

Seguimos utilizando la red de plancton, venerable ingenio de mas de un siglo de existencia y de eficacia probadamente dudosa; conocemos algo, no mucho, de la fisiología de un reducido número de especies, la mayoría de las cuales son propias de aguas costeras; en la rutina de las campañas oceanográficas, las operaciones destinadas a obtener datos sobre la distribución del plancton son, por lo regular, inadecuadas e insuficientes. La determinación de la producción básica del fitoplancton, en cuyo estudio se han hecho progresos indudables, se enfrenta con dificultades considerables. Conviene que el planotólogo dedique una parte de su fantasía y de su esfuerzo a salir de la rutina, a explorar futuras aplicaciones de las fabulosas posibilidades de la técnica actual y a situar su concepción general del mundo del plancton dentro de un marco más de acuerdo con los recientes progresos de la física y de la biología. Esta tarea puede ser especialmente fructífera donde se reunen planotólogos con experiencias dispares y que han trabajado en aguas de características diversas, y es especialmente urgente cuando nos enfrentamos con una vastísima área de exploración que pide métodos rápidos, eficaces y creadores. Por estas razones me ha parecido útil presentar esta comunicación mirando más hacia el futuro que hacia el pasado y sin mas pretensión que la de ofrecer una serie de centros de interés alrededor de los cuales se pueda desplegar una discusión fructífera.

El hablar de organización y dinámica de las poblaciones de fitoplancton indica que el punto de vista apunta a un determinado nivel en la estructura de la naturaleza. Queremos considerar a los individuos de diversas especies que forman un plancton, como elementos de un sistema, y las propiedades colectivas de ~~es~~ o sintéticas de este sistema son las que van a ocupar nuestra atención. No se trata, entendiéndose bien, de imaginar hipotéticos superorganismos o químicas biocenosis, sino simplemente de explorar si la suma de las actividades de cada uno de los individuos o de cada una de las especies produce resultados que se pueden expresar de manera sencilla y, lo que quizá es tanto o más importante, si esta visión sintética nos puede facilitar un juicio sobre la posibilidad de explotación humana y sobre la probabilidad de determinadas situaciones futuras.

Como es obvio, tal empresa no puede hacerse sin introducir formas de expresión y de razonamiento matemáticas. Ellas nos ayudarán también a comprender mejor la necesidad de un punto de vista sintético. Consideremos brevemente algunos de los recursos que utiliza la biología matemática actual. Las expresiones de Volterra y Lotka han sido la base de muchas discusiones posteriores y son el fundamento de métodos ampliamente usados en biología pesquera. Nos permiten estudiar, empleando ecuaciones diferenciales, la cinética de poblaciones de diversas especies que compiten o se complementan en sus actividades. Si intentamos aplicar este proceder a sistemas naturales formados por un número elevado de especies, y donde hay que tener en cuenta también relacio-

nes complejas con múltiples formas de actuar del ambiente físico, perdemos pronto la esperanza. Es como si se tratara de estudiar las propiedades y el comportamiento de un fluido formado por una mezcla de moléculas diversas, a partir de la observación empírica de la conducta de algunas moléculas y de la forma como interactúan algunos pares de ellas. Procedimientos, como los ~~de~~ la mecánica estadística, nos permitirán entroncar este conocimiento parcial con la explicación de ciertas propiedades colectivas, como la temperatura, la viscosidad, etc., que pueden ser lo que más nos interese del fluido en cuestión. En ecología debemos aspirar a una especie de mecánica estadística, siguiendo a Lotka y, sobre todo, a Kerner.

Otra forma habitual de estudio cuantitativo consiste en averiguar las correlaciones estadísticas existentes entre cantidades que expresan concentraciones de células e intensidades de determinados factores ambientales. Cassie, por ejemplo, ha aplicado estos métodos (correlaciones parciales) al estudio de diversos problemas de distribución de plancton, obteniendo resultados interesantes. Pero, al fin y al cabo, el método resulta insuficiente. Es imposible poner ~~en~~ ~~fa~~ a cierta distribución de organismos en función de ciertas características simultáneas de factores ambientales, prescindiendo de aquella distribución en un momento anterior. Las derivadas respecto al tiempo y al espacio ~~de~~ los valores de cualquier factor determinante, tienen tanta importancia como los valores actuales de las respectivas ~~funciones~~ variables.

