USOS NO FOTOSINTETICOS DE LA LUZ EN PLANTAS ACUATICAS

F. Xavier NIELL, J. Angel GALVEZ, Felix LOPEZ-FIGUEROA y Patricia ALGARRA

Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. MALAGA

Palabras clave: Adaptación pigmentaria, máximos profundos, fitocromo, activación enzimática.

SUMMARY

NON PHOTOSYNTHETIC USES OF THE LIGHT BY AQUATIC PLANTS

Key words: Pigment adaptation, deep maximum, phytochrome, enzymatic activation.

Aquatic plants live in adverse conditions: light, their energy source, is more concentrated in water than in themselves and nutrients, their matter source, are too much diluted and it could be difficult to catch them.

The position of plants in a water column is determined in the optimum by adaptive light reactions, and the extremes of distribution by saturation and compensation light intensities.

Adaptation does not coincide always with a nutrient maximum and could have different meanings. Some of these meanings could be prospected with the hypothesis of the existence of photoreceptors active and different light, which are switches or/and inducers of pigment adaptation, increasing the efficiency of light collection, and enzymatic and membrane changes which improve nutrient uptake and accumulation, by the usual or unusual metabolic pathways.

INTRODUCCION

El sentido economicista y antropocéntrico con el que se ha estudiado y escrito, en general, la Limnología, entre otras ciencias ambientales, ha llegado siempre a considerar la luz, su extinción y su aprovechamiento por las plantas acuáticas sólo como una variante energética. La Luz tiene efectos otros muy diversos, cuyo balance cuántico puede ser irrisorio comparado con el fotosintético, pero con una gran transcendencia en el comportamiento, metabolismo y forma de los vegetales acuáticos. Dichos efectos serán tamizados en los procesos de selección. En una conferencia reciente, uno de nosotros (NIELL 1987) trató de exponer la importancia de estos usos alternativos de la luz por las plantas.

Las plantas acuáticas son organismos situados en una comprometida situación: viven en stress por extinción de la luz, que se concentra más en el medio que en ellas mismas (RAVIEN, 1984) y por dilución de nutrientes. La primera situación requiere procesos adaptativos extraordinariamente rápidos por la característica cambiante de la luz incidente, que aprovecha a diferen-

IV CONGRESO ESPAÑOL DEL LIMNOLOGIA

Actas : 13-23

tes longitudes de onda. Además, los fenómenos de captación luminosa presentan discontinuidad y desacoplamiento espacio-temporales, que se resuelven optimizando las respuestas de aprovechamiento energético. Estas diferencias proceden de la diferente velocidad a que se realizan los distintos fenómenos concatenados. La dilución de solutos, se supera con mecanismos propios y externos, que faciliten el régimen turbulento y la asequibilidad de nutrientes, así como con empleo energético en el transporte, y seleccionando enzimas afines a los distintos sustratos.

La influencia de la luz en las plantas acuáticas se puede clasificar de acuerdo con:

- A. Irradianza,
- B. Calidad de la luz
- C. Fotoperiodicidad, que no será tratada aquí.

Los procesos influenciados por estas variables características de la radiación lumínica son muchos y algunos de ellos importantes en ecología a nivel de las poblaciones vegetales.

A. EFECTOS DE LA IRRADIANCIA

Los efectos de la luz a distinta irradiancia son diversos (Fig. 1).

A más de 1000 mmol de luz se produce la emisión y el crecimiento de cigotos en gametófitos de Laminaria saccharina, 1.95 mol m^{-2} (LÜNING and DRING, 1975) y Macrocystis pyrifera, 2.60 mol m^{-2} (LÜNING and NEUSHUL, 1978), se inducen fenómenos morfogénéticos como crecimiento de apéndices en Scytosiphon lomentaria, 1.97 mol m^{-2} , y el desarrollo de estructuras bidimensionales en la misma especie 2.25 mol m^{-2} (DRING and LÜNING, 1975). Estos valores resultan, sin embargo, engañosos, porque están obtenidos por acumulación, no hay sistema de iluminación que alcance semejantes irradiancias y los valores medios por $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ son coherentes con los valores que inducen fenómenos de polaridad en Fucus spp y de desprendimiento de cigotos en Dyctiota dichotoma, así para la inducción de reproducción en L. saccharina se necesitan $0.23 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante 90 días y $2.50 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ es la radiancia media por día (79 días) en Macrocystis pyrifera según los autores antes citados.

