

DINÀMICA ANUAL DE LES POBLACIONS DE BACTERIS FOTOTRÒFICS DE LA LLACUNA COSTANERA DE LA MASSONA (ALT EMPORDÀ, GIRONA)

Xavier G. Riera i Carles A. Abella

Institut d'Ecologia Aquàtica. Col·legi Universitari de Girona (UAB).
Hospital, 6. 17071-Girona.

RESUM

En aquest article es discuteix la dinàmica de les poblacions de bacteris fototròfics que es desenvolupen en la llacuna costanera meromíctica de la Massona. Les poblacions dominants corresponen a *Chlorobium phaeovibrioides*, si bé, després de les barreges per intrusió d'aigua marina, es troben al dessota de poblacions poc denses de Clorobiàcides verdes (*Prosthecochloris aestuarii* i *Chlorobium vibrioforme*). Es proposa una hipòtesi per explicar la dinàmica d'aquestes poblacions de bacteris fototròfics. El cicle anual té dues fases ben marcades: la primera d'elles definida per unes condicions d'elevada estabilitat de la columna d'aigua, i la segona molt inestable i fluctuant per les intrusions marines. A un metre per sobre del sediment, en la zona que anomenem pre-sediment, es troba un pic de bacteriolorofil·la e , malgrat no arribar-hi gens de llum. Es donen diverses hipòtesis per explicar el fenomen del pre-sediment.

RESUMEN

En el presente artículo se discute la dinámica de las poblaciones de bacterias fototróficas que se desarrollan en la laguna costera meromíctica de la Massona. Las poblaciones dominantes corresponden a *Chlorobium phaeovibrioides*, si bien después de las mezclas por intrusiones de agua marina, se encuentran también poblaciones poco densas de clorobiáceas verdes (*Prosthecochloris aestuarii* y *Chlorobium vibrioforme*). Se propone una hipótesis para explicar la dinámica de estas poblaciones de bacterias fototróficas. El ciclo anual tiene dos fases bien marcadas, la primera de ellas está definida por unas condiciones de elevada estabilidad de la columna de agua y la segunda, muy inestable y fluctuante, por las intrusiones marinas. A un metro por encima del sedimento, en la zona llamada pre-sedimento, se encuentra un pico de bacteriolorofila e , a pesar de no llegar prácticamente luz. Se proponen varias explicaciones para explicar el fenómeno del pre-sedimento.

ABSTRACT

In this work we discuss the dynamics of populations of phototrophic bacteria that develop in the meromictic coastal lagoon La Massona. The most frequent species of

bacteria present in the populations was *Chlorobium phaeovibrioides*. However, after vertical circulations, it was also found under a thin layer of green Chlorobiaceae. The limnological cycle has two well defined parts, the first one shows high physico-chemical stability and the second is unstable due to marine intrusions. It was also noted that a peak of *E. coli* appears at 1 meter over the sediment (named pre-sediment) in the aphotic zone. Some explanations are given to explain the dynamics of this layer.

Key words: Coastal lagoon, phototrophic bacteria, microbial ecology, pigments, light, meromixis, pre-sediment.

INTRODUCCIÓ

La llacuna de la Massona està situada a la vessant sud del sistema lacustre del Parc Natural dels Aiguamolls de l'Alt Empordà, en plena Reserva Integral. Aquest sistema llacunar es troba entre les desembocadures dels rius Fluvià i Muga. Malgrat la seva situació entre els dos rius, sembla ser que la Muga és el responsable del seu origen per acció combinada amb successives barres de sorra paral·leles a la línia de costa.

El primer treball publicat fou el d'Armengol *et al.* (1981), on es posa de manifest el comportament heliothermal de la Massona amb una primera aproximació a la batimetria. Posteriorment, García-Merchan (comunicació personal) va seguir el cicle anual d'alguns paràmetres durant el període 1981-1982. Darrerament, a Riera *et al.* (1987), s'indica el caràcter marcadament meromíctic de la Massona i es descriu un cicle anual dels paràmetres físico-químics durant el període 1985-1986.

La Massona pren una disposició perpendicular respecte a la línia de costa (Fig. 1), amb una cubeta de 10,5 m de profunditat màxima en la zona més propera al mar, la qual contrasta fortament amb el caràcter poc profund (2,5-3 m) de la resta de la llacuna i dels sistema llacunar en general (Riera *et al.*, 1987).

La dinàmica anual de la Massona ve molt influenciada per la mar, de la qual només la separa una barra de sorra de 150 m d'amplada. En èpoques de temporals de llevant, es produeixen freqüents intrusions d'aigua marina que alteren completament la seva evolució. Tanmateix, l'aportació d'aigua marina és pràcticament constant per filtració i capilaritat at a través de la barra de sorra (Cohen *et al.* 1977).

