

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BARCELONA

FACULTAD DE CIENCIAS



DINÁMICA POBLACIONAL COMPARADA DE  
BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS PLANCTÓNICAS

CARLES ABELLÀ

1980

### 3.3.5 Fosfatos

#### Banyoles III

La distribución de fosfato soluble en la columna de agua de Banyoles III se presenta en la figura 3.34a. La distribución de las isolíneas es muy irregular, reflejo de los múltiples procesos químicos y biológicos que afectan al fosfato. En el mixolimnion durante el periodo invierno-primavera (no estratificado térmicamente) las concentraciones oscilan entre 0 y 6  $\mu\text{mol/l}$  aunque los valores medios están alrededor de los 0,5  $\mu\text{mol/l}$ . Las zonas de aumento en concentración cercanas a la superficie se interpretan como aportes externos, por aguas de lluvia. Durante el periodo de estratificación, en superficie el fosfato se encuentra en concentraciones superiores que en el hipolimnion; la máxima concentración oscila entre 3,5-4,3  $\mu\text{mol/l}$ . En conjunto, se aprecia la estratificación térmica también en la distribución de las isolíneas de fosfato, a excepción de una intrusión a principio de junio en toda la columna. Desde agosto es indetectable hasta diciembre donde se aprecian ligeras concentraciones de fosfato (0,2-0,7  $\mu\text{mol/l}$ ).

Las isolíneas de fosfato no se disponen según la quemoclina, sino que la atraviesan fácilmente con concentraciones parecidas a las del hipolimnion. En el sedimento en suspensión se aprecian concentraciones medias bajas entre 0-2,5  $\mu\text{mol/l}$ . La máxima absoluta (7,8  $\mu\text{mol/l}$ ) se presentó a los 26 m en el mes de marzo de 1977.

#### Laguna de Sisó

La concentración de fosfatos de la laguna de Sisó (figura 3.34b) sufre grandes oscilaciones a lo largo del año. Varía desde cantidades indetectables (en verano) hasta máximos de 5,8

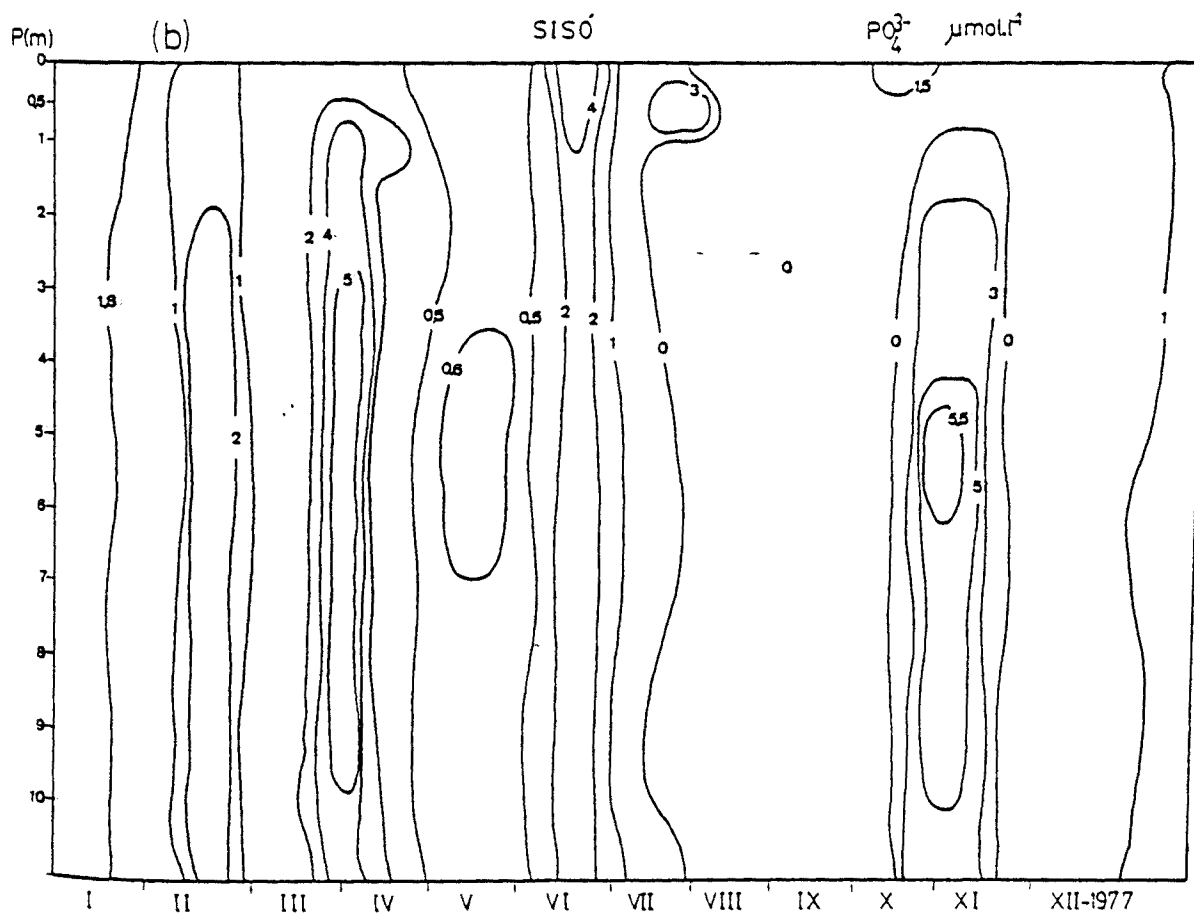
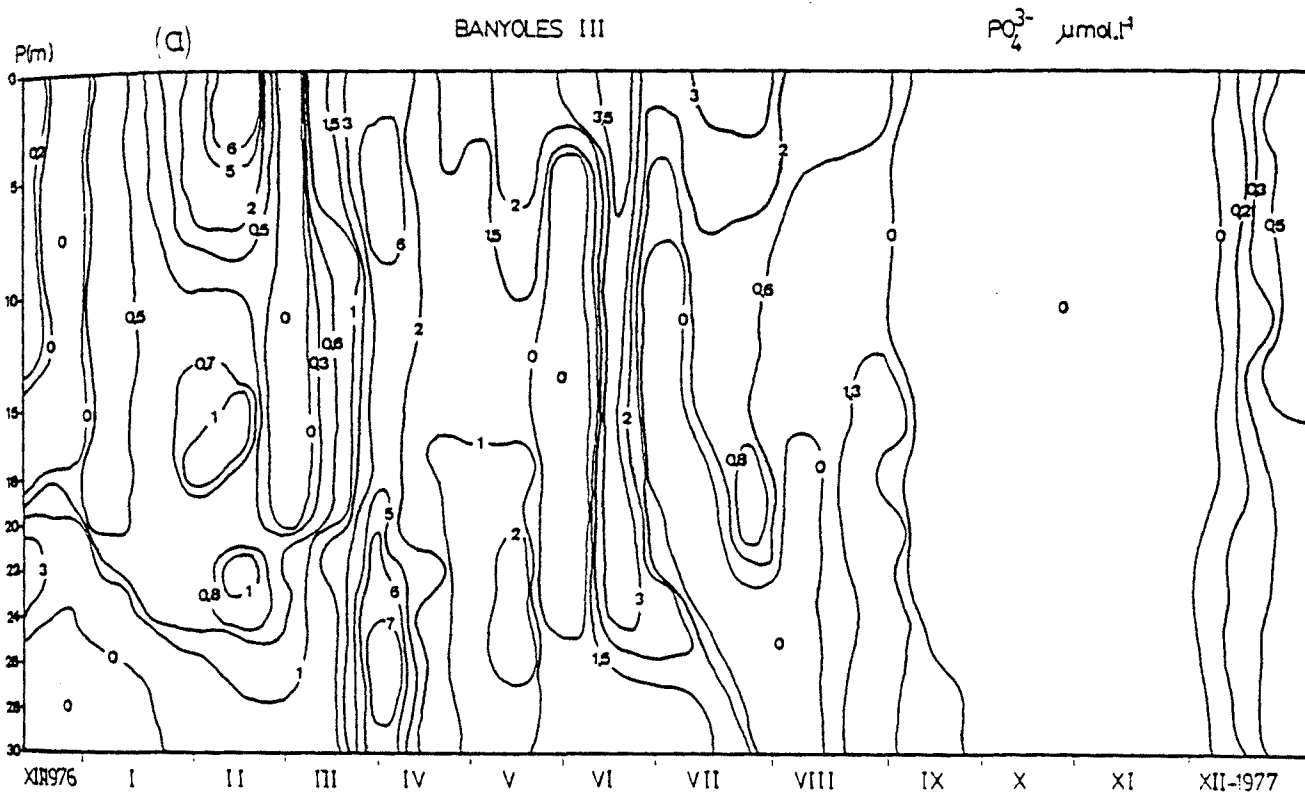


Figura 3.34 Diagrama profundidad-tiempo de las concentraciones estacionales de fosfato disuelto ( $\mu\text{mol/l}$ ) en (a) Banyoles III (diciembre 1976 - diciembre 1977) y (b) laguna de Sisó (enero-diciembre 1977).

$\mu\text{mol}/\text{l}$  a finales de marzo y otro a principios de octubre ( $6 \mu\text{mol}/\text{l}$ ).

### Laguna de Vilà

La concentración de fosfatos (véase la tabla 3.9) oscila en esta laguna desde valores indetectables en otoño hasta  $13 \mu\text{mol}/\text{l}$  en verano. En general los fosfatos se detectan en mayor concentración en el monimolimnion.

### Lagunas de Coromines y Negre 1

Las concentraciones de fosfatos en la laguna de Coromines son elevadas con máximos de  $23,1 \mu\text{mol}/\text{l}$  (véase la tabla 3.10) en otoño de 1978. Las aguas superficiales carecen en general de fosfatos apareciendo tan sólo en profundidad.

En Negre 1 (véase la tabla 3.11) los fosfatos sólo se detectaron en verano de 1978, en profundidad, con valores máximos de  $15,3 \mu\text{mol}/\text{l}$  a 4 m, siendo indetectables durante otoño e invierno del mismo año.