Entre 100 y $1000 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ se produce la saturación de asimilación en algunas plantas como Fucus a $350 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$, Laminaria $25\text{--}700 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y Rodofitas cespitosas $40\text{--}120 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (datos propios inéditos). Las plántulas de estas especies se saturan entre 5 y $15 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$, mientras que en Fucus la saturación del crecimiento se da a $200 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$, en Laminaria a $60 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en las algas rojas a $30 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Intensidades por debajo de 2.5 mE m^{-2} indican respuestas fotoperiodicas en Porphyra tenera (DRING, 1967), fotoinducen periodicidad en huevos de Fucus a 0.17 mE m^{-2} (BENTRUP, 1963) o provocan reacciones de emisión de cigotos en Dyctiota dichotoma a 80.10 mE m^{-2} (BENTRUP, 1963).

Los mínimos activos se encuentran entre $2\text{--}20 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en macrófitos.

Contrariamente a los conocimientos en macrófitos las intensidades de luz que controlan respectivamente la saturación y la compensación no están excesivamente especificados para microalgas, TALLING (1957) dió valores de saturación a $28\text{--}50 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para Asterionella formosa y $16 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para Melosira italica. Oscillatoria tiene puntos de saturación a $135\text{--}323 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (JEWSON, 1976) mientras que Microcystis puede variar entre 58 y $232 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ según GANF (1975); en el plancton marino los valores van desde 105 a $500 \text{ } \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Fig. 1).

FIGURA 1.- Distintos usos de la luz en algas microscópicas y macrófitos (NIELL, 1987).

FIGURE 1.- Several uses of light in macro and mycrophytes (NIELL, 1987).

En medio de esta escasez, la realización de estudios rutinarios para determinar el PC y PS ayudarían a comprender procesos de selección que explican la estratificación de las distintas especies y razas, que forman máximos a distintas profundidades (ALGARRA, 1982), pluri o monoespecíficas (GALVEZ, 1986 y GALVEZ et al., en prensa) (Fig. 2). Sobre el mecanismo adaptativo que denotan estos fenómenos STEELE (1964), FEE (1976) y KIEFER et al., (1979) consideran que manifiestan un aumento de clorofila a por célula en falta de luz y STEELE y YENISCH (1960), VENRICK et al. (1973), BROOKS Y TORKE (1977), BOWERS (1980), BIENFANG et al., (1983) y el mismo FEE (1976) prefieren pensar que estos máximos son efecto de la acción física de la termoclina.

Ceratium hirundinella y Peridinium cinctum, forman máximos profundos en nuestros embalses a una intensidad entre el 1 y el 3% de luz incidente (60 a $180 \mu E m^{-2} s^{-1}$) que coinciden con las intensidades de luz especificadas por HEANEY Y EPPLEY (1981) a las que se acomodan dichas especies en experiencias de laboratorio. Conocida es la movilidad de estos máximos (DANDONNEAU, 1977) que no coincidirían con un comportamiento de explotación estructural, sino que estarían guiados por la adaptación a una irradiancia determinada, la velocidad de matación no sería un obstáculo puesto que alcanzan velocidades de hasta $0.5 m h^{-1}$ a baja temperatura, como KAMIKOWSKI y ZENTARA (1972) describen para Cachodina niei. Las reacciones fototácticas de C. hirundinella, Peridinium cinctum y Volvocáceas, Criptomonadáceas y Crisomonadáceas fueron señaladas desde hace años por TALLING (1971), BERMAN y RODHE (1971) y HAPPEY-WOOD (1976) respectivamente.

La situación en un medio con nutrientes, cercano a la pignoclina térmica, ofrece beneficios singulares pues la barrera de densidad significa la existencia de un sistema "renovado" (WANGERSKY, 1977), tal como señalan para Ceratium hirundinella VILLALOBOS (1985), GALVEZ (1986) y GALVEZ et al., (en prensa).

