ANÁLISIS COMPARADO DE LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DEL PLANCTON EN DOS SISTEMAS ACUÁTICOS EPICONTINENTALES DE MUY DISTINTA NATURALEZA.

F. Echevarría^{1,3}, J. Rodríguez¹ y L. Cruz-Pizarro².

¹ Área de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos. 29071 Málaga. ² Instituto del Agua. Universidad de Granada. 18071 Granada. ³ Dirección actual: Área de Ecología. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad de Cádiz. Polígono Río San Pedro. 11510 Puerto Real (Cádiz).

Palabras clave: Limnología comparada. Plancton. Estructura de tamaños. Análisis de imagen.

ABSTRACT

In this work we analyze the size-biomass distribution of plankton in two different fresh water masses: an eutrophic reservoir and a small oligotrophic high mountain lake. The methods utilized, based on semiautomatic image analysis, allow to reject the non living particulate material, but also to simultaneously estimate the taxonomic composition of the samples. The size distribution in both ecosystems confirms previous theories relating size of organisms with trophic status. Finally, we propose a conceptual model that synthetize the analogies and differences in both systems size-structure, taking into account the structure at two different vertical strata and the possible interactions between these compartments.

INTRODUCCION

El análisis de la estructura de tamaños del plancton se ha convertido en un instrumento útil en el estudio de comunidades pelágicas tanto marinas (Rodríguez y Mullin, 1986; Rodríguez et al., 1987; Witek y Krajewska-Soltys, 1989; Jiménez et al., 1989), como de agua dulce (Sprules et al., 1983; Sprules y Munawar, 1986; Echevarría et al., 1990; Rodríguez et al., 1990; Gasol et al., 1991).

El enfoque basado en la estructura de tamaños del plancton como vía de estudio de la estructura de comunidades pelágicas surge en el campo de la oceanografía biológica y es consecuencia de la aplicación de un contador y clasificador de partículas en suspensión, el Coulter Counter® (Sheldon et al., 1972), así como de la clarificación de relaciones entre ecología, fisiología y alometría (Peters, 1983; Calder, 1984). Los modelos teóricos de Platt y Denman (1977) tratan de explicar los resultados empíricos obtenidos, estando planteados para la consideración de sistemas estables, lo que permite asumir ciertas premisas como la continuidad en el flujo de energía, la ausencia de pérdidas distintas a la respiración, etc.

El estudio de sistemas fluctuantes exige revisar las asunciones de estos modelos teóricos, concebidos para sistemas cercanos al equilibrio. Existen consideraciones adicionales que se deben tener en cuenta: (1) En primer lugar, debe operarse con una mayor precaución metodológica, dado que la probabilidad de encontrar partículas no vivas (detritus, material particulado inorgánico, etc.) es muy superior. Deben rechazarse metodologías "ciegas" basadas en el contador de partículas (Sheldon et al., 1972), o en la filtración y pesada de material retenido en mallas de distinta luz (Rodríguez y Mullin, 1986). En sistemas perturbados, y en masas de agua dulce en general, con alta superficie de contacto con el sustrato que favorece la presencia de material inorgánico en suspensión, el análisis microscópico del material recogido se convierte en inevitable. (2) La segunda consideración a tener en cuenta al analizar sistemas alejados del equilibrio tiene que ver con la mayor atención que se debe dedicar a las distintas escalas de variación espacio-temporal, eligiendo diseños de muestreo y análisis que permitan identificar dicha variabilidad.

La respuesta del espectro de tamaños del sistema durante fluctuaciones que acontecen a una escala temporal reducida es un tópico desarrollado fundamentalmente en el área de Ecología de la Universidad de Málaga, sobre todo para el caso de aguas costeras (Jiménez, 1987; Rodríguez et al., 1988; Jiménez et al., 1989; Gilabert et al., 1990; Ruiz et al., 1991), aunque recientemente también para masas de agua dulce (Echevarría et al., 1990; Rodríguez et al., 1990; Echevarría, 1991). La herramienta metodológica adoptada en estos trabajos fué el análisis de imagen. Las ventajas de este método derivan de la combinación de la observación directa a través de la microscopía y de la

automatización progresiva del proceso de medida (Rolke y Lenz, 1984). Los beneficios de la observación directa son claros: Por una parte se facilita la discriminación de lo vivo y lo no vivo, pero además se hace posible un control taxonómico simultáneo de la comunidad planctónica.

