

El Ciclo Microbiano y su importancia en el funcionamiento de los ambientes pelágicos

Francisco Gutiérrez M. y Rocío Torres A.
Laboratorio de Ecosistemas Costeros. Depto. Hidrobiología. DCBS. UAMI.
fgm@xanum.uam.mx; rta@xanum.uam.mx

Recibido: 13 de Diciembre de 2001.

Aceptado: 17 de Diciembre de 2001.

Introducción

El funcionamiento ecológico de cualquier ecosistema está basado en una serie de interacciones, tanto positivas como negativas, entre los diversos componentes bióticos y abióticos. Éstas se llevan a cabo a diferentes tiempos (hora del día, épocas) y velocidades (minutos, horas) e influyen en el hecho que un sistema presente determinadas características.

Estas interacciones, en última instancia, conforman lo que se denomina como tramas tróficas (Barnes y Mann, 1980). En las tramas tróficas, la cantidad de alimento generado por los productores, su disponibilidad para los consumidores y la vía de su transformación, ya sea en la cadena del detritus o del pastoreo, estará en función de la velocidad a la que sea generado por los productores primarios.

Cada ecosistema, o cada parte de él, se diferenciará de los otros, dependiendo de la proporción en la que la energía fijada contenida en el alimento pasa a lo largo del ecosistema; de la relación que guardan la biomasa y la productividad que soporta, y de la cantidad de alimento presente en un momento dado.

A pesar de que para otros ambientes se conocen adecuadamente las interacciones entre los diferentes componentes que forman las tramas tróficas del sistema, hasta el momento no se cuenta con balances de energía completos para ecosistemas planctónicos (Valiela, 1984). Esta situación ha sido acentuada por la reciente reevaluación del papel que juegan diversos componentes del sistema dentro del funcionamiento global del mismo. Por ejemplo, el descubrimiento de productores primarios menores a $1.0 \mu\text{m}$ dentro de los ambientes oceánicos y costeros (e.g. *Prochlorococcus*; Chisholm *et al.*, 1988) o la reapreciación

de la importancia del “Ciclo Microbiano” (Microbial Loop) (Azam *et al.*, 1983) dentro del funcionamiento y transferencia de energía en estos ambientes, han contribuido en este sentido.

Antecedentes

Las primeras investigaciones de la trama trófica del pastoreo en los ecosistemas acuáticos se enfocaron hacia el estudio del fitoplancton retenido por mallas de $> 45 \mu\text{m}$, formado por diatomeas como la base de una cadena alimenticia lineal. Desde este punto de vista tradicional, las diatomeas (y en una menor proporción los dinoflagelados) eran consumidos por copépodos y otros pequeños metazoarios, los cuales eran a su vez consumidos por peces pequeños que a su vez eran consumidos por peces mayores. Sin embargo, diversos investigadores (Pomeroy, 1974; Azam *et al.*, 1983) han reportado grandes densidades de organismos mucho más pequeños que el plancton de red ($< 20 \mu\text{m}$).

Estos organismos han sido agrupados en dos grandes grupos de tamaño: el nanoplancton, constituido por fitoplancton y protozoarios fagotróficos de $2\text{-}20 \mu\text{m}$ de tamaño y el picoplancton que está conformado por células autotróficas y heterotróficas de $0.20\text{-}2.0 \mu\text{m}$. Las densidades más altas han sido reportadas en el intervalo de $0.2\text{-}5.0 \mu\text{m}$, desde picoplancton hasta nanoplancton pequeño, una clase de tamaño que algunas veces es referida como ultraplankton (Shapiro y Wright, 1984; Sherr y Sherr, 1991)

Las células planctónicas de menos de $5 \mu\text{m}$ de tamaño parecen ser responsables de una parte importante de la producción tanto primaria como secundaria, así como de la respiración y la regeneración de los nutrientes inorgánicos en las aguas oceánicas. Éste y otros descubrimientos han contribuido a un nuevo concepto de una trama trófica altamente compleja en lugar de la clásica cadena lineal.