El modelo que proponen los autores antes citados es muy antropocéntrico, se puede aducir que, en muchas ocasiones, en algunos organismos la adaptación a estas irradiancias no contribuirá a la supervivencia, antes al contrario, en el caso de algunos máximos, como el de Synechococcus sp en el Mediterráneo Occidental (Fig. 2), este se sitúa por debajo de la termoclina (ALGARRA et al., inédito), a un 0.5-1% de luz incidente que, según GLOBER (1986) y MURPHY y HAGEN (1985), es habitual donde está la cianobacteria, cuyo punto de saturación es $50-100 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (ALBERTE et al., 1984). En este último caso surgen preguntas como: ¿Puede tener este comportamiento alguna ventaja selectiva para estas especies?. ¿Cabe hacer algunas hipótesis sobre el papel de la luz en esta localización?. probablemente la clave la tenga el estudio de algunos fenómenos conocidos en luz atenuada, casi siempre azul.

B. CALIDAD DE LA LUZ

La adaptación pigmentaria se sugiere muy en el albor de la fisiología moderna, ENGELMAN (1893) define la adaptación cromática complementaria y OLTMANN'S (1892) define la adaptación a la intensidad de la luz.

JEFFREY (1981) recoge opiniones de diversos autores según la cual la luz verde estimula la síntesis de ficoeritrina y la luz roja la de ficocianina sin afectar mucho la de clorofila y la de los carotenos. Se supone que median en esta y en otras reacciones fotoreceptoras.

Estos receptores serían flavinas (PRESTY y DLBRÜC, 1978; VOSKRESENS KAYA, 1972 y SINGER y BRIGGS, 1981) que actuarían como receptores en luz azul, fitocromo como mediador en la luz roja y los propios pigmentos azules y rojos, o en algunas de las ficobilinas asociadas, para la luz intermedia, verde. Hay abundante información recolectada por ALGARRA (1986) y DELGADO (1986) sobre

FIGURA 2 .- Perfil transversal entre Barcelona y Mallorca; se representa la isolínea de 1% de luz incidente. Las isolíneas de concentración de C-Ficoeritrina (mg m^{-3}) vinculada a *Synechococcus* y la concentración de clorofila *a* por encima de 1 mg m^{-3} (ALGARRA, et al., datos inéditos) en la zona sombreada.

Abajo: Perfiles del máximo subsuperficial de *Ceratium hirundinella* en el embalse de Rio Verde (GALVEZ, 1986).

Ambos máximos son de luz azul y coinciden con la irradiancia de acomodación máxima. *Synechococcus* está por debajo de la termoclina.

FIGURE 2 .- Up: Transect from Barcelona to Mallorca, 1% of incident light is indicated. Isolines are C-phycoerythrin from *Synechococcus*, Chlorophyll *a* (shaded area) is indicated from concentrations greater than 1 mg m^{-3} .

Down: Deep maximum due to *Ceratium hirundinella* (GALVEZ, 1986).

Maximal values are detected in blue light and coincides with irradiance of accommodation of the species. *Synechococcus* is situated below the thermocline.

adaptación pigmentaria en macrófitos.

En una experiencia llevada a cabo por LOPEZ-FIGUEROA (inédito) en un estudio del comportamiento de diversas algas a distintos tipos de luz hemos estudiado la síntesis de clorofila a por Scenedesmus obliquus del pantano de Rio Verde. Los resultados obtenidos no eran coherentes con el comportamiento general del fitocromo y su sistema de activación-inactivación con luz roja-infrarroja y luz azul, presenta diferencias con el que se había obtenido con Porphyra umbilicalis, presentándose comportamientos inesperados en luz azul y en luz roja: El mecanismo de acción no es generalizable, como los autores clásicos pretendían y esta falta de generalidad, que se relaciona con efectos diversos: proporción de moléculas activas en el infrarrojo, efectos de alta irradiancia o a distinta proporción de luz roja e infrarroja, debe ser ulteriormente discutida con bases filogenéticas, autoecológicas y ecotípicas. Recientes estudios realizados por DELGADO (1986) con Calothrix, una cianobacteria colonial, refrendan la idea de comportamientos diferentes para distintos organismos.

