ASPECTOS GENERALES DE LA LIMNOLOGÍA INVERNAL DE DOS LAGOS PIRENAICOS MORFOLÓGICAMENTE MUY DISTINTOS (ESTANY REDÓ Y ESTANY BACIVER)

- J. Catalán¹, E. Ballesteros², Ll. Camarero¹ & E. García¹
- 1. Departament d'Ecologia, Universitat de Barcelona, Diagonal, 645, Barcelona 08071.
- 2. Centre d'Estudis Avançats de Blanes. CSIC.

RESUM

L'estudi del període hivernal en dos llacs pirenaics de característiques tròfiques i de mineralizació semblants, però morfològicament molt diferents, ha permès comparar la influència de la profunditat i la taxa de renovació de l'aigua sobre alguns aspectes característics d'aquest període: el decrexeiment de la biomasa fitoplanctònica, el consum d'oxígen, la supervivència de macròfits, etc. Les diferents fases de la dinàmica de la cuberta (formació del gel, accumulació i metamorfisme de la neu, els processos d'inundació i enfonsament, el desgel) afectaren de diferent manera els processos sota el gel en els dos llacs.

RESUMEN

El estudio del período invernal en dos lagos pirenaicos de características tróficas y de mineralización similares, pero morfológicamente muy distintos, ha permitido comparar la influencia de la profundidad y la tasa de renovación del agua sobre algunos aspectos característicos de este período: el decrecimiento de la biomasa fitoplanctónica, el consumo de oxígeno, la supervivencia de macrófitos, etc. Las distintas fases de la dinámica de la cubierta (formación del hielo, acumulación y metamorfismo de la nieve, los procesos de inundación y hundimiento, el deshielo) afectaron de distinta maneta los procesos bajo el hielo en los dos lagos.

ABSTRACT

Most lakes in the Pyrenees have an ice cover about half of the year. The information about this period is scarce. Comparing the winter period of two lakes of similar trophic and chemical features but quite different morphology, we studied the influence of depth and spring flushing in several processes: phytoplankton decay, macrophyte winter survival, water chemistry and oxygen consumption.

In the dynamics of the winter cover several processes can be distinguished: ice formation, snow accumulation and metamorphism, flooding processes, and thawing. These processes had different influences in the water mass below ice depending on the lake morphology.

In the shallowest lake, *Isoetes* growing at little depth were squashed by the subsidence of the cover owing to the flooding processes and hydrostatic arrangement. Phytoplankton decayed very slowly in the deepest lake, because of depth and the absence of wash-out.

On the other hand, in the shallowest lake, phytoplankton growth was more important during the regressive periods of the cover that allowed light penetration, probably because of a shorter nutrient recycling length. Oxygen saturation decreased more in the lake with higher ratio between sediment surface and volume, in spite of its location in a valley that maintained the stream flow during all the winter. In this lake, changes in the chemistry of the input water affected the entire water mass during thaw, drastic changes succeeded in a short time. In contrast, the deepest lake maintained a near-surface water flow during most of the thaw because lake cover melted slower than the watershed snowpack, only at the end of the period was there a renewal of water at most of the depths.

Key words: high-mountain lakes, Isoetes, phytoplankton decaying, oxygen comsumption, snow and ice cover.

INTRODUCCIÓN

Los cerca de un millar de lagos del Pirineo, más de cuatrocientos en la vertiente sur, constituyen el único distrito lacustre de la Península Ibérica. A pesar de las posibilidades que ofrecen para los estudios limnológicos, por sus peculiaridades y variedad, solamente se posee un conocimiento superficial de sus características principales (Margalef et al., 1975; Capblancq & Laville, 1983; Catalán, 1989b).

