

DISTRIBUCIÓ DELS DIAPTÒMIDS IBÈRICS EN RELACIÓ AMB ÀREES GEOGRÀFIQUES PRÒXIMES: FACTORS HISTÒRICS I ECOLÒGICS

M. Alonso * i J. Armengol *

Rebut: octubre 1979

SUMMARY

Contribution of the Iberian diaptomids in relation with neighboring geographic areas: historical and ecological factors

The information obtained on the Diaptomid distribution in the reservoirs (ARMEN-GOL, 1978) and in the endorreic areas of Spain ALONSO, unpublished material) allows a more accurate study of the distribution of the species of this crustacean group. The current distribution of the Diaptomids in Europa is recent and basically a result of the last glatiations. The Iberian Peninsula, like the Balkanian, has played an important role in the migration of many species. Some of the genera, the cold stenotherms, have progressed with the glatiations and now show a boreoalpine distribution (**Mixodiptomus**, **Diaptomus**), but others, such **Lovenula** and **Hemidiaptomus**, which are tropical in origin, have had fast displacements during the warm interglacial periods and at present are found in the arid and semiarid regions of Spain.

The historical factors have played together with the ecological ones. Their role in the dispersion of the species is important, and the ecological factors have determined the presence of each species in a given environment. In spite of the difficulty in separating the effect of each set of these two factors (MARGALEF, 1974), some species of Diaptomids show in their distribution a close relation with certain environmental parameters. For this reason these species are considered as «biological indicators» (**Lovenula alluaudi** of sulphates, **Arctodiptomus salinus** of chloride, **Diaptomus castaneti** of oligotrophic and acidic lakes).

Diaptomids, like many other freshwater organisms, show a high variability. The differences among populations of several lakes have an extraordinary interest in limnological studies, but it is necessary to know in each case whether the differences are due to the species evolution or to a temporal variability.

Until now the biometric study of populations has been the more used method for detecting variability, but recently and in other groups of crustaceans, the study of caryotypes (EINSLE, 1975) or of enzymatic groups (MURTHY & FRASER, 1971; HEBERT, 1973) has been used to discover variability. These methods would permit a more accurate study of the intraespecific differences in the Diaptomids.

* Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.

I. INTRODUCCIÓ

Els diaptòmids constitueixen un grup de crustacis copèpodes de distribució mundial, si bé confinats a les aigües continentals.

A escala mundial, la seva distribució reflecteix bastant bé les relacions històriques que han sofert els continents. BREHM (1947), comparant diaptòmids localitzats a ambdós costats de l'oceà Atlàntic, observà similituds i diferències que reflectien a grans trets els moviments tectònics que varen donar lloc a la formació dels continents. Des d'un punt de vista més ampli, HUTCHINSON (1967) es fixa en l'admirable diferenciació de la composició de les faunes de diaptòmids de les diferents grans regions biogeogràfiques, a nivell mundial.

Centrant la qüestió a Europa, cal indicar que la distribució actual dels diaptòmids és molt més recent i centrada bàsicament en els canvis climàtics originats a rel de les últimes glaciacions. Com a conseqüència d'aquestes es va produir un moviment general de migració cap al sud que, posteriorment, va ésser substituït per un altre de recolonització cap al nord, a mida que el gel va anar retrocedint. Tanmateix ens cal dir que aquests desplaçaments de nord a sud i viceversa no justifiquen per ells sols la distribució actual dels diaptòmids, si bé han estat un factor important en la seva configuració. A continuació s'intenta passar revista a aquests factors, especialment en aquells que han influït més decisivament en la composició actual de la fauna de diaptòmids de la Península Ibèrica.

II. FACTORS HISTÒRICS

Com dèiem, les glaciacions han afectat de manera molt directa la distribució d'algunes de les espècies de diaptòmids, sobretot les de tipus boreo-alpí. Com assenyala MARGALEF (1974), en el cas particular de la Península Ibèrica, el refredament del clima va facilitar l'avançada de les espècies estenotermes d'aigües fredes seguint el pas de les diferents serralades que la creuen en diferents sentits, i, en alguns casos, va fer possible la seva penetració al nord d'Àfrica i àdhuc al llac Xad.

La distribució d'algunes de les espècies que trobem a la Península ens pot il·lustrar

aquest fenomen. *Mixodiaptomus laciniatus* té una distribució boreo-alpina. Al nord d'Europa viu en tolls i llacunes, mentre que en fer-se les localitats més meridionals, va apareixent en llacs més grans i profunds, d'aigües fredes, alhora que puja més amunt de les muntanyes; en el seu límit sud arriba fins les serralades de l'Atlas. Com passa en moltes espècies animals i vegetals, la seva variabilitat és més gran a les zones limítrofes de l'àrea de distribució; així, en arribar al Pirineu, s'observa l'aparició d'algunes formes de *M. laciniatus* de valor taxonòmic i acceptació diversos segons els autors, però que, si més no, tenen les suficients diferències morfològiques respecte a la forma típica com per haver cridat l'atenció dels especialistes. Així, en el Pirineu francès apareix *M. laciniatus migoti* com una forma de distribució bastant local; a la resta de la Península es troba la forma típica, que continua conservant el seu caràcter estenoterm d'aigües fredes, i alhora, *M. laciniatus atlantis*, que viu tant a les aigües temporals com als llacs de muntanya, i la distribució de la qual (a nivell de subspècie) arriba fins a la serralada de l'Atlas.

Altres espècies del mateix gènere, tot i tenint una àrea de distribució molt més limitada, que no arriba a la Península, mostren, com en el cas anterior, un caràcter estenoterm. Aquest és el cas de *M. theeli*, d'Europa septentrional i oriental i, encara que en menor grau, de *M. taticus*, que viu a Europa central inclosos els Alps i la Península Balcànica.