Aquest treball s'inclou dins un projecte més ampli que, finançat per la Caixa d'Estalvis de Barcelona, du a terme l'Institut d'Ecologia Aquàtica i el qual té per objectiu caracteritzar biològicament els Aiguamolls de l'Alt Empordà. En ell s'analitza la dinàmica poblacional dels bacteris fototròfics presents en una llacuna costanera, fet poc treballat en la bibliografia; aquesta dinàmica reflecteix clarament el caràcter marcadament inestable d'aquest tipus de llacunes. S'intenta justificar la presència d'un determinat tipus de poblacions de bacteris fototròfics en funció, bàsicament, de la qualitat i quantitat de llum que els hi arriba i de la concentració de sulfhí-

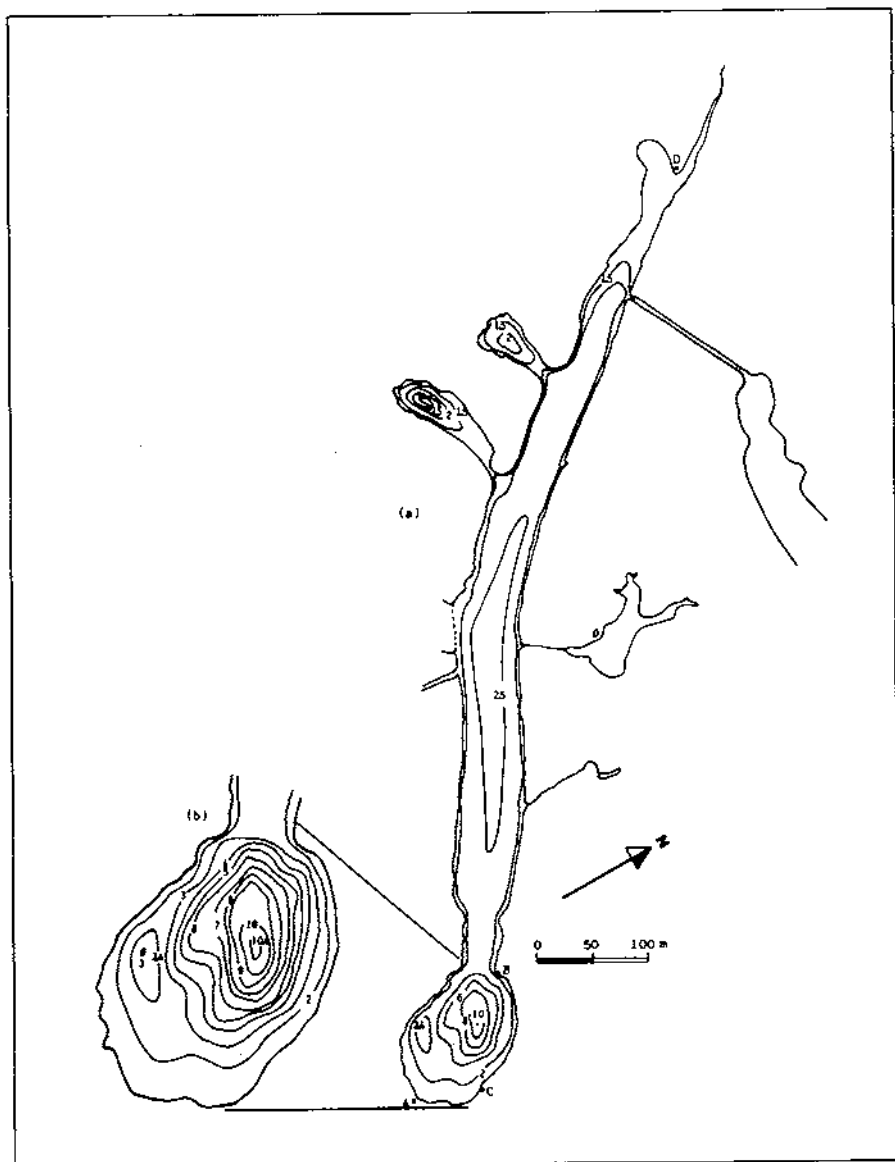


Figura 1. Mapa batimètric detallat de la llacuna costanera de la Massona (de Riera *et al.* 1987). a) Llacuna completa i b) part circular (zona més propera al mar).

dric. Per últim, es du a terme una primera aproximació a la caracterització d'allò que anomenem pre-sediment, el qual consisteix en l'aparició d'un pic de Bclor *e* lligat a una població de bacteris fototròfics a prop del sediment, en plena zona afòtica.

MATERIAL I MÈTODES

El mostreig s'ha efectuat amb una periodicitat de 20 dies en el punt de màxima profunditat (10,5 m) de la columna d'aigua. La conductivitat es va mesurar *in situ* amb un conductímetre YSI 33. La bacterioclorigil·la *e* (Bclor *e*) s'ha quantificat en el laboratori segons una modificació de les fórmules de Takahashi & Ichimura (1968) i l'issorrenieratè s'ha quantificat segons la fórmula de Montesinos (1982), en unitats arbitràries per litre. Tanmateix, es feia un espectre entre 400 i 850 nm per tal d'identificar qualitativament els pigments; ambdues mesures es realitzaren amb un Spectronic 2000 (Bausch & Lomb). El recompte del nombre total de microorganismes s'ha realitzat segons Hobbie *et al.* (1977), utilitzant com a fluorocrom taronja d'acridina i un microscopi d'epifluorescència Karl Zeiss Jena, model Laboval. Els sulfats s'han calculat a partir de la salinitat segons la fórmula de Horne (1969).