---

El elemento limitante por excelencia en ambientes acuáticos es el fosfato. En Banyoles III, la concentración de fosfato (ortofosfato soluble) es muy variable, reflejando en gran parte el consumo biológico directo y también la coprecipitación con el carbonato formado en el proceso de fotosíntesis (véase el apartado 3.5.5), además del aporte externo, ya sea por solubilización en el sedimento anaerobio o por aporte pluvial superficial (en primavera). La concentración de fosfato soluble es en Banyoles III indetectable en algunos periodos del año, por ejemplo en el epilimnion y monimolimnion durante parte del verano y en toda la columna en otoño.

El fosfato, a diferencia de la fuente de nitrógeno (asegurada por el amonio en ambientes anóxicos), puede actuar como factor limitante del crecimiento poblacional de las bacterias fotosintéticas (véase el apartado 4.3), aunque esta situación parece improbable debido a la proximidad del sedimento anaerobio. En la laguna de Sisó, la situación respecto al fosfato soluble es parecida a Banyoles III, con escasa cantidad. La presencia de valores elevados de fosfato soluble está relacionada con los momentos de recambio poblacional entre las poblaciones de bacterias fotosintéticas, en los momentos de mezcla otoñal o bien de inicio de la estratificación térmica primaveral (véase el apartado 3.4.2).

En la laguna meromíctica de Vilà, los valores máximos de fosfato se detectan en el monimolimnion y los mínimos en el mixolimnion sobre todo durante los "blooms" algales de primavera y otoño.

Las lagunas de Coromines y Negre 1 están fuertemente enriquecidas en fosfatos solubles, sobre todo el hipolimnion anaerobio, por liberación del fosfato de la materia orgánica en descomposición. En el epilimnion el fosfato escasea debido a la utilización por parte de la densa población algal.

### 3.3.6 Sulfhídrico

#### Banyoles III

El sulfhídrico es uno de los compuestos más característicos de los ecosistemas anaerobios. Las bacterias fotosintéticas utilizan este compuesto como dador de electrones con lo cual dependen directamente de él. Por otra parte el sulfhídrico es un compuesto selectivo en cuanto que las diferentes especies de bacterias fotosintéticas sólo pueden crecer a intervalos de concentración de sulfhídrico definidos. Estos intervalos son distintos para cada una de ellas.

La expresión de las concentraciones de sulfhídrico se ha efectuado en esta Memoria en mg/l al igual que la concentración de oxígeno, véase el apartado 3.3.7, y no en mmol/l como el resto de parámetros químicos. En el caso del sulfhídrico, se hace para poder comparar los datos de campo con la concentración de los medios de cultivo de las bacterias fotosintéticas, que tradicionalmente se expresa en estas mismas unidades. La concentración de sulfhídrico fue estudiada desde diciembre de 1976 hasta diciembre de 1978 (figura 3.35). En ella se aprecia una cierta uniformidad de concentración dentro del monimolimnion, que es donde se encuentra el sulfhídrico. La capa anóxica con sulfhídrico ocupa exactamente el monimolimnion, que queda limitado por dos isolíneas de concentración cero, una por encima y otra por debajo. Dentro del monimolimnion, las máximas concentraciones se presentaron en octubre-noviembre de 1977 y 1978, llegando a 55 mg/l en noviembre de 1978. Los mínimos dentro del monimolimnion se presentaron en febrero de 1978 (15 mg/l). El sulfhídrico es indetectable en el lodo.

La profundidad a la que comienza a detectarse el sulfhídrico es variable a lo largo del año, alcanzándose la mínima profundidad en noviembre (12-13 m). La presencia de sulfhídrico en capas menos profundas coincide con los máximos anuales de la concentración absoluta de este compuesto. En diciembre de 1978 tuvo lugar una mezcla intensa que afectó temporalmente a toda la columna de agua, incluido el monimolimnion.

Así pues, la dinámica del sulfhídrico en Banyoles III se caracteriza por una cierta uniformidad en la concentración a lo largo del año. Los máximos se presentan durante la época de expansión de la zona anaeróbica (entre octubre y noviembre) en relación con la larga estratificación estival que implica un agotamiento de oxígeno

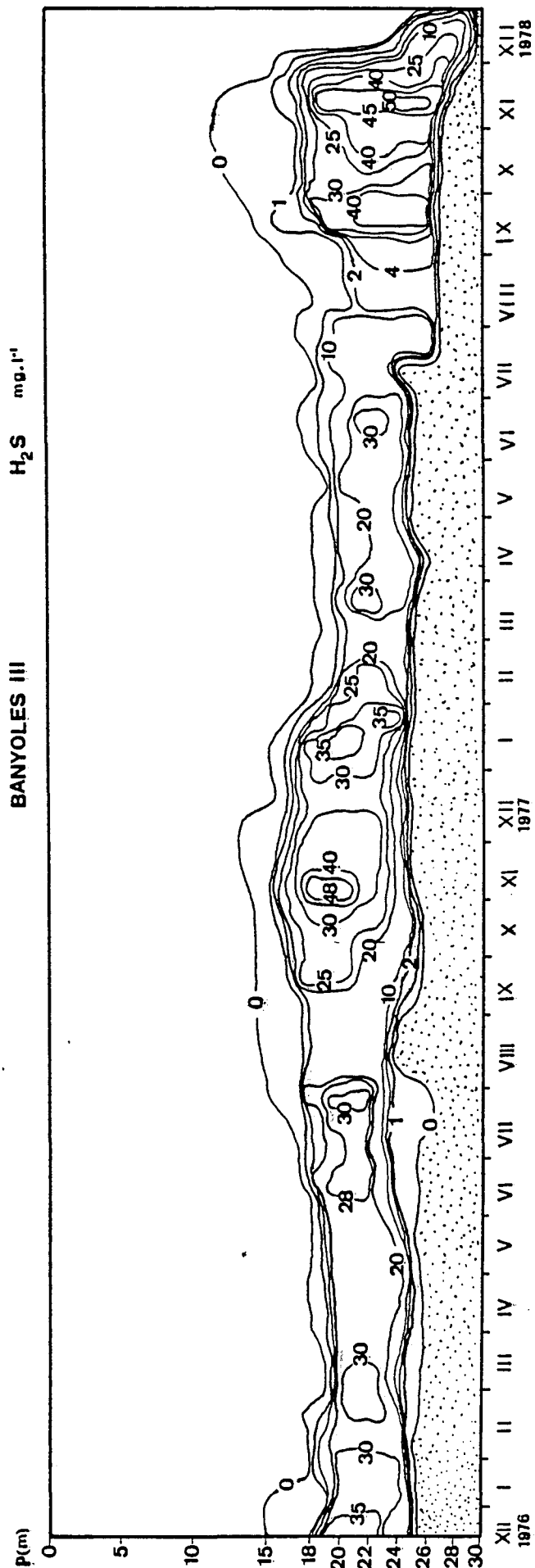


Figura 3.35 Diagrama profundidad-tiempo de las concentraciones estacionales de sulfhídrico (mg/l) en Banyoles III (diciembre 1976-diciembre 1978). La zona punteada corresponde al lodo en suspensión.

por debajo de la termoclina.

### Laguna de Sisó

Las concentraciones de sulfhídrico (figura 3.36) varían intensamente en la columna de agua y a lo largo del tiempo, desde valores mínimos de 15 mg/l en toda la columna en febrero de 1977 a máximos de 300 mg/l a finales de julio de 1978. Excepto en los periodos citados con oxígeno cerca de la superficie y de escasa duración presentados en el apartado 3.3.7, el sulfhídrico llegaba hasta la superficie. Durante el verano se aprecia un fuerte gradiente en la concentración de sulfhídrico, desde prácticamente cero en superficie a 100 mg/l a 1-2 m de profundidad.

Durante el periodo no estratificado, la concentración es uniforme en la columna de agua, con tendencia a disminuir en invierno y a aumentar hacia la primavera.

Para interpretar la dinámica de la variación del sulfhídrico en Sisó, debe tenerse en cuenta el papel que desarrolla la termoclina como elemento estructurante de la columna de agua. En el momento de mezcla vertical (otoño) la concentración de sulfhídrico es uniforme y elevada ( $> 60$  mg/l) aunque variable de un año a otro. Con el desarrollo de la termoclina (primavera), aparece un gradiente intenso de sulfhídrico junto con concentraciones muy elevadas en profundidad. Este gradiente es utilizado por la población de Chromatium (véase apartado 3.4.2) que ocupa la parte superior de la columna, mientras que el resto es ocupado principalmente por la población de Chlorobium, con óptimos de concentración de sulfhídrico más elevados y con un menor requerimiento lumínico.



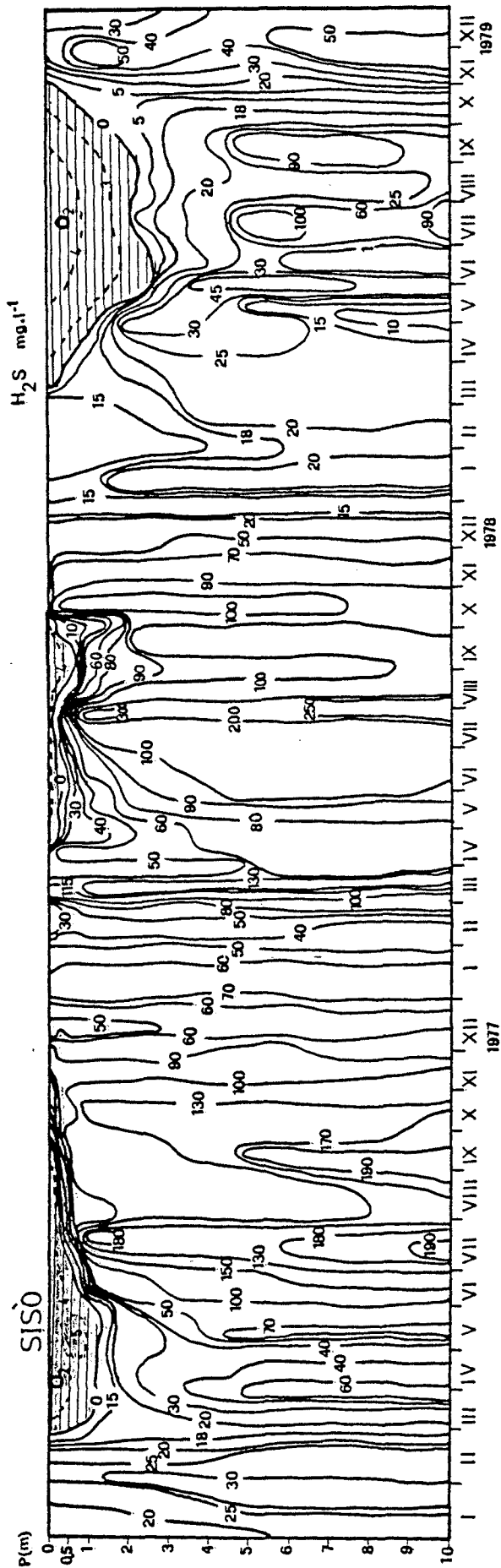


Figura 3.36 Diagrama profundidad-tiempo de las concentraciones estacionales de oxígeno (----,  $mg/l$ ) y sulfhídrico (—,  $mg/l$ ) en la laguna de Sisó (enero 1977 a diciembre 1979).