Creo que estas dos formas de interpretar la dinámica y la distribución de poblaciones de plancton tienen ante sí un futuro; pero ahora preferiría discutir otras formas de enfocar los mismos problemas, que ~~me~~ son más caras, y que no son ciertamente nuevas, puesto que entroncan con la mejor tradición ecológica de los grandes maestros de la teoría dinámica de la comunidad vegetal y de la sucesión. En otros trabajos señalados en la bibliografía, o pendientes de publicación, ha desarrollado más estos puntos de vista, interesados en propiedades que se manifiestan plenamente al nivel del ecosistema y que pierden mucho sentido cuando las intentamos considerar a nivel de los individuos, aunque no existe demasiada dificultad en aplicarlos a una fracción considerablemente amplia del ecosistema, como es el fitoplancton en relación con toda la vida flotante.

Los diversos criterios sintéticos que examinaremos se pueden referir a un concepto general de madurez, cuyo sentido quedará pronto precisado. Se prefiere emplear la palabra madurez porque está enraizada con la idea de sucesión. En el curso de una sucesión cualquiera, la madurez o integración histórica del ecosistema aumenta. Una vez asimilado, el concepto de madurez puede ser aplicado y medido en cualquier sistema, sin tener que establecer forzosamente una relación sucesional con otros sistemas de diversa madurez.

Podemos buscar un criterio básico en el flujo de energía necesaria para que se mantenga sin degradarse o perder su organización una determinada biomasa. En la práctica se puede escoger el cociente producción primaria : biomasa total, que viene a ser una medida del metabolismo del ecosistema. Este cociente es más bajo ~~a lo largo de la sucesión~~, lo cual quiere decir que *en un ecosistema más maduro*

a lo largo de la sucesión, un mismo gasto de energía mantiene biomasa creciente. Ello significa cadenas alimentarias más largas, una mayor eficiencia en la obtención del alimento y en su utilización y, por término medio, una tasa de renovación (turnover) más bajo. Como se puede imaginar, la relación entre pigmentos asimiladores y biomasa total y aun entre pigmentos asimiladores y biomasa del fitoplancton decrece a lo largo de la sucesión.

Este ecosistema tiene dos aspectos complementarios, de una parte se le puede considerar en términos de materia y energía y sobre éstas se basa la precedente medida cuantitativa de la madurez. Pero también se puede considerar en términos de estructura, de organización. Se hace preciso relacionar los dos aspectos, cuya síntesis ha sido excesivamente descuidada en la ~~bi~~ ecología. Un ecosistema consiste, desde el punto de vista estructural, en un sistema de relaciones entre cierto número de elementos. Estas relaciones son como canales a través de los cuales fluye energía que experimenta pérdidas más o menos importantes. Si la masa de cada uno de los elementos unidos por estas relaciones —el número de individuos de cada una de las especies— experimenta muchas fluctuaciones, las variaciones de signo positivo representan una gran producción de trabajo con baja eficiencia, mientras que las variaciones de signo negativo representan un verdadero despilfarro desde el punto de vista del mantenimiento de la estructura del ecosistema. Por tanto, un ecosistema trabaja tanto más eficientemente cuanto más limitadas son las fluctuaciones cuantitativas de sus diversos elementos. Los canales o relaciones entre los diversos elementos disipan, a su vez, menos energía cuando se trata de relaciones muy bien definidas, específicas, como en los casos de estenofagia, de mimetismo o de otras disposiciones defensivas altamente eficaces, etc. Por tanto, la estructura de un sistema muy maduro, muy ahorrativo en la inversión de su energía, se caracteriza por fluctuaciones poco importantes o muy bien regularizadas (rítmicas) y por la existencia de relaciones muy estrictas entre los diversos elementos. Puede ser útil considerar como ejemplos los ecosistemas más maduros de la actual biosfera: el bosque tropical en tierra y el arrecife de coral en el mar.