C. OTRO INTERES DEL ESTUDIO DE FOTORECEPTORES

Además de la adaptación pigmentaria hay otros efectos que se atribuyen al fitocromo, unos son de acción rápida en membrana (QUAIL, 1983; HENDRICK y BOTHWICK, 1967), y otros de acción lenta (LAMB y LAWTON, 1983) con manifestación genética (MOHR, 1980). Se han detectado efectos de orientación plastidial por acción del Ca en los complejos actinomosómicos de Mougeotia (HAUPT y ÜBEL, 1975), despolarización en Nitella (WEISENSSEL y RUPERT, 1977), síntesis de aminoacil t-RNA en Euglena y activación de la nitrato reductasa en Chlorella vulgaris (TISCHNER y HUTTERMANN, 1978), todos ellos atribuibles a la acción del fitocromo. El último proceso es de absoluto interés, pero no es el único que, mediado por receptores, supondría una facilidad adaptativa con efectos enzimáticos. Así, la misma especie Scenedesmus obliquus Kütz evidencia un aprovechamiento del glicolato fotoinducido por luz azul. MIYACHI et al., (1980) presentan evidencias de cetocarboxilación por fosfoenolpiruvato en luz de intensidad tenue ($0.66 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), lo que permite la asimilación de carbono a intensidades de luz por debajo de 1% de la luz incidente; Scenedesmus, Sphaerocystis, Microcystis aeruginosa y Anabaena flosaque son organismos en los que se ha demostrado este proceso (COOD y STEWARD, 1980); en Euglena hay presencia de aspartato, que es el primer compuesto de la ruta (FREYSSINET, et al., 1979; KULANDHIVELU y SAROJINI, 1980), que está vinculada a la formación de compuestos por carboxilación de piruvato.

La luz azul crea cambios de flujo de iones, pues cambia el potencial de membrana, lo que podría tener interés en la incorporación del fósforo (VILLALOBOS, 1985 y FERNANDEZ, 1985). La tercera cuestión de interés es la descrita por WILD y HOPZAPFEL (1980) sobre la activación de la nitrato reductasa en luz azul y su inhibición con la luz roja. Estos efectos serían posibles a profundidades por debajo del 1% de luz incidente, donde no se ha comprobado la existencia de los organismos antes mencionados. La hipótesis de que estos procesos fueran generales y que los mediadores fueran distintos del fitocromo cobra interés y necesita ulteriores estudios que ahora discutiremos.

DISCUSION

La investigación alrededor del papel de la luz en procesos no fotosintéticos está por hacer en gran parte. Tiene, indudablemente aspectos teóri-

- 1 Estimulación directa por luz azul
Estimulación directa del P_R a P_{FR} por FLA:IND
- 2 Estimulación con luz verde y síntesis por AFC_V
Estimulación al pasar a AFC_R del P_R que da P_{FR} activo:IND
- 3 Activación del P_R a P_{FR} : - nivel membrana
- nivel genético
- 4 Reversión de la activación (posibles consecuencias no muy conocidas)
- 5 AFC_R se inactiva a AFC_V por luz roja
- 6 AFC_R activa al P_R por luz roja (sinergismo)

FIGURA 3.- Posibles hipótesis funcionales de interacción entre diferentes receptores.

FIGURE 3.- Hypothesis of functional interaction between different photoreceptors.

cos que conviene desarrollar y que en algunos textos básicos como MORRIS(1980) MARGALEF (1981), ROUND(1981), LOBBAN et al. (1981), KIRK (1983), SHORPSHIRE y MOHR (1983) y RAVEN (1986) no vienen recogidos.

1) La distribución vertical de la mayor parte de las algas está determinada en su límite superior por el punto de saturación lumínico en la columna de agua, la inferior por el punto de compensación.

2) Los puntos de saturación y compensación varían adaptativamente en función de las variables del medio, las variaciones adaptativas son importantes, e incluso pueden ser de amplitud mayor que las registradas en el mismo sistema estacionalmente.

