Manual de metodos para el estudio de sistemas planctonicos marinos* (Primera Ed., pp. 177–200). Buenos Aires.

Mourelatos, S., & Lacroix, G. (1990). In Situ Filtering Rates of Cladocera: Effect of Body Length, Temperature, and Food Concentration. *Limnology and Oceanography*, *35*(5), 1101–1111.

Perrow, M. R., Meijer, M., Dawidowicz, P., & Coops, H. (1997). Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia*, *342/343*, 355–365.

Porter., K. G., Gerritsen., J., & Orcutt., J. D. (1982). The Effect of Food Concentration on Swimming Patterns, Feeding Behavior, Ingestion, Assimilation, and Respiration by Daphnia. *Limnology and Oceanography*, *27*(5), 935–949.

Porter., K. G., Orcutt., J. D., & Gerritsen., J. (1983). Functional Response and Fitness in a Generalist Filter Feeder, Daphnia Magna (Cladocera: Crustacea). *Ecology*, *64*(4), 735–742.

Reynolds, C. S. (2006). *Ecology of Phytoplankton* (Second Edi., pp. 250–292). New York: Cambrige University Press.

Rodríguez, J. (2005). La estructura de tamaños del plancton: un tópico interdisciplinar y Margalefiano. *Ecosistemas. Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*, *1*, 1–11.

Ramos-Jiliberto, R. (1995). Alometría y producción de zooplanctontes herbívoros. *Revista Chilena de Historia Natural*, *68*, 477–488.

Rolland, S. F. I., & Hans, W. P. (1987). Effects of Colonial Morphology on Zooplankton Utilization of Algal Resources During Blue Green Algal (Microcystis aeruginosa) Blooms. *Limnology and Oceanography*, *32*(3), 634–644.

Rolland, S. F. III., (1988). Grazing on filamentous algae by herbivorous zooplankton. *Freshwater Biology*, *20*(2), 263–271. doi:10.1111/j.1365-2427.1988.tb00450.x

Rothhaupt, K. O. (1995). Algal Nutrient Limitation Affects Rotifer Growth Rate But Not Ingestion Rate. *Limnology and Oceanography*, *40*(7), 1201–1208.

Rubenstein, D., & Koehl, M. A. R. (1977). The Mechanism of Filter Feeding: Some Theoretical Considerations. *The American Naturalist*, *111*(981), 981–994.

Sarnelle, O., Gustafsson, S., & Hansson, L. -a. (2010). Effects of cyanobacteria on fitness components of the herbivore Daphnia. *Journal of Plankton Research*, *32*(4), 471–477. doi:10.1093/plankt/fbp151

Segura, A. M., Kruk, C., Calliari, D., & Fort, H. (2012). Use of a morphology-based functional approach to model phytoplankton community succession in a shallow subtropical lake. *Freshwater Biology*, *58*(3), 504–512. doi:10.1111/j.1365-2427.2012.02867.x

Sellner, K. G., Brownlee, D. C., Bundy, M. H., Brownlee, S. G., & Braun, K. R. (1993). Zooplankton Grazing in a Potomac River Cyanobacteria Blomm. *Estuaries*, *16*(4), 859–872.

Sommer, U. (1988). Phytoplankton Succession in Microcosm Experiments Under Simultaneous Grazing Pressure and Resource Limitation. *Limnology and Oceanography*, *33*(5), 1037–1054.

Sommer, U. (2008). Trophic Cascades in Marine and Freshwater Plankton. *International Review of Hydrobiology*, *93*(4-5), 506–516. doi:10.1002/iroh.200711039

Sterner, R. W., Hagemeier, D. D., Smith, W. L., & Smith, R. F. (1993). Phytoplankton Nutrient Limitation and Food Quality for Daphnia. *Limnology and Oceanography*, *38*(4), 857–871.

Turner, J. T. (2002). Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, *27*, 57–102.

Vanderploeg, H. A., & Scavia, D. (1978). Two Electivity Indices for Feeding Special Reference to Zooplankton Grazing.

Vidal, L., & Britos, A. (2012). Occurrence, Toxicity and Regulation of Cyanobacteria. In I. Chorus (Ed.), *Current approaches to Cyanotoxin risk assessment, risk management and regulations in different countries* (pp. 130–136). Fderal Environment Agency, Germany.

White, E. P., Ernest, S. K. M., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, *22*(6), 323–330. doi:10.1016/j.tree.2007.03.007

Wirtz, K. (2012). Who is eating whom? Morphology and feeding type determine the size relation between planktonic predators and their ideal prey. *Marine Ecology Progress Series*, *445*, 1–12. doi:10.3354/meps09502

Agradecimientos

A Carla y Danilo por guiarme en este trabajo con dedicación.

A Gissell por sus aportes al trabajo.

A Carmela Carballo por la ayuda con la búsqueda de información y el mantenimiento de cultivos.

A Carla Rivera, Mauri Tejera y Ángel Segura por la ayuda con R.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación-ANII por financiar la Beca de Iniciación parte de la cual también forma parte de esta tesis.

A mis amigos de ciencias por compartir esta carrera.