

APORTACIONES A LA IDEA DEL LOCALISMO DE LOS CLADÓCEROS: ALGUNAS ESPECIES ESPAÑOLAS COMO PARADIGMA

Miguel Alonso

Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona.

Palabras clave: Cladóceros, taxonomía, biogeografía.

SUMMARY

CONTRIBUTIONS TO THE IDEA OF THE LOCALISM IN CLADOCERA:
SOME SPANISH SPECIES AS PARADIGM

Key words: Cladocera, taxonomy, biogeography.

Recent studies have demonstrated that some accepted cosmopolitan taxa are groups of closely related species. This was the case of Ephemeroporus barroisi, Alona karua and A. verrucosa, all of them have wide paratropical distribution and have morphologically differentiated taxa in Spain.

In this work the relationships between Spanish populations and those from other parts of the world are established. E. barroisi complex has two species, E. margalefi and E. epiaphantoi, and A. karua one not yet described.

Since all of the Spanish taxa are mainly distributed throughout the South-West quadrant of the Iberian Peninsula, the possible significance of this region as tropical relict area is also discussed.

INTRODUCCIÓN

Los cladóceros integran uno de los grupos de organismos de agua dulce más interesantes desde el punto de vista faunístico, biogeográfico y ecológico. Se trata de crustáceos muy antiguos que debieron dispersarse por las aguas epicontinentales en una fase previa a la total separación de los continentes (TASCH, 1969), lo que puede explicar su modelo de distribución, en el que los géneros son más cosmopolitas que las especies. Su tasa de diferenciación morfológica parece ser baja, y los procesos de especiación alopátrica que han actuado sobre las poblaciones aisladas sucesivamente en continentes muy lejanos han dado lugar a complejos de especies morfológicamente muy afines.

IV CONGRESO ESPAÑOL DE LIMNOLOGIA

Actas : 369-378

Hasta hace relativamente poco se pensaba que la mayor parte de los cladóceros eran cosmopolitas. Esta teoría pudo tener su origen en un conocimiento deficiente de la taxonomía, la cual ha pasado por etapas diferentes a lo largo de la historia (FREY, 1982a) y actualmente requiere una puesta al día. Los primeros trabajos, algunos muy notables, realizados entre finales del siglo XIX y principios del XX trataron con cierta extensión Europa (LILLJEBORG, 1901) y puntos aislados del resto del mundo (SARS, 1888, 1890, 1916; RICHARD, 1894, 1895, 1896). Estos primeros pasos, muy prometedores, fueron seguidos de un deterioro progresivo: los complejos de especies fueron interpretados como espectros de variabilidad de una misma especie, y dada la extraordinaria capacidad de dispersión que se atribuía a los cladóceros, se aceptó la idea del cosmopolitismo.

La mayor parte de los trabajos publicados entre 1930 y 1980 cuidan muy poco las descripciones y transfieren los nombres de las especies de un continente (generalmente Europa) a las de otro. Aceptando a priori la identidad de las especies, muchos autores creen más que justificado tomar dibujos prestados de faunas locales (por ejemplo, de la de Suecia de Lilljeborg) para ilustrar especies de Argentina (OLIVIER, 1962) o de Estados Unidos (PENNAK, 1978), probablemente por dudar de su propia capacidad para realizarlos. Además de encontrarse en trabajos regionales, dichos errores se extienden a manuales mucho más trascendentes, que han dirigido la formación de especialistas de todo el mundo. En las claves de Birge publicadas por WARD & WHIPPLE (1918, 1ª edición) y revisadas por Brooks (1959, 2ª edición), se da por supuesto que la mayor parte de las especies de Norteamérica son las mismas que las europeas, y parece que al menos seis de ellas no existen en aquel país (FREY, 1982a). El libro de SMIRNOV (1971) traducido del ruso al inglés (1974) recoge el caos mundial de la taxonomía de los quidóridos, ordenado según una clasificación trinómica; posee información original y bibliográfica, pero también errores tan graves como la ilustración de Alona rectangula pulchra, basada en una preparación de Alona (Biapertura) verrucosa. En SRAMEK-HUŠEK (1962) y FLÖSSNER (1972) se ilustra el postabdomen del macho de Alona intermedia (aún desconocido) con uno de Alona guttata. Alona intermedia es también ilustrada por MARGARITORA (1983, 1985) con dibujos de A. azorica o A. esteparica (ALONSO, 1985a).