Això no obstant, no tots els representants d'aquest gènere tenen el mateix comportament; *M. kupelwieseri* i *M. incrassatus* es mostren adaptats a climes molt més càlids i viuen a les llacunes temporals de zones estepàries i endorreiques. La primera espècie es distribueix pel sud d'Europa, i la segona pel nord d'Àfrica, ambdues amb la Península Ibèrica i l'illa de Sardenya com a úniques àrees de superposició (figs. 1 i 2).

La fragmentació latitudinal que presenta el gènere *Mixodiaptomus* no és l'únic exemple dins del grup dels diaptòmids: de fet, PIROCCHI (1947) proposa un fenomen similar per al gènere *Diaptomus*, proposta que va prenent cada vegada més solidesa a mesura que es va disposant de més informació referent a la Península Ibèrica (fig. 3). A la zona més septentrional d'Europa trobem *D. gracilis*, que arriba

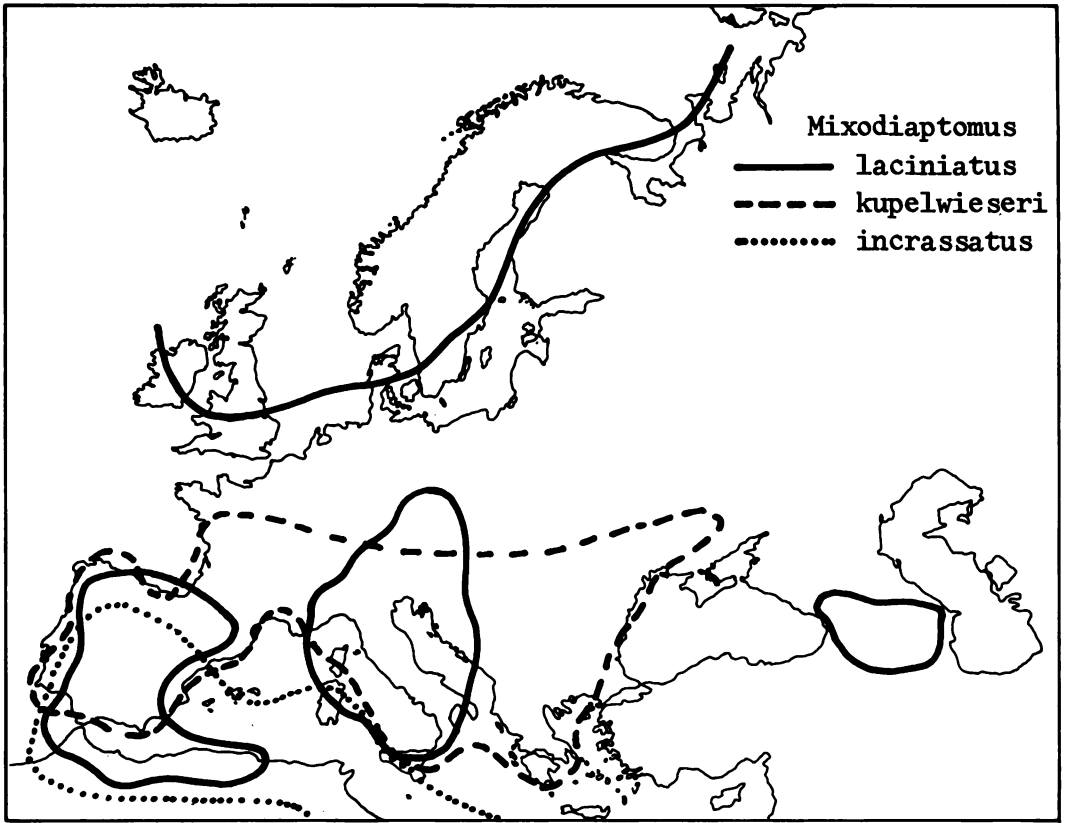
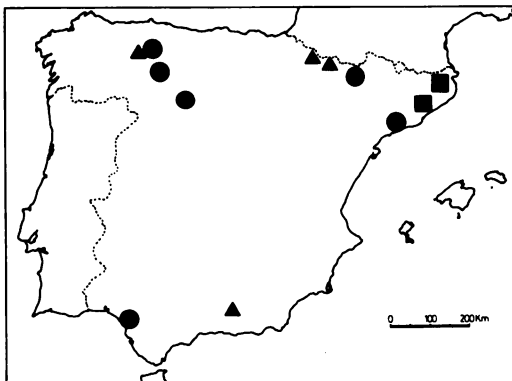
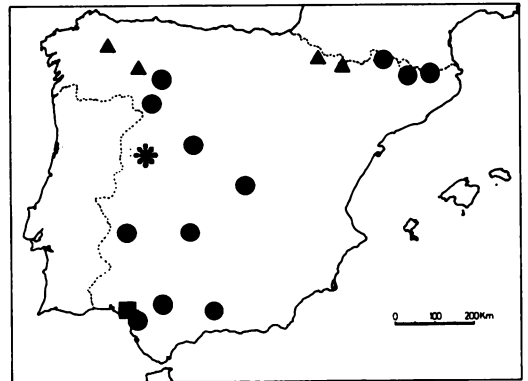


FIG. 1. Area de distribució a Europa i Africa del nord d'algunes espècies del gènere *Mixodiaptomus*.
 European and Northern African distribution area of some species of the genus *Mixodiaptomus*.



Mixodiaptomus incrassatus ●
M. kupelwieseri ■ *M. laciniatus* ▲

FIG. 2. Distribució ibèrica del gènere *Mixodiaptomus*.
 Iberian distribution of the genus *Mixodiaptomus*.



Diaptomus cyaneus ● *D. castaneti* ▲
D. kenitraensis ■ *D. castor* *

FIG. 3. Distribució ibèrica del gènere *Diaptomus*.
 Iberian distribution of the genus *Diaptomus*.