Durant el mateix període es van mesurar la temperatura, salinitat, densitat, pH, potencial red-ox, % de penetració de la llum, oxigen i sulhídric (Riera *et al.* 1987) segons els mètodes limnològics estàndards (Strickland & Parsons, 1968).

RESULTATS

Conductivitat

En la Fig. 2 es reflecteix l'evolució de la conductivitat en la columna d'aigua. La seva distribució és paral·lela a la de la salinitat (Riera *et al.* 1987),

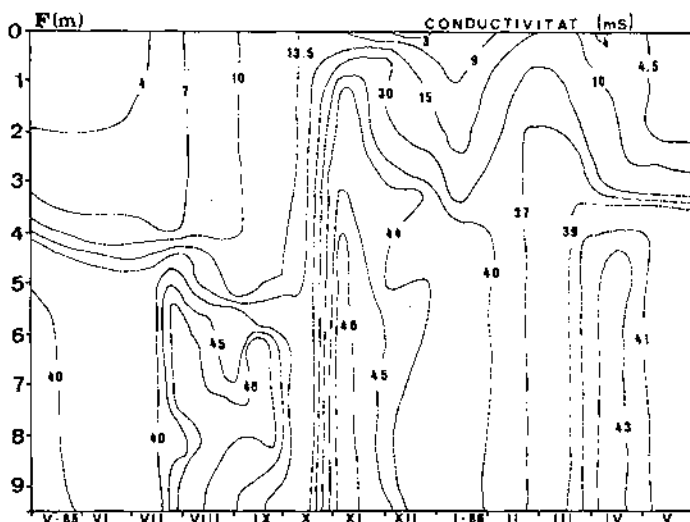


Figura 2. Variació de la conductivitat ($\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$) en la columna d'aigua al llarg del cicle anual.

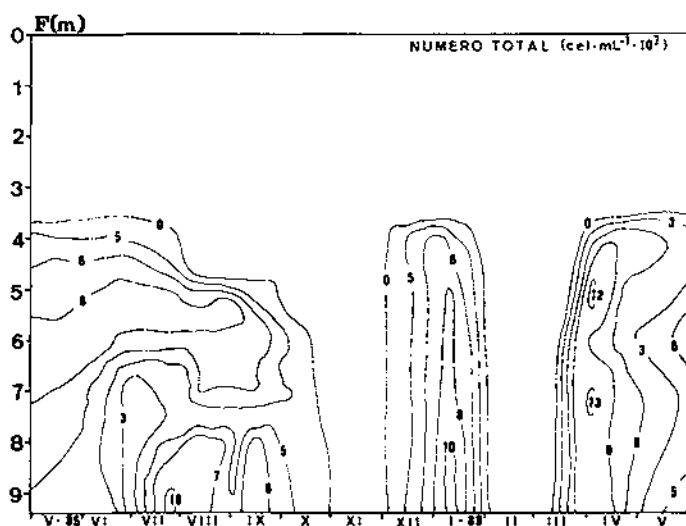


Figura 6. Perfils verticals de sulfats (mM) en cinc èpoques representatives del cicle anual.

i presenta la mateixa dinàmica d'estratificació permanent. Els valors de conductivitat oscil·len entre $3-15 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$ en el mixolimnion, $15-30 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$ en la quimioclina i $30-46 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$ en el monimolimnion. Es podria considerar la isolínia de $30 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$ com a divisora del mixolimnion i el monimolimnion (quimioclina). Té una oscil·lació durant el cicle entre 1-6 m (tal com succeïa amb la isolínia de 33 ‰ de salinitat).

Sulfats

En la Fig. 6 es representen cinc perfils verticals de sulfats corresponents a les èpoques més característiques del cicle. S'observa que s'estratifiquen seguint la quimioclina. En els perfils corresponents al 12-8-85, 11-1-86 i 3-5-86 podem veure una forta estratificació i observem en els dos darrers que, en recuperar-se les condicions immediatament després d'una barreja, el gradient es forma proper a la superfície (3-3,5 m) mentre que, quan l'estratificació fa temps que s'ha establert, el fort gradient va augmentant en profunditat (fins a 5 m en el primer perfil). El mixolimnion oscil·la entre uns valors relativament baixos, 3-6 mM, mentre que en el monimolimnion es donen valors molt alts, 27-32 mM (cal recordar que és pràcticament aigua marina). En els perfils de l'1-11-85 i 22-2-86 es reflecteix clarament aquesta situació després d'una barreja per intrusió d'aigua marina, tot mantenint-se el primer metre força menys salí (7-8 mM) que la resta del perfil (24-28 mM). La dinàmica de la concentració de sulfat durant i entre barreges corrobora la naturalesa meromíctica de la Massona (Riera *et al.* 1987), la qual es comporta de forma similar a d'altres paràmetres lligats, com la densitat o la salinitat.