La mayoría de los lagos pirenaicos pasan de tres a once meses con una cubierta de hielo y nieve, según la altitud donde estén situados. La información sobre este período invernal todavía es mucho más escasa y hasta ahora se basaba en algunas visitas esporádicas y en especulaciones sobre lo que ocurre en lagos nórdicos o alpinos de características similares. Con el fin de mejorar el conocimiento de este período invernal, hace unos años se iniciaron diversos estudios en dos lagos de características tróficas y mineralización similares, pero de características morfológicas muy distintas: el lago Redó, profundo y de circo y el lago Baciver, somero y de valle. En cierto modo, estos dos lagos estudiados podían considerarse como arquetipos dentro de una tipología de los lagos pirenaicos (Catalán, 1989b).

Los aspectos de la limnología invernal que comentaremos se basan en una serie de estudios realizados a partir de 1984 en el lago Redó y de 1987 en el lago Baciver.

El Redó está situado a 2240 m s.n.m. (42° 38′ 34» N, 0° 46′ 13» E), es un lago profundo (73 m de profundidad máxima y 32 m de profundidad media), y tiene una cuenca pequeña (155 Hm²), de la cual un 16% corresponde al propio lago. Estas características determinan un tiempo de residencia del agua de más de tres años, muy elevado para un lago de su volumen. Por otra parte, la vegetación de la cuenca es muy pobre y el suelo está poco desarrollado. Su litoral es rocoso y en él no han arraigado los macrófitos.

Ei Baciver está situado a 2100 m s.n.m. (42° 41' 46» N, 0° 59'1» E), es un lago, por el contrario, muy somero (6 m de profundidad máxima), que drena un área mucho mayor que la suya, sólo un 0,5% de la cuenca corresponde al lago. En él, el tiempo de residencia del agua es de unos pocos días, o incluso menor de

un día durante el deshielo. La vegetación de la cuenca es mucho más rica y variada que la del Redó; por ejemplo, todavía puede encontrarse *Pinus uncinata* a la altitud del lago. Posee unas orillas turbosas y diversos macrófitos crecen en su interior.

Las metodologías de campo y laboratorio empleadas en el estudio se describen con detalle en Catalán (1987, 1988, 1989a), Ballesteros et al. (en prensa) y García & Ballesteros (en prensa).

La dinámica de la cubierta de hielo y nieve

A lo largo del período invernal la cubierta de hielo y nieve de los lagos experimenta una serie de transformaciones en función de los cambios propios de la estacionalidad y de las eventualidades climáticas (Catalán, 1989a). Estos cambios afectan no sólo las características intrínsecas de la cubierta, sino que al mismo tiempo condicionan los procesos que ocurren en el interior del lago. Fundamentalmente podemos distinguir cuatro fases en la dinámica de la cubierta: 1) formación y crecimiento del hielo; 2) acumulación de nieve; 3) metamorfismo de la cubierta; y 4) deshielo.

Formación y crecimiento del hielo

Cuando el lago se hiela en su superficie debido a la pérdida de calor se forma un hielo muy duro y transparente, que en la terminología anglosajona se denomina hielo negro (black ice) (Adams, 1976), debido al efecto óptico que provoca su trasparencia combinada con la extinción de la luz en profundidad.

En el Redó, con escasa circulación de agua, la formación de unos centímetros de hielo puede ocurrir en una noche de calma en situación anticiclónica. En el Baciver, con un movimiento advectivo más intenso, la formación se inicia por las orillas y puede llevar varios días.

La fecha en que se hielan los lagos pirenaicos varía en función de su altitud y orientación y de su volumen. Entre finales de octubre y enero la gran mayoría quedan helados. El Baciver suele hacerlo a mitad de noviembre y el Redó a mitad de diciembre, con variaciones de 15 días según las particularidades climáticas de cada año.

El hielo negro al formarse expulsa las sales y los gases (Barica & Armstrong, 1971). Si la formación es muy rápida la expulsión es más ineficiente y se forman burbujas de aire cilíndricas, que durante el deshielo son lugar preferente de fusión (Catalán, 1989a).

La expulsión de sales es selectiva, algunos iones son excluidos con mayor facilidad que otros, por ejemplo, el Ca++ se excluye con mayor facilidad que el K+ (Jones & Ouellet, 1983). En este aspecto es importante señalar que los compuestos de fósforo son excluidos de forma muy ineficiente, de manera que la forma-

ción del hielo negro no representa una fertilización de las capas superiores de la columna de agua (Catalán, 1989a).