### Laguna de Vilà

El sulfhídrico (figura 3.37) fue estudiado durante el periodo comprendido entre julio de 1978 y diciembre de 1979. En la misma figura se presentan los datos correspondientes a la concentración de oxígeno que se discutirán en el apartado 3.3.7.

La distribución de sulfhídrico en la columna de agua de la laguna de Vilà es parecida a la del monimolimnion de Banyoles III, aunque en este caso las concentraciones son muy superiores, alcanzándose los 356 mg/l a los 7 m en noviembre, máximos absolutos no tan sólo de la laguna de Vilà sino de todas las lagunas estudiadas en este trabajo. La presencia de sulfhídrico en profundidad oscila ligeramente desde 4 a 5 m, siendo las cotas más altas las de verano.

El gradiente en la quemoclina es muy intenso, con un incremento de 200 mg/l en 1 m (entre 5-6 m) en noviembre de 1978. Por lo demás, esta capa al igual que la de Banyoles III, es estable a lo largo del tiempo con tan sólo ligeras variaciones en la concentración de sulfhídrico.

La distribución de sulfhídrico durante el año 1979 fue bastante diferente a la del año 1978, con valores absolutos más bajos. Durante el verano de 1979 la concentración de sulfhídrico no superó los 50 mg/l con valores inferiores durante septiembre-octubre. Esto se relaciona con un déficit de sulfatos en el agua durante esta época, causados por la falta de entrada de agua en profundidad, y con la consiguiente disminución de la producción de sulfhídrico. Con las lluvias de otoño, de nuevo aparece sulfato en el fondo, por lo que aumenta la concentración de sulfhídrico en noviembre-diciembre.

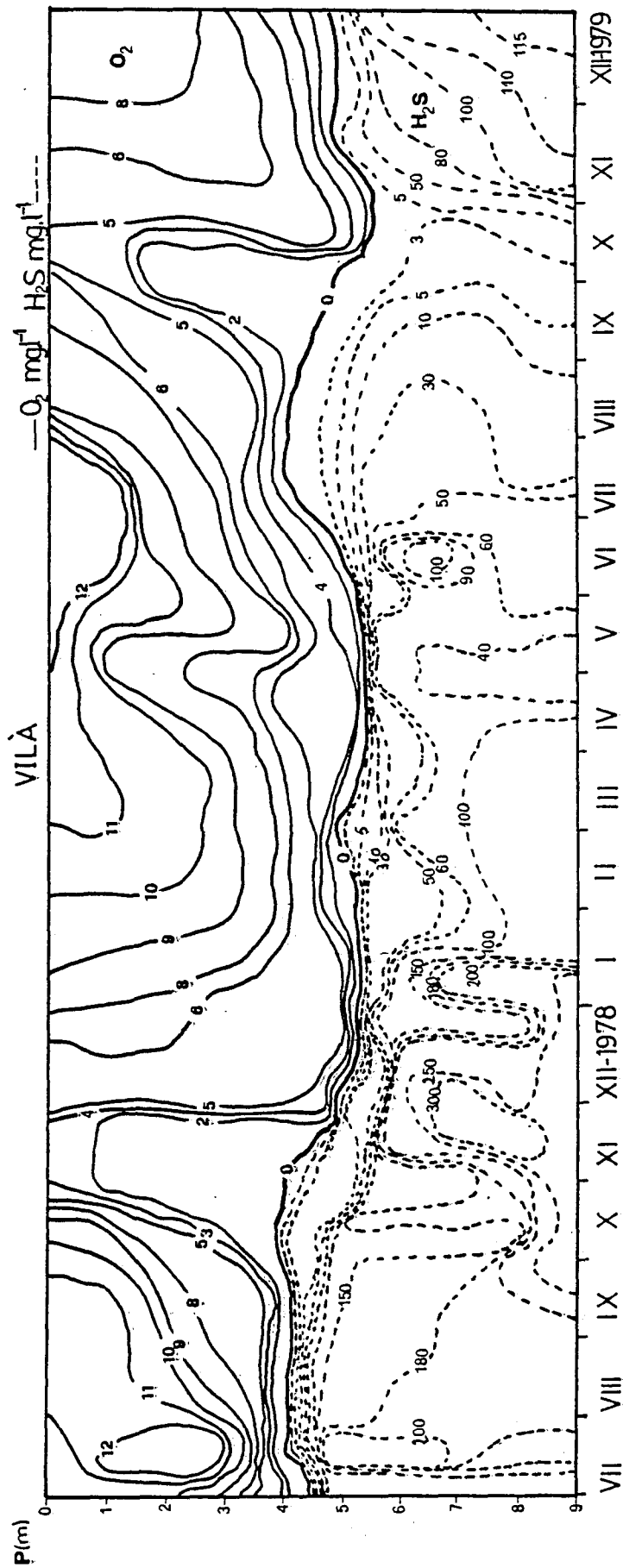


Figura 3.37 Diagrama profundidad-tiempo de las concentraciones estacionales de oxígeno (mg/l) y sulfhídrico (mg/l) en la laguna de Vilà (julio 1978-diciembre 1979). (—): oxígeno; (----): sulfhídrico.

En esta laguna, la dinámica de la variación de sulfhídrico es más compleja que en el resto de lagunas. La capacidad de producción de sulfhídrico es mayor en Vilà, ya que tiene las características de una laguna eutrófica sulfatada en la que el aporte de materia orgánica para los sulfatorreductores está prácticamente asegurado (véase el apartado 3.4.6). En esta laguna, los factores son, entre otros, el consumo por parte de las poblaciones de bacterias fotosintéticas (véase el apartado 3.4.2) y un menor aporte de agua sulfatada por el fondo de la laguna. Este último efecto se apreció claramente durante los meses de septiembre-octubre 1979, después de una larga sequía estival. Por consiguiente, la concentración de sulfhídrico depende también de las condiciones pluviométricas anteriores que afectan a la recarga hídrica, al flujo y a la concentración de sulfato en el monimolimnion. Por lo general, las concentraciones de sulfhídrico de esta laguna son las mayores de todo el conjunto estudiado.

#### Lagunas de Coromines y Negre 1

La distribución de sulfhídrico en ambas lagunas (figuras 3.38a y 3.38b) depende en gran parte de la estratificación térmica, por lo que no se detecta sulfhídrico durante el periodo de mezcla, desde finales de otoño. En la laguna Negre 1, la máxima concentración se presenta en junio-julio (8 mg/l), aunque los valores oscilan entre 0,8 y 8 mg/l. En la laguna de Coromines, los máximos también se dan en mayo-julio (100 mg/l). La profundidad donde empieza a detectarse sulfhídrico es en ambas lagunas a los 2 m, coincidiendo con la situación de la termoclina.

En conjunto, la laguna Negre 1 contiene en sus aguas una menor concentración de sulfhídrico a lo largo del año. Tan sólo durante junio-julio los valores fueron ligeramente elevados, pero el resto