AREAS DE ESTUDIO

Los sistemas elegidos para este análisis comparado son:

(1) La laguna de la Caldera. Está situada en la tundra de Sierra Nevada (Granada), ocupando un circo glaciar a 3050 m de altitud, al pie del monte Mulhacén. Permanece helada durante 8-10 meses al año (Septiembre-Octubre/ Mayo-Junio). El fondo de la cubeta es rocoso y las orillas carecen de vegetación. Estudios previos permiten calificar a esta pequeña laguna como oligotrófica (Cruz-Pizarro, 1981; Carrillo, 1989), con valores de producción primaria por debajo de $4 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, concentraciones de fósforo total inferiores a $0.5 \text{ } \mu\text{M}$, y concentraciones de clorofila a que nunca superan los $2.5 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$.

(2) El embalse de la Concepción. Está situado en la cuenca del río Verde, al oeste de la provincia de Málaga. Se trata de un sistema bastante mayor que el anterior, con una profundidad 5 veces superior y un área máxima 100 veces superior. Frente a la homogeneidad vertical detectada en la laguna, el embalse presenta un prolongado periodo de estratificación entre Marzo y Octubre (Lucena y Rodríguez, 1984). Las estimaciones de producción primaria (Gálvez et al., 1989; Gálvez, 1990) derivadas de datos de sedimentación sestónica, la sitúan en valores en torno a $500 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, estimaciones que permiten calificar a este sistema como eutrófico.

MATERIAL Y METODOS

La laguna de la Caldera se estudió durante el periodo libre de hielo del año 1987, quedando los muestreos concentrados en tres momentos del ciclo, de duración semanal y frecuencia media de 36 horas. Las muestras de las distintas profundidades analizadas (usualmente 5) se recogieron siempre anclados en el punto de máxima profundidad de la laguna.

En el embalse de la Concepción se realizó un seguimiento semanal entre los meses de Marzo y Octubre de 1988, cubriendo el largo periodo de estratificación de esta masa de agua. El lugar de muestreo fué siempre un punto fijo cercano a la presa. Con intención de conocer la variabilidad vertical de la comunidad planctónica se tomaron muestras cada 2 metros entre superficie y 25 m de profundidad, frecuencia que se aumentó hasta muestrear metro a metro la termoclina bien estructurada de mediados de verano.

Las muestras de agua fueron recogidas en todos los casos con ayuda de una botella Van Dorn, cuyo volumen era subdividido en las siguientes fracciones:

(a) Para la determinación de pigmentos del medio se utilizaron 5 litros de agua en la laguna, y sólo 1 en el embalse. Este volumen sería posteriormente procesado siguiendo las recomendaciones de Talling y Driver (1963) para calcular espectrofotométricamente la concentración de clorofila total disuelta en extracto acetónico. Los 5 l procedentes de la laguna se procesaron según el protocolo de Jones (1979), quien recomienda metanol como disolvente orgánico. Esta diferencia de métodos entre los dos sistemas puede afectar a la comparación cuantitativa entre ambos, pero no a las tendencias detectadas en cada uno de ellos.

(b) 250 ml se recogieron en un frasco de vidrio Pyrex opaco y se fijaron con lugol acético hasta una concentración final del 1% (Parsons et al., 1984). Esta muestra sería posteriormente procesada siguiendo el método de sedimentación y recuento en microscopio invertido propuesto por Utermohl (1958). En general se sedimentaron 100 ml de agua para las muestras de la laguna y sólo 25 ml para las procedentes del embalse.

(c) El volumen de agua restante, en torno a 11 litros en ambos sistemas, se filtró a través de una malla Nytex con poro de $45 \text{ } \mu\text{m}$. El material retenido se fijaba con formaldehído al 5% y se almacenaba en botes de plástico. De esta fracción se obtendría el recuento de los organismos de mayor tamaño, utilizando también un microscopio invertido.