El hielo negro es poco aislante. La pérdida de calor del lago continúa y, como consecuencia, el grosor de hielo aumenta. En este aspecto, los lagos que se hielan antes, normalmente los de menor volumen, pueden acumular un grosor de hielo negro mayor. Por otro lado, la variación anual de este grosor está en gran parte influido por el tiempo en que tardan en llegar las primeras nevadas copiosas.

Acumulación de nieve

La formación del hielo permite la acumulación de nieve en la superficie del lago. La nieve tiene unas características ópticas y de textura completamente distintas a las del hielo negro (Gray & Male, 1981). Por lo que hace referencia a los procesos biológicos en la masa de agua, son especialmente importantes sus características de reflexión y absorción de la luz. El albedo de la nieve recién caída puede ser de 70-90%, y el coeficiente de absorción es de 2 ó 3 órdenes de magnitud superior al del agua. En los lagos pirenaicos situados por encima de la cota 2000 —la mayor parte lo están (Margalef et al., 1975)— pueden depositarse bastante más de 20 cm d-1 de nieve en una situación de borrasca invernal, lo cual supone que la luz transmitida a la superficie del lago desciende por debajo del 0,1% de la radiación incidente en la superficie del paquete de nieve.

Además, la nieve tiene una conductividad térmica específica mucho menor que el hielo. Por tanto, el flujo de calor entre el lago y la atmósfera se reduce extraordinariamente y se detiene el aumento del grosor del hielo. En el Redó hemos llegado a medir grosores máximos de la cubierta de hasta 5 m (invierno de 1983-84). En el Baciver, el grosor máximo ha sido de 1,5 m, pero ha sido visitado en menos ocasiones y en años de menor precipitación.

Metamorfismo de la cubierta de hielo y nieve

En invierno y primavera, en la zona templada influenciada por el Mediterráneo, donde los Pirineos están enclavados, los días tempestuosos alternan con períodos más o menos largos de radiación elevada. Durante estos períodos cálidos se produce una transformación de las características del paquete de nieve (Catalán, 1989a). Hay una compactación y enriquecimiento en contenido de agua de las capas más profundas. Y, al mismo tiempo, se produce un cambio de las características ópticas del conjunto, pasando a ser más transparente. La alternancia con las tormentas que aportan nieve fresca confiere a la cubierta de nieve una estructura en estratos de distintas características físicas y químicas. En períodos fríos, los estratos cercanos a la superficie y ricos en agua pueden helarse. El hielo que se forma en este caso es de apariencia blanca, mucho más opaco, pero más blando que el hielo negro.

Además, inicialmente, la capa de hielo negro soporta el peso de la nieve, pero a medida que éste crece, y con ayuda de las oscilaciones térmicas, la capa de hielo se agrieta y el agua del lago fluye hacia la cubierta hasta que se vuelve a alcanzar un equilibrio hidrostático. En los lagos estudiados, este proceso supone un hundimiento de 1 a 1,5 m. La cantidad de agua del lago que pasa a formar parte de la cubierta en el Redó se ha visto que es proporcional a la precipitación acumulada: en el momento de máximo grosor, más de un 75% del contenido de agua equivalente (hielo + nieve + agua) de la cubierta proviene del propio lago (Catalán, 1989a).

En los lagos de valle, como el Baciver, es fácil que la entrada de agua superficial aportada por los riachuelos prosiga durante buena parte del período invernal, especialmente en inviernos poco rigurosos. Cuando se ha producido el hundimiento de la cubierta, parte de la circulación, o en ocasiones en su totalidad, se da por encima del hielo negro. Por tanto, la renovación del agua del lago es más lenta de lo que haría suponer el caudal de los riachuelos. Este hecho es importante tenerlo en cuenta al considerar los procesos en la columna de agua, como por ejemplo, el consumo de oxígeno.