La idea del cosmopolitismo ha conducido incluso a hacer redescpciones con material procedente de localidades muy alejadas de la terra typica de las especies originalmente descritas. Por ejemplo, Daphnia dolichocephala de Cabo de Buena Esperanza (Sudáfrica) fué redescrita con material muy diferente, de una laguna salada de Cerdeña (Daphnia mediterranea) por MARGARITORA (1972), partiendo de la base, probablemente errónea, de que D. dolichocephala era afín a este tipo de aguas (ALONSO 1985 b).

Como resulta evidente, todo este confucionismo constituye un freno considerable al avance en el estudio de los cladóceros, y aún en la actualidad es difícil mantener un criterio objetivo ante la información emanada de investigadores de prestigio reconocido. Recientemente se han publicado nuevas faunas regionales que siguen ignorando las tendencias actuales de la taxonomía, y en las que aún se incluyen ilustraciones importadas, como la de SMIRNOV & TIMMS (1983), severamente juzgada por FREY (1985a), la de MARGARITORA (1985) y otras en las que se afirma,

por ejemplo, que la fauna de cladóceros de Sudamérica tropical se conoce suficientemente (GREEN, 1981).

Los avances más significativos (Korovchinsky, Paggi, Hann y Frey) incorporan en el análisis de las especies descripciones anatómicas, lo más completas posible, ilustradas con cámara clara y fotografías al microscopio electrónico de barrido de hembras partenogenéticas, hembras efipiales y estados I, II y III (adultos) del macho, no sólo sobre individuos sino entre poblaciones. Los resultados son muy interesantes: se ha conseguido fragmentar la distribución de varios falsos cosmopolitas, como Eurycercus lamellatus (FREY, 1973, 1978) y Ephemeroporus (= Chydorus) barroisi (FREY, 1982b), o distinguir entre especies de un mismo complejo, como Chydorus sphaericus - C. brevilabris - C. biovatus (FREY, 1980, 1985b), Disparalona rostrata - D. leei, Oxyurella tenuicaudis - O. brevicaudis (MICHAEL & FREY, 1983, 1984), etc.

Desterrada la idea del cosmopolitismo de los cladóceros, cualquier estudio regional en el que se incluyan comparaciones con material tipo o procedente de otros países puede resultar apasionante. Con esta perspectiva se encuentran cuatro nuevas especies en vías de descripción y cinco ya descritas (ALONSO, 1985 a, b y en prensa), sólo en territorio español.

COMPLEJOS DE ESPECIES DE DISTRIBUCIÓN MUNDIAL CON REPRESENTANTES IBERICOS QUE MUESTRAN UN GRADO DE DIFERENCIACIÓN NOTABLE

Complejo Ephemeroporus barroisi

La descripción original (Chydorus barroisi) fué realizada con material de Siria y señala como características específicas más importantes la existencia de cuatro denticulos en el labro y uno en el margen ventral posterior de las valvas. Esta combinación fué apareciendo después en pequeños quidóridos de prácticamente los cinco continentes, y la especie se consideró cosmopolita. Observaciones de FREY (1982b) sobre poblaciones de Norteamérica demostraron que la posesión de los dos caracteres morfológicos citados no era suficiente para definir la especie, ya que sólo en Florida coexistían tres taxones diferentes que los compartían. La falta de material tipo impidió la redescripción necesaria para situar la posición taxonómica del resto de las poblaciones descritas, de manera que tras ser declarado el nombre de Chydorus (= Ephemeroporus) barroisi nomen dubium, el conjunto de poblaciones repartidas por el mundo con las características morfológicas comunes citadas pasaba a ser considerado un complejo aún no determinado de especies.

Sólo en la península Ibérica ya se han podido diferenciar dos taxones pertenecientes al complejo barroisi: E. margalefi y E. epiaphantoi. Ambos se distribuyen por las regiones silíceas de la banda occidental de la península y poseen una autoecología bien diferente. E. margalefi aparece en lagunas temporales, sobre materiales arenosos de aguas blandas, claras y ricas en vegetación, mientras que E. epiaphantoi lo hace en ríos de una calidad parecida. Las diferencias morfológicas son sencillas de observar, y pueden verse resumidas en la tabla I.