Bacterioclorofil·la e

En la Fig. 3 s'esquematitza la variació de la Bclor *e* al llarg del cicle anual. En la part superior del monimolimnion s'assoleixen valors màxims de $15\text{-}30\text{ ug.L}^{-1}$. En la part més propera al sediment (pre-sediment) s'assoleixen valors de $30\text{-}50\text{ ug.L}^{-1}$. Entremig d'aquestes dues, es dona un màxim a 7 m de $50\text{-}60\text{ ug.L}^{-1}$ a mitjan agost. Desapareix de la columna durant els dos períodes de barreja (octubre i febrer respectivament). Aquests resultats posen de manifest la presència de dos màxims importants de Bclor *e*, un d'ells per sota de la interfase $\text{O}_2/\text{H}_2\text{S}$, i l'altre a prop del sediment.

Isorrenieratè

En la Fig. 4 es presenta la distribució al llarg del cicle anual del carotenoid isorrenieratè, típic de bacteris fototròfics marrons. La seva variació és similar a la de la Bclor *e*. Els màxims en la part més superficial del monimolimnion són de $3\text{-}5\text{ UA.L}^{-1}$. En el pre-sediment s'assoleixen màxims de $5\text{-}10\text{ UA.L}^{-1}$. Entremig d'aquestes dues parts es dona un pic a mitjan agost de 10 UA.L^{-1} a 7 m (coincidint amb el pic de Bclor *e*). Desapareixen de la columna durant les dues barreges. L'aparició dels dos màxims del carotenoid es dona en el mateix moment que els de la Bclor *e*.

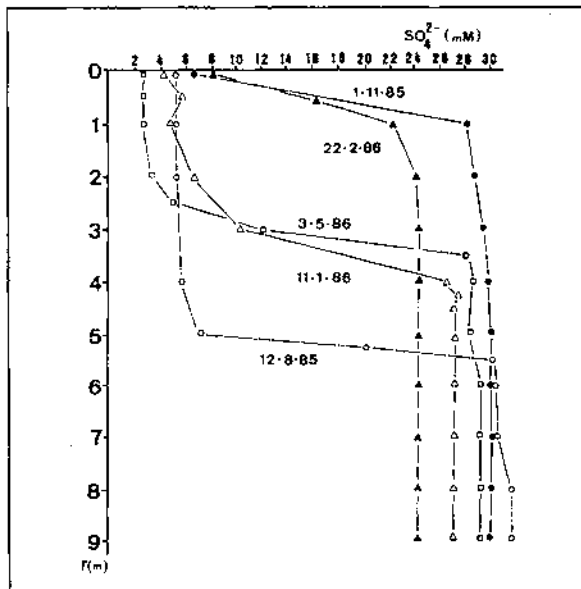


Figura 3. Variació de la Bclor *e* (ug.L^{-1}) en la columna d'aigua al llarg del cicle anual.

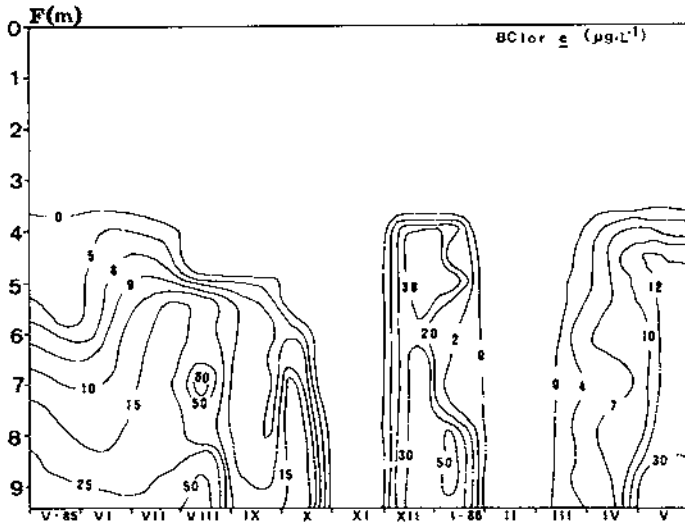


Figura 4. Variació de l'isorrenieratè (U.A.L.^{-1}) en la columna d'aigua al llarg del cicle anual.