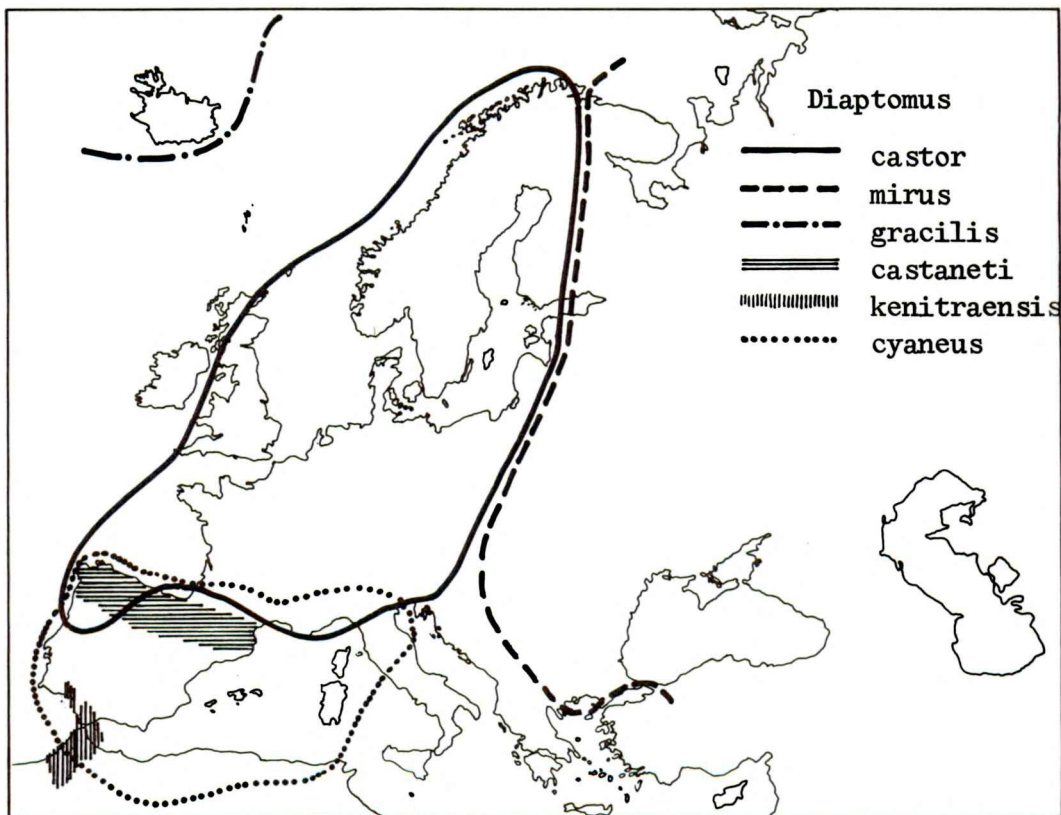


FIG. 4. Area de distribució a Europa i Africa del nord d'algunes espècies del gènere *Diaptomus*. European and Northern African distribution area of some species of the genus *Diaptomus*.

fins a Islàndia; a continuació, des d'Escandinàvia fins al nord d'Espanya, apareix *D. castor*; a tot el nord de la Península, des de Galícia fins als Pirineus, hi viu *D. castaneti*, que pot arribar, encara que de manera aïllada, fins al Massís Central francès; a continuació, *D. cyaneus* es distribueix per tota la Península Ibèrica, el nord d'Àfrica i els Alps, i en punts molt aïllats d'Europa central i Dalmàcia. Finalment, hi ha *D. kenitraensis*, de distribució centrada al nord d'Àfrica i sud de la Península Ibèrica (fig. 4).

Tant o més interessants que la distribució de les diferents espècies del gènere *Diaptomus* són les relacions que es presenten entre elles en els límits de les seves àrees de distribució o en aquells punts on es produeix una superposició de dues espècies. En general es pot dir que s'es-

devé un fenomen semblant a l'observat a nivell de grup.

Segons DUSSART (1967), les poblacions aïllades del Massís Central francès de *D. castaneti* presenten afinitats morfològiques significatives amb *D. castor*, i tant és així que donen origen a la creació d'una nova subespècie (*D. castaneti major*); per altra banda, MARGALEF (1952) indica que les poblacions de la vessant sud del Pirineu (Andorra) presenten un cert parentiu amb *D. kenitraensis*.

D. cyaneus mostra un comportament similar, però amb una fragmentació encara més gran. Les formes que viuen al nord d'Àfrica i a la Península Balcànica es consideren com una subespècie (*D. cyaneus admotus*). Als Alps italians i en certs punts del Pirineu oriental es troba *D. cyaneus peyraficaensis*. Les poblacions de

la Camarga, segons DUSSART, estan perfectament diferenciades de la resta de les poblacions de l'espècie, i per això aquest defineix per a elles la subespècie *D. cyaneus intermedius*. Finalment, *D. cyaneus rostripes* forma poblacions aïllades a l'Europa central (Alemanya).

Tal i com ens trobàvem al tractar el gènere *Mixodiptomus*, tampoc en aquest cas existeix una uniformitat de criteris pel que fa a la categoria sistemàtica del que hem considerat com a subespècies de *D. cyaneus*; tot i amb això, creiem que les relacions morfològiques que presenten són prou evidents i il·lustratives de la fragmentació que es produeix a dins d'una espècie, o d'un grup d'espècies, segons que es vulgui considerar.

El desplaçament d'espècies cap a zones meridionals va originar una fragmentació d'aquelles poblacions que es varen acumu-

lar als punts més extrems d'Europa. A escala reduïda, el cas més clar seria la distribució disjunta que presenten moltes de les espècies, tant animals com vegetals, que viuen actualment a les penínsules Ibèrica i Balcànica. A una escala més gran, s'observa un fenomen similar en espècies que es distribueixen per Europa meridional i l'Àsia central.

A dins del grup dels diptòmits, certament el cas més representatiu d'una distribució d'aquest tipus és el de *Mixodiptomus incrassatus*, la distribució del qual inclou dos nuclis, un situat a l'àrea mediterrània, i l'altre a l'Àsia central (fig. 1).