La gran longitud de ~~cada~~ las cadenas alimentarias y la existencia de múltiples especializaciones en el seno de un ecosistema maduro se reflejan en la diversidad específica, en la distribución de los individuos en especies. Los límites teóricos de máxima diversidad serían que cada individuo perteneciera a una especie distinta, y de diversidad mínima que todos los individuos pertenecieran a una misma especie. Una medida adecuada de la diversidad se tiene a través de la expresión $\frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_s!}$, en que N_1, N_2, \dots, N_s representan los números de individuos de las distintas especies a, b, ..., s y N es el número de individuos total. Si S es el número de especies, en muchas ocasiones se puede tener una idea aproximada de la diversidad aplicando la fórmula $(S-1)/\log_2 N$, mucho más sencilla. El significado del grado de aproximación que se consigue con esta fórmula —mayor en ecosistemas maduros— es tema interesante que no podemos discutir aquí. Es una circunstancia afortunada que esta diversidad se refleja en muchos niveles y porciones del ecosistema.

Así, por ejemplo, es habitual que los índices de diversidad obtenidos estudiando la distribución por especies de los individuos de todo el ecosistema (exceptuando las bacterias, por razones técnicas) muestren una correlación satisfactoria con los índices de diversidad calculados sobre la distribución de los individuos en especies para grupos taxonómicos seleccionados arbitrariamente, dentro de los mismos ecosistemas, o para grupos seleccionados por otros criterios, por ejemplo, para los seres que quedan retenidos por una red de características definidas. De esta manera se tiene una base para la aplicación de índices de diversidad obtenidos sistemáticamente sobre fragmentos del ecosistema, que es lo que siempre ocurre en la práctica.

Y no es eso todo, la organización o estructura del ecosistema se refleja en muy diversos niveles y no solo en el de la distribución de individuos en especies. Por ejemplo, podemos fijarnos en los distintos pigmentos del fitoplancton y calcular un índice de diversidad sobre sus concentraciones en una determinada muestra. Este índice de diversidad, al parecer, muestra una correlación suficiente con el cociente D_{430}/D_{665} , que expresa entre las densidades ópticas, a las longitudes de onda que se indican de un extracto acetónico de fitoplancton, lo cual es una propiedad utilísima. Así, pues, en la elaboración del material planctónico, contamos con dos posibles medidas del grado de complejidad u organización. Una es la diversidad biótica, que se puede calcular aplicando la expresión indicada a las cifras de los recuentos de células, preferiblemente por sedimentación, pero también en muestras obtenidas con red. Otra es la diversidad en la composición de pigmentos, que se puede calcular sobre las concentraciones obtenidas por los procedimientos usuales, o bien, más sencillamente, haciendo uso del cociente aproximado indicado. Ahora bien, un estudio conjunto de gran número de muestras de fitoplancton natural, del Mediterráneo, nos lleva a encontrar una buena correlación entre la diversidad biótica y el cociente D_{430}/D_{665} , o sea, entre dos variables que pueden considerarse como estimaciones un tanto independientes de la madurez. Tanto la diversidad como el cociente indicado son más altos en las comunidades más maduras. Teórica y prácticamente, la diversidad biótica podría presentar algunas excepciones, pero aunque interesante, su discusión es tema largo que solo secundariamente afecta al hilo principal de la presente discusión.

Por otra parte, tanto en cultivos de laboratorio como en los pocos datos obtenidos en la naturaleza, se comprueba la esperada correspondencia entre la medida de la madurez por el cociente producción/biomasa y por cualquier expresión de la diversidad. A una elevada producción primaria por unidad de biomasa total corresponde una diversidad biótica baja y un cociente D_{430}/D_{665} también bajo. En este punto podemos tratar de establecer un nexo causal entre flujo de energía y estructura del ecosistema, cuyos fundamentos se vislumbran con facilidad, y que se pueden exponer a través de una simple experiencia, repetida muchas veces y que se puede incorporar en los trabajos prácticos de cualquier curso de ecología.

Tenemos un cultivo mixto que ha dispuesto para desarrollarse de un tiempo considerable, habiendo alcanzado un estado aproximadamente estacionario. Su producción primaria por unidad de ^{bio/}masa es baja. La diversidad biótica es relativamente elevada y el cociente D_{430}/D_{665} es también alto, lo cual corresponde a una concentración elevada de pigmentos distintos de la energía clorofila a, capaces de absorber energía a muy diversas longitudes de onda y de transferirla a la clorofila a, de manera que la fotosíntesis es suficiente aun cuando la concentración de clorofila a en las células puede ser muy baja. Todas estas características coinciden en asignar al sistema constituido por nuestro cultivo un grado elevado de madurez.