Tabla I. Características diferenciales de las dos especies de Ephemeroporus que viven en España, E. barroisi (datos de RICHARD, 1894) y una población del Irán.

Table I. Differential characteristics of the two species of Ephemeroporus that live in Spain, E. barroisi (Richard's data, 1894) and a population from Iran.

	<u>E. barroisi</u>	<u>E. epiaphantoi</u>	<u>E. sp.</u> (Irán)	<u>E. margalefi</u>
Extremo del labro	Afilado	Afilado	Afilado	Redondeado
Polígonos de las valvas	Alargados	Alargados con estrías	Alargados con estrías	Isodiamétricos, con puntos
Ángulo inferopost.	1 denticulo corto	1 denticulo corto	1 denticulo corto	1-3 denticulos más largos
Postabdomen del macho	?	Espinas marginales como en la hembra	?	Haces de finas espínulas

E. epiaphantoi constituye una forma mucho más próxima al E. (Chydorus) barroisi de Richard que a E. margalefi y al resto de las especies del género descritas con suficiente detalle (FREY, 1982a, SARS, 1895, MARGARITORA, 1969) (tabla I). Por otro lado, E. epiaphantoi es muy afín a una población de Irán (ALONSO, en prensa), con la que se compararon sólo hembras partenogenéticas. De poder demostrarse la identidad de ambos taxones, la distribución de esta especie se ampliaría notablemente a lo largo de la franja de tierras situada al sur del Mediterráneo, lo cual no es de extrañar, dado que sus afinidades faunísticas con la península son notables. Ello ayudaría también a reforzar las posibles relaciones entre E. epiaphantoi y E. (Chydorus) barroisi de Richard, dado que la población de Irán, procedente de Pulvar See, constituye la localidad de Ephemeroporus más cercana a Siria.

Complejo Alona karua

Alona karua se caracteriza por poseer 2-5 denticulos en el margen ventral posterior de las valvas, dos poros cefálicos y el postabdomen redondeado en su extremo y haces de espinas laterales, con la espina distal muy desarrollada. La especie fué descrita (KING, 1853) y redescrita (SARS, 1888) en Australia, y posteriormente ha sido citada en los cinco continentes, entre los 40º de latitud N y S.

A. karua ha presentado algunos problemas taxonómicos. Hasta SARS (1916) había pertenecido al género Alonella en Australia, y figuraba

Tabla II. Características diferenciales entre Alona sp. gr. karua de Menorca (España) y la forma de Queensland (Australia).
 Table II. Differential characteristics between Alona sp. gr. karua from Menorca (Spain) and the form from Queensland (Australia).

	Menorca	Queensland
Angulo formado por las estrías de las valvas y el margen ventral	45°	30°
Estrías de las valvas	Muy marcadas	Poco marcadas
Long. abertura anal	>1	<1
Long. margen postanal		
Pecten proximal	Como el distal	Mayor que el distal

como Leydigia quadridentata en Sudáfrica (BRADY, 1913). La propia redescrición de SARS (1888), a partir de un único ejemplar, pudo ser efectuada sobre un taxón diferente al de King, a juzgar por la diferencia entre la estructura del postabdomen de ambas descripciones (redondeado en la de Sars y muy anguloso en la de King). El conocimiento actual de la especie es deficiente a pesar de que el número de referencias con ilustraciones en la literatura es relativamente elevado. Probablemente, los caracteres diagnósticos son tan evidentes que se descuida el análisis detallado del resto de la morfología. Por ejemplo, en SMIRNOV (1971) y KORÍNEK (1984) se da la fórmula antenal 003/013 para poblaciones australianas y africanas, respectivamente, cuando lo normal es que ésta sea 003/113 (observaciones propias).

A. karua se encuentra actualmente en revisión (PAGGI, *in litt.*), y se supone que forma un complejo compacto de especies (FREY, *in litt.*). Por el momento, no se conoce su número, pero pueden distinguirse al menos dos taxones diferentes del neotipo de Sars, uno africano (KORÍNEK, 1984) y otro ibérico (ALONSO y PRETUS, *en prep.*). En la tabla II se recogen las características diferenciales más significativas entre poblaciones australianas e ibéricas. La Alona sp. gr. karua de Iberia posee una uniformidad morfológica notable en las tres poblaciones que se conocen, portuguesa (cabo de San Vicente), extremeña (Cáceres) y menorquina, lo que afianza su identidad. Desde el punto de vista ecológico, estas poblaciones son también convergentes, ya que aparecen en sistemas palustres maduros, de aguas poco mineralizadas y temporales.

