

**Variaciones morfológicas
del rotífero *Keratella americana*
(Carlin, 1943)
de una laguna de inundación
del río Orinoco, Venezuela**

Enrique VÁSQUEZ (1), Walter KOSTE (2),
María-Laura MEDINA (1)

RESUMEN

En el presente trabajo se describen las variaciones morfológicas de Keratella americana de una laguna de inundación del Bajo Orinoco. El análisis de la relación longitud de la espina caudal/longitud de la lórica permitió comprobar que la longitud de la espina es significativamente menor en aguas bajas en comparación con aguas altas. Partiendo de los factores usualmente asociados al polimorfismo de Brachionus y Keratella se propone la hipótesis de que las variaciones morfológicas observadas son consecuencia de la cantidad de alimento disponible para la especie. De acuerdo a la hipótesis de tamaño-eficiencia («size-efficiency hypothesis») la presencia de espinas largas sería valiosa en condiciones de escasez de alimento (aguas altas) mientras que, en aguas bajas, las espinas cortas serían ventajosas cuando la disponibilidad de alimento aumenta considerablemente. Pudimos observar, además, que ligeros incrementos en la concentración del rotífero predador Asplanchna sieboldi parecen afectar marcadamente la densidad de K. americana sin un efecto claro en la longitud de la espina caudal. Basados en la nomenclatura de K. cochlearis, y con fines de comunicación taxonómica, se propone la designación de Keratella americana Carlin, 1943 (f. hispida nov. f.) como una superespecie que incluye las formas típica (espina posterior larga), f. tecta (sin espina posterior) y, entre estos extremos, en forma decreciente del largo de la espina, las formas micracantha y tuberculata.

PALABRAS CLAVES : Rotifera — *Keratella americana* — Lagunas de inundación — Río Orinoco — Venezuela.

SUMMARY

MORPHOLOGICAL VARIATIONS OF THE ROTIFER *KERATELLA AMERICANA* (CARLIN, 1943) FROM A FLOODPLAIN LAKE OF THE ORINOCO RIVER, VENEZUELA

A description is made of the morphological variations of Keratella americana from a floodplain lake of the Lower Orinoco River. The analysis of the relationship of the length of posterior spine/length of the lorica allowed us to establish that posterior spine length is significantly smaller at low water in comparison to high water. Considering the factors usually associated to the polymorphism of Brachionus and Keratella a hypothesis is proposed relating the observed morph variation as a result of food availability. Following the size-efficiency hypothesis the presence of long spines would be valuable in conditions of food scarcity (high water) while at low water short spines would be

(1) Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Estación Hidrobiológica de Guayana, Apdo. 51, San Félix, Estado Bolívar, Venezuela.

(2) Ludwig-Brill-Str. 5, D-4570, Quakenbrück, Alemania.

advantageous when food availability increases. It was also observed that slight increments in the concentration of the predator rotifer *Asplanchna sieboldi* seem to markedly affect the density of *K. americana* without a clear effect on spine length. Based upon the existing nomenclature for *K. cochlearis* it is proposed, with the goal of taxonomic communication, the designation of *Keratella americana* Carlin, 1943 (f. *hispida* nov. f.) as a superspecies which includes forma *typica* (long posterior spine), f. *tecta* (without posterior spine) and, between these extremes, in decreasing order of posterior spine length, forma *micracantha* and *tuberculata*.

KEY WORDS : Rotifera — *Keratella americana* — Floodplain lakes — Orinoco River — Venezuela.

RÉSUMÉ

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES DU ROTIFÈRE *KERATELLA AMERICANA* D'UN LAC DE LA PLAINE D'INONDATION DE L'ORÉNOQUE, VENEZUELA

L'analyse du rapport de la longueur de l'épine postérieure à celle de la lorica a montré que l'épine postérieure est significativement plus courte pendant les basses eaux que pendant la crue. Compte tenu des facteurs habituellement associés au polymorphisme de *Brachionus* et *Keratella*, on émet l'hypothèse que la variation observée est liée à la disponibilité de la nourriture. Une longue épine postérieure serait un avantage en période de moindre nourriture (période de hautes eaux) tandis qu'à l'étiage une courte épine serait profitable quand la disponibilité des proies augmente. Il a aussi été observé que de faibles variations d'abondance d'*Asplanchna*, prédateur du rotifère, affectent la densité de *K. americana*, mais sans effet notable sur la longueur de l'épine. En se fondant sur la nomenclature existante pour *K. cochlearis*, nous proposons la désignation de *K. americana* Carlin, 1943 (f. *hispida* nov. f.) comme super-espèce incluant les formes *typica* (longue épine postérieure), f. *tecta* (sans épine postérieure) et, intermédiaires entre ces extrêmes, et en ordre de longueur d'épine décroissante, les formes *micracantha* et *tuberculata*.