Deshielo

La nieve de la cuenca funde más rápidamente que la nieve del lago, posiblemente a causa del hielo subyacente. El agua de fusión entra en los lagos y tiende a aumentar el nivel, lo cual produce la rotura de la cubierta en todo el contorno del lago. Los lugares de la cubierta que reciben más radiación o por los que circula más agua (por ejemplo, cerca de la salida) funden más rápidamente. En este momento se da la mayor variación horizontal en la estructura de la cubierta. Además, los cambios estructurales son muy acelerados durante el deshielo. Aunque el proceso completo puede durar unas tres semanas, en la primera de ellas se producen los cambios más drásticos, los cuales modifican extraordinariamente el ambiente en que viven los organismos del lago, especialmente en cuanto a la renovación del agua y a la radiación que reciben.

Los macrófitos en invierno

Los lagos de alta montaña someros y situados en altitudes intermedias suelen tener un buen recubrimiento de macrófitos. En el lago Baciver los isoétidos (Isoetes lacustris, Isoetes setacea, Subularia aquatica y Eleocharis acicularis) dominan entre 2 y 3 m de profundidad; y el natopotámido (Sparganium angustifolium) en las aguas someras. En términos de biomasa predominan I. lacustris (120-460 g ps m²) y S. angustifolium (160 g ps m²) (Ballesteros et al., en prensa). La estrategia para pasar el período invernal es muy distinta según las especies. Subularia es una crucífera anual. Sparganium seca las hojas y pasa el período desfavorable únicamente en forma de bulbo. En cambio, Isoetes no experimenta cambios externos

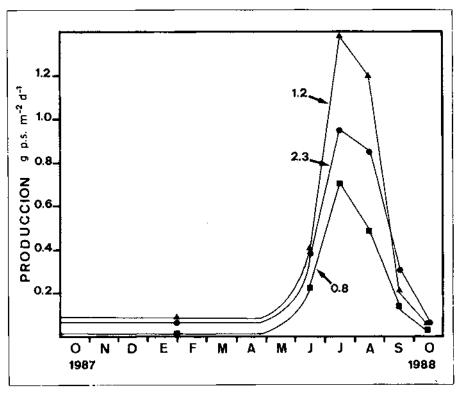


Figura 1. Variación a lo largo del año de la producción de nueva biomasa de *Isoetes lacustris* en el lago Baciver. Se representan tres poblaciones situadas a 0,8, 1,2 y 2,3 m de profundidad.

aparentes. Ya a principios de octubre, bastante antes de que el lago se hiele, deja de producir nuevas hojas (Fig. 1), y entra probablemente en un estado de actividad metabólica baja.

La apariencia externa bajo el hielo de los *Isoetes* no cambia y conservan su color verde oscuro. No obstante, hay diferencias significativas en el contenido de clorofila entre este período y el resto del año, tanto en clorofila-a como en clorofila-b (Tabla 1). De hecho, el contenido en clorofila de las hojas aumenta notablemente desde mediados de mayo, cuando en algunas partes del lago la cubierta todavía puede tener un grosor de 1,5 m, eso sí, con características de degradación. Cromatografías de los extractos pigmentarios de las plantas en el período invernal no mostraron la existencia de productos de degradación fluorescentes (clorofila, feofórbido o feofitina). Probablemente las clorofilas se degradan directamente a formas incoloras. Aunque en el Redó no hay macrófitos comparables, se ha observado que musgos que viven hasta profundidades de 30 m (*Drepanocladus exannulatus*) también conservan su color durante todo el inverno.

Tabla 1. Contenido medio de clorofila de las hojas de *Isoetes lacustris* durante el período bajo el hielo y el período libre de hielo en el lago Baciver. Las diferencias, analizadas mediante un análisis de la varianza (ANOVA), resultaron significativas tanto para la clorofila-a como para la clorofila-b. La mayor varianza durante el período bajo el hielo se debe a un aumento de la concentración de clorofila en las hojas al final de dicho período.

mg Chi / g p.s.	P. bajo el hielo	P. libre de hielo	Sig. ANOVA
Clorofila-a	0.25 ± 6.1%	0.46 ± 4.4%	<0.01
Clorofila-b	$0.12 \pm 6.4\%$	$0.20 \pm 5.1\%$	< 0.05

Evolución de la clorofila planctónica durante el invierno

La clorofila se emplea como indicador de la biomasa global del fitoplancton, aunque la relación C: Chl puede presentar cambios con la adaptación de las algas a distintos ambientes lumínicos (Falkowski, 1984).