Potser posats a un nivell més especulatiu, es podria pensar que les diferències que s'observen en comparar la fauna de diptòmits d'Europa oriental amb la d'Europa occidental, tenen el seu origen en el període d'aïllament de les poblacions de

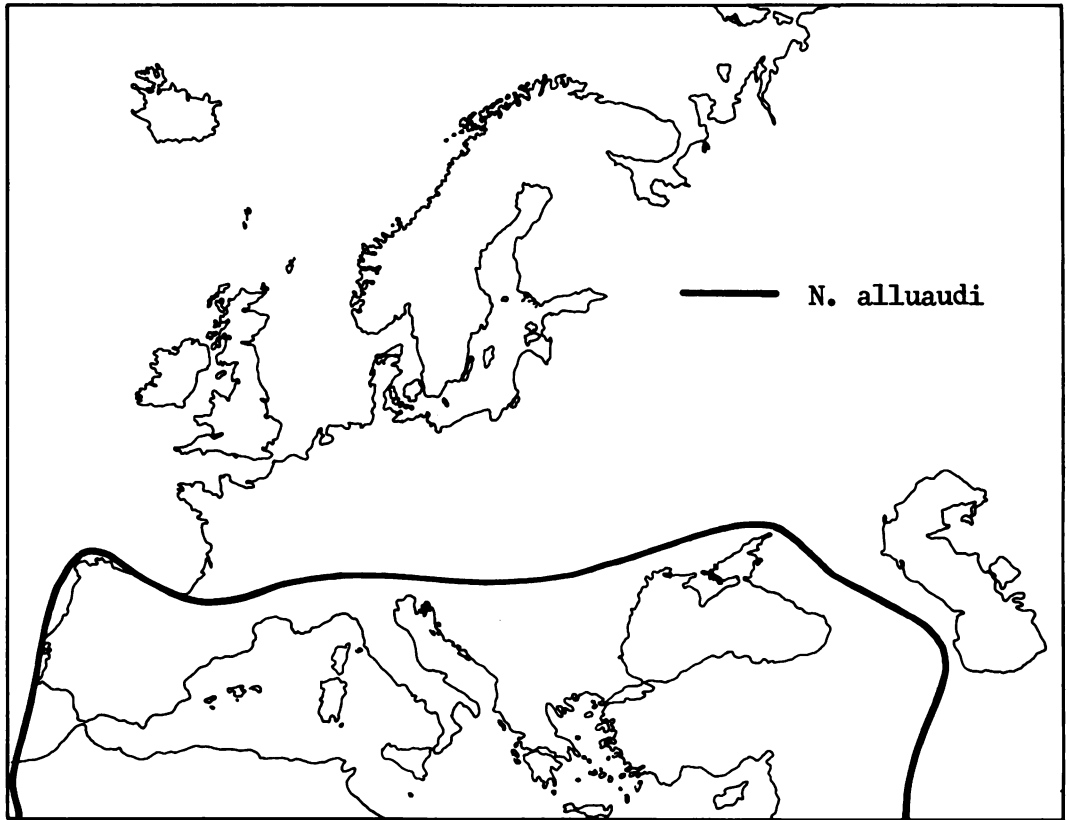


FIG. 5. Area de distribució a Europa i Àfrica del nord de *Lovenula (Neolovenula) alluaudi*. European and Northern African distribution area of *Lovenula (Neolovenula) alluaudi*.

les dues penínsules esmentades, durant el qual es varen poder diferenciar prou com perquè en tornar a migrar cap al nord, ho fessin ja com a espècies diferents. Aquest podria ésser el cas de *D. castor* i de *D. mirus*.

De la mateixa manera com les glaciacions varen donar lloc a migracions nord-sud de les espècies de la fauna europea, els períodes interglacials, més càlids, varen fer possible la invasió d'espècies d'origen típicament tropicals. A dins de l'àmbit de les aigües continentals, són nombrosos els exemples d'aquest tipus. Les diferents espècies del gènere *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) dels cladòcers, o els gèneres *Thermocyclops* i *Mesocyclops* dels ciclòpids que es troben actualment a Europa, són casos representatius d'aquest tipus de distribució. També en els diaptòmids hi ha exemples similars, però a la Península Ibèrica corresponen únicament a representants dels gèneres *Lovenula* i *Hemidiaptomus*.

El gènere *Lovenula* està extraordinàriament diversificat a les zones tropical i etiòpica, però té un representant, *L. alluaudi*, que s'estén fins a la zona nord del Mediterrani i mar Negra (figs. 5 i 6). Aquesta espècie, si bé mostra característiques morfològiques clarament diferents de les de la resta del grup, manté unes preferències ambientals que són un bon reflex de les condicions que caracteritzen la seva zona d'origen, donat que viu en aigües

temporals, llacs i embassaments de zones endorreiques, de clima àrid o semiàrid.

Com en el cas anterior, el gènere *Hemidiaptomus*, tot i que es troba molt més estès i també més diversificat a Europa, és d'origen tropical. Tant en la seva àrea d'origen com a Europa es distingeixen dos grups ben diferenciats, que es consideren corresponents a dos subgèneres (*Hemidiaptomus* s. str. i *Gigantodiaptomus*). D'ambdós, únicament trobem representat a la península el grup *Gigantodiaptomus*, l'únic que tractarem ací (figs. 7 i 8).