MOTS CLÉS : Rotifère — *K. americana* — Plaine d'inondation — Orénoque — Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Keratella y *Brachionus* constituyen dos de los géneros más abundantes y frecuentes entre los rotíferos del río Orinoco y de sus lagunas de inundación (VÁSQUEZ, 1984). En un inventario extenso, actualmente en curso, de los rotíferos de varias lagunas de inundación del Bajo Orinoco, encontramos que *Keratella* está representada por las especies *americana*, *cochlearis*, *lenzi*, *procurva*, *tropica* y *nhamunda*. En el análisis de los rotíferos de una de estas lagunas (laguna de Río Claro) pudimos observar individuos de *K. americana* con morfología variable en el largo de la espina caudal que ilustran toda una serie en la reducción de la longitud de la espina hasta, prácticamente, su desaparición total. Podríamos considerar estas variaciones morfológicas de *K. americana* similares a la serie *tecta* de *K. cochlearis* según la nomenclatura propuesta por STEMBERGER y GILBERT (1984) (ver Fig. 1 de estos autores). De acuerdo a esta propuesta la serie *tecta* incluye: forma *typica* (espina posterior larga), f. *tecta* (sin espina posterior) la cual constituye el estado final de la evolución reductiva de la espina posterior y, ubicadas entre estos dos extremos, en forma decreciente del largo de la espina, las formas *micracantha* y *tuberculata*. En nuestras muestras los

ejemplares con reducciones extremas fueron similares a la f. *tuberculata*.

En 1980, Pejler realizó una amplia revisión sobre las variaciones morfológicas del género *Keratella*. Hasta el presente existe una amplia evidencia que señala que estas variaciones no son de origen genético pudiéndose detectar, en muchos casos, el efecto de factores ambientales (HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1983). Sin embargo, aún no se conoce con certitud el valor adaptativo ni los mecanismos que controlan estas variaciones (HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1983; EGBORGE y OGBEKENE, 1986). Según RUTTNER-KOLISKO (1974) las variaciones observadas en el largo de la lórica y de la espina caudal de *K. cochlearis* pueden explicarse a partir de factores tróficos y térmicos. En zonas templadas, en la serie *tecta* de esta especie, los individuos de espinas largas dominan en ambientes fríos oligotróficos, mientras que en ambientes cálidos eutróficos prevalecen las formas de espinas cortas o formas sin espinas posteriores (PEJLER, 1980; HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1983).

En el género *Brachionus*, el rotífero predador *Asplanchna* induce el desarrollo de espinas a través de una sustancia filtrable (GILBERT, 1966, 1967). En *K. cochlearis* y *K. slacki* se ha descrito, igualmente, un polimorfismo inducido por *Asplanchna* (GILBERT y STEMBERGER, 1984; STEMBERGER y GILBERT,