En el Baciver, durante el verano (no representado) y el otoño (Fig. 2), el máximo de clorofila se dio entre 4 y 6 m, en la parte más profunda de la cubeta central. En general, en los lagos pirenaicos estudiados el máximo de clorofila se sitúa por debajo de la termoclina en verano (Capblanco, 1972; Catalán, 1987). A partir del momento en que se heló la superficie del lago. la clorofila en la columna de agua descendió paulatinamente hasta el mes de febrero. Pese a que en los meses siguientes la cubierta seguía teniendo un buen grosor, su estructura, con la nieve muy alterada, permitía el paso de luz y el crecimiento fitoplanctónico. Este crecimiento fue especialmente notable durante el mes de abril, justo debajo del hielo (Fig. 2), momento en el que se iniciaba una importante circulación de agua de fusión. Este tipo de agua se reconoce químicamente por el bajo contenido en silicatos (Fig. 3), ya que la nieve tiene contenidos indetectables de estos compuestos (Catalán, 1989a). A causa de los procesos de elución de sales durante la fusión del paquete de nieve el agua del inicio de la fusión está enriquecida en sales respecto a las posteriores y a la de la precipitación original (Brimblecome et al., 1987), lo cual queda reflejado en un aumento de la conductividad (Fig. 3). El crecimiento de fitoplancton bajo el hielo durante el deshielo también se ha observado como un hecho común en lagos nórdicos (Heyman, 1983). Durante el período más avanzado del deshielo, con mayor circulación de agua, los valores de clorofila descendieron de nuevo hasta el período productivo de la isotermia primaveral.

En el Redó, los cambios de clorofila presentaron aparentemente mayor parsimonia, puesto que la mayor profundidad permitió observar la lenta sedimentación del fitoplancton. En el período inicial de formación de hielo negro se dio el máximo anual de clorofila en el lago (Catalán, 1987). El perfil vertical de clorofila presentó un máximo subsuperficial a 2 m, y una distribución homogénea a partir de 20 m (Fig. 4). A partir de enero, cuando la acumulación de nieve impidió la penetración de luz, la concentración de clorofila decreció paulatinamente en la co-

lumna de agua siguiendo una exponencial negativa, con una tasa de decrecimiento de 0.011 d-1. Esta tasa es extremadamente lenta (Reynolds, 1984), debido sin duda a las particularidades ambientales (temperatura baja) y bióticas (ausencia de cladóceros filtradores y células de diámetro muy pequeño). El decrecimiento prosiguió prácticamente hasta el final del deshielo. Solamente a mitad de este período, a principios de junio, hubo un ligero aumento justo debajo del hielo. En cierto

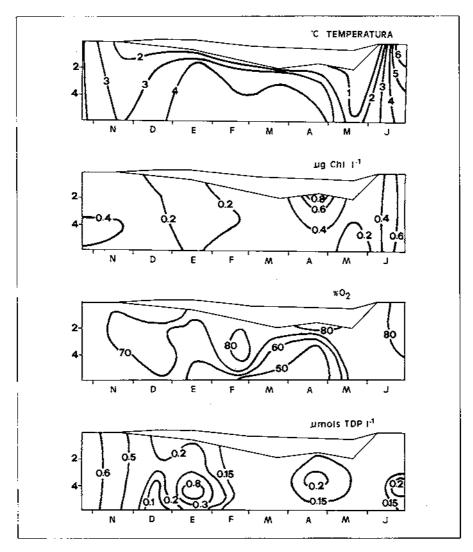


Figura 2. Variación en profundidad durante el período invernal 1987-88 de la temperatura, la concentración de clorofila, la saturación de oxígeno y la concentración total de fósforo disuelto en el lago Baciver.

modo fue un período parecido al del mes de abril en el Baciver, pero con valores notablemente más bajos. Durante el deshielo, el contenido de clorofila de la columna fue el más bajo de todo el año (Catalán, 1987).