En la cadena lineal clásica las bacterias estaban relegadas a un compartimiento encargado de degradar el material orgánico no vivo (Steele, 1974). Los primeros métodos de conteo de bacterias de los que se disponía, registraban valores de no más de 10^5 cel/ml, aunque se reconocía que estos métodos seguramente subestimaban los valores reales. Una de las primeras indicaciones de la importancia de las bacterias la constituyó el estudio de respiración fraccionada llevado a cabo por Pomeroy y Johannes (1968).

El descubrimiento de que la mayor parte de la respiración en el océano abierto, así como en las zonas estuarinas, podría ser debida a los microbios planctónicos condujo a Pomeroy (1974), a formular un modelo completamente nuevo de estructura trófica planctónica, en la que los microorganismos heterotróficos (bacterias y protozoarios como ciliados y flagelados) eran responsables de la mayor parte del metabolismo general de la trama trófica planctónica. Las bacterias consumen la materia orgánica no viva producida por las algas y los metazoarios, mientras que los protozoarios bacterívoros, remineralizan gran parte del nitrógeno y el fósforo a compuestos inorgánicos, los cuales en última instancia pueden ser utilizados por el fitoplancton en la producción primaria.

Azam *et al.*, (1983) resumieron la información disponible y actualizaron el modelo de Pomeroy (1974). Ellos propusieron el término *microbial loop* (rizo o ciclo microbiano) para describir la desviación de una fracción significativa de la producción primaria fuera de la vía alimenticia tradicional, hacia un trama trófica microbiana en la que las bacterias crecen sobre materia orgánica disuelta y particulada, y son consumidas por pequeños flagelados no pigmentados, los cuales a su vez son consumidos por protozoarios grandes (Fig. 1).

El Ciclo Microbiano

Un modelo relativamente simple del nuevo concepto de tramas tróficas planctónicas se muestra en la figura 2. En lugar de cadenas lineales, existe una compleja trama de conexiones e interacciones entre los diversos componentes (Sherr y Sherr 1991). Entre dichos componentes el "pasto" no es simplemente diatomeas, sino que incluye un mezcla compleja de microbios autotróficos, mixotróficos y heterotróficos que son menores a $5 \mu\text{m}$ de tamaño.

Poco después de que fueran posibles los estudios mediante microscopía por epifluorescencia, se descubrió un nuevo grupo de fitoplancton: células de cerca de

$1 \mu\text{m}$ de tamaño cuyos pigmentos fluorescían de color naranja brillante cuando eran excitados con luz azul. Estas cianobacterias unicelulares del género *Synechococcus* han sido reportadas en abundancias de 10^5 - 10^6 ml^{-1} en diversas partes del océano (Olson *et al.*, 1990). Las estimaciones de productividad de *Synechococcus* indican que pueden crecer tan rápido como las células grandes del fitoplancton (Iturriaga y Marra, 1988; Sherr y Sherr, 1991).