La estimación de biovolúmenes de los organismos del plancton se realizó mediante un sistema de análisis semiautomático de imagen conectado al microscopio invertido (Echevarría et al., 1990; Echevarría, 1991). Se utilizaron diferentes subprogramas dependiendo de las formas geométricas de

los organismos (Echevarría, 1991). El subprograma de medida más utilizado calculaba el biovolumen a partir de las medidas lineales de los ejes mayor y menor de cada partícula, asumiéndose una geometría elipsoidal. Para obtener una representación global de la comunidad planctónica, se visualizaron las muestras a 5 aumentos diferentes (entre 40x y 1000x), con volúmenes de recuento progresivamente menores.

La construcción de un espectro de biovolumen a partir de los listados de medidas individuales implicaba generar una distribución de abundancia de organismos en clases de tamaños estructuradas en una escala de octavas (Sheldon et al., 1972; Platt y Denman, 1977). Para esta conversión numérica se desarrollaron 3 programas informáticos que agilizaron este proceso. El resultado de la acción de estos programas era una tabla de doble entrada clases de tamaño-clases taxonómicas con valores de abundancia en los nodulos. La suma de las distintas columnas (con la abundancia por clase de tamaño de cada taxón) genera la distribución de abundancias por clase de tamaño para la comunidad completa. El espectro de biovolumen resulta de multiplicar cada valor de abundancia por el tamaño medio de cada clase de tamaño.

RESULTADOS Y DISCUSION

En la figura 1 se representa la variación espacio-temporal de los valores de clorofila total en ambos sistemas. En base a esta gráfica y dado el interés en analizar la variación de la estructura de tamaños en situaciones de perturbación, se decidieron los periodos de mayor interés para el análisis de la fracción planctónica.

Así, en el embalse, el estudio se concentró en el periodo coincidente con el máximo profundo de clorofila aparecido en Agosto (fig. 1), momento en que la heterogeneidad vertical es máxima, al aparecer las concentraciones de clorofila epilimnética menores de todo el periodo, y simultáneamente los valores mas altos de clorofila en la termoclina. La presencia masiva del dinoflagelado *Ceratium hirundinella* en esta zona aumentó el interés en el análisis de esta fluctuación.

En la laguna, serán las muestras de Septiembre las más interesantes de analizar, al haberse producido en este periodo una severa disminución en la transparencia del sistema, consecuencia de lluvias con alto contenido en material particulado ocurridas a principios de este mes, responsables de valores de concentración clorofílica superiores a los detectados en el resto del periodo de deshielo. Según indican los datos de clorofila, a lo largo de este mes se detecta una paulatina vuelta a las condiciones de escasez pigmentarias características de esta pequeña laguna.

La figura 2 esquematiza los resultados de estructura de tamaños promediados para las distintas profundidades y fechas de estudio. En las gráficas superiores aparecen los espectros medios de densidad y biovolumen, que se desglosan en los gráficos centrales en las observaciones individuales realizadas. Los dos gráficos inferiores de esta figura 2 representan el porcentaje de frecuencia de

Figura 1.- Variación espacio-temporal de la concentración de clorofila total ($\mu\text{g l}^{-1}$) en los dos sistemas estudiados.

LAGUNA

EMBALSE

Figura 2.- (a) Espectros medios de densidad y biovolumen en ambos sistemas. (b) Espectros mostrando la totalidad de observaciones individuales. (c) Frecuencia de aparición de organismos en cada clase de tamaño.

aparición de cada clase de tamaño en las distintas muestras examinadas. En el caso de la laguna de la Caldera se pone de manifiesto en esta última gráfica el carácter esporádico de los organismos pertenecientes al rango de tamaños entre 512 y $32000 \mu\text{m}^3$, banda de tamaños que podemos calificar de discontinuidad. En el embalse, la distribución de frecuencias es muy alta y constante para todas las clases de tamaño, con la excepción de las clases de tamaño situadas en los extremos de la distribución. Problemas de detección metodológica deben explicar la caída del gráfico de frecuencias en estas clases de tamaño extremas.