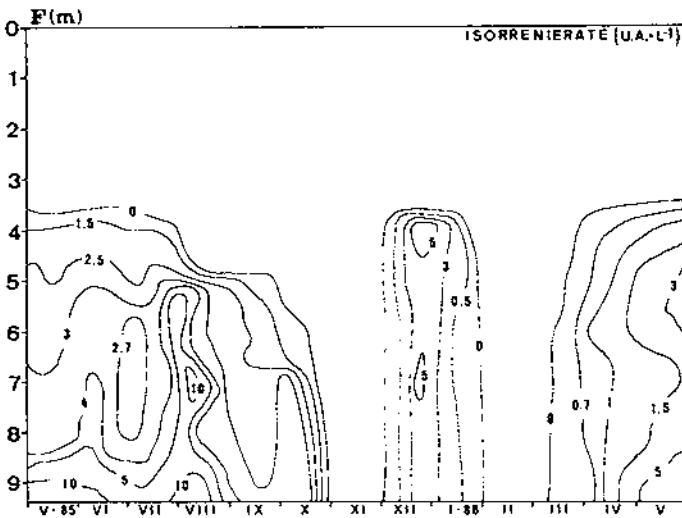


Figura 5. Variació del nombre total de microorganismes ($\text{cèl.ml}^{-1} \times 10^7$) en la columna d'aigua al llarg del cicle anual.

Nombre total de clorobiàcies

En la Fig. 5 es presenta la variació del nombre total de clorobiàcies. S'endevina una distribució força semblant a la dels pigments bacterians. Es registren valors de $3-9 \times 10^7$ cèl·lules. mL^{-1} en la part superior del monimo-

Taula 1

Espècies	Forma i Mida (μm)	Càpsules	Mobilitat	Vacuoles de gas	Bacteriocinòfil·la predominant	Carotenoid predominant	Color de la susp. cel·lular	Soca
Prosthecochloris Phaeoasteroidea	Esfera-ovoide 0,3-0,6 x 0,5-0,8	—	—	—	E	IRT	Marró	CCBF 7003
Chlorobium Phaeovibrioides	Vibri 0,3-0,4 x 0,7-1,4	—	—	—	E	IRT	Marró	CCBF 6035
Pelodictyon Phaeum	Vibri 0,6-0,9 x 1,0-2,0	—	—	+	E	IRT	Marró	CCBF 7505
Prosthecochloris Aestuarii	Esfera-ovoide 0,5-0,7 x 1,0-1,2	—	—	—	C	CLB	Verd	CCBF 7002
Chlorobium Vibriforme	Vibri 0,5-0,7 x 1,0-1,2	—	—	—	D	CLB	Verd	CCBF 6036
Chromatium Gracile	Bacil 1,2-1,3 x 2,0-6,0	+	+	—	A	SPX	Marró vermellosa	CCBF 2024
Chromatium Purpuratum	Bacil 1,2-1,7 x 3,0-4,0	+	+	—	A	OK	Vermell púrpura	CCBF 2025
CF Amoebobacter SP	Esfera 1,5-3,0	—	(+)*	+	A	SPX	Vermell rosat	CCBF 5503

IRT: Isorrenieratè. SPX: Espiriloaxatina. CCBF: Col·lecció Catalana de Bacteris Fototròfics. CLB: Clorobactè. OK: Okenona. *: Segons la fase del cicle.

limnion i de $3-12 \times 10^7$ cèl·lules.mL⁻¹ en el pre-sediment. Desapareixen pràcticament de la columna d'aigua durant les dues barreges. Es manté la tònica dels dos màxims (com en els pigments), un proper a la interfase O₂/H₂S i l'altre en el pre-sediment.

Poblacions de bacteris fototròfics

En la Taula 1 es presenta un llistat dels principals bacteris fototròfics aïllats de la Massona. Les poblacions predominants al llarg de tot el cicle han estat les de l'espècie *Chlorobium phaeovibrioides*. En menor quantitat, s'hi detectaren també *Prosthecochloris phaeoasteroidea* i *Pelodictyon phaeum*; s'observa doncs un clar predomini de les Clorobiàcies marrons. Mitjançant successius enriquiments en diferents condicions selectives (sal, llum, H₂S, ...) s'han aïllat tot un seguit de soques pertanyents a diferents grups. Del grup de les Clorobiàcies verdes s'han aïllat *Prosthecochloris aestuarii* i *Chlorobium vibrioforme* i del grup de les Cromatiàcies, *Chromatium gracile*, *Chromatium purpuratum* i del grup de les Cromatiàcies, *Chromatium gracile*, *Chromatium purpuratum* i, possiblement, *Amoebobacter* sp. Cap a la meitat i al final del cicle, quan la massa d'aigua encara s'està recuperant de les dues barreges i no s'ha assolit l'estabilitat, apareixen unes petites poblacions de les Clorobiàcies verdes que s'han esmentat abans. Són, però, quantitativament poc important enfront de la densitat de les poblacions de Clorobiàcies marrons.