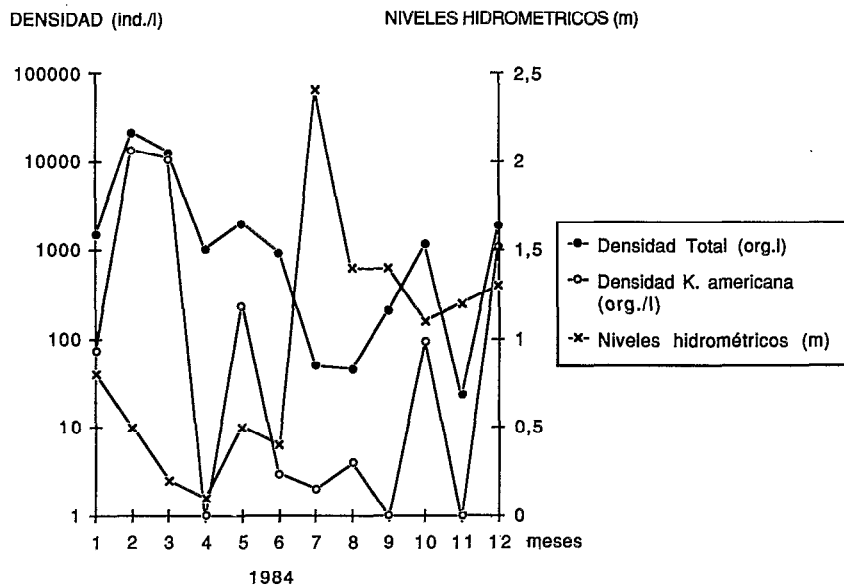


FIG. 1. — Valores de la densidad total del zooplancton, densidad de *K. americana* y niveles hidrométricos registrados en 1984 en la laguna de Río Claro. Values of total zooplankton density, density of *K. americana* and water levels recorded for 1984 in Lake Río Claro.

1984). En estos casos, las espinas largas inducidas son efectivas para limitar la predación por parte de *Asplanchna*.

En regiones tropicales de África se han reportado variaciones morfológicas de *K. tropica* en el río Sokoto (Nigeria), en lagos de Uganda y en el Lago de Asejire (Nigeria) (GREEN, 1980; EGBORGE y OGBEKENE, 1986). GREEN (1980) señala que la presencia de copépodos calanoides promueve, en cierta forma, el crecimiento de las espinas posteriores de *K. tropica*.

En el neotrópico, JOSÉ DE PAGGI (1978) estudió las variaciones locales de *K. cochlearis* de ambientes lóticos y leníticos del río Paraná encontrando una menor longitud de la espina caudal en ejemplares de ambientes fluviales. Se señala que la menor longitud pudiera ser una adaptación a la turbulencia y a la elevada concentración de partículas minerales. SCHADEN (1977) estudió el polimorfismo de algunos braquiúridos de una laguna de inundación del Amazonas encontrando variaciones estacionales bien definidas en *K. americana* y *K. cochlearis* mientras que en *Brachionus mirus voighti* se observó solamente una reducción relativa de la espina caudal derecha y en *B. zahniseri reductus* apenas si se registraron variaciones. En este caso, el autor considera que las variaciones temporales observadas pueden ser consecuencia de las condiciones nutricionales del cuerpo de agua estudiado.

El objetivo del presente trabajo es describir las variaciones temporales observadas en la morfología de *K. americana*. Este polimorfismo fue reportado por KOSTE y TOBIAS (1987) a partir del material colectado en la laguna de Río Claro.

AREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Una descripción del área de estudio y de la laguna de Río Claro se encuentra en VÁSQUEZ (1984). Esta laguna se inunda en aguas altas por las inundaciones regresivas del río Upata, afluente del Orinoco. En 24 meses de observaciones la transparencia promedio de la laguna fue de 23,2 cm (rango : 5-50 cm), el pH fue de 7,4 (rango : 5,6-9,3) y la conductividad fue de 295,7 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (rango : 93-658 $\mu\text{S}/\text{cm}$). En 1984, la temperatura mensual promedio fue de 30,2 °C (rango : 25,5-35 °C). Los niveles hidrométricos de la laguna se señalan en la figura 1.

Se examinaron muestras de zooplancton colectadas mensualmente durante un año (enero-diciembre, 1984) (conjunto de muestras de 1984). Adicionalmente, se examinaron 12 muestras colectadas entre los meses de marzo y julio de 1987 (aguas bajas e inicio de aguas altas). Las fechas de muestreos correspondientes al conjunto de 1987 se señalan en la tabla 1.

En todos los casos, se realizaron filtrados de agua a través de una malla de 45 μm . Posteriormente, se evaluó la densidad zooplanctónica y se realizaron mediciones del largo de la lóricas y de la espina caudal en muestras de *K. americana* para determinar las diferencias temporales de la relación largo de la espina caudal/largo de la lórica. Por lo general, las mediciones se efectuaron en 30-40 individuos por muestra, en casos, sin embargo, este número fue menor debido a la escasa densidad de ejemplares. Inclusive, en los meses de abril y noviembre del conjunto de 1984 no se pudieron realizar mediciones

TABLA I

Fechas de colección de las muestras correspondientes al conjunto de 1987
Sample collecting dates corresponding to the set of 1987

No. muestreo	Fecha	No. muestreo	Fecha
1	28-03	7	14-05
2	01-04	8	18-05
3	23-04	9	21-05
4	30-04	10	25-05
5	07-05	11	28-05
6	11-05	12	01-06

debido a la ausencia de *K. americana* en toda la muestra. Con los datos obtenidos en 1984 y 1987 se aplicó un análisis de varianza sencillo (prueba de Fisher) para comprobar la significancia de la relación y se realizó, además, una prueba a posteriori (prueba de Duncan) para agrupar medias iguales.