Hacemos posible una ampliación del flujo de energía, agitando, adicionando sales nutritivas y, eventualmente, intensificando la iluminación. Inmediatamente aumenta la producción primaria por unidad de biomasa. La clorofila a, especialmente lábil y que ocupa una posición clave, incrementa su concentración ~~en~~ con gran rapidez, a mayor velocidad que los otros pigmentos y el cociente D_{430}/D_{665} disminuye. Las distintas especies pueden multiplicarse a una tasa que se aproxima a sus tasas respectivas de incremento potencial máximo, y como éstas son desiguales, aumentan las disparidades de concentración entre unas y otras especies, se dan fenómenos de "dominancia" y la diversidad biótica decrece. La población mixta se ha "rejuvenecido", es decir, la madurez ha disminuido. Es lo que ocurre exactamente en cada uno de los pulsos de proliferación de fitoplancton a lo largo del ciclo anual. De manera que el ciclo anual puede descomponerse fácilmente en una o varias "sucesiones", cada una de las cuales empieza con un rejuvenecimiento relativamente brusco del sistema y prosigue aumentando gradualmente las características de madurez.

Pero la secuencia de poblaciones planctónicas, tal como se observa en un punto definido por sus coordenadas geográficas, no solo incluye estos fenómenos de sucesión, sino también otros de traslación de masas de agua con sus poblaciones y el fenómeno se complica porque la traslación no se hace a velocidad y dirección constante en todos los elementos del sistema. Otra experiencia permitirá plantear algunos temas interesantes de estudio que aparecen en relación con deformaciones espaciales de un ecosistema. Tenemos un cultivo mixto, separado en dos partes por un tabique poroso de ~~crystal~~ vidrio a través del cual puede pasar el medio, pero no las células. En la situación inicial a ambos lados del tabique se tiene la misma madurez. Si hacemos fluir medio en una ~~di-~~sentido, de manera que el volumen a un lado del tabique poroso aumenta y decrece el volumen del otro lado, la parte del sistema cuya población se dispersa o difunde en un volumen de agua creciente, disminuye automáticamente sus características de madurez, al tiempo que la madurez aumenta en la parte del sistema cuya población se densifica o concentra. Una situación real asimilable a esta experiencia es la que aparece en las convergencias y divergencias que alternan, en forma de bandas paralelas, en relación con ondas internas o con células de convección: en las divergencias se sitúan poblaciones con predominio de diatomeas, menos maduras; en las convergencias poblaciones más maduras de dinoflageladas que mantiene

nen su posición gracias a movimientos fototácticos.

Podemos preguntarnos qué ventajas sacamos de aplicar estos criterios sintéticos a la consideración de los ecosistemas naturales. Nos permiten inferir determinadas características de producción a partir de características de estructura, o viceversa. La madurez aumenta progresivamente hasta un límite definido por las fluctuaciones ambientales; bajo condiciones cambiantes la madurez de los ecosistemas permanece baja, y los ecosistemas muy maduros se encuentran solamente bajo condiciones de gran estabilidad. En relación con ello se puede afirmar que las fluctuaciones en las poblaciones unispecíficas integradas en ecosistemas poco maduros están principalmente regidas por factores abióticos, mientras que en los sistemas muy maduros, las fluctuaciones en los números de individuos de cada una de las especies, además de ser poco importantes, dependen de manera principalísima de la interacción entre unas y otras especies. También pueden hacerse algunas afirmaciones en relación con la evolución: En el seno de ecosistemas poco maduros la selección natural trabaja con un elevado coste y la evolución puede ser rápida; en los sistemas muy maduros, donde los individuos eliminados por la selección natural están en menor proporción, la evolución no es capaz de grandes cosas, sino de acentuar la adaptación a un sistema de relaciones muy especificado, sin grandes posibilidades realmente creadoras. Desde el punto de mira de la explotación humana puede decirse que un ecosistema poco maduro es más explotable y que, en cualquier caso, la explotación humana determina una disminución de la madurez del ecosistema pues, naturalmente, implica una mayor productividad por unidad de biomasa presente.