3) Los organismos móviles ocuparían posiciones "adecuadas" en la columna de agua que les facilitarían la asimilación de nutrientes en situaciones de gradientes de densidad actuando como barreras, pero esta disposición no está relacionada con la existencia de dichos gradientes, sino que está seleccionada por la intensidad de la luz.

4) Vivir a intensidades bajas, cercanas a hipotéticos puntos de compensación, significa que estos pueden verse modificados por la actuación de la luz azul como desencadenadora de activación de enzimas como la nitrato-reductasa; facilitación de vías alternativas como cetocarboxilación, o provocando cambios de polaridad en la membrana que permiten la absorción de fósforo y otros nutrientes.

5) Conviene hacer un "screening" en diversas algas para establecer que calidad de luz propicia la adaptación en síntesis pigmentaria y en incremento de eficiencia metabólica, así como el estudio de los receptores y su posible interacción sinérgica e inhibidora, estableciendo un modelo a tal efecto del que se da una muestra para la adaptación pigmentaria de una cianobacteria del género Calothrix (Fig. 3).

Hemos visto tres tipos de procesos en que la luz está actuando de "otra manera": adaptación pigmentaria, adaptación enzimática y adaptación de membrana, son procesos fundamentales que conviene encuadrar en la naturaleza, en embalses o lagos donde se conozcan bien nuestros repetidos ciclos anuales, que se pueden usar como laboratorio para ensayar procesos fisiológicos en un marco limnológico e interpretarlos con una base de teoría ecológica.

BIBLIOGRAFIA

- ALBERTE, R.S., A.M., WOOD, T.A. KUSAR, R.R. GUILLARD, 1984.- Novel phycoerythrins in marine Synchococcus ssp characterization and evolutionary and ecological implications. Plant. Physiol., 75 : 732-739.
- ALGARRA, P., 1982.- Gradientes espaciales de pigmentos clorofílicos como indicadores de stress en sistemas acuáticos y sedimentarios. Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga : 97 pp.
- BENTRUP, F. 1963:0 Vergeinichende untersuchungen zur polaritätsinduktion durch das litch an der equisetumspore und der Fucuszigote. Planta, 59 : 472-491.
- BERTMAN, T, W.R. RHODE, 1971.- Distribution and migration of Peridinium in lake Kinneret. Mitt. Int. Ver. Limnol., 19 :266-270
- BIENFANG, P., J. SZYPER, E. LAWS, 1983.- Sinking rate and pigment responses to light limitation of a marine diatom: implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. Oceanol. Acta, 6 : 55-62.
- BOWERS, J.A., 1980.- Effects of thermocline displacement upon subsurface chlorophyll a in lake Michigan. J. Fish. Res. Board. Can., 36 : 2280-2287.
- COOD, G.A., R. STEWARD, 1980.- The photoinactivation of microalgal Ribulose-Biphosphate Carboxylase: its physiological and ecological significance. En Sender (ed.) The blue light syndrome. Springer Berlin, Heidelberg, New York : 392-400
- CULLEN, J.J., R.W. EPPLEY, 1981.- Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. Oceanol. Acta, 4 : 23-32.