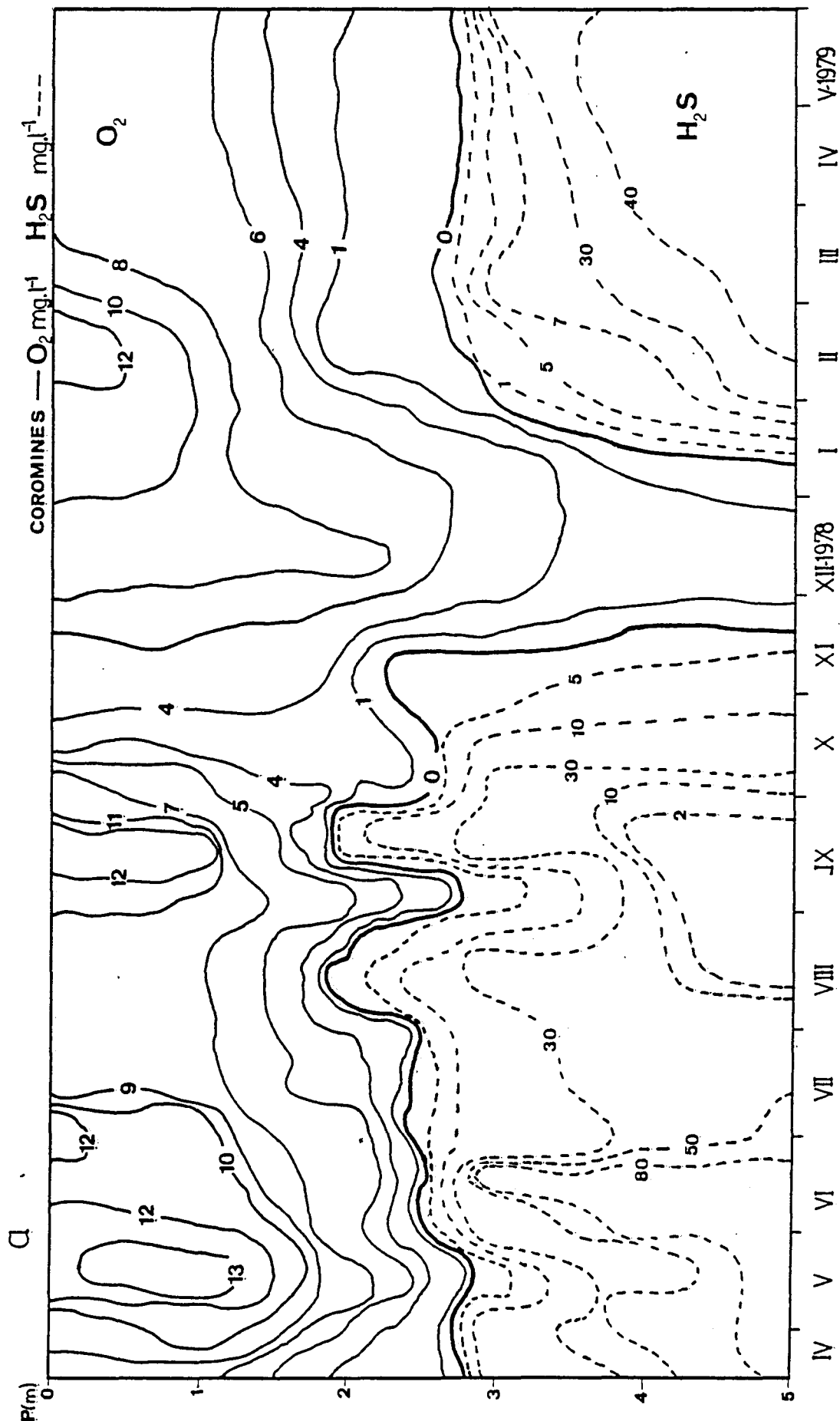


Figura 3.38a Diagrama profundidad-tiempo de la concentración estacional de oxígeno (mg/l) y sulfhídrico (mg/l) en la laguna de Coromines (abril 1978-mayo 1979). (—): oxígeno; (----): sulfhídrico.

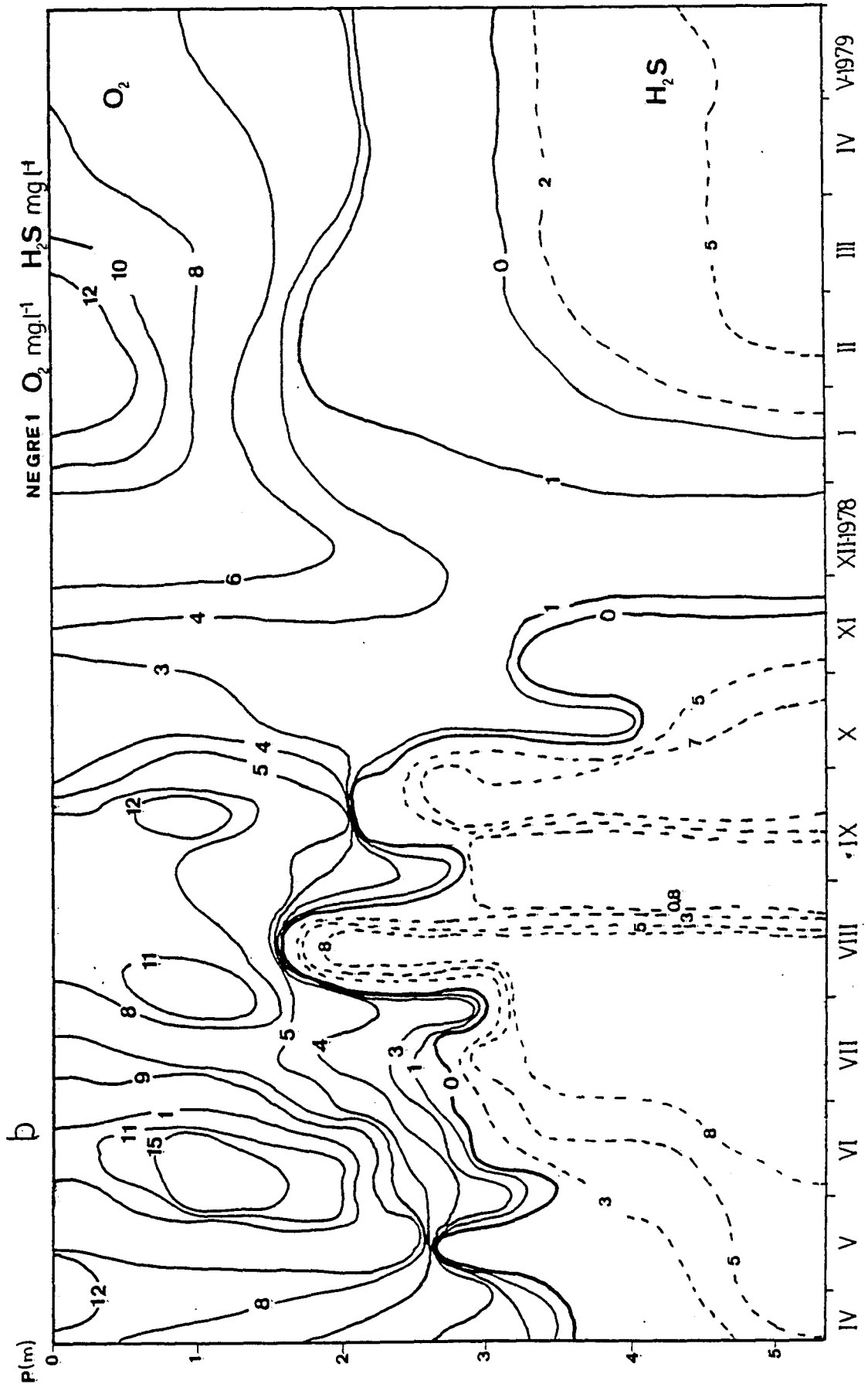


Figura 3.38b Diagrama profundidad-tiempo de la concentración estacional de oxígeno (mg/l) y sulfhídrico (mg/l) en la laguna Negre 1 (abril 1978-mayo 1979). (—) : oxígeno; (---) : sulfhídrico.

del año los valores más frecuentes se situaban alrededor de los 3 mg/l.

En estas lagunas, las bajas concentraciones de sulfhídrico pueden proceder o bien de la reducción de sulfatos, o bien, a causa de que este compuesto es escaso (1 mmol/l), de la descomposición de la materia orgánica (grupos -HS de las proteínas). El sulfhídrico no difunde hacia el epilimnion porque alcanza su punto de equilibrio con el oxígeno del epilimnion a nivel de la termoclina.

En los ambientes anaeróbicos donde se encuentran las bacterias fotosintéticas, el sulfhídrico es el elemento más importante en el mantenimiento de las condiciones anaeróbicas. El equilibrio dinámico oxígeno-sulfhídrico en la interfase se establece en función de varios factores, como son (a) la producción de sulfhídrico, principalmente en el sedimento anaeróbico y en el agua de la capa anaerobia, (b) la autooxidación en la zona de contacto con el oxígeno (c) la difusión e intensidad de producción de oxígeno en la zona aeróbica y (d) el consumo de sulfhídrico por parte de las poblaciones bacterianas fotosintéticas.

### 3.3.7 Concentración de oxígeno

#### Banyoles III

En la figura 3.39 se presentan las isolíneas de la concentración de oxígeno en la cubeta III de lago de Banyoles. Las isolíneas separan claramente tres zonas: el mixolimnion, con los máximos de oxígeno (13 mg/l) en julio de 1978, el monimolimnion, sin oxígeno (trama de puntos) y las margas en suspensión o lodo, con poca cantidad de oxígeno disuelto (1-3,5 mg/l). La distribución vertical es constante a lo largo del periodo estudiado, con una disposición heterógrada negativa (Hutchinson 1957).

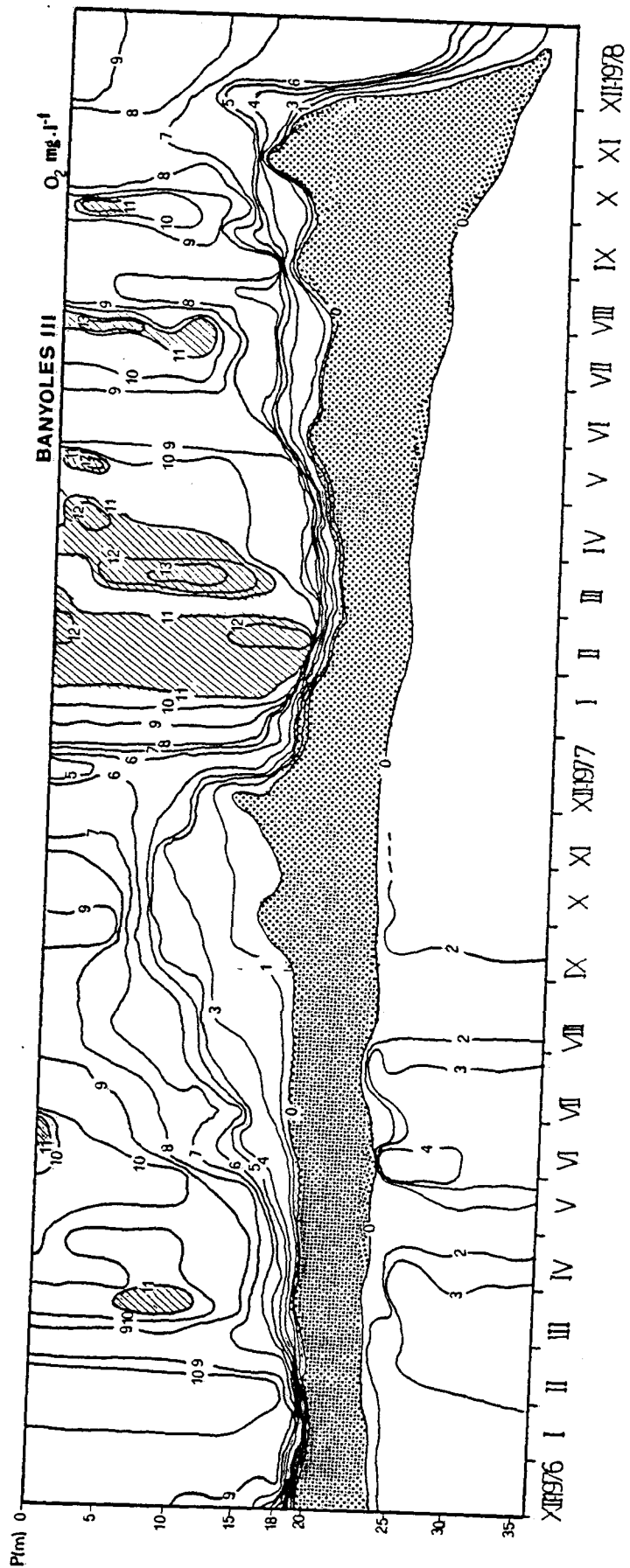


Figura 3.39 Distribución profundidad-tiempo de las isopletas de la concentración de oxígeno (mg/l) en Banyoles III (diciembre 1976-diciembre 1978). La zona con trama punteada corresponde al monimolimnion anaerobio.