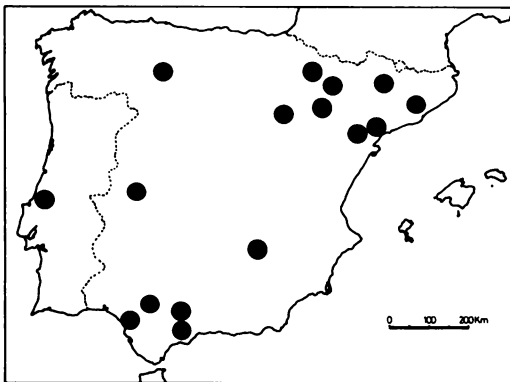
Seguint la seva àrea de distribució en la direcció nord-sud, ens trobem amb les següents espècies: *H. (G.) maroccanus*, espècie típicament nord-africana, que estén la seva àrea a punts aïllats del sud d'Espanya; a continuació *H. (G.) roubau*, de distribució molt més àmplia i centrada a la Península Ibèrica i el nord d'Àfrica, encara que arriba fins al sud de França i les illes del Mediterrani occidental (Còrsega i Sardenya); finalment, més cap al nord i amb una àrea de distribució que inclou gairebé tota la resta d'Europa, tret de la zona mediterrània i els països nòrdics, apareixen tres espècies més, repartides desigualment: *H. (G.) hungaricus*, *H. (G.) amblyodon* i *H. (G.) superbus*.

III. FACTORS ECOLÒGICS

Fins ara hem tractat els factors històrics que han configurat el marc en el qual s'han distribuït els diaptòmids. No obstant, la distribució actual d'aquests no és una conseqüència exclusiva d'aquells factors, sinó que, paral·lelament hi han intervingut factors ecològics (diferent comportament davant d'espècies competidores, microclimes, característiques físico-químiques de l'aigua, etc.) que han acabat de configurar detalladament el panorama actual de la distribució dels diaptòmids.

Segons MARGALEF (1974), és difícil des- triar aquests efectes, donat que ambdós influeixen en les característiques dels ecosistemes actuals. Els factors històrics expliquen els esdeveniments que han facilitat l'arribada d'espècies a un lloc determinat, i els ecològics influeixen en la distribució local de cada espècie, en funció dels ambients a l'abast. L'acció simultània d'ambdós factors és allò que determina en definitiva l'evolució de l'espècie.

Tot i que a la Península Ibèrica se su-



Neolovenula alluaudi ●

FIG. 6. Distribució ibèrica de *Lovenula* (*Neolovenula*) *alluaudi*.
Iberian distribution of *Lovenula* (*Neolovenula*) *alluaudi*.

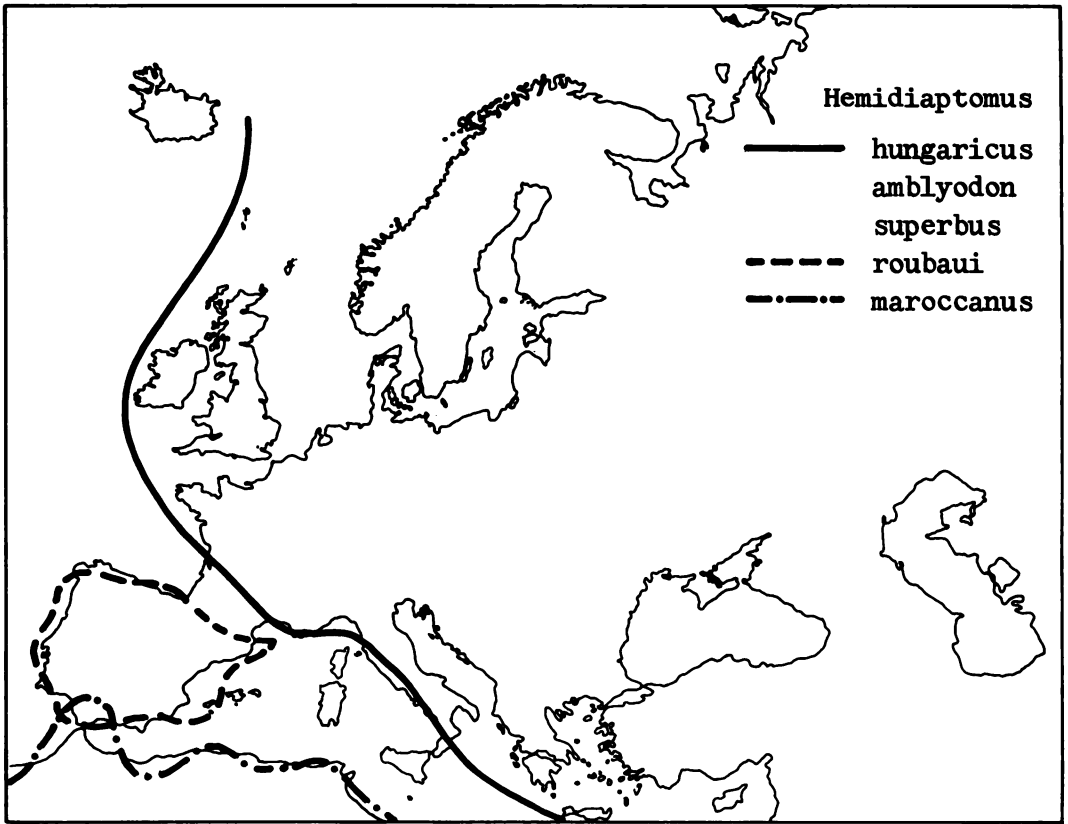
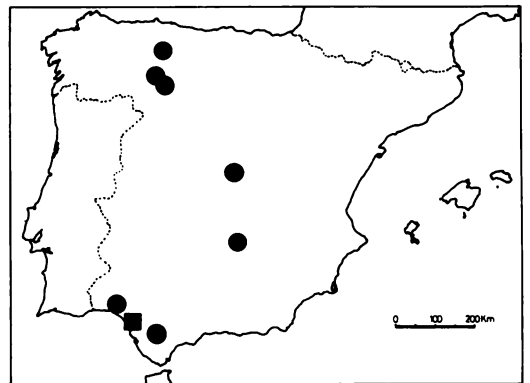


FIG. 7. Area de distribució a Europa i Àfrica del nord d'algunes espècies del gènere *Hemidiaptomus*. European and Northern African distribution area of some species of the genus *Hemidiaptomus*.

perposen les àrees de distribució de moltes espècies, en molts casos cada una d'aquestes presenta unes adaptacions ecològiques exclusives que fan possible la seva coincidència. D'ací l'interès que tenen aquestes espècies en l'ecologia, com a indicadors de determinades característiques ambientals (*Lovenula*, de SO_4 ; *A. salinus*, de $ClNa$ o CO_3Ca ; *D. castaneti*, de llacs oligotròfics, etc.).