RESULTADOS

Densidad zooplanctónica

En las muestras de 1984 a máxima abundancia del zooplancton se registró en aguas bajas (febrero) con 20 960 ind./l (Fig. 1). En el conjunto de muestras de 1987 la máxima densidad fue de 1 184 ind./l y se registró el 1 de abril. En ambos casos, la abundancia del zooplancton presentó un patrón de mayores densidades en el período de aguas bajas.

En 1984 el grupo de los rotíferos fue el más importante a lo largo del período de estudio con excepción

del mes de mayo cuando la abundancia de los microcrustáceos (particularmente copépodos y nauplios) superó la de los rotíferos (Tabla II). Las mayores frecuencias de *K. americana* se registraron en el mes de febrero y marzo (63,7 % y 84,9 %, respectivamente). En el caso de *Asplanchna sieboldi* esta especie se observó en aguas bajas en los meses de febrero y abril y en aguas altas en el mes de junio aunque solamente en abril su frecuencia fue superior al 10 %. Este mes de máxima abundancia de *A. sieboldi* (125 ind./l) coincidió, igualmente, con un descenso brusco de la densidad de *K. americana*, especie esta que en los meses precedentes constituyó el principal componente del zooplancton (Fig. 1). De hecho, en abril, pudimos observar en *A. sieboldi* individuos de *K. americana* y *K. cochlearis* consumidos por individuos de la especie anterior. Al mes siguiente, *K. americana* fue nuevamente observada en las muestras con una densidad de 223 ind./l (11,6 %) mientras que *Asplanchna* no se registró.

En 1987, el grupo de los rotíferos fue siempre el más importante. Durante este año y, a diferencia de 1984, el género *Asplanchna* se encontró presente a lo largo del período estudiado (siempre con frecuencias < 10 %) exceptuando a la muestra del 1 abril donde no se observaron individuos de este género (Tabla III). En la figura 2 se señala la fluctuación de la frecuencia de *K. americana* y de *A. sieboldi*. En general, se pudo apreciar una marcada disminución de *K. americana* coincidente con ligeros aumentos de *A. sieboldi*. En este período, la menor frecuencia de *K. americana* (3,2 %) se registró el 21 de mayo y coincidió con una de las mayores frecuencias de *A. sieboldi* (2,6 %).

Considerando ambos conjuntos de muestras, la acción depredadora de *Asplanchna* aparenta reducir severamente la abundancia de *K. americana* a partir

TABLA II

Organismos zooplanctónicos con frecuencias superiores al 10 % en el conjunto de muestras de 1984
Zooplanktonic organisms with frequencies higher than 10 % in the set of samples of 1984

	Ener.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.
Brachionus	47,5			25,5	17,2					37	21	
Filinia	22,7			32,2							21	
<i>K. tropica</i>		12,5					20	17,4	39	12		
<i>K. americana</i>		63,7	84,9		11,6							57,8
<i>A. sieboldi</i>				12								
Polyarthra						46,9			14			11,5
Lecane							32					13
Anuraeopsis												13
Otros rotif.	12,1					26,3	24		32		20	
Copépodos					12,9							
Nauplios					39,8			43,4		23		16,3

TABLA III

Organismos zooplanctónicos con frecuencias superiores al 10 % en el conjunto de muestras de 1987
Zooplanktonic organisms with frequencies higher than 10 % in the set of samples of 1987

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>A. fissa</i>											20,5	
<i>B. caudatus</i>	35,6	16,6	27,1	56,8	21,5	17,1		13,5	56	43		18,8
<i>B. falcatus</i>			11,2			18,6		16,1		14,6		
<i>B. forficula</i>			10,7			12					14,6	
<i>B. havanaensis</i>									26,4	18,6	10,5	18,8
<i>F. longiseta</i>	21,6											
<i>K. americana</i>	18,3	59,4	30,1	14,9	56,2	44,7	61,6	47,6	3,2	5,9	32,2	12,5
<i>L. luna</i>												18,8

de una densidad muy baja (en nuestro caso, 2,6 % de frecuencia de *A. sieboldi* en relación al zooplancton total). En condiciones experimentales, STEMBERGER y GILBERT (1984) reportan que *A. girodi* ingiere diariamente per capita, aproximadamente, 15 individuos de *K. cochlearis*, valor este 2 y 3 veces superior al valor de la ignesta de copépodos predadores de los géneros *Mesocyclops* y *Tropocyclops*, respectivamente.