Complejo Alona verrucosa

Alona verrucosa fué descrita en Brasil (SARS, 1901) y disfruta de una distribución típicamente paratropical. Se caracteriza por poseer un denticulo en el margen ventral de la quilla del labro, dos poros

Tabla III. Características diferenciales entre poblaciones del complejo Alona verrucosa de diferentes partes del mundo. Valvas: 1, lisa o con verrugas; 2, con estrías en la parte ventral. Postabdomen: 1, grupos de espinas anales con 3-4 espinas fuertes y un grupo anterior al ángulo preanal; 2, sólo grupos anales con 6-7 pequeñas espinas. Primer apéndice torácico: 1, gancho birrámeo con las dos ramas de longitud comparable; 2, gancho birrámeo con la rama plumosa más pequeña.

Table III. Differential characteristics between populations of the Alona verrucosa complex from different parts of the world. Shell: 1, smooth or with dimples; 2, with striae in the ventral part. Postabdomen: 1, anal clusters with 3-4 strong spines and a cluster anterior to the preanal angle; 2, only anal clusters with 6-7 small spines. First thoracic limb: 1, birrameous hook with the two branches subequal in length; 2, birrameous hook with the feathered branch smaller.

	Queensland (Australia)	Argentina (Paggi 1975)	Brasil	Florida	Texas	Ghana	España
Valvas	1	1	1	1	1	2	2
Postabdomen	2	1	1	1	1	2	2
1º apéndice torácico	2	1	1	1	1	2	2

cefálicos (Biapertura) centrales y los laterales conectados a sacos internos en forma de ocho, y por la estructura de la rama externa del endito del primer par de apéndices torácicos, que lleva dos ganchos desiguales, el mayor birrámeo y el menor trirrámeo.

Al igual que sucedía con Alona karua, las descripciones de A. verrucosa que aparecen en la literatura son de poca utilidad para estudios comparativos. En SMIRNOV (1971) se repite el error de no incluir la seda del primer segmento del endopodito en la fórmula antenal, bien precisada en PAGGI (1975).

La uniformidad entre poblaciones de partes diferentes del mundo es considerable; sin embargo, la observación detallada de algunos caracteres morfológicos permite discriminar tres grupos geográficos (tabla III), uno australiano, otro del continente americano y otro que se desarrolla en África y España. El australiano y el africano-español son muy afines, y sólo se diferencian por el ornamento de las valvas. La Alona gr. verrucosa española ha aparecido en el río Guadalupejo (Valdecaballeros, Badajoz), de caudal reducido y aguas poco mineralizadas, oligotróficas y ricas en hierro.

DISCUSIÓN

El nuevo modelo de distribución de los cladóceros cuestiona los principios de cosmopolitismo y banalidad que se atribuían a la mayoría de las especies. Parece que ni sus formas de resistencia las hacen tan dispersables ni están sujetas a variabilidad interespecífica. La distribución por continentes de especies morfológicamente muy relacionadas como las de los complejos karua, verrucosa y barroisi muestra por un lado que el aislamiento de poblaciones se produce y que en él ha tenido que ver la deriva continental, y por otro, que las tasas de diferenciación morfológica son muy reducidas. Estas hipótesis se apoyan en hallazgos fósiles que prueban la existencia de estadios avanzados de la evolución de los cladóceros en el Oligoceno (FREY, en prensa) y en estudios paleolimnológicos que revelan identidad absoluta entre formas actuales y de 15 000 años de antigüedad en el Emiense interglacial de Dinamarca (FREY, 1962).