Algunes de les espècies que viuen a la Península Ibèrica mostren una distribució característica que es fa difícil d'explicar en termes històrics, i per altra banda presenten adaptacions ecològiques ben definides. *Arctodiaptomus salinus* és una espècie circummediterrània que s'estén per l'est fins a l'Àsia central (figs. 9 i 10). A la península sempre apareix associat a aigües amb un elevat grau de mineralització, tant si aquest és degut a clorurs com a carbo-



Hemidiaptomus roubaii ● *H. maroccanus* ■

FIG. 8. Distribució ibèrica del gènere *Hemidiaptomus*. Iberian distribution of the genus *Hemidiaptomus*.

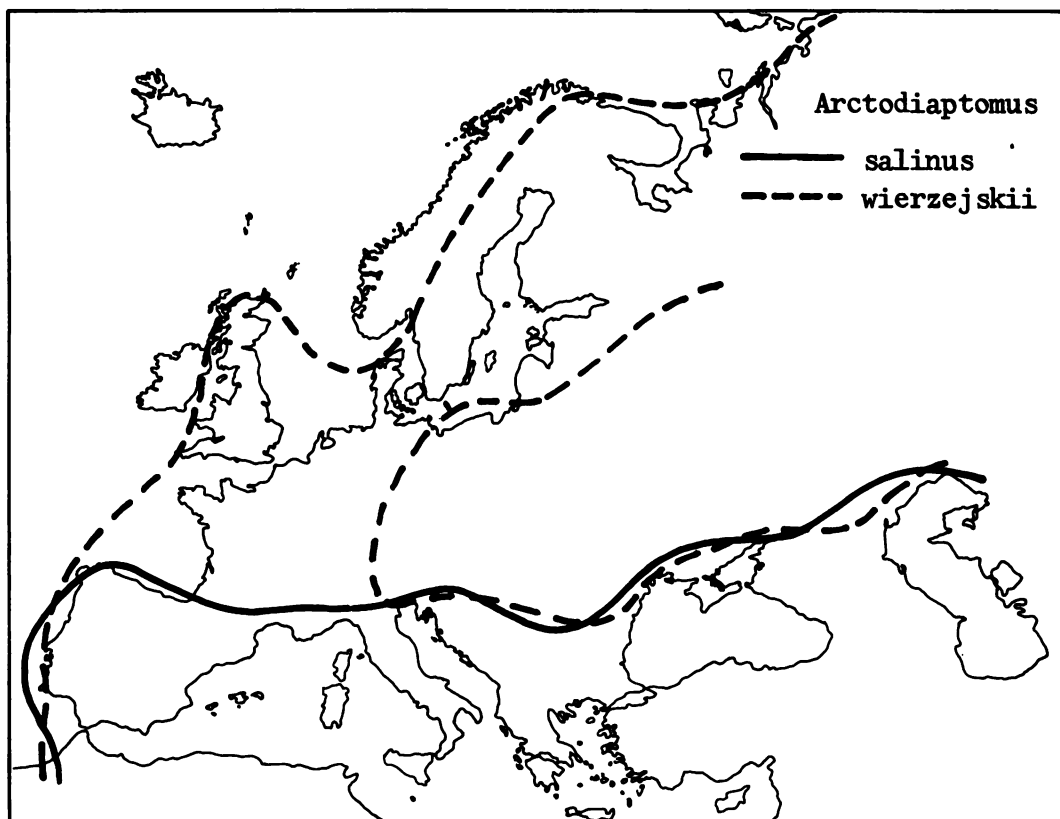
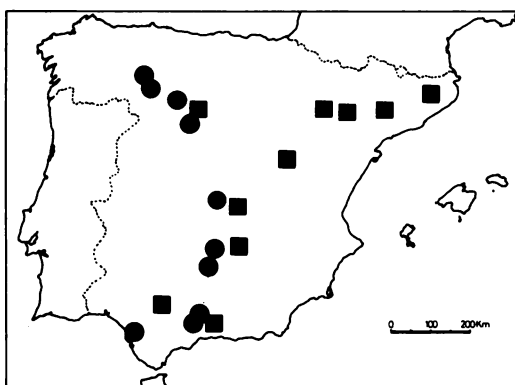


FIG. 9. Area de distribució a Europa i Africa del nord d'algunes espècies del gènere *Arctodiaptomus*. European and Northern African distribution area of some species of the genus *Arctodiaptomus*.



Arctodiaptomus wierzejskii ●

A. salinus ■

FIG. 10. Distribució ibèrica del gènere *Arctodiaptomus*. Iberian distribution of the genus *Arctodiaptomus*.

nats; és interessant fixar-se en aquest comportament facultatiu ja que contrasta amb el que mostra aquesta espècie a la resta de la seva àrea de distribució. A fora de la península es troba també *A. spinosus*, que com l'espècie anterior, viu en aigües mineralitzades; doncs bé, existeix un clar fenomen de segregació entre ambdues espècies, de manera que *A. salinus* es troba a les aigües riques en clorurs, mentre que *A. spinosus* únicament apareix quan predominen els carbonats i els bicarbonats (HUTCHINSON, 1967).