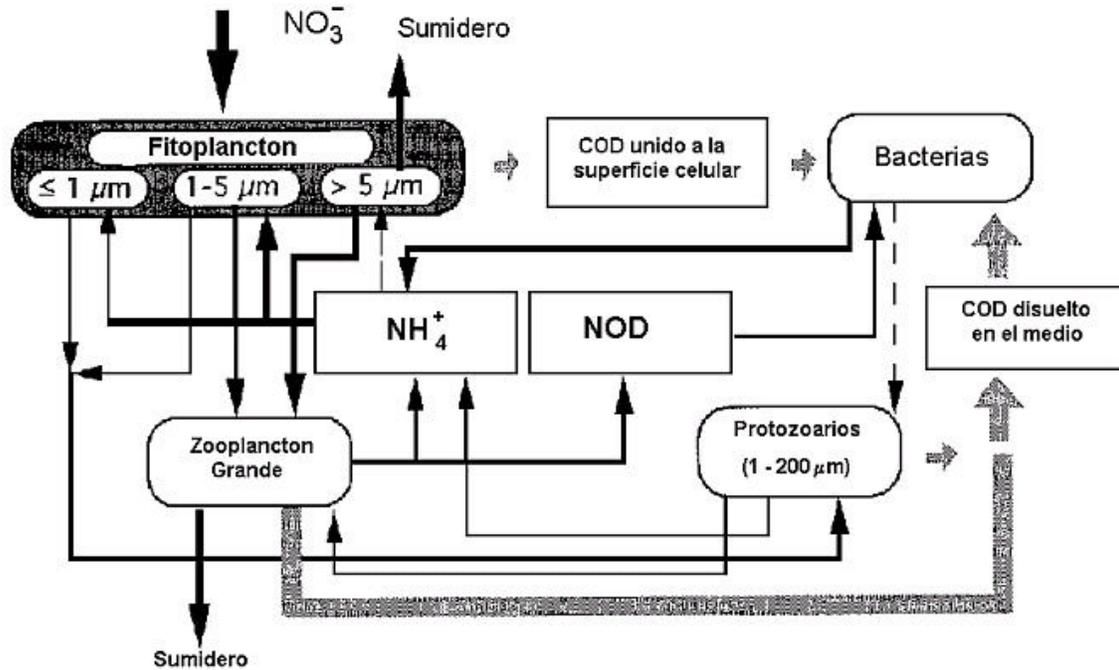
En el océano abierto, las picocianobacterias han sido reportadas como el componente que aporta entre 20-80% de la biomasa total fitoplanctónica y como responsables de una fracción igualmente significativa de la producción primaria (Sherr y Sherr, 1991). Si los fotótrofos eucariotas del tamaño de 1-5 μm son incluidos con los procariotas fototróficos, entonces una parte importante de la biomasa y producción en la mayor parte de los océanos puede ser explicada, esto es, el componente fototrófico $< 5 \mu\text{m}$ es responsable importante de gran parte (20-80%) de la producción tanto en lagos como en el océano (Stockner y Antia, 1986). Esto es significativo debido a que la mayor parte de los metazoarios herbívoros (e.g. copépodos) no pueden alimentarse efectivamente de células menores de $5 \mu\text{m}$. Los miembros del plancton que son ubicuos en el océano y adaptados específicamente para utilizar las células planctónicas más pequeñas son también organismos unicelulares, los protozoarios fagotróficos.

El descubrimiento de que tanto las bacterias heterotróficas como los fotótrofos menores a $5 \mu\text{m}$ son abundantes y crecen generalmente más rápido en la mayor parte del océano y que los herbívoros metazoarios son capaces de consumir sólo una pequeña fracción de esta producción, condujo a la identificación de los protozoarios fagotróficos como los mayores consumidores del picoplancton y nanoplancton en tramas tróficas marinas (Sherr y Sherr, 1991).

Debido a que en general los metazoarios no pueden consumir estas pequeñas células planctónicas como alimento, otra unión trófica debe unir a los productores microbianos con los metazoarios. Esta unión ha sido identificada como protozoarios fagotróficos (Sherr *et al.*, 1986). Investigaciones recientes han demostrado que los protozoarios son rápidamente consumidos y son fuente nutritiva para los copépodos (Sherr y Sherr, 1991).

Los ciliados pelágicos han sido enumerados frecuentemente en los conteos de microzooplancton (20-200 μm de tamaño). Un orden de ciliados, los tintínidos, han sido reportados por diversos investigadores como consumidores de nanoplancton (Sherr *et al.*, 1986). Los dinoflagelados heterotróficos también han sido encontrados como consumidores de flo-