Variaciones temporales de la morfología de *K. americana*

Se observó una tendencia general en la cual las espinas caudales más largas de *K. americana* se pre-

sentaron en los individuos de mayores tallas. Esta tendencia se ilustra en la figura 3 para el conjunto de muestras de 1984. El análisis de la varianza aplicado a los datos obtenidos del índice de la relación del largo de la espina caudal/largo de la lóricas de ambos conjuntos de muestras permitió comprobar que la longitud de la espina caudal es menor en aguas bajas en comparación con los meses de aguas altas (Fig. 3 y 4). Estas diferencias mensuales fueron muy significativas para los dos conjuntos de muestras ($p < 0,01$). La prueba a posteriori para N desiguales aplicada al conjunto de 1984 permitió separar tres grupos homogéneos bien definidos de medias mensuales: 1. grupo de aguas bajas (enero-marzo); 2. grupo de aguas en ascenso, aguas altas y aguas en descenso (mayo-septiembre y diciembre); 3. grupo

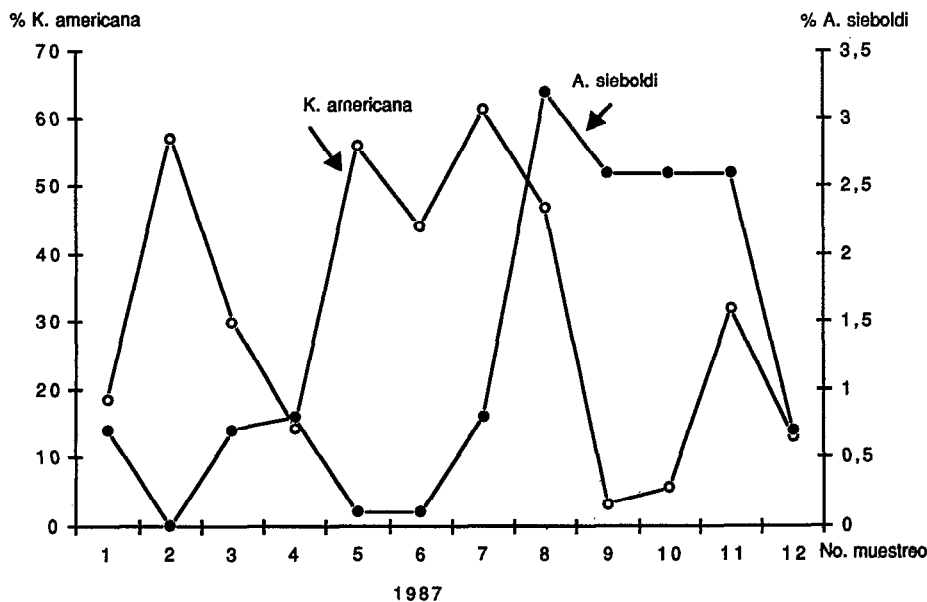


FIG. 2. — Frecuencia (%) de *K. americana* y *A. sieboldi* en el conjunto de muestras de 1987.
Frequency (%) of K. americana and A. sieboldi in the set of samples of 1987.