La desaparición del fitoplancton al final del deshielo parece poder producirse tanto por lavado, cuando la tasa de renovación del agua del lago es superior a la tasa de multiplicación de las algas (Baciver), como por un cambio brusco de las condiciones ambientales. Especialmente, debe tener importancia el cambio en el ambiente lumínico, puesto que el deshielo se produce durante el mes de junio. Las poblaciones que se han adaptado a la poca luz existente bajo la cubierta pasan rápidamente a recibir la mayor radiación posible durante el año.

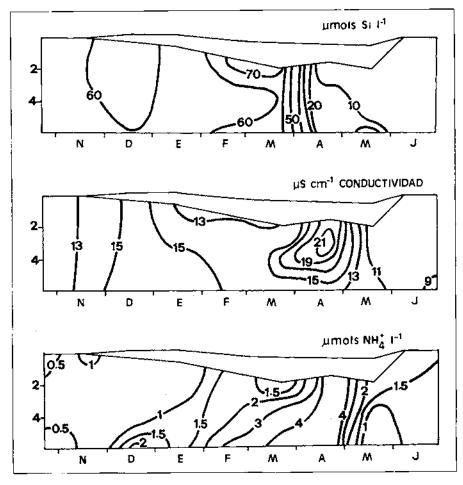


Figura 3. Variación en profundidad durante el período invernal 1987-88 de la concentración de silicatos, la conductividad y la concentración de amonio en el lago Baciver.

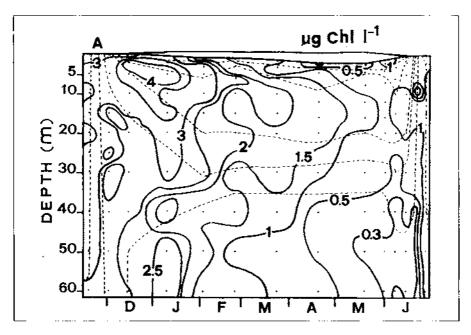


Figura 4. Variación en profundidad de la concentración de clorofila durante el período invernal 1984-85 en el lago Redó.

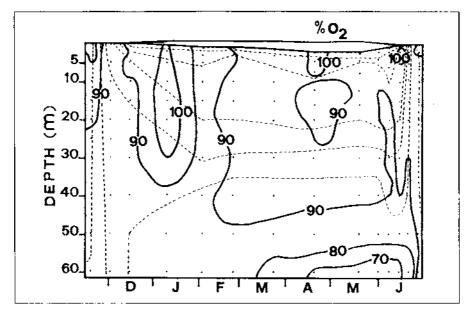


Figura 5. Variación en profundidad de la saturación de oxígeno durante el período invernal 1984-85 en el lago Redó.

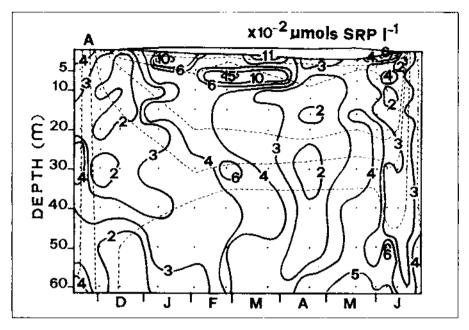


Figura 6. Variación en profundidad de la concentración de fósforo reactivo disuelto (SRP) durante el período invernal 1984-85 en el lago Redó.

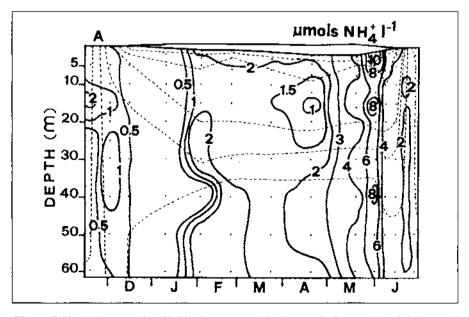


Figura 7. Variación en profundidad de la concentración de amonio durante el período invernal 1984-85 en el lago Redó.