El problema de la explotación humana puede considerarse como un caso muy particular de una situación general, que se da cuando dos sistemas de distinta madurez están acomodados de manera que entre uno y otro puede existir cierto intercambio. Si cartografiamos la distribución de cualquier índice de madurez ^{una} en/la extensión de la biosfera, podemos trazar superficies que unen todos los puntos de igual madurez y que separan una porción más madura de otra porción menos madura. En el plancton, la termoclina separa frecuentemente una población superficial menos madura de otra población profunda más madura y aun sin existir termoclina bien marcada, la madurez del plancton aumenta hacia la profundidad, de la misma manera que generalmente disminuye en dirección a la costa, o hacia la desembocadura de ríos. El agua recientemente aflorada aloja poblaciones menos maduras, es decir, en etapas más tempranas de la sucesión, que las masas de agua vecinas que han permanecido por más tiempo en superficie. La heterogeneidad en la distribución del plancton es, por lo regular, una heterogeneidad ~~en la distrib~~ local de la madurez, que, a su vez, se puede interpretar como una consecuencia del hecho que la sucesión muestra diferencias locales de velocidad o que en unos puntos queda detenida por factores ambientales, es decir, extrínsecos a las poblaciones de organismos. Muchas situaciones observadas en la naturaleza se pueden imitar en cultivos dispuestos de propósito. A su vez, el conjunto del plancton muestra características de madurez mucho mas baja que la del bentos, y en el mismo bentos, las comunidades sobre sustrato desmenuzado son menos maduras que las que asientan sobre sustrato

compacto y rígido, o que las que han adquirido estas características de solidez por la propia actividad del ecosistema (corales).

Cualquier mapa de un ecosistema que represente la distribución local de la madurez permite afirmaciones muy importantes: existe siempre un flujo de energía, ~~un f~~ a través de las superficies de igual madurez, que va de la porción menos madura a la porción más madura, en el sentido que la materia que se transporta en este sentido lleva, por término medio, más energía potencial que la materia que se mueve en sentido contrario, es decir, del sistema más maduro al menos maduro. Puesto que la tendencia a aumentar la madurez es general, las superficies de igual madurez tienden a moverse en sentido contrario al de aquel flujo neto de energía que las atraviesa.

Estas relaciones se pueden comprender perfectamente al considerar las relaciones entre el plancton y el bentos. El plancton es el menos maduro de ambos sistemas y existe un flujo neto de energía, un flujo trófico, del plancton al bentos. Es interesante darse cuenta que este intercambio entre dos sistemas vecinos de distinta madurez puede ser pasivo o activo. Es pasivo en las relaciones entre el plancton superficial y el plancton profundo, pues aquí la mayor parte de energía que va hacia abajo viaja pasivamente en el cuerpo de organismos que se sedimentan. Pero los animales filtradores, que aspiran el agua a cierta distancia y la hacen circular, representan un elemento activo en la explotación del plancton por el bentos. En este sentido, la explotación por parte de un sistema maduro mantiene una madurez baja en el sistema acoplado que lo alimenta, pues este sistema se ve privado de una parte de su producción que de otro modo se invertiría en aumentar la propia madurez, y privado activamente de ella. Todos los ejemplos de explotación humana de recursos naturales se pueden hacer entrar en este esquema general.

La distribución de los individuos de una especie en sistemas en contacto, de desigual madurez, ofrece características de interés. En las áreas menos maduras, predomina una estructura demográfica de las poblaciones caracterizada por una gran participación de individuos jóvenes y una elevada mortalidad, real o aparente; por el contrario, en las áreas de características más maduras, se halla una proporción creciente de individuos viejos ~~y una mortalidad~~ como si la mortalidad fuera más baja. En realidad, muchas veces esta mortalidad es aparente y el resultado de la combinación de la mortalidad verdadera con un flujo neto de individuos de las áreas menos maduras a las más maduras. Las áreas de cría corresponden a las áreas menos maduras y esto no solo se observa en peces, sino también en los animales del bentos que tienen larvas planctónicas y hasta en las aves migratorias. Por otra parte, no debe extrañar en absoluto que las formas jóvenes de metabolismo más alto se concentren precisamente en aquellos ecosistemas que permiten un mayor flujo de energía por unidad de masa viva.