La distribución de los tres complejos analizados, preferente en el hemisferio austral, muestra que las poblaciones iniciales debieron originarse y dispersarse en el antiguo Gondwana. Es muy interesante además comparar su carácter paratropical con el hecho de que los representantes ibéricos se acantonen en el cuadrante sur-occidental de la península, que corresponde a su vez al de toda Europa. Teniendo en cuenta que, al menos, Alona sp. gr. karua, Ephemeroporus barroisi y E. epiaphantoi son endémicos, podría considerarse a esta zona de la península Ibérica un área de características particulares para la persistencia de reliquias tropicales terciarias debido a su situación al sur de las áreas afectadas por los glaciares, al abrigo del clima atemperado atlántico y a la abundancia de aguas muy finas y persistentes.

AGRADECIMIENTOS

La generosidad del Dr. Frey, de la Universidad de Indiana, y del Dr. Smirnov, del Instituto de Morfología Evolutiva y Ecología Animal de la Academia de Ciencias de la URSS, me permitió acceder a las colecciones exóticas, tipos y paratipos necesarios para establecer comparaciones directas con el material ibérico. A ellos debo también valiosas sugerencias.

BIBLIOGRAFIA

- ALONSO, M. 1985a. Las lagunas de la España peninsular: taxonomía, ecología y distribución de los cladóceros. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona: 795 pp.
- ALONSO, M. 1985b. Daphnia (Ctenodaphnia) mediterranea: a new species of hyperhaline waters, long confused with D. (C.) dolichocephala Sars, 1895. *Hydrobiologia*, 128: 217-228.
- ALONSO, M. en prensa. Morphological differentiation of two new Ephemeroporus species (Cladocera, Chydoridae) belonging to the barroisi complex: E. margalefi and E. epiaphantoi, in Spain. *Hydrobiologia*.

- BRADY, G.S. 1913. On freshwater Entomostraca from various parts of South Africa. *Ann. Natal. Mus.*, 2: 459-474.
- FLÖSSNER, D. 1972. *Krebstiere, Crustacea. Kiemen - und Blattfüßer, Branchiopoda; Fischläuse, Branchiura*. Tierwelt Deutschlands, 60. 501 pp.
- FREY, D.G. 1962. Cladocera from the Eemian interglacial of Denmark. *J. Paleont.*, 36: 1133-1154.
- FREY, D.G. 1973. Comparative morphology and biology of three species of *Eurycercus* (Chydoridae, Cladocera). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 58: 221-267.
- FREY, D.G. 1978. A new species of *Eurycercus* (Cladocera, Chydoridae) from the Southern United States. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 20: 1-26.
- FREY, D.G. 1980. On the plurality of *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (Cladocera, Chydoridae) and designation of a neotype from Sjaelsø, Denmark. *Hydrobiologia*, 69: 83-123.
- FREY, D.G. 1982a. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera. *Arch. Hydrobiol.*, 93: 484-502.
- FREY, D.G. 1982b. Relocation of *Chydorus barroisi* and related species (Cladocera, Chydoridae) to a new genus and description of two new species. *Hydrobiologia*, 86: 231-269.
- FREY, D.G. 1985a. Book review of Smirnov & Timms (1983). *Journal of Crustacean Biology*, 5: 182-183.
- FREY, D.G. 1985b. A new species of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera, Chydoridae) from Western Montana. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 70: 3-20.
- FREY, D.G. en prensa. The non-cosmopolitanism of Chydorid Cladocera: implications for biogeography and evolution. In: K.L. Heck & R.H. Gore (eds.), *Crustacean Issues, Vol. 4, Crustacean Biogeography*. Rotterdam: A.A. Balkema.
- GREEN, I. 1981. Cladocera. In: S.H. Hurbert, G. Rodríguez & N.D. Dos Santos (eds.), *Aquatic Biota of Tropical South America. Part 1. Arthropoda*. California. 323 pp.
- KING, R.L. 1853. On Australian Entomostraca. *Papers and Proceed. Roy. Soc. Tasmania*, 2: 253-263.
- KOŘÍNEK, V. 1984. Cladocera. In: I.I. Symoens (ed.), *Hydrobiological Survey of the Lake Bangweulu Luapula River Basin*. Bruxelles. 117 pp.
- LILLJEBORG, W. 1901. Cladocera Suaciae. *Nova Acta Reg. Soc. scient. Upsal.*, 3, 701 p.