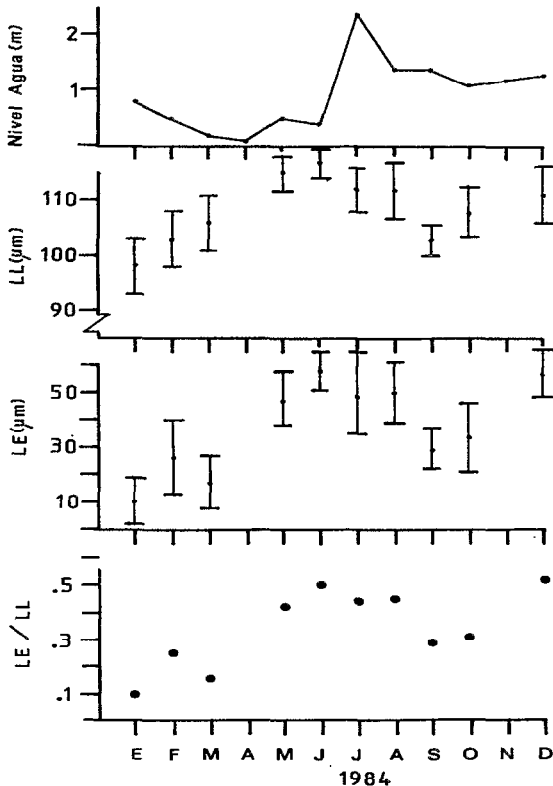


FIG. 3. — Variaciones temporales de la longitud de la lórica, longitud de la espina caudal y del índice de la relación longitud de la espina caudal/longitud de la lórica de *K. americana* (conjunto de muestras de 1984). Los puntos señalan los valores promedios y las barras la desviación estándar.

Temporal variations of the length of the lorica, length of the caudal spine and the index of the relationship of the length of the caudal spine/length of the lorica (set of samples of 1984). The dots show the mean values and the bars show the standard deviation.

de aguas en descenso (octubre). La prueba a posteriori aplicada al conjunto de muestras de 1987 permitió separar tres grupos homogéneos bien definidos de medias mensuales: 1. grupo de aguas bajas (marzo); 2. grupo de aguas bajas y de aguas en ascenso (abril-mayo); 3. grupo de aguas altas (junio). En 1987 se presentó una disminución gradual de la espina caudal en los meses de marzo, abril y mayo (aguas bajas) alcanzándose la mínima longitud promedio el 14 de mayo; a partir de este momento, la longitud de la espina comenzó a incrementarse gradualmente hasta alcanzar elevados valores promedios en el inicio de las aguas altas (junio) (Fig. 4). En general, los menores valores de la relación longitud de la espina caudal/longitud de la lórica se observaron en el conjunto de muestras de 1987. A mediados de mayo de ese año el índice promedio fue de apenas

0,07 lo cual significa una marcada reducción de la espina caudal.

DISCUSIÓN

Considerando los diversos factores señalados para explicar las variaciones morfológicas de *K. americana* (GREEN, 1980; PEJLER, 1980) tenemos que, en nuestro caso, la temperatura no puede considerarse ligada a los cambios morfológicos observados. En estas lagunas, los valores de temperatura son relativamente constantes a lo largo del año sin fluctuaciones estacionales definidas (*observación personal*). Igualmente, la predación por copépodos no parece influir dado que en la laguna de Río Claro, al igual que en otras lagunas de inundación del Orinoco, los copépodos adultos son escasos en el plancton y las mayores densidades corresponden, por lo general, a sus ecofases de tallas pequeñas (nauplios, principalmente). En cuanto a la sustancia *Asplanchna*, y de acuerdo a lo señalado por PEJLER (1980), este factor aparenta ser de menor importancia en organismos euplanctónicos, como es el caso de *K. americana*, debido al efecto de dilución. De hecho, en nuestro caso, tanto en el conjunto de muestras de 1984 como en el de 1987 el valor promedio de la relación longitud de la espina caudal/longitud de la lórica se mantuvo bajo aún y cuando *A. sieboldi* se encontraba

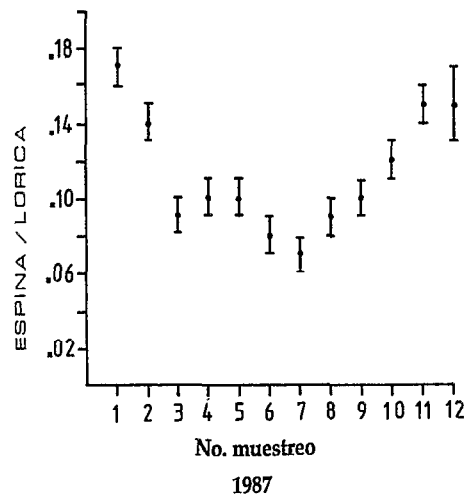


FIG. 4. — Diferencias temporales del índice de la relación longitud de la espina caudal/longitud de la lórica de *K. americana* (conjunto de muestras de 1987). Los puntos señalan los valores promedios y las barras la desviación estándar.

Temporal variations of the index of the relationship of the length of the caudal spine/length of the lorica (set of samples of 1987). The dots show the mean values and the bars show the standard deviation.