La concentración de oxígeno refleja la resultante de varios procesos; el más importante es la difusión vertical durante los periodos de mezcla. Por otra parte, existen máximos relativos a profundidades intermedias (10 e incluso 15 m) debidos a la fotosíntesis algal.

Por último, se presentan también máximos epilimnéticos que actúan de barrera de la difusión del oxígeno hacia abajo, debido a la sobresaturación del mismo y con tendencia a escapar en superficie. En la figura 3.40 se presenta la distribución de las isolíneas de oxígeno a lo largo de dos transectos (N-S y W-E) de la cubeta III el día 19.4.1978. Se aprecia un máximo de oxígeno en sobresaturación cerca de la superficie, debido a la fotosíntesis algal y ausencia de oxígeno en la capa anóxica, a partir de los 19 m, debido a la existencia de sulfhídrico.

La capa de lodo en suspensión del centro de la cubeta contiene poco oxígeno, procedente de las aguas freáticas profundas. Este oxígeno desaparece al entrar en contacto con las aguas de la base del monimolimnion.

### Laguna de Sisó

Esta laguna es prácticamente anóxica, a excepción de la capa superficial durante algunos meses de primavera y verano. La distribución espacio-temporal de la concentración de oxígeno durante los años 1977-1979 se representa en la misma figura que los datos correspondientes al sulfhídrico (véase la figura 3.36, apartado 3.3.6). En ella, puede apreciarse que en 1977 hay oxígeno en superficie desde marzo a septiembre, alcanzándose los 5 mg/l a 1 m de profundidad. Este periodo comprende desde el inicio de la estratificación térmica hasta el inicio de la mezcla. Durante el

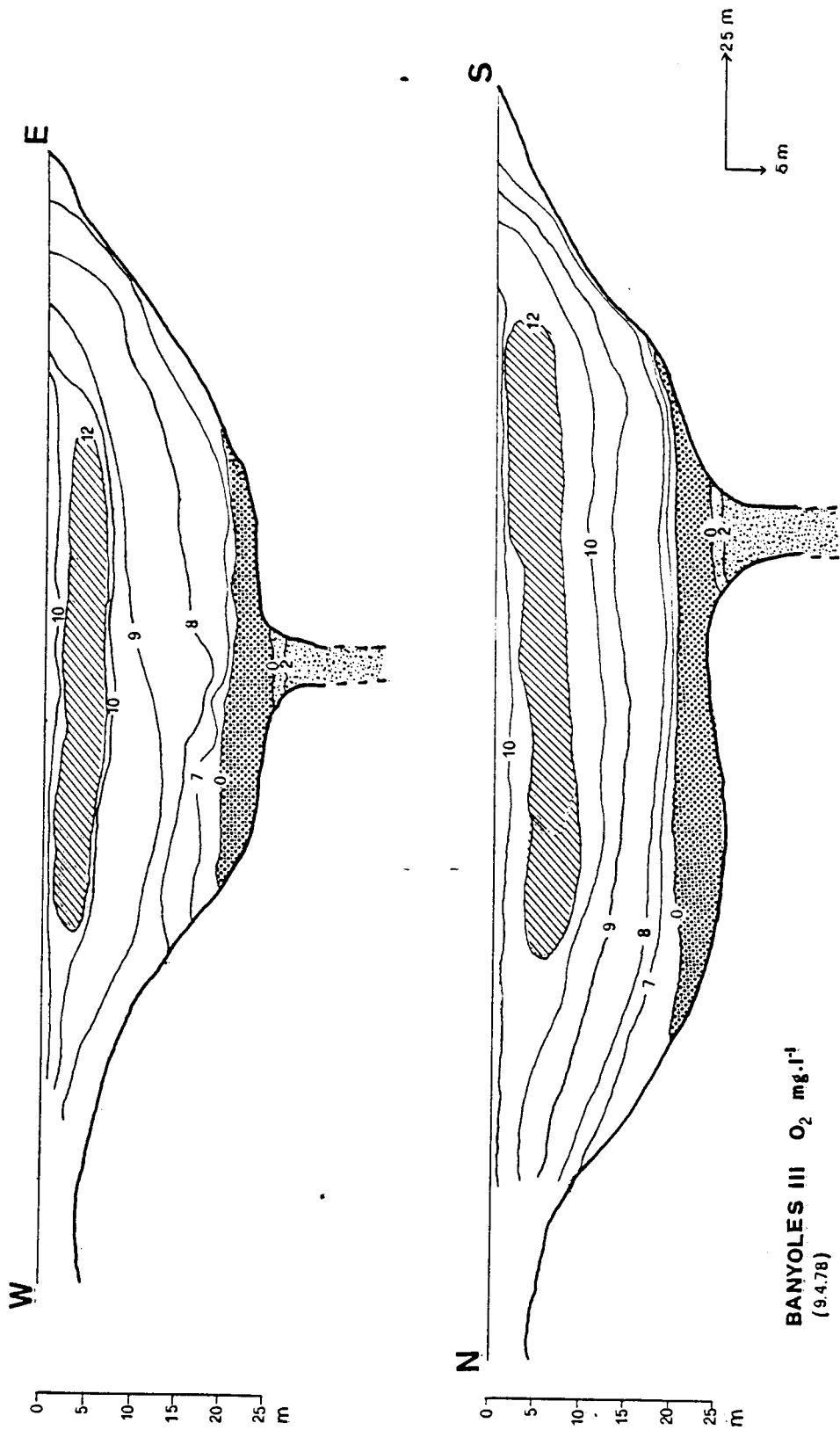


Figura 3.40 Distribución espacial de la concentración de oxígeno (9.4.78) en Banyoles III.

verano de 1978 tan sólo se detectó oxígeno hasta 0,5 m de profundidad (4 mg/l). Por último, durante el verano de 1979 la penetración del oxígeno fue superior (alcanzando los 3 m), con concentraciones entre 3 y 4 mg/l.

Por lo tanto, el oxígeno en esta laguna tiene una distribución que está limitada por la presencia de sulfhídrico. Tan sólo en condiciones de estratificación térmica, la cual actúa como barrera de densidad, y a bajas concentraciones de sulfhídrico, puede la columna oxigenarse parcialmente sin llegar nunca a la saturación por la continua pérdida debida a la oxidación del sulfhídrico. La penetración será mayor cuanto menor sea la concentración de sulfhídrico en las capas inmediatamente inferiores.

#### Laguna de Vilà

La distribución espacio-temporal de la concentración de oxígeno en la laguna de Vilà durante los años 1978 y 1979 se representa en la figura correspondiente al sulfhídrico (véase la figura 3.37, apartado 3.36). Al ser una laguna meromíctica, carece de oxígeno en profundidad durante todo el año. A partir de 4-5 m empieza el monimolimnion y la zona anóxica. Los máximos detectados de oxígeno son de 12 mg/l, en los primeros 2 m de agua, a principios de verano. Es de destacar que en el mixolimnion se produce a finales de verano una disminución de oxígeno, la cual llegó incluso cerca de la superficie. Así, en octubre-noviembre de ambos años, la isolínea de concentración 2 mg/l llegó hasta 1 m de profundidad, dándose una anoxia casi total del lago como sucedió también algunos años atrás (1971- 73, Emiliani 1973).

#### Laguna de Coromines

En la figura conjunta de oxígeno-sulfhídrico de la laguna de

Coromines (véase la figura 3.38a, apartado 3.3.6) se aprecia la distribución espacio-temporal de ambos gases. Al ser la laguna de Coromines holomíctica y carecer de estratificación invernal, el oxígeno alcanza el fondo durante parte del periodo de mezcla más intensa (noviembre-diciembre). Los máximos, alrededor de los 13 mg/l, se encuentran en superficie, durante distintas épocas del año, y están relacionados con máximos algales. Los mínimos en superficie se detectan de nuevo durante octubre-noviembre (4 mg/l). Hay que tener en cuenta que aunque esta laguna tiene un periodo de mezcla y uniformización de la temperatura, la concentración de oxígeno nunca es alta en profundidad durante estos periodos, ya que se está consumiendo por reacción con el sulfhídrico producido en el sedimento.

#### Laguna Negre 1

El comportamiento de esta laguna holomíctica respecto al oxígeno es muy parecido al de la anterior (véase la figura 3.38b, apartado 3.3.6). Se alcanzan máximos de oxígeno (17 mg/l) en mayo, al principio de la estratificación térmica, coincidiendo con máximos algales y sobresaturación de oxígeno. Durante noviembre y diciembre de 1978 el oxígeno llegó hasta el fondo, aunque en cantidades muy bajas.

### 3.3.8 Alcalinidad (reserva alcalina)

#### Banyoles III

En general, la alcalinidad de las aguas de Banyoles III es elevada (figura 3.41a), con valores en el mixolimnion entre 3,5 y 5 mmol/l (unidades equivalentes a meq/l), ya que en este caso la alcalinidad es debida al bicarbonato). De nuevo se aprecia una estratificación de las isolíneas entre los meses de mayo a octubre.