A. Sistema dominado por la trama trófica herbívora



B. Sistema dominado por el Loop Microbiano

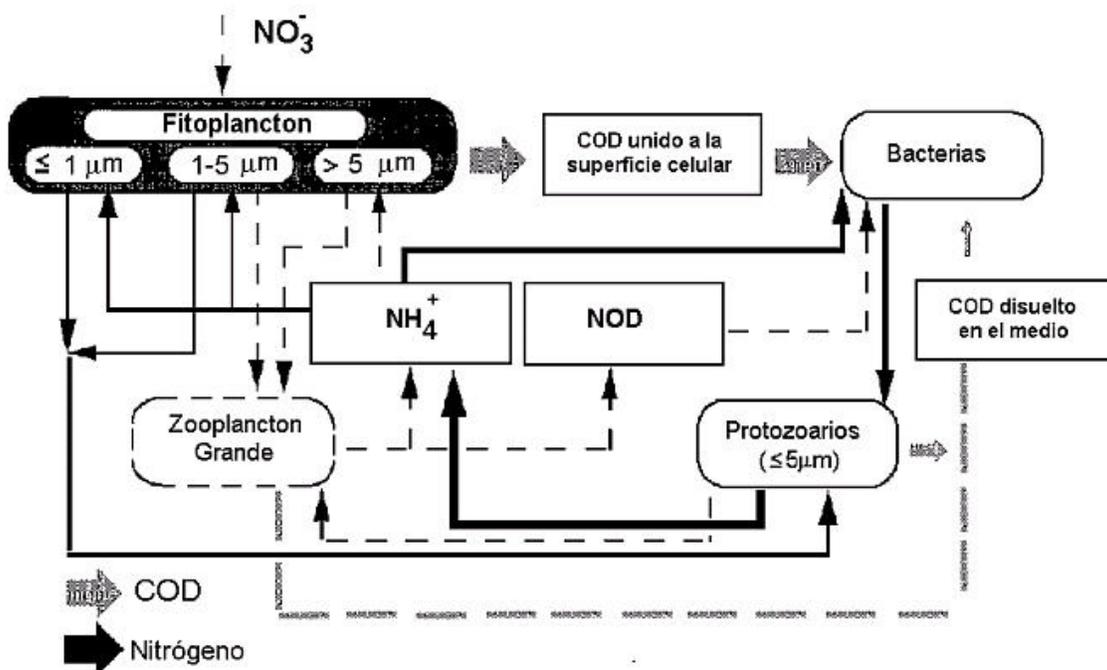


Fig. 1. Representación esquemática de dos tramas tróficas, una dominada por los herbívoros y una dominada por el loop microbiano (Legendre y Rassoulzadegan, 1995).

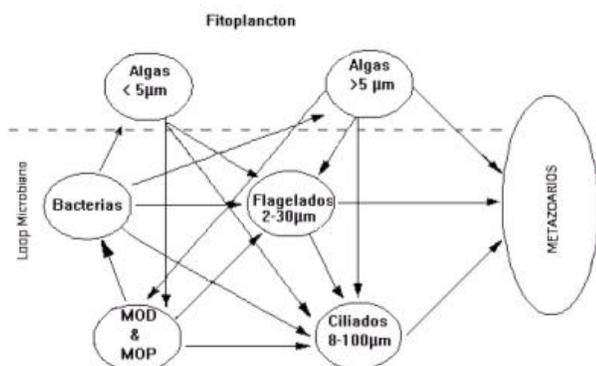


Fig. 2. Representación esquemática del Ciclo Microbiano. Interacciones tróficas dentro de la trama trófica microbiana, la cual está separada en fitoplancton y "Ciclo Microbiano" (p. ej. bacterias y protozoarios). Se incluyen los reservorios de materiales disueltos y particulados. M.O.D. = Materia orgánica disuelta; M.O.P. = Materia orgánica particulada. Tomado de Sherr y Sherr, (1991).

recimientos de diatomeas. Investigaciones recientes han revelado interacciones más complejas entre protozoarios y células planctónicas menores a $5 \mu\text{m}$ (Hagstrom *et al.*, 1988; Glover *et al.*, 1988; Ferrier-Pages y Rassoulzadegan, 1994; Kuupo-Leinikki *et al.*, 1994).

Las múltiples etapas tróficas en el ciclo microbiano sugieren que muy poca de esta producción heterotrófica estará disponible para su consumo por los metazoarios. Por lo tanto el ciclo sirve como un sumidero de carbono orgánico, y como un mecanismo eficiente de remineralización para carbono orgánico, nitrógeno y fósforo a formas inorgánicas. Actualmente, se acepta la idea de que la producción del bacterioplancton no es un eslabón importante para los metazoarios, sino que representa un sumidero de carbono fijado. Sin embargo, el que sea sumidero o unión es un punto de vista simplista. Probablemente alguna fracción de la materia orgánica derivada de las bacterias está disponible para los metazoarios en la mayoría de los casos (Sherr *et al.*, 1986). En sistemas en que la producción planctónica es baja, la producción por bacterias puede ser importante para los metazoarios como los lagos o ambientes oceánicos oligotróficos (Turley *et al.*, 2000).