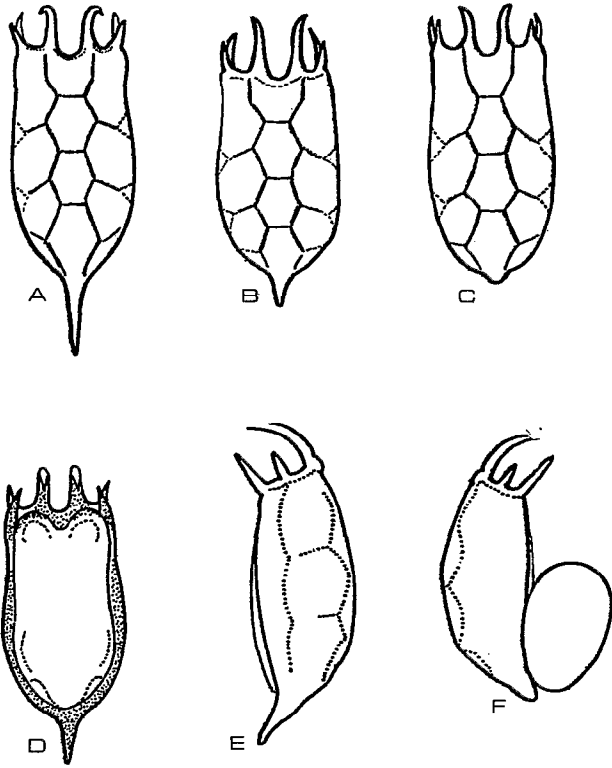


FIG. 5. — *K. americana* de la laguna de Río Claro. A-C : vista dorsal; D : vista ventral; E-F : vista lateral.
K. americana from Lake Río Claro. A-C : dorsal view; D : ventral view; E-F : lateral view.

presente. Sin embargo, la acción depredadora de esta especie aparenta ejercer una marcada influencia sobre la densidad de *K. americana*. En cuanto al hidoperíodo y a la disponibilidad de alimento como factores para explicar el polimorfismo observado, tenemos que ellos no pueden aislarse ya que las fluctuaciones estacionales de las concentraciones del fitoplancton, material orgánico e inorgánico y productividad primaria algal observada en estos ambientes leníticos son consecuencia directa o indirecta de las fluctuaciones estacionales de los niveles de estos cuerpos de agua. En el Bajo Orinoco se ha señalado la relación inversa existente entre densidad planctónica y el nivel de las lagunas de inundación (VÁSQUEZ y SÁNCHEZ, 1984; MEDINA y VÁSQUEZ, 1988). La reducción de la espina caudal de *K. americana* observada en la laguna de Río Claro en aguas bajas no había sido registrada en otros cuerpos de agua de la misma región sujetos a estos cambios estacionales de niveles. Partiendo de la observación de que la

laguna de Río Claro presenta, en aguas bajas, una densidad fitoplanctónica comparativamente muy superior a otras lagunas estudiadas (L. SÁNCHEZ, *com. pers.*), esto nos conduce a considerar la hipótesis de que, en efecto, el nivel hidrométrico incide indirectamente en el polimorfismo de *K. americana* al propiciar, en aguas bajas, un incremento de la disponibilidad de partículas alimentarias consumidas por la especie. En relación a *Brachionus* se ha señalado que a baja temperatura y concentración de alimento el desarrollo de los organismos es lento y el largo de las espinas aumenta (RAUH, 1963; HALBACH, 1970).

En relación a *K. americana*, y con la intención de comunicar información taxonómica, sería de valor seguir las recomendaciones de KOSTE y SHIEL (1989) en el sentido de designar un taxon infrasub-específico, sin estatus sistemático, pero que defina las formas involucradas referidas a variaciones ecotípicas, estacionales o sexuales. Sobre este particular, proponemos la designación de *K. americana* Carlin, 1943 como una superespecie que incluye las formas *typica*, *micracantha*, *tuberculata* y *tecta* (Fig. 5) a las cuales añadimos la f. *hispidata* nov. f. (Fig. 6). En la laguna de Río Claro *K. americana* f. *typica* se observó en aguas altas mientras que las formas *micracantha* y *tuberculata* se observaron en aguas bajas. La forma *tecta* (sin espina caudal) no se observó en la laguna.