- CULLEN, J.J., E. STEWARD, E. REWGER, R.W. EPPLEY, C.D. WINANT, 1983.- Vertical motion of the thermocline, intracline and chlorophyll maximum layers in relation to currents on the Southern California shelf. J. Mar. Res., 41 : 239-262
- DANDONNEAU, Y., 1977.- Variations nycthémerales de la profondeur au maximum de chlorophylle dans le Dome d'Angola (Fevrier-Mars 1971) Cahier ORSTOM.Ser. Océanographie, 1 : 27-37.
- DELGADO, A., 1986.- Control de la síntesis pigmentaria por los fotorreceptores fitocromo y ficocromo en la cianobacteria "Calothrix crustacea" Schousboe. Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga : 187 pp.
- DRING, M.J., 1967.- Phytochrome in red alga Porphyra tenera. Nature, 215 : 1411-1412.
- DRING, M.J., K. LÜNING, 1975.- Photomorphogenesis of brown algal in the laboratory and in the sea. Int. Seaweed Symp., 8 : 159-166.
- ENGELMAN, T.W., 1983.- Farbe and assimilation. Bot. Zeit., 41 : 1-13.
- FEE, E.J., 1976.- The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes area, Northwestern Ontario: Implications for primary production estimates. Limnol. Oceanogr., 30 : 227-230.
- FERNANDEZ, J.A., 1986.- Modelos global y celular de flujo de fósforo en embalses de regiones subáridas con alta erosión. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga : 283 pp.
- FREYSSINET, G., G.C. HARRIS, M. NASITIR, J.A., ACHIFF, 1979.- Events surrounding the early development of Euglena chloroplasts: Biosynthesis of cytochrome C-552 in wild type mutant cell. Plant Physiol., 62 : 908-915.
- GALVEZ, J.A., 1986.- Heterogeneidades verticales pigmentarias en el embalse eutrófico de la Concepción (Istán, Málaga). Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga : 122 pp.
- GALVEZ, J.A., F.X. NIELL, J LUCENA (en prensa).- Description and mechanism of formation of deep chlorophyll maximum due to Ceratium hirundinella (F. Müller) Bergh. Archiv. Hydrobiol.
- GANF, G.G., 1975.- Photpsynthetic production and irradiance-photosynthesis relationships of the phytoplankton from a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). Oecologia, 18 : 165-183.
- GLOVER, H:E., M.D., KELLER, R.R.L. GUILLARS, 1986.- Light quality and oceanic ultraphytoplankters. Nature : 319 : 142-143.
- HAPPY-WOOD, C.M., 1976.- Vertical migration patterns in phytoplankton of mixed species composition. Br. Phycol. J., 11 : 355-369.
- HAUPT, W., H. ÜBEL, 1975.- Zur mechanismus der phytochromwirkung bei der chloroplast bewegung vbon Mougeotia. E. Pflanzenphysiol., 75 : 165-171.
- HEANEY, S.I., R.W. EPPLEY, 1981.- Light, temperature and nitrogen as interacting fators affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. En Research of the marine food chain. Institute of Marin Resources. Report nº 80-1. Univ. of California : 165-180.
- HENDRICKS, S.B., H.D. BOTHWICK, 1967.- The funtion of phytochrome in regulation of plant growth. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 58 : 2125-2130.
- JEFFREY, S.W., 1981.- Responses to light in aquatic plants, En Lange, O.L., P.S. Nobel, C.B., Osmond, H. Zeigler (eds.) Phisiological Plant Ecology. I. Responses to the physical environment. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg. New York : 250-176.

- JEWSON, D.H., 1976.- The interactive of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (long Weagh, Northern Ireland). Fresh. Water Biology, 6 : 551-576.
- KAMIKOUSKI, D., S. ZENTARA, 1972.- The diurnal vertical migration of motile phytoplankton through temperature gradients. Limnol. Oceanog., 22 : 148-151.
- KIEFER, D.A., R.J. OLSON, D. HOLM-HANSEM, 1976.- Another look at the nitrite and chlorophyll maxima in the Central North Pacific. Deep Sea Res., 23 : 1199-1208.
- KAMIYA, A., S. MIYACHI, 1980.- Blue light effects on some algae collected from substrate chlorophyll layer in the Western Pacific Ocean. En Senger, H. (ed). The blue light syndrome; Springer, Berlin, Heidelberg, New York : 605-613.
- KIRK, J.T.O. 1983.- Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press : 401 pp.
- KULANDHIVELU, G., G. SAROJINI, 1980.- Blue-light induced enhancement in activity of certain enzymes in heterotrophically grown cultures of Scenedesmus obliquus. En Senger, H. (ed.) The Blue Light Syndrome, Springer, Berlin. Heidelberg. New York : 373-380.
- LAMB, C.J., M.A. LAWTON, 1983.- Photocontrol of gene expression, En Shropshire, W., H. Mohr Encyclopedia of Plant Physiology : 213-258.
- LOBBAN, J.S., P.J. HARRISON, M.J. DUNCAN, 1985.- The physiological Ecology of Seaweeds, Cambridge University Press : 242 pp.
- LÜNING, K., M.S., DRING, 1975.- The influence of light quality on the development of the brown algal Pelalonia and Scytosiphon. Br. Phycol. J., 8 : 333-338.
- LÜNING, K., M. NEUSHUL, 1978.- Light and temperature demands for growth and reproduction of laminarian gametophytes in Southern and Central California. Mar. Biol., 45 : 297-309.
- MARGALEF, R., 1981.- Limnología. Omega. Barcelona : 1010 pp.
- MOHR, H., 1980.- Interacción between blue light and phytochrome in photomorphogenesis. En Senger, H. (ed.) The Blue Light Syndrome, Springer. Berlin, Hiedelberg, New York: 97-109.
- MORRIS, I., 1980.- The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell : 625 pp.
- MURPHY, R.S., F.M. HAUGEN, 1985.- The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. Limnol. Oceanog., 30 (1) : 47-58.
- NIELL, F.X., 1987.- La reproducción de las algas: Consideraciones de interés en acuicultura. En Espinosa, J, V. Labarta (eds.) Reproducción en acuicultura. CAICYT : 297-321.
- OLTMANN, F., 1892.- Über die kultur und lebensbedingungen der meersalgen. J. Wiss. Bot., 23 : 349-440
- PRESTY, D., M. DELBRÜC, 1978.- Photoreception for biosynthesis, energy storage and vision. Plant. Cell. Environ., 1 : 81-100.
- QUAIL, P.H., 1983.- Rapid action of phytochrome in photomorphogenesis En Shropshire; W, H. Mohr. Encyclopedia of Plant Physiology : 154-178.
- RAVEN, J.A., 1984.- Energetics and transport in aquatic plants. Alan R. Liss. Ind. N. York : 587 pp.