Como ya se mencionó, las tramas tróficas microbianas no están aisladas, sino que están acopladas a las tramas tróficas de los metazoarios, ya que los protozoarios son una buena fuente de alimento para muchos organismos del zooplancton. En particular, *Daphnia* ejerce un fuerte impacto sobre los flagelados y ciliados lo que resulta en una estructura completamente diferente de la trama trófica mi-

crobiana, dependiendo de la ausencia o presencia de cladóceros grandes (*Daphnia*). En la Figura (3), se ejemplifican dos situaciones contrastantes, un sistema dominado por *Daphnia* y un sistema dominado por zooplancton pequeño. En presencia de *Daphnia*, se suprime a todo el fitoplancton comestible así como a los protozoarios; esta situación resulta en la dominancia de fitoplancton no comestible y una baja abundancia y diversidad de consumidores de protozoarios, lo que a su vez resulta en un bajo impacto de éstos sobre las bacterias. *Daphnia* posee estructuras filtradoras finas que le permiten consumir a las bacterias, aunque las pequeñas se encuentran en el límite inferior de su espectro de alimentación, por lo que la herbivoría de *Daphnia* resulta en una dominancia de éstas. La herbivoría, por el contrario, es menos importante en sistemas en los que no se encuentra *Daphnia*, ya que los herbívoros pequeños son menos eficientes que ésta. Como resultado, el fitoplancton en estos sistemas es pequeño y comestible y los protozoarios son abundantes, diversos y se presentan un sinnúmero de interacciones depredador-presa entre los protozoarios; inclusive, los protozoarios pueden consumir algo del fitoplancton. El fuerte impacto que ejercen los protozoarios sobre las bacterias resulta en el desarrollo de bacterias filamentosas y agregados bacterianos que son resistentes a la herbivoría de los protozoarios, pero no a la herbivoría por *Daphnia*. Por lo tanto *Daphnia* juega un papel fundamental en la estructuración de las tramas tróficas microbianas en los lagos (Lampert y Sommer, 1997).

La producción bacteriana y la fitoplanctónica están también correlacionadas con una proporción promedio de 30% a través de un amplio intervalo del espectro trófico (Bird y Kalf, 1984; Cole *et al.*, 1988). Del Giorgio y Peters (1993) elaboraron una recopilación de valores de producción fitoplanctónica y respiración de la comunidad y sugieren que la respiración del plancton (y en particular la respiración bacteriana), excede a la producción primaria en lagos oligotróficos. No obstante, a pesar de que las bacterias satisfacen sus requerimientos de carbono a partir del fitoplancton, estos dos componentes compiten también por los nutrientes inorgánicos, lo que conduce a grandes variaciones entre la producción bacteriana y fitoplanctónica.

El grado de acoplamiento entre estos dos compartimientos está aún en debate ya que en algunos casos éste es directamente proporcional en zonas oligotróficas del Mediterráneo, mientras que en zonas más eutróficas esta relación es casi la raíz cuadrada de la producción primaria (Turley *et al.*, 2000), sugiriendo que ésta está desacoplada de la producción primaria en zonas eutróficas. En este senti-