DISCUSSIÓ

Les condicions físico-químiques i els bacteris fototròfics

En la Fig. 7 es representen un seguit de paràmetres indicadors de la dinàmica limnològica de la Massona. En la primera part del cicle, les fortes condicions d'estabilitat permeten que la interfase O₂/H₂S se situï de 20 a 50 centímetres per sobre la quimioclina; la distribució dels màxims de bacteris fototròfics segueix la quimioclina i són les responsables de la forta extinció de la llum en aquesta fondària. En la segona part del cicle, les condicions s'inestabilitzen a causa de l'entrada d'aigua marina i el comportament dels paràmetres és lògicament diferent. La interfase O₂/H₂S se situa sempre per dessota de la quimioclina, oscil·lant en funció del temps que ha transcorregut des de la darrera barreja. Tanmateix, es produeix un distanciament entre els màxims de bacteris fototròfics i l'extinció de la llum al nivell del 0,01 %, ja que, es produir-se les barreges, es destrueixen les denses poblacions d'algues i bacteris i augmenta la transparència de l'aigua. S'observa, doncs, que el cicle té dues parts ben marcades: una d'elles abans de la primera barreja, amb forts gradients i molta estabilitat i, l'altra després de la primera barreja, mantenint-se la columna d'aquí fins al final molt inestable.

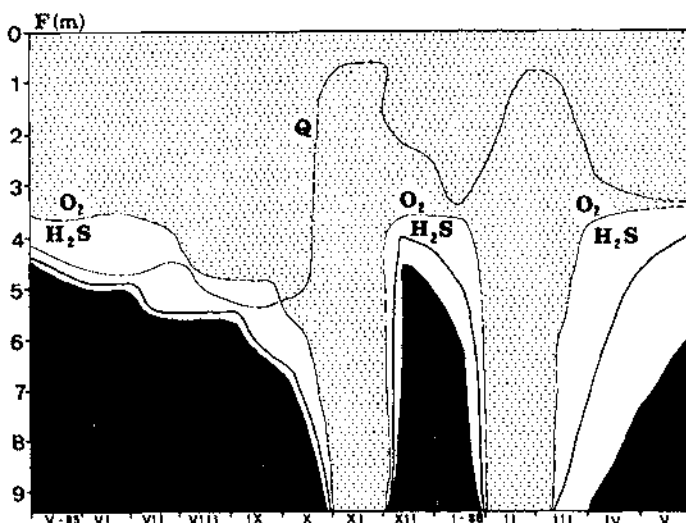


Figura 7. Gràfica integrada on es representa la zona del monimolimnion anaerobi que rep $<0,01\%$ de la llum incident en superfície (trama densa), mixolimnion aerobi (trama puntejada), quimioclina (Q), interfase O_2/H_2S i la posició del màxim de bacteris fototròfics al llarg del cicle anual (línia gruixuda).

El factor determinant del tipus de dinàmica, tant físico-química com biològica, és l'entrada d'aigua marina. En èpoques de fortes tormentes de llevant es produeixen freqüents intrusions d'aigua marina dins la llacuna. Aquestes intrusions destrueixen completament les poblacions de microorganismes presents en aquell moment (tant fito com bacterioplàncton) i alteren dràsticament les condicions físico-químiques. La quimioclina es forma a un metre de la superfície i l'oxigen arriba fins al fons. Tan sols durant la primera part del cicle limnològic (entre maig i octubre del 85) s'estabilitzen suficientment les condicions tot permetent l'aparició de forts gradients i denses poblacions de bacteris fototròfics. Malgrat tot, sempre hi ha una capa d'aigua dolça menys densa per sobre d'una capa d'aigua marina que posa de manifest, un cop més, tant el caràcter marcadament meromíctic com inestable de la llacuna (Riera *et al.* 1987, Margalef, 1969).

Dinàmica poblacional de les poblacions de bacteris fototròfics.

Factors selectius i tipus de poblacions

Tal com reflecteixen les dades del nombre total de microorganismes, durant el període que va del maig a l'octubre de 1985 s'observa que la població ha entrat en estadi estacionari. La constància del nombre de cèl·lules durant el temps indica que el creixement de la població és igual a les pèrdues (sedimentació i predació fonamentalment). A la primavera de desembre, la pobla-

ció comença a créixer exponencialment des de la primera barreja malgrat no arribar a estacionar-se per efectes de la segona barreja. Des de mitjan març fins al final del cicle (maig), la població torna a créixer exponencialment, amb temps de duplicació a l'entorn de vint dies. Així doncs, veiem que la dinàmica poblacional al llarg de l'any presenta grans fluctuacions i només assoleix una certa estabilitat durant l'època estival.