Dejando de lado numerosas sugerencias que derivan de estas ideas en relación con problemas prácticos de predicción y explotación de recursos marinos, y que aquí no hacen al caso, conviene insistir en la posible fecundidad del concepto de madurez o de cualquier otro concepto sintético en el estudio de las poblaciones planctónicas. Conviene discutir y elaborar más tales conceptos y explorar todas sus co-

nexiones con otros conceptos establecidos desde hace más tiempo en los dominios de la ecología. También ha de discutirse su significado en relación con los métodos de trabajo. La heterogeneidad y la madurez del plancton muestra un espectro muy vasto. Se reconocen estructuras de pocos centenas de metros de diámetros, comprendidas en otras estructuras que se extienden sobre centenas de kilómetros, y la gama se dilata por ambos extremos de la escala, si bien las estructuras muy pequeñas suelen ser fugaces y difíciles de estudiar. Pero las estructuras de escala relativamente pequeñas son la base para interpretar correctamente estructuras a gran escala. Porque las estructuras son regulares, en el sentido de que cuando tenemos una determinada distribución espacial de las características del ecosistema, podemos prever, con notables probabilidades de acierto, cuales serán las características en espacios inmediatos que todavía no hemos explorado. Si fijamos como una de las metas de la investigación de un sistema muy amplio, el cartografiar la distribución de la madurez, tenemos que obtener muestras en número suficientes y de características tales que se aprecien y presten a apreciar la madurez, si bien éste carácter sintético se aprecia en cualquier clase de muestras. Pero una labor cuantitativa requiere un mayor cuidado. Una condición muy conveniente es que las muestras sean analizadas lo más rápidamente posible, para poder utilizar los resultados para definir la dirección de la ruta de exploración y para reconocer la "finura de grano" de la estructura, de forma que la localización de las estaciones de toma de muestras y el su frecuencia sean tales que proporcionen la máxima información con el mínimo esfuerzo.

El estudio de los pigmentos del plancton suministra información de primer orden. La aspiración de las muestras de agua, su filtrado, la extracción de los pigmentos y el medir su densidad óptica a longitudes de onda definidas son operaciones susceptibles de un elevado grado de automatización. Una embarcación puede obtener centenas de muestras en un día y proporcionar los resultados media hora después de la toma de cada muestra. El estudio de la distribución de individuos en especies requiere una larga labor de identificación. El método mejor, la sedimentación del plancton y su examen con microscopio invertido, requiere también un tiempo suplementario. Pero el registro de las especies a medida que se van contando y la elaboración matemática de los resultados de los recuentos pueden acelerarse con aparatos adecuados. La determinación de la producción, sea por el método del carbono radiactivo o por el de la producción de oxígeno, se podría hacer más rápida y continua haciendo fluir de manera ^{seguida} ~~continua~~ el agua a estudiar a través de un largo tubo, iluminado y mantenido a temperatura adecuada, determinando las concentraciones de oxígeno, por métodos eléctricos, al principio y al fin, o viendo la fijación relativa de carbono radiactivo a la salida de que corresponde a una adición constante del isótopo a la entrada. Por el momento, las determinaciones de la biomasa parecen ser las que tropiezan con mayores dificultades.

Ciertamente, todos estos progresos son también deseables desde los puntos de vista tradicionales en el estudio del plancton y, concretamente, del fitoplancton; lo único que ocurre es que su sentido de urgencia aumenta cuando deseamos considerar al plancton, en conjunto, como un sistema organizado, cuya dinámica es, en buena parte, función de su estructura.

REFERENCIAS

CASSIE, R. M.- 1960. Factors influencing the distribution pattern of plankton in the mixing zone between oceanic and harbour waters. New Zealand J. of Science, 3:26-50.

KERNER, E. H.- 1957. A statistical mechanics of interacting biological species. Bull. Mathem. Biophys., 19:121-146.

LOTKA, A.J.- 1956. Elements of physical Biology. Dover Publ. Inc., New York, 465 pp.

MARGALEF, R.- 1957. La teoría de la información en Ecología. Mem. real Acad. Ciencias Artes Barcelona, 32:373-449.

— 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in Phytoplankton. Perspectives in marine Biology, Univ. California Press, pp.323-349.

— 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition dynamique et propriétés dynamiques des populations. XVI Ass. Pl. C. I. E. S. M., 15:277-281.

— 1961. Communication of structure in planktonic populations. Limnol. and Oceanogr., 6:124-128.

— 1961. Correlations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. Hydrobiologia (en prensa).

— 1961. Modelos físicos simplificados de poblaciones de organismos. Mem. real Acad. Ciencias Artes Barcelona (en prensa).

MARGALEF, R. & J. H. RYTHER - 1960. Pigment composition and productivity as related to succession in experimental populations of phytoplankton. Biol. Bull., 119:326-327.

VOLTERRA, V.- 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Acad. Naz. Lincei, (6)2:31-113.