En la figura 3 aparecen los espectros de biovolumen medios de los dos sistemas en un mismo gráfico. El carácter más llamativo de estas distribuciones es su bimodalidad. Este resultado es análogo al obtenido por Sprules et al. (1983) también en masas de agua dulce. De hecho, el carácter bimodal de los espectros de biomasa en agua dulce puede proponerse como un elemento diferenciador básico entre estas masas de agua y las de origen marino, dado que la mayor parte de los resultados obtenidos en el mar reflejan distribuciones que ofrecen una mayor linealidad (Rodríguez y Mullin, 1986; Jiménez, 1987; Gilabert et al., 1991).

La diferente estructura de tamaños en sistemas de agua dulce y marinos puede explicarse como una consecuencia de la menor diversidad biológica presente en los primeros, lo que dificulta un solapamiento amplio entre las distribuciones normales de tamaño de las distintas especies presentes en el sistema. Un argumento similar permite justificar la discontinuidad de tamaños en la laguna de la Caldera frente a una distribución más amortiguada en el embalse. En este caso, la menor diversidad biológica de la laguna, a pesar de ser un sistema más oligotrófico, es consecuencia de su menor tamaño, de la severidad de tipo físico a que está sometida (9 meses al año

Figura 3.- Representación conjunta de los espectros de biovolumen en los dos sistemas analizados

de cobertura de hielo) y finalmente a la mayor homogeneidad vertical que este sistema presenta.

El rango de tamaños ocupado por organismos es aparentemente mayor en la laguna (figura 3), donde se ocupan tres clases de tamaño ausentes en el embalse. Sin embargo, hay que recordar el carácter esporádico de las clases de tamaño centrales en la laguna, así como el hecho de que en éste sistema el límite superior de tamaños es real, no habiendo organismos mayores que los *Daphnia pulex* que estructuran esta región del espectro. En el embalse, sin embargo, se sabe de la presencia de peces, como *Micropterus dolomieu* y *Barbus barbus*, cuyos estadíos juveniles no han sido estimados con los métodos empleados, pero que sin duda extenderán el rango de tamaños del sistema más allá que en el caso de la laguna.

Como se aprecia en la figura 3, la laguna presenta un fitoplancton de pequeño tamaño, fundamentalmente integrado por la cianofícea *Cyanarcus sp.*, la crisofícea *Chromulina nevadensis*, la criptofícea *Rhodomonas minuta* y la diatomea *Cyclotella ocellata*. El zooplancton, por el contrario, es de tamaño grande y básicamente está representado por el copépodo *Mixodiaptomus laciniatus* (que presenta los valores de abundancia mayores) y el cladócero *Daphnia pulex* (que aporta los mayores valores de biomasa). El embalse se caracteriza por un predominio de fitoplancton de tamaño más grande, en el que los organismos más característicos son la dinofícea *Ceratium hirundinella*, la diatomea *Fragillaria crotonensis* y la clorofícea *Oocystis lacustris*. El zooplancton es sin embargo de pequeño tamaño y está representado básicamente por rotíferos (especialmente *Trichocerca sp.*) y sobre todo por cladóceros de pequeño tamaño, de los géneros *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia* y *Bosmina*.

La distribución expresada confirma teorías previas acerca de la distribución de tamaños de los organismos del plancton (Hillbricht-Ilkowska, 1977) así como resultados empíricos (Capblancq, 1990) para lagos de distinto grado trófico. Según la visión aportada en estos trabajos, la comunidad fitoplanctónica en lagos de baja productividad estaría dominada por formas pequeñas de nanoplancton, siendo escaso el fitoplancton grande. La dominancia de formas fitoplanctónicas pequeñas debe ser consecuencia del carácter nutritivo del sistema, con bajas concentraciones de nutrientes inorgánicos que son más eficientemente incorporados por organismos cuyo pequeño tamaño les permite aumentar la relación superficie/volumen. La comunidad animal se caracteriza en sistemas oligotróficos por la presencia de un zooplancton de gran tamaño (1000 μm) que se alimenta directamente del pequeño nanoplancton, generalmente flagelados inferiores a 30 μm , con gran eficiencia de conversión energética al evitar niveles tróficos intermedios (Hillbricht-Ilkowska, 1977). El flujo de energía en sistemas más productivos favorecerá el desarrollo de un fitoplancton más grande (superior a 30 μm), capaz de almacenar en sus vacuolas pulsos de nutrientes que en determinadas situaciones pueden aparecer. La transferencia energética desde los productores a los consumidores de mayor tamaño implica pasos intermedios en compartimentos de bacterias, flagelados heterótrofos y cilados. La presencia de este alimento alternativo permite el desarrollo de un zooplancton omnívoro, generalmente de tamaño inferior a 700 μm (Hillbricht-Ilkowska, 1977).