L'altra espècie d'*Arctodiaptomus* que es troba a la península és *A. wierzejski*, l'àrea de distribució de la qual inclou la major part d'Europa (figs. 9 i 10). Es tracta d'una espècie de les que HUTCHINSON (1967) anomena fugitiva, donant a entendre que és molt poc especialitzada i extraordinàriament resistent a ambients ex-

trens. Aquest comportament la fa capaç de colonitzar aigües a les quals no hi poden viure altres espècies, però com a contrapartida, es veu expulsada així que es presenten aquestes espècies més especialitzades i més ben adaptades a ambients determinats. Segons HUTCHINSON, «el caràcter fugitiu d'aquestes espècies fa que els límits de les seves distribucions siguin bastant imprecisos donada la variabilitat amb què apareixen i desapareixen; no obstant, i parlant en termes generals, l'acumulació reiterada de citacions permet d'esbossar a grans trets les zones on la seva presència pot considerar-se com a segura».

Podem trobar encara dues espècies més de diaptòmids a la nostra península, encara que en cap d'elles hi ha evidència dels factors que han motivat la seva presència. *Copidodiaptomus numidicus* es troba al

nord d'Àfrica i al sud i l'oest de la Península Ibèrica, tant a les aigües temporals com als embassaments, on es comporta com una espècie típicament planctònica. Morfològicament, *C. numidicus* és molt semblant a *C. steueri*, i això va fer pensar en un principi que l'espècie que es trobava als embassaments era la segona, i que ambdues superposaven les seves àrees de distribució (ARMENGOL, 1978). Això no obstant, actualment creiem que el que ocupa la zona esmentada és *C. numidicus*, mentre que *C. steueri* es distribueix pel nord d'Itàlia i la Península Balcànica (figs. 11 i 12).

Per acabar, recentment s'ha descrit, al sud d'Espanya, *Dussartius baeticus*, del qual les úniques localitats conegudes fins ara són uns petits tolls temporals de les maresmes del Guadalquivir (figs. 11 i 12), per això és difícil d'establir la seva possible àrea de distribució.

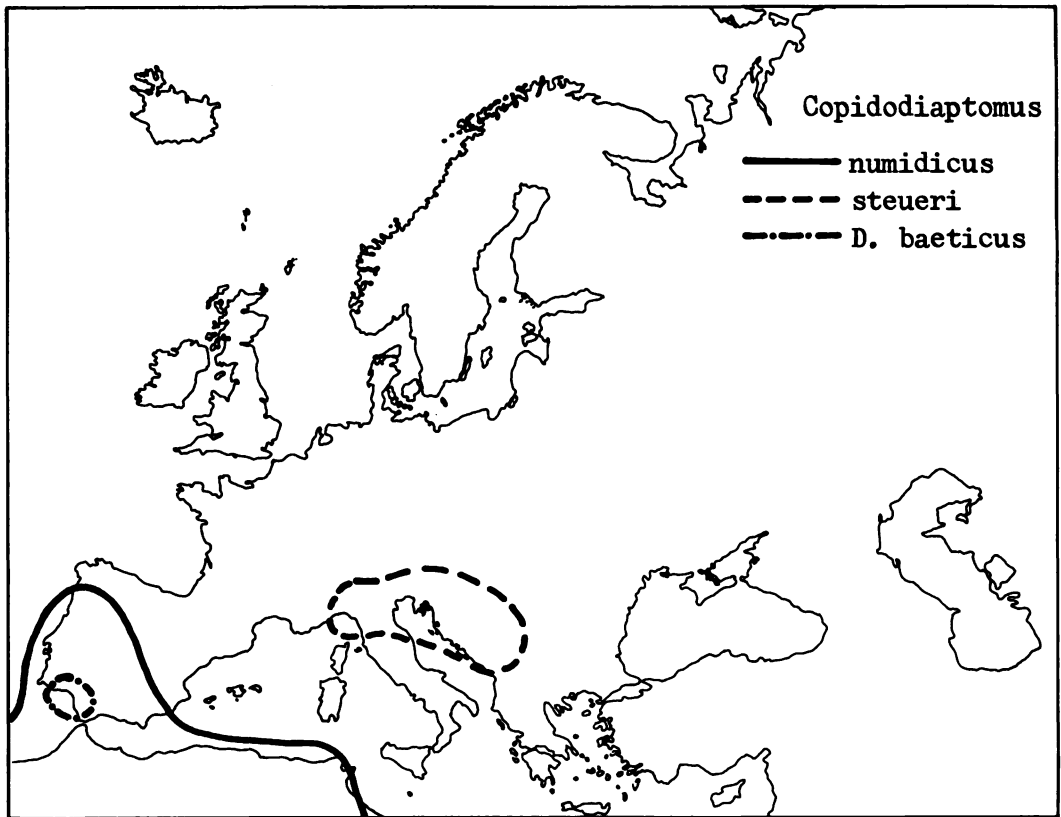
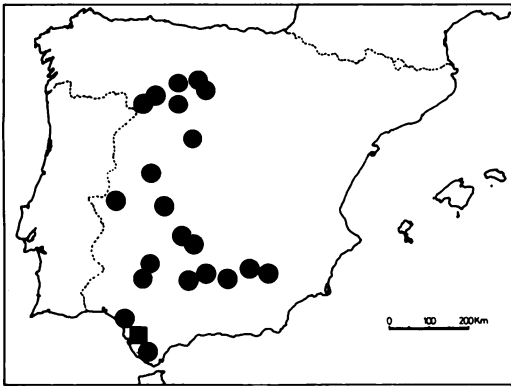


FIG. 11. Distribució a Europa i Àfrica del nord dels gèneres *Copidodiaptomus* i *Dussartius*. European and Northern African distribution area of the genus *Copidodiaptomus* and *Dussartius*.



Copidodiaptomus numidicus ●
Dussartius baeticus ■

FIG. 12. Distribució ibèrica dels gèneres *Copidodiaptomus* i *Dussartius*.
 Iberian distribution of the genus *Copidodiaptomus* and *Dussartius*.