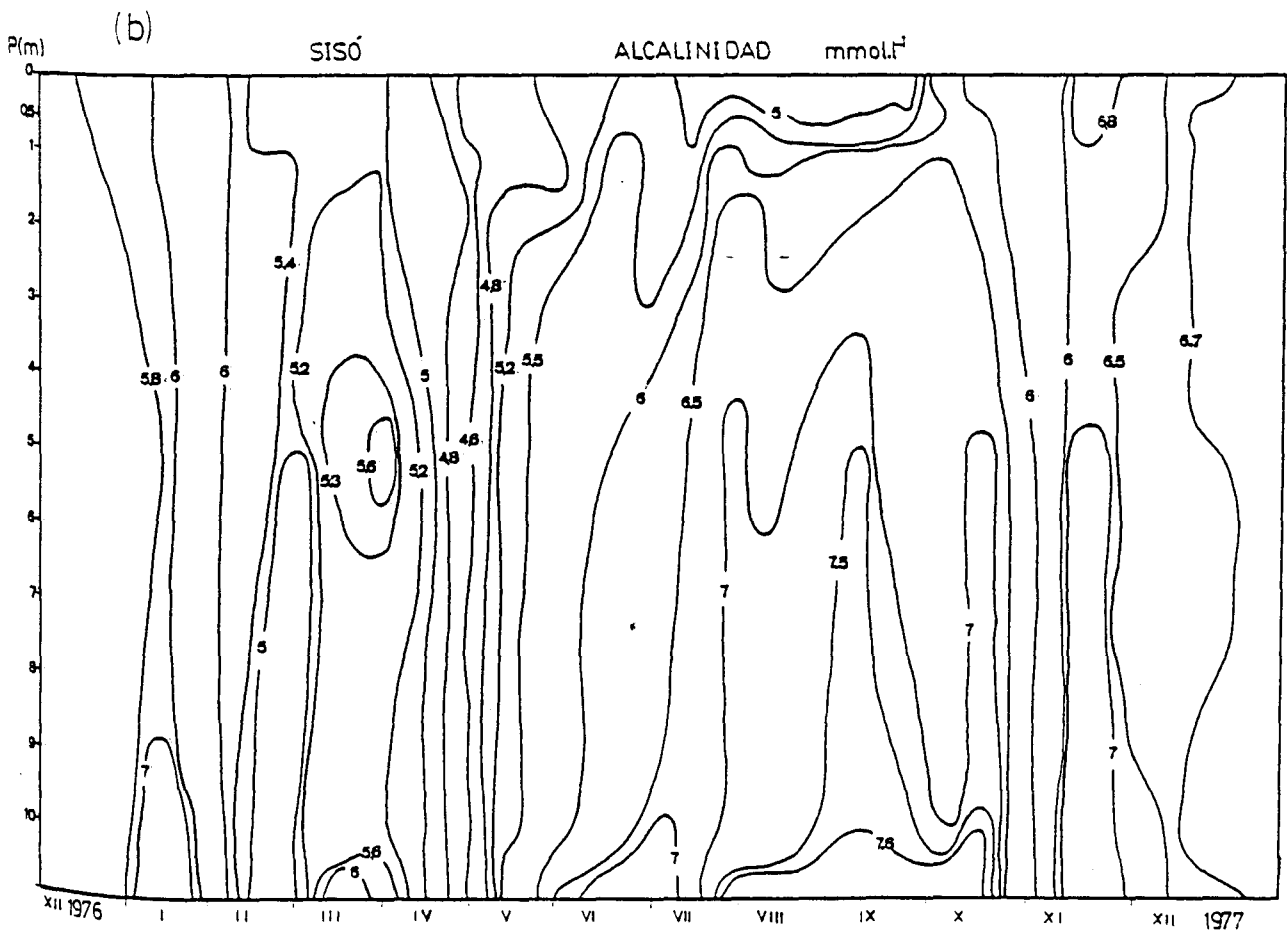
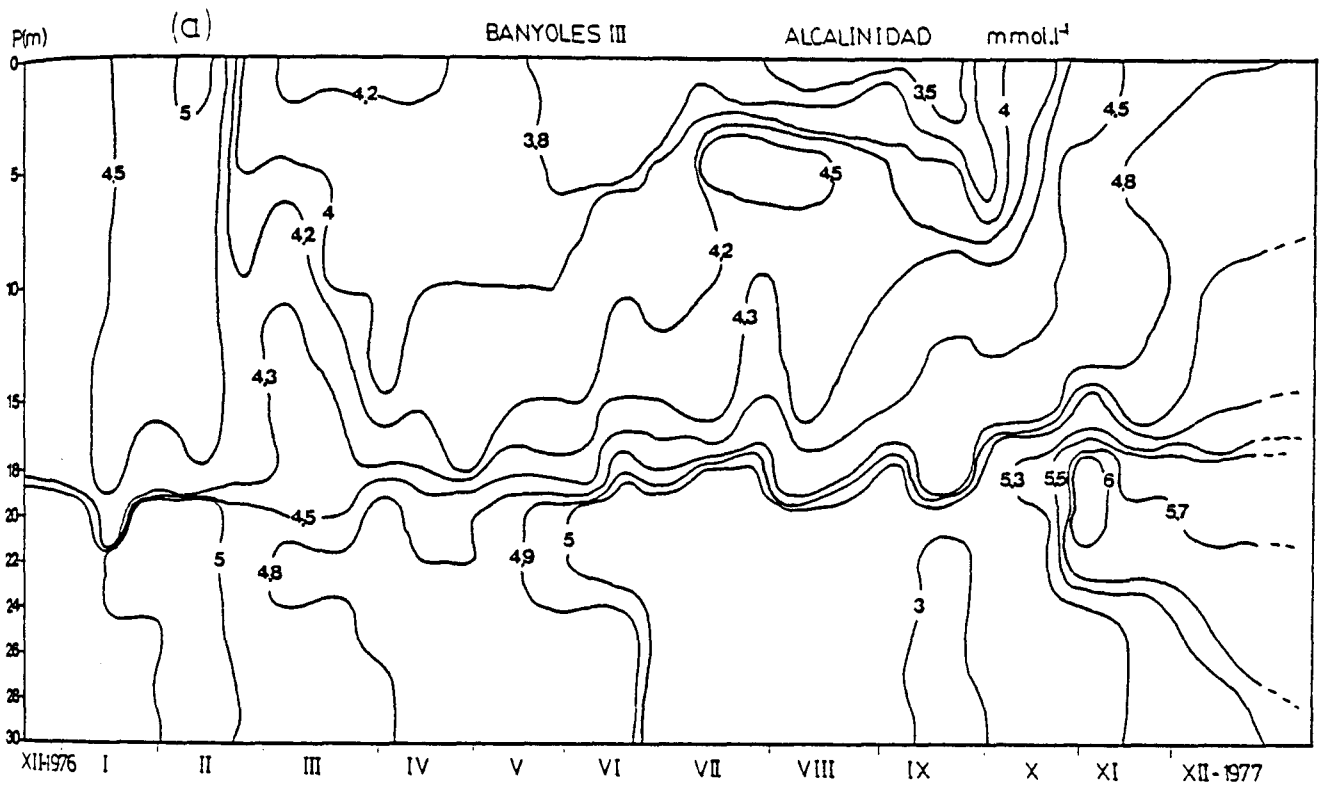


Figura 3.41 Diagramas profundidad-tiempo de las concentraciones estacionales de la reserva alcalina (mmol/l) en (a) Banyoles III (diciembre 1976-diciembre 1977) y (b) Sisó (diciembre 1976-diciembre 1977).

Los valores más bajos se presentan en el epilimnion durante esta misma época, con concentraciones entre 3 y 3,5 mmol/l. Por debajo de la termoclina los valores ascienden hasta 4,5 mmol/l. Al mezclarse la columna de agua del mixolimnion en invierno los valores hipolimnéticos se uniformizan. La quemoclina coincide con las isolíneas de 4,5 y 5 mmol/l, que se sitúan entre los 18 y 19 m de profundidad a lo largo del año. En el monimolimnion se presentan concentraciones oscilantes de alcalinidad, con valores máximos en noviembre, diciembre y enero, y mínimos en septiembre. El lodo tiene concentraciones parecidas a las del monimolimnion durante todo el año.

### Laguna de Sisó

En general, las aguas de la laguna de Sisó tienen una mayor alcalinidad que el conjunto de las aguas de Banyoles III, alcanzando valores de 7,6 mmol/l en el fondo durante el verano. La alcalinidad total es debida en su mayor parte también al ión bicarbonato.

A lo largo del año, se observa una clara variación estacional (figura 3.41b). Durante el invierno la distribución es uniforme en la columna de agua, con valores medios alrededor de 6 mmol/l. En primavera hay un descenso brusco, alcanzándose los valores mínimos anuales (4,6 mmol/l). Durante el periodo de estratificación estival los valores medios son de 5 mmol/l en el epilimnion y superiores a 7 mmol/l en el hipolimnion. Por último, debido a la holomixis durante el otoño, la distribución vuelve a ser columnar con valores medios entre 5,5 y 6,8 mmol/l.

### Laguna de Vilà

En la laguna del Vilà (véase la tabla 3.9, apartado 3.3.1), aparece una distribución de la alcalinidad en profundidad parecida a la de Banyoles III, con un aumento brusco en la quemoclina.

Los valores mixolimnéticos oscilan entre 2,8 y 4,3 mmol/l. Al llegar al nivel de la quemoclina (5-6 m), la alcalinidad aumenta bruscamente hasta 8,8 mmol/l. No se aprecia una clara variación estacional. Los valores invernales son los más bajos del año.

### Laguna de Coromines y Negre 1

La alcalinidad también es muy elevada en estas lagunas de aguas poco sulfatadas (véase la tabla 3.10, apartado 3.3.1). En Coromines los valores oscilan entre 4,1 y 7,4 mmol/l, con los valores máximos en el fondo.

La alcalinidad de Negre 1 (véase la tabla 3.11) tiene valores parecidos a los de Coromines con máximos de 6,7 mmol/l en profundidad. En ambas lagunas no se aprecia variación estacional siendo sólo vertical.

### 3.3.9 Concentración de cationes

En el apartado 2.6.8 se han descrito los métodos de análisis de cationes (fotometría de llama y absorción atómica) en las muestras de agua.

### Banyoles III

En la tabla 3.12 se presentan las concentraciones a distintas profundidades de los cationes más importantes estudiados en Banyoles III durante dos periodos, de estratificación térmica y mezcla del mixolimnion.