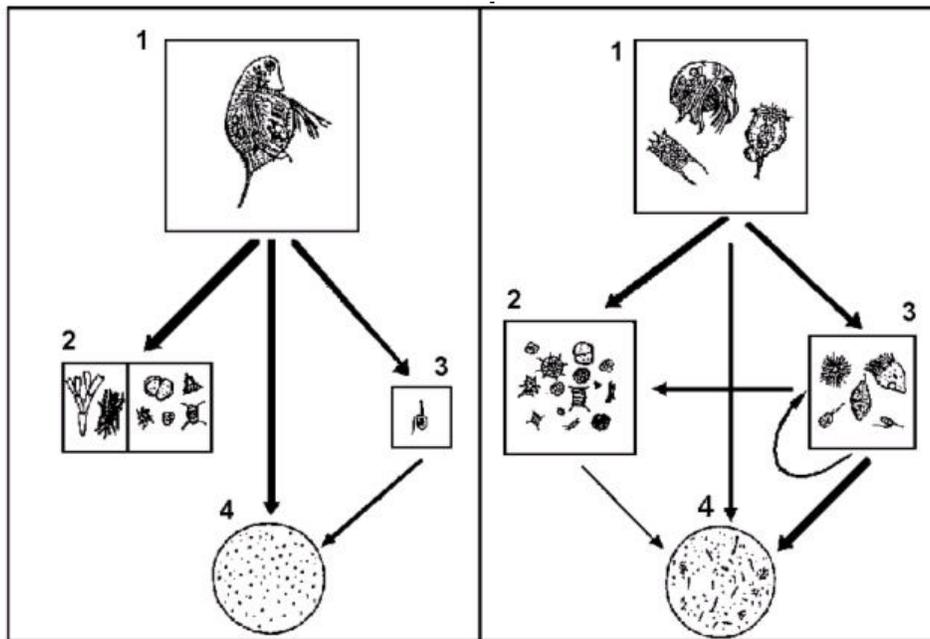


Fig. 3. Impacto del metazooplancton sobre las interacciones de las tramas tróficas microbianas, cuando el zooplancton está dominado por *Daphnia* (izq.) o pequeños crustáceos y rotíferos (der). Los organismos están agrupados en cuatro categorías: (1) metazooplancton, (2) productores primarios, (3) protozoarios fagotróficos, (4) bacterias. Los tamaños de las cajas representan las cantidades relativas de biomasa. El ancho de las flechas indica la fuerza de la interacción. (Jürgens, 1994).

do, Hart *et al.*, (2000), en un estudio del lago Kinneret, encontraron que la magnitud de la producción primaria (estado trófico) no tenía un efecto significativo en la magnitud de carbono que era transferido por las bacterias hacia los niveles tróficos superiores, sino que el porcentaje de transferencia hacia los niveles tróficos superiores (metazoarios) dependía de la proporción de carbono fijado por el fitoplancton “no comestible” y la eficiencia con la que el carbono era transferido hacia los metazoarios. Resultados similares han sido reportados por Kamjunke *et al.*, (1997) para situaciones hipertróficas.

Este tipo de estudios han sido llevados a cabo principalmente en lagos templados (e.g. Sanders *et al.*, 1989; Pace *et al.*, 1990; Findlay *et al.*, 1991; Gasol *et al.*, 1995), en mares y estuarios templados (e.g. Sanders *et al.*, 1992; Gasol *et al.*, 1995; Elser *et al.*, 1995; Krstulovic *et al.*, 1995). Sin embargo, poco se sabe de el estado de este acoplamiento en ambientes tropicales (Bouvy *et al.*, 1998).

Bouvy *et al.*, (1998) en ambientes someros tropicales de Africa, encontraron que existía un fuerte acoplamiento entre el bacterioplancton y el fitoplancton, en donde una gran fracción de la producción primaria fluía a través de las bacterias heterotróficas y el ciclo microbiano (Microbial Loop).

Como es sabido, el comportamiento estacional en ambientes tropicales está determinado por dos principales épocas climáticas, esto es, sequía y lluvias (Hallé, 1999), a diferencia de las zonas templadas en donde se presentan cuatro épocas características. Es de esperarse, por lo tanto, que el acoplamiento entre el bacterioplancton y el fitoplancton sea diferente en cada una de estas dos épocas. En este sentido, Wallberg *et al.*, (1999), encontraron en un ambiente costero tropical que el flujo de carbono a través de la trama trófica microbiana en la época de lluvias era tres veces más alto que en la época de secas.