IV. VARIABILITAT

A escala reduïda, les diferències morfològiques que s'observen dins de l'àrea de distribució d'una espècie i que de vegades són motiu de conflicte entre els sistemàtics, poden ésser il·lustratives dels processos que han donat lloc a la configuració definitiva del panorama actual.

Moltes vegades, les aigües continentals es comporten com a nuclis aïllats entre els quals no és gaire freqüent l'intercanvi d'espècies. En aquest sentit, les poblacions que les habiten evolucionen individualment i s'adapten cada vegada més a les seves condicions ambientals. La realització d'estudis comparatius entre llacs i tolls d'una regió permet de comparar-ne les poblacions.

El problema que sorgeix en estudiar a petita escala les diferències entre poblacions radica en la dificultat de destriar entre allò que forma part de la variabilitat pròpia de l'espècie i allò que representa un canvi evolutiu per a ella.

Moltes de les observacions realitzades sobre diferències entre poblacions d'una mateixa espècie es basen en mostres puntuals, que ben poques vegades estan relacionades en el temps. D'una manera general, els organismes de les aigües con-

tinents presenten una gran variabilitat (*Daphnia*, *Cyclops*), i això fa que la descripció de formes, si bé útil en ecologia, tingui poc interès des del punt de vista sistemàtic.

Alguns exemples de diferenciació de poblacions de diaptòmids il·lustren el que ara comentàvem, tot i que ens cal insistir en la dificultat de distingir el que són fenòmens de variabilitat pròpia de l'espècie, d'aquells que pertanyen a la seva diferenciació genètica. Certament, la solució definitiva al problema de la variabilitat s'ha d'escometre a partir de l'estudi de cada grup d'espècies. Des de fa temps s'ha emprat l'estudi de cariotips per als ciclòpids, i recentment (EINSLE, 1975), s'ha recorregut a aquesta tècnica per a diferenciar les espècies de *Cyclops*. La seva aplicació als diaptòmids podria ésser una bona ajuda en aquest sentit. En un nivell més avançat, també l'ús de tècniques d'electroforesi podria donar bons resultats, i àdhuc més detallats, sobre la diferenciació de les espècies a escala molt més reduïda. Aquestes tècniques van essent cada vegada més emprades en l'estudi dels organismes de les aigües dolces, tot i que es troben encara en les seves primeres fases (HEBERT, 1973; MURTHY & FRASER, 1971).

A la vessant sud dels Pirineus orientals i centrals, MIRACLE (1978) ha portat a terme un estudi dels crustacis de 153 llacs. En alguns d'ells apareix *D. cyaneus* i es poden diferenciar tres nuclis ben clars. En els llacs més orientals es troben poblacions que tenen certes afinitats amb *D. c. admotus*. En canvi, en els de la part central de la zona estudiada es troben poblacions més pròximes a *D. c. peyraficaensis*. Finalment, en els llacs més occidentals la semblança és més gran amb *D. c. rostripes*, que està morfològicament molt més diferenciat de les altres dues subespècies.

El nivell en el qual es poden manifestar les diferències morfològiques entre diferents individus pot ésser molt petit; TONOLLI (1949) arribà a trobar diferències morfològiques entre els *M. laciniatus* d'un sol llac (el Maggiore), i distingí els que vivien a les zones pròximes a la superfície dels que es distribuïen per les zones més profundes.

Sense intenció d'iniciar cap polèmica sobre la validesa sistemàtica de cap de les varietats, subespècies o fins i tot espècies que ací s'han considerat, creiem que el seu

reconeixement en aquest treball pot ajudar, si més no, a ressaltar la gran plasticitat que presenten els diaptòmids.

No hem intentat establir uns límits definits en la distribució de les espècies (ja que les seves àrees conegudes canvien a mida que van sorgint nous estudis), sinó únicament comparar la informació de què actualment disposem al voltant de la seva distribució amb les hipòtesis més plausibles que la poden haver originat. El resultat, encara que incert a causa de la impossibilitat real de reconstruir els fets, intenta establir relacions entre moltes de les espècies, alhora que estimular l'estudi comparatiu i detallat de poblacions independents d'una mateixa espècie.

BIBLIOGRAFIA

- ARMENGOL, J. 1978. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia aquatica*, 3: 3-96.
- BREHM, V. 1947. Reflexiones sobre relaciones zoológicas de la fauna de agua dulce de la Península Ibérica. *P. Inst. Biol. Apli.*, 4: 53-74.
- DUSSART, B. 1967. *Les Copépodes des eaux continentales d'Europe Occidentale. I: Calanoides et Harpacticoides*. Boubée. Paris.
- EINSLER, U. 1975. Revision der Gattung *Cyclops* s. str. speziell der *abyssorum* —Gruppe—. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 32: 57-219.
- HEBERT, P. D. 1973. Phenotypic variability of Lactate Dehydrogenase in *Daphnia magna*. *Journ. Exp. Zool.*, 186: 33-38.
- HUTCHINSON, E. 1967. *A treatise on Limnology. Vol. II. Introduction to the lake biology and the Limnoplankton*. John Wiley. New York-London.
- MARGALEF, R. 1952. La vida en las aguas dulces de Andorra. *Actas 1r. Congreso Int. del Pirineo. Inst. Est. Pirenaicos*: 1-107.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MIRACLE, R. 1978. Composición específica de las comunidades zooplanctónicas de 153 lagos de los Pirineos y su interés biogeográfico. *Oecologia aquatica*, 3: 167-191.
- MURTHY, R. & FRASER, A. 1971. Lactate dehydrogenase (LDH) differences between sexual phases in *Daphnia magna*. *Genetics*, 68: 46.
- PIROCCHI, L. 1947. Diaptomidi d'alta montagna. III. Il diaptomide di Pierafica (Alpi maritime). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 3: 469-476.
- TONOLLI, V. 1949. Distribuzione in quota e tempo di entità fenotipiche biometricamente differenziabili entro la popolazione di *Mixodiaptomus laciniatus* Lill. del lago Maggiore. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 5: 317-325.