Tabla 3.12 Distribución de la concentración de los cationes principales de la columna de agua de Banyoles III durante los periodos de estratificación térmica y mezcla del mixolimnion.

| Fecha    | P (m) | Ca<br>(mmol/l) | Na<br>(mmol/l) | Mg<br>(mmol/l) | K<br>(mmol/l) | Zn<br>( $\mu$ mol/l) | Fe<br>( $\mu$ mol/l) | Mn<br>( $\mu$ mol/l) | Sr<br>( $\mu$ mol/l) |
|----------|-------|----------------|----------------|----------------|---------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| 19.02.77 | 1     | 2,9            | 3,3            | 1,8            | 0,51          | 7,6                  | 0,53                 | 0,8                  | *                    |
|          | 5     | 5,2            | 1,3            | 1,4            | 0,51          | 0,9                  | 0,53                 | 0,7                  | -                    |
|          | 10    | 4,8            | 1,3            | 1,3            | 0,43          | 3,1                  | 0,36                 | 1,1                  | -                    |
|          | 15    | 4,9            | 2,6            | 1,4            | 0,43          | 4,6                  | 0,38                 | 1,8                  | -                    |
|          | 18    | 4,9            | 1,4            | 1,4            | 0,54          | 2,5                  | 0,72                 | 1,5                  | -                    |
|          | 20    | 8,5            | 2,7            | 2,1            | 0,43          | 7,6                  | 6,981                | 1,3                  | -                    |
|          | 22    | 8,0            | 1,4            | 1,7            | 0,72          | 3,1                  | 4,10                 | 1,1                  | -                    |
|          | 24    | 8,4            | 1,7            | 1,7            | 0,54          | 4,6                  | 4,10                 | 7,6                  | -                    |
|          | 25    | 9,8            | 2,1            | 1,9            | 0,56          | 4,6                  | 3,90                 | 10,0                 | -                    |
|          | 30    | 9,6            | 1,8            | 1,9            | 0,51          | 1,1                  | 37,10                | 4,6                  | -                    |
| 30.07.77 | 1     | 2,2            | 2,4            | 1,2            | 0,61          | 4,0                  | 1,29                 | 3,2                  | 40,9                 |
|          | 5     | 2,4            | 1,5            | 1,3            | 0,74          | 2,7                  | 0,05                 | 3,1                  | 45,9                 |
|          | 10    | 2,3            | 3,1            | 1,4            | 0,77          | 2,6                  | 0,05                 | 2,3                  | 49,1                 |
|          | 15    | 2,7            | 1,5            | 1,3            | 0,53          | 2,4                  | 0,05                 | 2,9                  | 52,5                 |
|          | 18    | 9,4            | 1,8            | 1,6            | 0,74          | 2,6                  | 4,20                 | 3,6                  | 80,2                 |
|          | 20    | 9,1            | 4,5            | 2,5            | 2,58          | 4,6                  | 2,20                 | 4,6                  | 88,1                 |
|          | 22    | 9,2            | 4,6            | 1,6            | 2,74          | 5,2                  | 0,00                 | 3,8                  | 88,1                 |
|          | 24    | 10,4           | 5,1            | 2,8            | 2,50          | 4,6                  | 0,00                 | 3,6                  | 87,8                 |
|          | 25    | 10,5           | 3,5            | 1,8            | 1,22          | 3,1                  | 1,60                 | 2,9                  | 113,0                |
|          | 30    | 11,1           | 1,3            | 1,8            | 0,77          | 3,1                  | 14,00                | 2,9                  | 110,0                |

\* -: no efectuado



En conjunto se aprecia que el catión más importante en concentración en la columna de agua de las diferentes masas estudiadas es el calcio, seguido del sodio, magnesio y potasio.

En profundidad se detecta un aumento general de las concentraciones de los cationes al llegar al nivel de la quemoclina. En cambio, la termoclina no es capaz de afectar visiblemente la concentración de los diferentes cationes. Comparando el conjunto de concentraciones de ambas épocas se observa un aumento generalizado en el periodo invernal respecto al de estratificación del calcio, zinc y hierro; se mantiene en concentraciones parecidas al magnesio, y disminuyen el sodio, potasio y manganeso.

Al llegar al lodo, el conjunto de cationes (medidos en el agua intersticial) disminuye ligeramente su concentración con respecto al monimolimnion. Las excepciones son el calcio y el hierro, mucho más abundantes en el agua intersticial del lodo que en el agua del monimolinion.

El calcio es, con mucho, el catión más abundante en el agua de Banyoles III, con valores de 2,2-2,7 mmol/l en el mixolimnion durante el verano y de 2,9-4,9 mmol/l en invierno. En el monimolimnion la concentración se mantiene constante en ambas épocas entre 8,5-10,4 mmol/l. En el lodo se dan los máximos absolutos, con valores entre 10,4 y 11,1 mmol/l.

El segundo catión en importancia es el sodio, con valores mixolimnéticos entre 1,3 y 3,1 mmol/l. En el monimolimnion se presentan valores entre 1,4 y 5,1 mmol/l y no obstante tiene tendencia a disminuir en el lodo (1,3-1,8 mmol/l).

El magnesio alcanza en el mixolimnion valores situados entre 1,2 y 1,4 mmol/l mientras que en el monimolimnion las concentraciones oscilan entre 1,6 y 2,8 mmol/l, que se mantienen en el lodo.

El zinc se encuentra a bajas concentraciones, siempre por debajo de los 10  $\mu\text{mol/l}$ . En el mixolimnion se detectan entre 0,9 y 7,6  $\mu\text{mol/l}$  y en el monimolimnion las concentraciones oscilan entre 2,5 y 7,6  $\mu\text{mol/l}$ .

El hierro es muy escaso en el agua de Banyoles III. En el mixolimnion oscila entre 0,05 y 1,29  $\mu\text{mol/l}$  y en el monimolimnion entre 9 y 7  $\mu\text{mol/l}$ . En cambio, en el lodo aumenta la concentración de hierro, entre 14-37  $\mu\text{mol/l}$  a los 30 m.

El manganeso es más abundante que el hierro en el agua de Banyoles III. En el mixolimnion oscila entre 0,7 y 3,2  $\mu\text{mol/l}$ . En invierno los valores máximos se presentan en el lodo (4,6-10  $\mu\text{mol/l}$ ).

Por último, el estroncio es relativamente abundante correlacionado con el calcio. Sigue la tendencia general a aumentar bruscamente a nivel de la quemoclina y en el lodo. En el mixolimnion la concentración oscila entre 41-52  $\mu\text{mol/l}$ . En el monimolimnion es más uniforme, entre 80 y 87  $\mu\text{mol/l}$  y en el lodo es de 110-113  $\mu\text{mol/l}$ .

### Laguna de Sisó

En la tabla 3.13 se presentan las concentraciones de los diferentes cationes estudiados durante los periodos de estratificación térmica y de mezcla.

En conjunto, las concentraciones de calcio, zinc, hierro y manganeso también tienden a ser superiores en invierno (periodo de mezcla). No se detecta una influencia de la termoclina sobre la concentración de los cationes. De nuevo el calcio es el elemento más abundante oscilando entre 6,8 y 10,2 mmol/l.

El magnesio se mantiene entre 1,6 y 2,1 mmol/l y el sodio entre

Tabla 3.13 Distribución de la concentración de los cationes principales durante los periodos de estratificación térmica y mezcla de la columna de agua de la laguna de Sisó.

| Fecha    | P(m) | Ca<br>(mmol/l) | Na<br>(mmol/l) | Mg<br>(mmol/l) | K<br>(mmol/l) | Zn<br>( $\mu$ mol/l) | Fe<br>( $\mu$ mol/l) | Mn<br>( $\mu$ mol/l) | Sr<br>( $\mu$ mol/l) |
|----------|------|----------------|----------------|----------------|---------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| 19.02.77 | 0    | 10,2           | 1,2            | 2,1            | 1,6           | 13,1                 | 125,0                | 0,18                 | *                    |
|          | 0,5  | 10,2           | 1,2            | 2,1            | 1,6           | 13,0                 | 125,1                | 0,19                 | -                    |
|          | 1    | 10,2           | 1,2            | 2,0            | 1,4           | 13,1                 | 125,5                | 0,18                 | -                    |
|          | 5    | 9,3            | 1,3            | 1,7            | 1,5           | 9,6                  | 138,0                | 0,18                 | -                    |
|          | 10   | 8,1            | 1,5            | 1,8            | 1,4           | 4,4                  | 139,5                | 0,50                 | -                    |
| 11.06.77 | 0    | 6,8            | 2,3            | 1,6            | 1,1           | 2,1                  | 0,8                  | 0                    | 70,5                 |
|          | 0,5  | 7,3            | 2,1            | 1,7            | 1,0           | 2,1                  | 1,4                  | 0                    | 74,4                 |
|          | 1    | 7,4            | 2,1            | 1,7            | 1,0           | 2,1                  | 0,0                  | 0                    | 82,4                 |
|          | 5    | 7,2            | 2,1            | 1,6            | 1,0           | 2,1                  | 0,0                  | 0                    | 81,2                 |
|          | 10   | 6,8            | 2,0            | 1,6            | 0,8           | 2,1                  | 1,9                  | 0                    | 83,3                 |

\* -: no efectuado.

1,2 y 2,3 mmol/l. El potasio se sitúa entre 0,8 y 1,6 mmol/l y el zinc entre 2,1 y 13,1 mmol/l.

Durante el periodo de estratificación no se detectan prácticamente hierro y manganeso y, durante el periodo de mezcla, aumentan hasta 139  $\mu\text{mol/l}$  (hierro) y 0,5  $\mu\text{mol/l}$  (manganeso) en el fondo.

El estroncio alcanza concentraciones superiores a las del mixolimnion de Banyoles III y muy parecidas a las del monolimnion. Oscilan entre 70,5 y 83,3  $\mu\text{mol/l}$ .

### 3.4 Parámetros biológicos

#### 3.4.1 Identificación de los microorganismos más frecuentes en las comunidades estudiadas

En el apartado 2.7.3 han sido descritas las técnicas de identificación empleadas para los distintos grupos de microorganismos.

En el caso de las bacterias fotosintéticas, grupo objeto de estudio intensivo en la presente Memoria, se emplearon criterios morfológicos y bioquímicos (composición de pigmentos), tanto bacterioclorofilas como carotenoides específicos .