Gutiérrez (1997), para la zona costera de Venezuela determinó un valor de correlación del 52% entre el bacterioplancton y el fitoplancton a lo largo de un gradiente trófico experimental, confirmando la dependencia de las bacterias por el carbono generado por el fitoplancton, lo cual es similar a lo registrado otros estudios (e.g. Le *et al.*, 1994; Krstulovic *et al.*, 1995).

Como ya se mencionó, el grado de acoplamiento entre el bacterioplancton y el fitoplancton parece ser más estrecho en ambientes oligotróficos que en ambientes eutróficos. Sin embargo, la validez de esta aseveración todavía no ha sido comprobada adecuadamente en ambientes eutróficos y menos aún

en ambientes tropicales. Por lo anterior, es necesario continuar con el estudio del grado de acoplamiento que existe entre estos dos componentes del plancton en ecosistemas tropicales, ya que las bacterias pueden, por ejemplo, disminuir la pérdida de energía hacia la zona costera adyacente en forma de materia orgánica disuelta, ya que al ser consumidas por otros organismos pueden redireccionar esta energía a través de la trama trófica dentro del mismo sistema.

Bibliografía

1. Azam, F. T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. Meyer-Reil, F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 10: 257-263.
2. Barnes R. S. K. y K. H. Mann, 1980. *Fundamentals of aquatic ecosystems*. Blackwell. Oxford. 229 p.
3. Bird, D. F., y J. Kalff. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 41: 1015-1023.
4. Bouvy, M., R. Arfi, P. Cecchi, D. Corbin, M. Paganó. 1998. Trophic coupling between bacterial and phytoplanktonic compartments in shallow tropical reservoirs (Ivory Coast, West Africa) *Aquat. Microb. Ecol.* 15: 25-37.
5. Caraco, N. 1986. The measurement of bacterial chlorophyll and algal chlorophyll a in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 31(4): 889-893.
6. Cole, J. J., S. Findlay y M. Pace. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross system overview. *Marine Ecology Progress.*
7. Courties, C. A. Vaquer, M. Trouselier, J. Lautier, M. J. Chretiennot-Dinet, J. Neveux, C. Machado y H. Claustre. 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370: 250.
8. Chisholm, S. W., R. O. Olson, E. R. Zetter, R. Goericke, J. B. Waterbury y N. A. Welschmeyer. 1988. A novel free living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature.* 334(28) 340-343.
9. Del Giorgio, P. A., y R. H. Peters. 1993. Balance between phytoplanktonic production and plankton respiration in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 282-289.
10. Elser, J. J., L. B. Stabler y R. P. Hassett. 1995. Nutrient limitation of bacterial growth and rates of bacterivory in lakes and oceans: a comparative study. *Aquat. Microb. Ecol.* 9: 105-110.
11. Ferrier-Pages C. Y F. Rassoulzadegan. 1994. Seasonal impact of the microzooplankton on pico- and nanoplankton growth rates in the northwest Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 108: 283-294.
12. Findlay, S., M. L. Pace, D. Lints, J. J. Cole y N. F. Caraco, B. Peierls. 1991. Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic system The Hudson river estuary. *Limnol. Oceanogr.* 36: 268-278.
13. Gasol. J. M., P. A. Del Giorgio, R. Massana y C. M. Duarte. 1995. Active versus inactive bacteria: size dependence in a coastal marine plankton community. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 128: 91-97.
14. Gasol, J. M., J. M. Simmons y J. Kalff. 1995. Patterns in the top-down vs bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates in temperate lakes. *J. Plankton Res.* 17: 1879-1903.
15. Glover, H. E. B. B. Prézelin, L. Campbell, M. Wyman. 1988. Pico- and ultraplankton Sargasso Sea communities: variability and comparative distributions of *Synechococcus* spp. and algae. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 49: 127-139.
16. Gutiérrez, M. F. 1997. Nutrientes y herbivoría zooplanctónica como mecanismos de control del fitoplancton en Morrocoy. *Tesis Doctoral*. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela. 106 p.
17. Hallé, F. 1999. *Un mundo sin invierno*. Los trópicos: naturaleza y sociedades. Fondo de Cultura Económica. 306 p.
18. Hagstrom, A. Azam, F. Anderson, A. Wikner, J. Rassoulzadegan. 1988. Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 49: 171-178.
19. Hart, D. R., L. Stone, y T. Berman. 2000. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop. *Limnol. Oceanogr.* 45(2): 350-361.
20. Iturriaga, R., J. Marra, 1988. Temporal and spatial variability of chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. Specific growth rates and their contribution to primary production