- ROUND, F.E., 1981.- The ecology of algae. Cambridge University Press: 653p
- SENGER, H., W.R. BRIGGS, 1981.- The blue light receptor(s): primary reactions and subsequent metabolic changes. Photochem. Photobiol. Rev., 6 :1-37.
- SHORPSHIRE, W., H. MOHR, 1983.- Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology, 16-B. Springer Verlag, Berlin. Heidelberg, N. York: 841pp.
- STEELE, J.H., C.S. YENTSCH, 1969.- The vertical distribution of chlorophyll. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 39 : 217-226.
- STEELE, J.H., 1964.- A study of production in the Gulf of Mexico. J. Mar. Res. 22 : 212-222.
- TALLING, J.F., 1957.- Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. New Phytol., 56 : 29-50.
- TALLING, J.F., 1971.- The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton. Mitt. Int. Verein. Limnol., 19 : 214-243.
- TISCHENER, R., A. HUTTERMANN, 1978.- Light-mediated activation of nitrate reductase in synchronous Chlorella. Plant Physiol., 62 : 284-286.
- VENRICK, E.L., J.A. MCGOWAN, A.W. MANTYLA, 1973.- Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. Fish. Bull., 71 : 41-52.
- VILLALOBOS, J.A., 1985.- Incorporación de fósforo en dos comunidades del embalse eutrófico de La Concepción (Istán, Málaga). Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga : 129 pp.
- VOSKRENSKAYA, N.P., 1972.- Blue light and carbon metabolism. Ann. Rev. Plant. Physiol., 23 :219-234.
- WANGERSKY, P.G., 1977.- The role of particulate matter in the productivity of surface waters. Helgolander Wiss Meeresunters., 30 : 546-564.
- WEISENSSEEL, M.H., H. KRUPERT, 1977.- Phytochrome and calcium ions are involved in light induced membrane depolarization in Nitella. Planta, 137 : 225-229.
- WILD, A., A. HOPZAPPEL, 1980.- The effect of blue and red light on the content of chlorophyll, citochrome f, soluble reducing sugar, soluble proteins and nitrate reductase activity during growth of the primary leaves of Sinapis alba. En Senger, H (ed.) The blue light syndrome. Springer. Berlin, Heidelberg, New York : 445-451.
- WILD, A., R. ZERBE, 1977.- The effect of different light intermities on the nitrate reductase activity, the concentration of soluble proteins and soluble reducing sugar Sinapis alba growth from germination to the flowering plants. Biochem. Physiol. Pflanz. 171 : 201-204.