La Massona és una llacuna meromíctica i, per tant, permanentment estratificada. Si les condicions són adients, es poden desenvolupar, en els forts gradients de la quimioclina, denses poblacions laminars (fins 10^8 cèl.mL⁻¹) de bacteris fototròfics, predominant unes o altres en funció de la llum que hi arriba i de la concentració de sulfhídric (Montesinos, 1981; Abella *et al.* 1986). La concentració de sulfhídric en la Massona no és limitant per raó que a l'aigua hi ha sulfat suficient per a la població de sulfatreductors del sediment (2,5-3 g sulfat.L⁻¹) ja que es tracta d'aigua marina. La llum és, doncs, el principal factor selectiu. Tant la quantitat com la qualitat varien segons les propietats físiques de l'aigua que travessa, les substàncies químiques en solució, les partícules en suspensió i, sobretot, l'efecte de filtrat per part dels organismes fototròfics (Kir, 1979, Abella *et al.* 1980). La qualitat de la llum podria ser el factor selectiu determinant de la composició d'espècies de les poblacions de bacteris fototròfics (Trüper & Genovese, 1968) ja que, com podem veure en la figura 7, la llum no és quantitativament limitant. En el cas de llacs on la làmina bacteriana no és propera a la superfície —cas de Banyoles III—, en llacs meromíctics amb denses poblacions algals en el mixolimnion —cas de la llacuna costanera de Cullera (Miracle & Vicente, 1985)—o en la mateixa Massona, es desenvolupen poblacions de Clorobiàcies marrons (Montesinos *et al.* 1983).

A la Massona, la làmina bacteriana se situa entre 4 i 6 m i la densitat de la població d'algues es reflecteix en els 263,86 mg Clor *a.m*⁻² del 25-7-85, els 115,18 mg Clor *a.m*⁻² del 11-1-86 i els 73,76 mg Clor *a.m*⁻² del 3-5-86. El model presentat per Abella *et al.* (1986) només és aplicable durant la primera part del cicle, en condicions d'estabilitat i confirma el predomine de les Clorobiàcies marrons sobre les verdes i les Cromatiàcies. En la segona part del cicle, dominada per dues barreges i sengles períodes de recuperació, trobem una coexistència de Clorobiàcies verdes a dalt i marrons a baix, amb predomini clar, però, d'aquestes últimes.

Montesinos *et al.* (1982) resumeixen en una taula la relació entre les espècies dominants de Clorobiàcies i la profunditat a la qual es troba la làmina bacteriana en 28 llacs de tot el món. En els llacs en els quals la làmina es troba situada entre 0 i 4,5 m, les poblacions predominants són les verdes; en aquells que la làmina es troba entre 4,5 i 9 m les poblacions són marrons, verdes o mixtes, i en els que la làmina es troba per sota dels 9 m les poblacions són marrons. La Massona, on la làmina oscila entre 4 i 6 m, estaria compresa dins el segons grup, amb un predomini clar de les espècies marrons, malgrat que durant la part més inestable del cicle les poblacions verdes també hi són presents.

Que siguin aquestes espècies de Clorobiàcies en concret i no d'altres es està d'acord amb Trüpper (1982), on es classifiquen *C. phaeovibrioides*, *P. phaeoasteroidea*, *P. phaeum*, *c. vibriforme* i *P. aestuarii* com a predominants en ambients salins.

El pre-sediment

En la Fig. 8 es representen tres perfils de contingut de pigments corresponents a les tres èpoques més representatives del cicle anual (25-7-85, 11-1-86 i 3-5-86). En primer lloc, es comprova que el màxim (en nombre) de bacteris fototròfics no està mai situat en la part superior de la làmina (on l'activitat bacteriana és màxima), sinó una mica per sota. Com que es tracta de Clorobiàcies, i per tant immòbils, estan sotmeses al procés de sedimentació; la formació d'aquestes làmines ha d'anar lligada per tant forçosament a la presència de gradients fisico-químics (concretament de densitat) que justifiquin aquestes acumulacions (Montesinos, 1981).

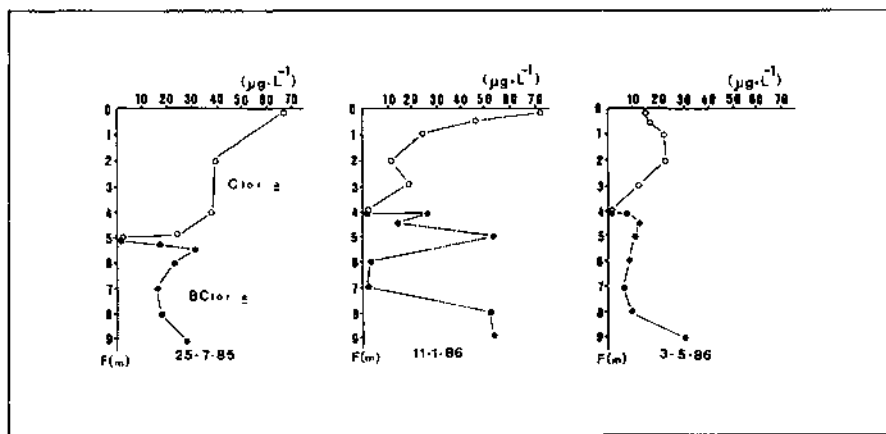


Figura 8. Perfils verticals de Clor *a* ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) i Bclor *e* ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) en tres èpoques representatives de l'any on es posa de manifest el pre-sediment.