Asimismo, el menor tamaño del zooplancton en el embalse confirma también la teoría de depredación tamaño-dependiente (Brooks y Dodson, 1965). Según esta teoría, la presencia de peces favorece el predominio de un zooplancton más pequeño, por consumo preferente de organismos zooplanctónicos de mayor tamaño. La ausencia de peces en la laguna explicaría el predominio de formas zooplanctónicas de gran tamaño.

Las distribuciones de tamaño encontradas en ambos sistemas son difícilmente simplificables en modelos lineales (figuras 2 y 3), dadas las fuertes tendencias existentes en la distribución. En este sentido cabe destacar la mayor coherencia de estudio de subrangos homogéneos dentro del espectro de tamaños, circunstancia que se ejemplifica de modo más claro en el caso de la laguna de la Caldera, como consecuencia de la discontinuidad en la estructura de tamaños que este sistema presenta (Rodríguez et al., 1990). Esta aproximación basada en la consideración de subgrupos homogéneos ha sido defendida por diversos autores como poseedor de un mayor potencial predictivo (Boudreau y Dickie, 1989). Estos autores proponen la existencia de una doble escala en la estructuración de los sistemas en base al tamaño: Una escala a la que califican de primaria o fisiológica, que se correspondería con el espectro global, y que resulta en modelos lineales de parámetros muy constantes en sistemas diversos. Cuando el análisis se concentra en subgrupos de organismos con coherencia funcional, emerge una escala secundaria o ecológica, con pendientes positivas y altamente variables (Boudreau y Dickie, 1989). Es esta escala secundaria la que, según estos autores, debe ser analizada para predecir el efecto de perturbaciones ó estimar la producción y cosecha de especies comerciales.

El hecho de que los dos sistemas estudiados estén dotados de una clara estructura espacial nos permite entender este concepto en un contexto más amplio: La interpretación funcional de los espectros de biomasa implica prestar atención a la interacción entre subrangos del espectro en distintos compartimentos espaciales. De existir esta interacción, se puede considerar el acoplamiento entre los distintos compartimentos de cada sistema.

La heterogeneidad espacial es manifiesta en el caso del embalse de la Concepción, donde la mayor parte de las variables físico-químicas y biológicas se estructuran con claros gradientes verticales. En la figura 4 se ejemplifica esta heterogeneidad para la distribución vertical de *Ceratium hirundinella* y del cladócono *Diaphanosoma brachiurum*. En la laguna de la Caldera también existe una clara heterogeneidad cuando se compara la distribución de tamaños en el agua libre con la que caracteriza el fondo y paredes de la cubeta (figura 5). La comunidad dominante en este último ambiente genera un espectro carente de discontinuidad, y con valores de biomasa más altos en casi todo el rango de tamaños. Diatomeas pennadas de mayor tamaño, desmidiáceas, ciliados y colonias de cianofíceas son los organismos que se acumulan prioritariamente en estos niveles ligados al sustrato y que generan esta diferencia en ambos modelos espectrales.