Evolución de la saturación de oxígeno

La formación de la cubierta impide el intercambio de gases entre la masa de agua y la atmósfera. Por otra parte, al quedar los procesos fotosintéticos disminuidos, se da un paulatino consumo del oxígeno del agua debido a los procesos respiratorios tanto de la propia masa de agua como del sedimento. Es especialmente interesante señalar que en el Baciver, pese a que se dieron fases regresivas importantes de la cubierta y períodos de circulación del agua, la disminución de la saturación de oxígeno en la cubeta central, por debajo de 2 m, fue apreciable (Fig. 2), llegándose a valores inferiores al 50% de saturación a finales de abril. En lagos de dimensiones y características tróficas parecidas, pero más confinados, por estar situados en circos o en cuencas menores, la caída de oxígeno puede llevar a la anoxia (Capblancq & Laville, 1983). En febrero y abril, en el Baciver, aumentos puntuales en la saturación de oxígeno coincidieron con máximos de clorofila (Fig. 2). Evidentemente, en este lago, a partir de mayo, con el aumento de la renovación del agua, los gradientes verticales desaparecieron. Sin embargo, no se alcanzaron valores de saturación ni en la isotermia de primavera, lo cual indica un predominio de los procesos de respiración sobre los de producción durante todo este período del año. Es probable que este tipo de lagos reciba mucho material orgánico alóctono. De este modo, en lagos como el Baciver, tanto la hidrología como el metabolismo del lago están muy relacionados con los procesos de la cuenca.

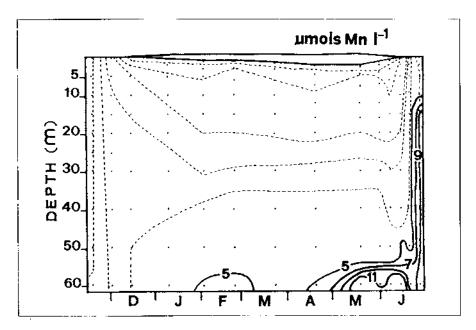


Figura 8. Variación en profundidad de la concentración de manganeso durante el período invernal 1984-85 en el lago Redó.

En el Redó, el decrecimiento del porcentaje de saturación solamente se manifestó de forma clara en las capas profundas, a partir de 40 m, donde la relación entre el volumen de agua y la superficie de sedimento en contacto aumenta notablemente (Catalán, 1988). A 60 m se llegó a valores inferiores al 70% de saturación (Fig. 5). A diferencia del Baciver, se alcanzaron valores de saturación en primavera. El Redó con un tiempo de residencia superior a 3 años, manifiesta una dinámica planctónica muy independiente de los procesos de su cuenca.

Flujo de nutrientes desde el sedimento

En los lagos eutróficos el consumo de oxígeno en el hipolimnion en verano, o bajo el hielo en invierno, lleva a menudo a la anoxia, lo cual permite el flujo de compuestos que de otra forma precipitarían en la interfase óxica (Wetzel, 1983).

A finales de invierno, en estos lagos oligotróficos estudiados y pese a que en la columna de agua no se alcanzó la anoxia, se dio un aparente flujo de compuestos de fósforo (Fig. 6) y amonio (Fig. 7), importantes como nutrientes para el fitoplancton. Este hecho, concomitante con el flujo de algunos metales (Fig. 8), se dio probablemente en ambos lagos, pero de forma más aparente en el Redó.