El que hom no espera és l'acumulació que es dona a prop del sediment. Aquest darrer màxim ha estat observat abans en sistemes molt semblants a la Massona, com la llacuna litoral meromíctica de Cullera (Miracle & Vicente, 1985). Per algun motiu, els microorganismes sofreixen, en arribar a allò que anomenem pre-sediment, un retard en la seva velocitat de sedimentació. Dues hipòtesis no excloents semblen explicar els resultats. Per una banda, i en arribar a certa fondària (lluny de la zona fòtica i on la concentració de sulfhídric pot arribar a ser inhibitoria), les cèl·lules es comencen a degradar, tot alliberant al medi una gran quantitat de biopolímers que augmenten la viscositat, major com més a prop del sediment, provocaria

un progressiu descens de la velocitat de sedimentació. Per altra banda, i a mesura que augmenta el nombre de cèl·lules en el pre-sediment, apareix un flux de difusió que s'oposa a la sedimentació i que, per tant, reforçaria l'efecte de fre de la viscositat. En darrer terme, el flux d'aigua marina que arriba a la llacuna a través del sediment (*seepage*) podria tenir pressió suficiente com per retardar el procés de sedimentació.

Agraïments

Aquest treball ha estat subvencionat per la Fundació Caixa de Barcelona. Agraïm també a A. Domínguez-Planeña la seva valuosa col·laboració en l'obtenció de les dades, i a J. García Merchan per la seva col·laboració.

BIBLIOGRAFIA

- ABELLA, C. A., MONTESINOS, E. i GUERRERO, R. (1980). Field studies on the competition between purple and green sulfur bacteria for available light (lake Sisó, Spain) pp. 173-181. A: M. Dokulil, H. Metz i D. Jewson (eds.) *Shallow lakes*. W. Junk Publishers. The Hague.
- ABELLA, C. A., GARCIA-GIL, J. i B RUNET , R. C. (1986). Ecological comparison between *Pelodictyon phaeoaglomerans* strain 7502 and *Pelodictyon clathratiforme* in their natural habitats. *Abstracts of the Fourth International Symposium on Microbial Ecology*, p. 97.
- ARMENGOL, J., COMIN, F. A. i LOPEZ, P. (1981). Balance térmico anual de la laguna de la Massona (Alt Empordà, Girona). *Actas del Primer Congreso Español de Limnología*. Ed. Univ. Barcelona.
- HOBBIE, J. E., DALEY, J. R. i JASPER, S. (1977). Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environm. Microbiol.* 33:1225-1228.
- HORNE, R. A. (1969). *Marine Chemistry. The structure of water and the chemistry of the hydrosphere*. Wiley. New York.
- KIRK, J. T. O. (1979). Spectral distribution of photosynthetically active radiation in some South-eastern Australian Waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 30:81-91.
- MARGALEF, R. (1969). Comunidades planctónicas en lagunas litorales. p. 254-562. En: A. Ayala-Castañares i F. B. Phleger (eds.) *Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras*. UNAM-UNESCO. México, D. F. 545-562.
- MIRACLE, M. R. i VICENTE, E. (1985). Phytoplankton and photosynthetic sulphur bacteria production in the meromictic coastal lagoon of Cullera (Valencia, Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:2214-2220.
- MONTESINOS, E. (1981). Crecimiento y actividad de las bacterias fotosintéticas del azufre en relación con gradientes físico-químicos en ecosistemas acuáticos. *Actas del Primer Congreso Español de Limnología* 131-137. Ed. Univ. de Barcelona.
- MONTESINOS, E. (1982). *Ecofisiología de la fotosíntesis bacteriana*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- MONTESINOS, E.; GUERRERO, R., ABELLA, C. A. i ESTEVE, I. (1983). Ecology and physiology of the competition for light between *Chlorobium limicola* and *Chlorobium phaeobacteroides* in natural habitats. *Appl. Environ. Microbiol.* 46:1007-1016.

- RIERA, X. G.; DOMÍNGUEZ-PLANELLA, A.; POLO, Ll., MORENO-AMICH, R. i ABELLA, C. A. (1987). Dinámica de la meromixis en la laguna costera de la Massona (Alt Empordà, Girona). Ciclo anual e intrusiones marinas. *Actas del IV Congreso Español de Limnología*. Sevilla.
- STRICKLAND, J. D. H. i PARSONS, T. R. (1968). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Canada* 167.
- TAKAHASHI, M. i ICHIMURA, S. (1968). Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.* 13:644-655.
- TTRÜPER, H. G. i GENOVESE, S. (1968). Characterization of photosynthetic sulfur bacteria causing red water in lake Faro (Messina, Sicily). *Limnol. Oceanogr.* 13:225-232.
- TTRÜPER, H. G. (1982). Distribution and activity of phototrophic bacteria at the marine water-sediment interface. *Colloques Internationaux du C.N.R.S.* 293. Biogéochimie de la matière organique à l'interface eau-sédiment marin.