Figura 4.- Variación vertical del biovolumen (partes por millón) de dinoflagelados y cladóceros en el embalse de la Concepción. Se trata de los taxones dominantes de las fracciones fito y zooplantónica

Figura 5.- Espectros de abundancia en el ambiente cercano al sustrato y el agua libre de la laguna de la Caldera

Con intención de sintetizar la estructura de tamaños global de los dos sistemas estudiados se propone el modelo conceptual esquematizado en la figura 6. El embalse estratificado y la laguna en periodo de deshielo se caracterizan por la presencia de dos compartimentos verticales: agua libre y fondo en la laguna; epilimnion y termoclina en el embalse. La estructura de tamaños es similar en los dos subsistemas superiores, con predominio de formas fitoplanctónicas pequeñas (nanoplancton), así como en los dos compartimentos profundos, caracterizados por la mayor importancia relativa de formas fitoplanctónicas de mayor tamaño (microplancton). La conexión de ambos subsistemas puede suceder por procesos físicos, fundamentalmente de sedimentación, o biológicos, a través de la migración vertical de los organismos. Las diferencias fundamentales entre el embalse y la laguna se deben a la escala de manifestación de ambos tipos de acoplamiento: El acoplamiento físico en la Caldera debe ser reducido en el tiempo, probablemente concentrado en el periodo inmediatamente posterior al deshielo, donde deben suceder los únicos episodios de producción nueva. A partir de estos estadios iniciales la conexión entre el subsistema profundo y el superficial será exclusivamente biológica, inducida por el movimiento vertical de los organismos del zooplancton, que están sujetos a procesos de migración vertical diaria bien documentados (Cruz-Pizarro, 1981). En el embalse, el acoplamiento físico debe ser más duradero y fluctuante, pues dependerá de entradas de material alóctono y de la sedimentación consecuencia de los probables desequilibrios entre los procesos de producción y consumo, típicos de ambientes eutróficos y fluctuantes. Este acoplamiento físico debe funcionar simultáneamente a los procesos de migración vertical del zooplancton.

En ambos sistemas, por tanto, aparece una comunidad profunda que soporta un mayor flujo de energía, exportando parte de su producción a niveles más superficiales, a través de procesos de

acoplamiento biológico. Existiría una direccionalidad en el flujo de energía contraria a la que normalmente se describe yendo desde el plancton (sistema explotado) al bentos (sistema maduro).

Figura 6.- Modelo conceptual que trata de resumir las analogías y diferencias entre los dos sistemas analizados, considerando la estructura de tamaños en los compartimentos en que cada subsistema puede dividirse.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fué subvencionado por el proyecto de Investigación CICYT PA 86/401. Asimismo, se benefició de las subvenciones a proyectos y grupos de Investigación del Plan Andaluz de Investigación. F.E. disfrutó de una beca de Formación de Personal de Investigación del Ministerio de Educación y Ciencia.

BIBLIOGRAFIA

- Boudreau, P.R. y L.M. Dickie. 1989. Biological models of fisheries production based on physiological and ecological scalings of body size. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 614-623.
- Brooks, J.L. y S.I. Dodson. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, 150: 28-35.
- Calder, W.A. 1984. *Size, Function and Life History*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Capblancq, J. 1990. Nutrient dynamics and pelagic food web interactions in oligotrophic and eutrophic environments: an overview. In: *Fluxes between Trophic Levels and Trough the Water-Sediment Interface* (D.J. Bonin and H.L. Golterman, eds.). Kluwer Academic Publisher. pp 1-14.
- Carrillo, P. 1989. *Análisis de las interacciones tróficas en el plancton de un sistema oligotrófico*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada. 212 pp.
- Cruz-Pizarro, L. 1981. *Estudio de la comunidad zooplanctónica de un lago de alta montaña (La Caldera, Sierra Nevada)*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada. 186 pp.
- Echevarría, F. 1991. *Variabilidad espacio-temporal de la estructura de tamaños del plancton en dos sistemas acuáticos epicontinentales*. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga. 241 pp.
- Echevarría, F., P. Carrillo, F. Jiménez, P. Sánchez-Castillo, L. Cruz-Pizarro y J. Rodríguez. 1990. The size-abundance distribution and taxonomic composition of plankton in an oligotrophic, high mountain lake (la Caldera, Sierra Nevada, Spain). *J. Plankton Res.* 12: 415-422.