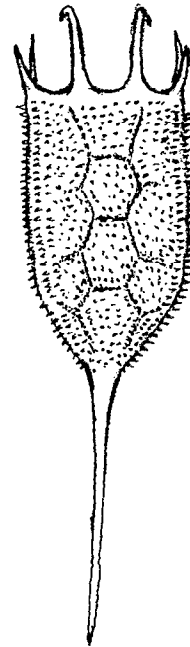


FIG. 6. — *Keratella americana* Carlin 1943 (f. *hispidata* nov. f.).

La presencia de organismos con espinas caudales de longitudes superiores durante aguas altas cuando, debido al efecto de dilución, se reduce el alimento disponible, se ajusta a la hipótesis tamaño-eficiencia («size-efficiency hypothesis») señalada por Pejler (1980). De acuerdo a ella, los zoopláncteres de cuerpos mayores tendrían ventaja en ambientes de baja concentración de alimento debido a una mejor economía metabólica.

AGRADECIMIENTO

Nuestro sincero agradecimiento a R. POURRIOT por la lectura y comentarios hechos al manuscrito. Igualmente a U. RAVELO y D. LAW por su colaboración en los análisis estadísticos realizados.

Manuscript accepté par le Comité de Rédaction le 25 janvier 1991

REFERENCIAS

- EGBORGE (A. B. M.), OGBEKENE (L.), 1986. — Cyclomorphosis in *Keratella tropica* (Apstein) of Lake Asejire, Nigeria. *Hydrobiologia*, 135 : 179-191.
- GILBERT (J. J.), 1966. — Rotifer ecology and embryological induction. *Science*, 151 : 1234-1237.
- GILBERT (J. J.), 1967. — *Asplanchna* and postero-lateral spine production in *Brachionus calyciflorus*. *Arch. Hydrobiol.*, 64 : 1-62.
- GILBERT (J. J.), STEMBERGER (R. S.), 1984. — *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slackii*. *Limnol. Oceanogr.*, 29 (6) : 1309-1316.
- GREEN (J.), 1980. — Asymmetry and variation in *Keratella tropica*. *Hydrobiologia*, 73 : 241-248.
- HALBACH (U.), 1970. — Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* Pallas. *Oecologia*, 4 : 262-318.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.), 1983. — Morphological variation of *Keratella cochlearis* (Gosse) in Lake Biwa, Japan. *Hydrobiologia*, 104 : 297-305.
- JOSÉ DE PAGGI (S.), 1978. — Nota sobre las variaciones locales en *Keratella cochlearis* Gosse. Comparaciones entre poblaciones de ambientes lóticos y leníticos de la llanura aluvial del río Paraná. *Neotropica*, 24 : 27-32.
- KOSTE (W.), SHIEL (R. J.), 1989. — Classical taxonomy and modern methodology. *Hydrobiologia*, 186/187 : 279-284.
- KOSTE (W.), TOBIAS (W.), 1987. — Zur Rädertierfauna des Sankarani-Stausees im Einzugsgebiet des Niger, Republik Mali, Westafrika (Aschelminthes : Rotatoria). *Arch. Hydrobiol.*, 108 : 499-515.
- MEDINA (M. L.) y VÁSQUEZ (E.), 1988. — Estudio de los rotíferos de una laguna de inundación de aguas negras del Bajo Caroní, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 48 : 105-119.
- PEJLER (B.), 1980. — Variation in the genus *Keratella*. *Hydrobiologia*, 73 : 207-213.
- RAUH (F.), 1963. — Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere. III. Die experimentelle Beeinflussung der Variation von *Brachionus calyciflorus* und *Brachionus capsuliflorus*. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 53 : 61-106.
- RUTTNER-KOLISKO (A.), 1974. — Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy. *Die Binnengewässer Suppl.* : 1-146.
- SCHADEN (R.), 1977. — Zur Zyklomorphose einiger Brachioniden (Rotatoria) Zentralamazoniens. *Amazoniana*, 6 : 257-266.
- STEMBERGER (R. S.), GILBERT (J. J.), 1984. — Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis* : induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*. *Freshw. Biol.*, 14 : 639-647.
- VÁSQUEZ (E.), 1984. — Estudio de las comunidades de rotíferos del Orinoco Medio, bajo Caroní y algunas lagunas de inundación. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 44 : 95-108.
- VÁSQUEZ (E.), SÁNCHEZ (L.), 1984. — Variación estacional del plancton en dos sectores del río Orinoco y una laguna de inundación adyacente. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 44 : 11-31.