En el Baciver, puede que alimentase el mencionado desarrollo de fitoplancton bajo el hielo en abril (Figs. 2 y 3). En cambio, la difusión se produjo excesivamente lejos de las capas superficiales en el Redó, de forma que los nutrientes no fueron aprovechados hasta la isotermia de primavera. Cómo se produce este flujo es poco conocido, aunque ya se ha citado de otros lagos oligotróficos (Kamp-Nielsen, 1974). La baja turbulencia en este período favorece una capa límite de difusión más ancha en la superficie del sedimento y, por tanto, un flujo menor de oxígeno hacia el sedimento (Jørgensen & Revsbech, 1985). De todas formas, esto no explica cómo pasan la interfase las formas reducidas sin precipitar en ella. Sería necesario un estudio detallado a escala de milímetros para comprender mejor el proceso. Sin embargo, hay que tener en cuenta que nos encontramos ante flujos relativamente bajos, los cuales, si no fuera por la oligotrofia de las aguas de estos lagos, probablemente pasarían inadvertidos.

Bibliografía

ADAMS, W.P. (1976). Classification of freshwater ice. Musk Ox, 18: 86-99.

Ballesteros, E.; García, E. & Camarero, L. Composition, distribution and biomass of benthic macrophyte communities from an alpine lake in Central Pyrenees: the lake Baciver, (en prensa).

BARICA, J. & ARMSTRONG, F.A.J. (1971). Contribution by snow to the nutrient budget of some small northwest Ontario lakes. *Limnol. Oceanogr.* 16: 891-899.

Brimblecombe, P.; Clegg, S.L.; Davies, T.D.; Shooter, D. & Tranter, M. (1987). Observations of the preferential loss of major ions from melting snow and laboratory ice. *Water Res*, 21: 1279-1286.

- CAPBLANCQ, J. (1972). Phytoplancton et productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. Ann. Limnol., 8: 231-321.
- CAPBLANCQ, J. & LAVILLE, H. (1983). Le Lac de Port-Bielh (Pyrénées): exemple de fonctionnement d'un ecosystème lacustre de haute montagne. En M. Lamotte y F. Bourliere (ed.). Problemes d'Ecologie: Structure et fonctionnement des ecosystèmes limniques. Masson. Paris., pp. 51-80.
- CATALÁN, J. (1987). Limnologia de l'estany Redó (Pirineu Central). El sistema pelàgic d'un llac profund d'alta muntanya. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- CATALÁN, J. (1988). Physical properties of the environment relevant to the pelagic ecosystem of a deep high-mountain lake (Estany Redő, Central Pyrenees). *Oecologia aquatica*, 9: 89-123.
- CATALÁN, J. (1989a). The winter cover of a high-mountain mediterranean lake (Estany Red6, Pyrenees). Water Resour. Res. 25: 519-527.
- CATALÁN, J. (1989b). Els llacs pirinencs. En J. Terrades (ed.). Història Natural dels Països Catalans. Els sistemes naturals. Vol. 14. Enciclopèdia Catalana. Barcelona. pp. 384-395.
- GARCÍA, E. & BALLESTEROS, E. Two methods to estimate primary production of *Isoetes lacustris*: a critical assessment, (en prensa).
- GRAY, D. M. & MALE, D. H. (1981). Handbook of Snow. Pergamon. Elmsford.
- HEYMAN, U. (1983). Relations between production and biomass of phytoplankton in four Swedish lakes of different trophic status and humic content. Hydrobiologia, 101: 89-104.
- JONES, H. G. & OUELLET, M. (1983). Mécanismes de translocation de matière chimique et microbiologique dans la couverture de glace de quelques lacs. *Eau Que.*, 16: 71-80.
- JØRGENSEN, B.B. & REVSBECH, N.P. (1985). Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. Limnol. Oceanogr., 30: 111-122.
- KAMP-NIELSEN, L. (1974). Mud-water exchange of phosphate and other ions in undisturbed sediment cores and factors affecting the exchange rates. Arch. Hydrobiol., 73: 218-237.
- MARGALEF, R; CAMPÁS, L.; MIRACLE, M.R. & VILASECA, J.M. (1975). Introducción al estudio de los lagos pirenaicos. *Naturalia hispánica*, 4: 1-47.
- REYNOLDS, C.S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton. Cambride University Press, Cambridge.
- WETZEL, R.G. (1983). Limnology, 2on ed. Sanders College. Philadelphia.