- Gálvez, J.A. 1990. Sedimentación biogénica en el embalse de La Concepción (Málaga). Aproximación a un modelo para sistemas acuáticos epicontinentales. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga. 214 pp.
- Gálvez, J.A., F.X. Niell y J. Lucena. 1989. Seston vertical flux model for a eutrophic reservoir. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., 33: 9-18.
- Gasol, J.M., R. Guerrero y C. Pedrós-Alió. En prensa. Seasonal variations in size structure and prokariotic dominance in sulfurous lake Cisó. Limnol. Oceanogr.
- Gilabert, J., J. Rodríguez y F. Jiménez-Gómez. 1990. The planktonic size-abundance spectrum in an oligotrophic, hypersaline coastal lagoon, The Mar Menor, Murcia, Spain. In: Trophic relationships in the marine environment (M. Barnes & R.N. Gibson, eds.). pp: 18-27. Aberdeen University Press.
- Hillbricht-Ilkowska, A. 1977. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. Pol. Ecol. Stud., 3: 3-98.
- Jiménez, F. 1987. Aplicación del análisis de espectros de biomasa al estudio de fluctuaciones en ecosistemas perturbados. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga. 140 pp.
- Jiménez, F., J. Rodríguez, F. Jiménez-Gómez y B. Bautista. 1989. Bottlenecks in the propagation of a fluctuation up the planktonic size spectrum in Mediterranean coastal waters. En: Topics in marine biology (J.D. Ros, Ed.). Scient. Mar., 53(2-3): 269-275.
- Jones, J.C. 1979. A guide to methods for estimating microbial numbers and biomass in freshwater. FBA Scientific Publication Nº 39.
- Lucena, J. y J.M. Rodríguez. 1984. Primeros datos sobre la influencia de la producción biológica en la calidad de las aguas del embalse de La Concepción. Monografías de la Dirección General de Medio Ambiente. MOPU. 193-202.
- Parsons, T.R., Y. Maita y C.M. Lalli. 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press. 173 pp.
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- Platt, T. y K. Denman. 1977. Organization in the pelagic ecosystem. Helgol. Wiss. Meeresunters., 30: 575-581.
- Rodríguez, J. y M.M. Mullin. 1986. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady-state oceanic ecosystem. Limnol. Oceanogr., 31: 361-370.
- Rodríguez, J., F. Jiménez, B. Bautista y V. Rodríguez. 1987. Planktonic biomass spectra dynamics during a winter production pulse in Mediterranean coastal waters. J. Plankton Res., 9: 1183-1194.
- Rodríguez, J. F. Echevarría y F. Jiménez-Gómez. 1990. Physiological and ecological scalings of body size in an oligotrophic, high mountain lake (La Caldera, sierra Nevada, Spain). J. Plankton Res. 12: 593-599.
- Rolke, M. y J. Lenz. 1984. Size structure analysis of zooplankton samples by means of an automated image analyzing system. J. Plankton Res. 6(4): 637-645.
- Ruiz, J., F. Guerrero, V. Rodríguez y J. Rodríguez. En prensa. Chlorophyll and size biomass spectrum of phytoplankton. Analysis of fluctuations in eutrophic, coastal waters. 25th European Marine Biology Symposium. Ferrara.
- Sheldon, R.W., A. Prakash y W.H. Sutcliffe. 1972. The size distribution of particles in the ocean. Limnol. Oceanogr., 17: 327-340.
- Sprules, W.G., J.M. Casselman y B.J. Shuter. 1983. Size distribution of pelagic particles in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 1761-1769.
- Sprules, W.G. y M. Munawar. 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 1789-1794.
- Talling, J.F. y D. Driver. 1963. Some problems in the estimation of chlorophyll a in phytoplankton. Proc. Conf. Prim. prod. Meas. Mar. Fresh. Hawaii, 1961: 142-146.
- Utermöhl, H. 1958. Zur wemllkommung der quantitative phytoplankton methodik. Mitt. Internat. Verein. Limnol., 9: 1-38.
- Witek, Z. y A. Krajewska-Soltys. 1989. Some examples of the epipelagic plankton size-structure in high latitude oceans. J. Plankton Res., 11: 1143-1155.