- in the Sargasso Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 175-181.
21. Jürgens, K. 1994. Impact of Daphnia on planktonic microbial food webs - A review. *Mar. Microb. Food Webs.* (8): 295-324.
 22. Kamjunke, N., W. Boing y H. Voigt. 1997. Bacterial and primary production under hypertrophic conditions. *Aquat. Microb. Ecol.* 13: 29-35.
 23. Krstulovic, N. T. Pucher-Pektovic y M. Solic. 1995. The relation between bacterioplankton and phytoplankton in the mid Adriatic Sea. *Aquat. Microb. Ecol.* 9: 41-45.
 24. Kuupo-Leinikki, P. R., S. Autio, H. Hallfors, J. Kuosa, R. Kuparinen y Pajuniemi. 1994. Trophic interactions and carbon flow between picoplankton and protozoa in pelagic enclosures manipulated with nutrients and a top predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 89-102.
 25. Lampert, W. y U. Sommer. 1997. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams.* Oxford Univ. Press. 382 p.
 26. Le, J., J. D. Wehr y L. Campbell. 1994. Uncoupling of bacterioplankton and phytoplankton production in fresh waters is affected by inorganic nutrient limitation. *Appl. Env. Microbiol.* 60(6):2086-2093.
 27. Legendre, L. y F. Rassoulzadegan. 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia.* 41: 153-172.
 28. Olson, R. J., S. W. Chisholm, E. R. Zeittler, M. A. Altabet, J. A. Dusenbury. 1990. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* 37: 1033-1040.
 29. Pace, M. L. G. B. McMannus y S. E. G. Findlay. 1990. Planktonic community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake. *Limnol. Oceanogr.* 35: 795-808.
 30. Pomeroy L. R. y R. E. Johannes. 1968. Occurrence and respiration of ultraplankton in the upper 500 m. of the ocean. *Deep Sea Research.* 15: 381-391.
 31. Pomeroy, L. R. 1974. The Ocean's food web: A changing paradigm. *Bioscience* 24: 499-504.
 32. Sanders R. W., D. A. Caron y U. Berninger. 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 86: 1-14.
 33. Sanders, R. W. K. G. Porter, S. J. Bennet, De Biase A. E. 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater plankton community. *Limnol. Oceanogr.* 34: 673-687.
 34. Shapiro, J. y D. I. Wright. 1984. Lake restoration by manipulation. Round Lake- the first two years. *Freshwater. Biol.* 14: 371-383.
 35. Sherr, E., B. F. Sherr. 1991. Planktonic microbes: Tiny cells at the base of the ocean's food webs. *TREE* 6(2): 50-53.
 36. Sherr, B. F. F., E. B. Sherr, T. L. Andrew, R. D. Fallon, S. Y. Newell. 1986. Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine waters, analyzed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: 169-179.
 37. Steele, J. H. 1974. *The structure of marine ecosystems.* Plenum Press. 285 p.
 38. Stockner, J. G. y N. J. Antia. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwaters ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2472-2503
 39. Turley, C. M., M. Bianchi, U. Christiaki, P. Conan, J. R. W. Harris, S. Psarra, G. Ruddy, E. D. Stutt, A. Tselepides y F. Van Wambeke. 2000. Relationship between primary producers and bacteria in an oligotrophic sea: the Mediterranean and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 193: 11-18.
 40. Valiela, I. 1984. *Marine Ecological Processes.* Springer Verlag. New York. 546 p.
 41. Wallberg, P., P. R. Jonsson y R. Johnstone. 1999. Abundance, biomass and growth rates of pelagic microorganisms in a tropical coastal ecosystem. *Aquat. Microb. Ecol.* 18: 175-185.