- MARGARITORA, F.G. 1969. Un nuovo Chydorus (Cladocera, Chydoridae) di acque astatiche dell'Isola di Caprera: Chydorus phintonicus n. sp. *Arch. zool. ital.*, 54: 173-180.
- MARGARITORA, F.G. 1972. Sulla presenza di Ctenodaphnia dybowski E. Grochowski 1895 nelle acque astatiche della Sardegna. *Rend. Sc. Istituto Lombardo*, B 106: 36-49.
- MARGARITORA, F.G. 1983. **Cladoceri (Crustacea: Cladocera)**. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. Consiglio Nazionale delle Ricerche AQ/1/197, n°22. 169 pp.
- MARGARITORA, F.G. 1985. **Cladocera**. Fauna d'Italia. 399 pp.
- MICHAEL, R.G. & D.G. FREY 1983. Assumed amphi-atlantic distribution of Oxyurella tenuicaudis (Cladocera, Chydoridae) denied by a new species from North America. *Hydrobiologia*, 106: 3-35.
- MICHAEL, R.G. & D.G. FREY 1984. Separation of Disparalona leei (Chien 1970) in North America from D. rostrata (Kosh, 1841) in Europe (Cladocera, Chydoridae). *Hydrobiologia*, 114: 81-108.
- OLIVIER, S.B. 1962. Los cladóceros argentinos. *Rev. Mus. La Plata* (n. s.), Zool., 7: 173-269.
- PAGGI, J.C. 1975. Sobre dos cladóceros Chydoridae nuevos para la fauna argentina. *Physis*, sec. B, V. 34 n° 89: 139-150.
- PENNAK, R.W. 1978. **Freshwater invertebrates of the United States**. John Wiley & Sons. New York. 803 pp.
- RICHARD, J. 1894. Cladocères recuillis par le Dr. Théod. Barrois en Palestine, en Syrie et en Égypte. *Rev. Biol. Nord France*, 6: 360-378.
- RICHARD, J. 1895. Revision des Cladocères. *Ann. Sc. Nat. Zool. Paris*. (7e sér.), 18: 279-387.
- RICHARD, J. 1896. Revision des Cladocères. Deuxième partie. *Ann. Sc. Nat. Zool. Paris* (8e sér.), 2: 187-363.
- SARS, G.O. 1888. Additional notes on Australian Cladocera, raised from dried mud. *Forhaudlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania*: 1-74.
- SARS, G.O. 1890. Oversigt af Norges Crustaceer med forelobige Bemoerkninger over de nye eller mindre Bekjendte Arter. II (Branchiopoda - Ostracoda - Cirripedia). *Forhaudlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania*: 1-80.
- SARS, G.O. 1895. On some South-African Entomostraca raised from dried mud. *Vidensk-Selsk. Skr., I. Math-naturv. Kl.*, 8: 1-56.
- SARS, G.O. 1901. Contribution to the knowledge of the fresh-water Entomostraca of South America as shown by artificial hatching from dried material. *Archiv. for Mathematik og Naturvidenskab*, B 23: 3.

- SARS, G.O. 1916. The fresh-water Entomostraca of Cape Province (Union South Africa). Part I: Cladocera. **Ann. Sc. Afr. Mus.**, 15 (pt.4): 303-351.
- SMIRNOV, N.N. 1971. **Chydoridae Fauny Mira**. Fauna SSSR. Nov. Ser. 101, Rakoobraznyye, T.1, Vyp.2, 531 pp.
- SMIRNOV, N.N. 1974. **Chydoridae**. Jerusalem. 644 pp.
- SMIRNOV, N.N. & B.V. TIMMS 1983. A revision of the Australian Cladocera (Crustacea). **Records of the Australian Museum**, Suppl. 1.
- SRAMEK-HUSEK, R. 1962. Rad Cladocera - Perloocky. In: Srámek-Husek, R.M., Straskraba & J. Bretk (eds.), **Lupenonožci - Branchipoda**, Fauna CSSR, Svazek 16, Cesk. Akad. Ved. Praha: 174-410.
- TASCH, P. 1969. Branchipoda. In: C. Moore (ed.), **Treatise on Invertebrate Paleontology**, p. 128-191. Geol. Soc. Am., Boulder, Colorado and Univ. of Kansas Press, Lawrence.
- WARD, H.B. & G.C. WHIPPLE 1918. **Fresh-water Biology**. Wiley, New York. 1111 pp.