En las tablas 3.14, 3.15 y 3.16 se presentan las especies de bacterias fotosintéticas aisladas y su distribución en los lagos estudiados. En cuanto a este último punto, es de destacar que todas las especies de bacterias fotosintéticas no se encuentran en todos los ambientes anaerobios estudiados. Así, Chromatium minus (Chromatiaceae) se presenta en números muy elevados en las lagunas de Vilà y Sisó, en números bajos en Banyoles III y está ausente en Coromines y Negre 1. Es de señalar que la presencia de C. minus en números elevados siempre está en relación con concentraciones medias de sulfhídrico (entre 20-60 mg/l, aproximadamente), concentraciones que se detectan raramente en las lagunas de Sant Miquel de Campmajor (Coromines y Negre 1), donde es frecuente Thiopedia rosea, que no resiste concentraciones elevadas de sulfhídrico en el medio.

La especie Thiocystis violacea, más resistente al sulfhídrico, tan sólo ha sido detectada, en número bajos, en Sisó, Vilà y Coromines y en mayor número en Negre 1.

Los representantes aislados de la familia Chlorobiaceae son más numerosos. La especie más frecuente en Sisó, Banyoles III y Vilà es Chlorobium phaeobacteroides.

Tabla 3.14 Caracterización de las especies de Chromatiaceae aisladas e identificadas en las masas de agua estudiadas.

| Especie                    | Tamaño        |              |                            | Carotenoides | Bacterio-clorofila principal | Color suspensión celular | Vacuolas de gas | Motilidad | Presente en:                        |
|----------------------------|---------------|--------------|----------------------------|--------------|------------------------------|--------------------------|-----------------|-----------|-------------------------------------|
|                            | Longitud (µm) | Anchura (µm) | Volumen (µm <sup>3</sup> ) |              |                              |                          |                 |           |                                     |
| <u>Chromatium minus</u>    | 2,83          | 2,27         | 8,39                       | Okenona      | Bclor <u>a</u>               | rosado                   | -               | +         | Banyoles, Sisó, Vilà                |
| <u>Thiopedia rosea</u>     | 2,0           | 2,0          | 4,1                        | Okenona      | Bclor <u>a</u>               | púrpura                  | +               | -         | Negre l                             |
| <u>Thiocystis violacea</u> | 2,5           | 2,5          | 8,1                        | Rodopinal    | Bclor <u>a</u>               | púrpura-violeta          | -               | +         | Sisó, Vilà<br>Coromines<br>Negre l. |

Tabla 3.15 Caracterización de las especies de Chlorobiaceae aisladas o identificadas en las masas de agua estudiadas.

| Especie                            | Tamaño        |              |                            | Carotenoide principal | Bacterio-clorofila principal | Color de la suspensión celular | Vacuolas de gas | Motilidad | Presente en:               |
|------------------------------------|---------------|--------------|----------------------------|-----------------------|------------------------------|--------------------------------|-----------------|-----------|----------------------------|
|                                    | Longitud (µm) | Anchura (µm) | Volumen (µm <sup>3</sup> ) |                       |                              |                                |                 |           |                            |
| <u>Chlorobium phaeobacteroides</u> | 2,01          | 0,61         | 0,53                       | Isorrenierateno       | Bclor e                      | marrón                         | -               | -         | Banyoles III<br>Sisó, Vilà |
| <u>Chlorobium limicola</u>         | 2,53          | 0,76         | 1,03                       | Clorobacteno          | Bclor d                      | verde                          | -               | -         | Coromines<br>Negre 1       |
| <u>Pelodictyon clathratiforme</u>  | 1,42          | 0,55         | 0,29                       | Clorobacteno          | Bclor c                      | verde                          | +               | -         | Coromines<br>Negre 1 Sisó* |
| "Chlorochromatium aggregatum"      | ? **          | ?            | ?                          | ?                     | ?                            | ?                              | -               | +         | Coromines<br>Negre 1       |

\* En Sisó sólo ocasionalmente en verano 1979.

\*\* Consorcio formado por varias células.

Tabla 3.16 Caracterización de las especies de Rhodospirillaceae aisladas en las masas de agua estudiadas.

| Especie                           | Tamaño                     |                           | Carotenoides | Bacterio-clorofila principal | Color del cultivo | Motilidad       | Aislada en: |                                 |
|-----------------------------------|----------------------------|---------------------------|--------------|------------------------------|-------------------|-----------------|-------------|---------------------------------|
|                                   | Longitud ( $\mu\text{m}$ ) | Anchura ( $\mu\text{m}$ ) |              |                              |                   |                 |             | Volumen ( $\mu\text{m}^3$ )     |
| <u>Rhodospirillum</u>             |                            |                           |              |                              |                   |                 |             |                                 |
| <u>tenuis</u>                     | 3,93                       | 0,30                      | 0,27         | Licopeno-rodopinal           | Bclor a           | marrón-amarillo | +           | Sisó, Vilà, Coromines y Negre 1 |
| <u>Rhodomicrobium vannielli</u>   | 0,96                       | 0,70                      | 0,28         | Espiriloxantina              | Bclor a           | marrón-amarillo | ±           | Sisó, Vilà, Coromines y Negre 1 |
| <u>Rhodopseudomonas palustris</u> | 1,46                       | 0,62                      | 0,38         | Espiriloxantina              | Bclor a           | marrón-rojizo   | +           | Sisó, Vilà, Coromines, Negre 1  |
| <u>Rhodopseudomonas capsulata</u> | 2,07                       | 0,62                      | 0,56         | Esferoidenona                | Bclor a           | amarillo        | +           | Sisó, Vilà, Coromines y Negre 1 |



El resto de especies de Chlorobiaceae citadas en la tabla 3.15 han sido aisladas con frecuencia en Negre 1 y Coromines, aunque la más frecuente en ambos lagos es Chlorobium limicola.

Los representantes de la familia Rhodospirillaceae no se han detectado nunca en números elevados; en cambio es muy fácil aislarlos de estos medios acuáticos, ya que, precisamente por su gran versatilidad metabólica, crecen fácilmente en medios donde se va perdiendo paulatinamente el sulfhídrico.

#### Bacterias sulfatorreductoras

Tan sólo se ha identificado y aislado una especie del género Desulfovibrio, D. desulfuricans que es capaz de crecer con ácido málico a diferencia de otra especie parecida, D. vulgaris.

#### Bacterias heterotróficas

No se han llevado a cabo pruebas para la identificación de bacterias heterotróficas presentes en la columna de agua de los lagos estudiados (Park 1977). Estas bacterias en el lago de Banyoles y Vilà han sido estudiadas en nuestro laboratorio por Casas (1978).

#### Microorganismos eucarióticos

En los ambientes anaerobios con predominancia de bacterias fotosintéticas se detectaron escasos representantes eucarióticos. En cuanto a los protozoos, es interesante notar la presencia de Stentor coeruleus, el cual está directamente relacionado con la presencia de las bacterias de las que se alimenta; en sus vacuolas citoplasmáticas se observa gran número de células de Chromatium y Chlorobium. Fueron detectados en Banyoles III y Sisó, pero tam-

bién los observamos, junto a grandes números de bacterias fotosintéticas, en el lago de Montcortés (Pirineo de Lérida), formando poblaciones importantes.

También con cierta frecuencia aparecieron Euglenales (Euglena spp) en la laguna de Sisó, principalmente en las épocas con oxígeno en superficie, donde eran dominantes.

#### 3.4.2 Recuento de bacterias fotosintéticas

Al efectuar la enumeración directa de las bacterias fotosintéticas se aprovechó su diversidad morfológica para contar el número total en las poblaciones naturales con microscopía óptica. Estas poblaciones tienen, además, la peculiaridad de presentarse en comunidades de elevada densidad y escasa diversidad específica, de tal manera que se pueden contar y distinguir entre sí las poblaciones de Chromatium y Chlorobium únicamente por su morfología y tamaño.

Obviamente, es muy difícil distinguir entre sí las diferentes especies de Chlorobium en el recuento directo sobre filtros de membrana. Así pues, en los recuentos se acumulan los individuos de todas las especies de Chlorobium presentes. De todas formas, mediante estudios de observación efectuados con el microscopio electrónico de transmisión y de barrido (Esteve et al. 1980) puede apreciarse que más del 95% del número total de la población de Chlorobium pertenece a una sola morfología bacilar, la cual tras los análisis bioquímicos de los aislamientos, se identificó como Chlorobium phaeobacteroides.

Para distinguir entre Chlorobium y las bacterias heterotróficas se empleaba la diferente reacción al método de tinción entre ambos grupos. Chlorobium (véase el apartado 2.7.1) permanece de

un color verde pálido al teñir con fucsina y las bacterias heterotróficas adquieren el típico color rosado.

En el caso de Banyoles III prácticamente toda la población de bacterias fotosintéticas pertenece a Chlorobium phaeobacteroides, con excepción de los cortos periodos donde además se presenta Chromatium minus que, por otra parte, se distingue perfectamente de la anterior por su tamaño y tinción rosada típica. Esta especie, es con mucho la mayoritaria entre las Chromatiaceae en todas las lagunas donde se presenta, Sisó, Vilà y Banyoles III.

### Banyoles III

En las figuras 3.42a y 3.42b se presenta, en perspectiva, la distribución del número total de las tres poblaciones bacterianas presentes en la columna de agua de Banyoles III; las bacterias heterotróficas, las sulfobacterias rojas (Chromatium minus) y las sulfobacterias verdes (Chlorobium phaeobacteroides) durante los años 1977 y 1978.

Durante 1977, la distribución de C. phaeobacteroides alcanza sus máximos poblacionales a partir de finales de invierno hasta finales de mayo, con valores máximos entre  $5 \times 10^6$  y  $1,2 \times 10^7$  cél/ml. A partir de junio disminuyen drásticamente con valores entre  $6 \times 10^5$  y  $3 \times 10^6$  cél/ml. Es patente la distribución anisotrópica de estas poblaciones en la columna de agua de esta cubeta meromíctica de Banyoles. También es de destacar que los mínimos poblacionales se presentan durante el verano y otoño, épocas con máximos de intensidad lumínica en superficie. Otro hecho interesante es la ascensión de la población de Chlorobium en otoño, repartiéndose entre los 13 y 24 m. Por último, la población de C. minus, durante 1977, sólo se presentó en números bajos en octubre-noviembre, con máximos

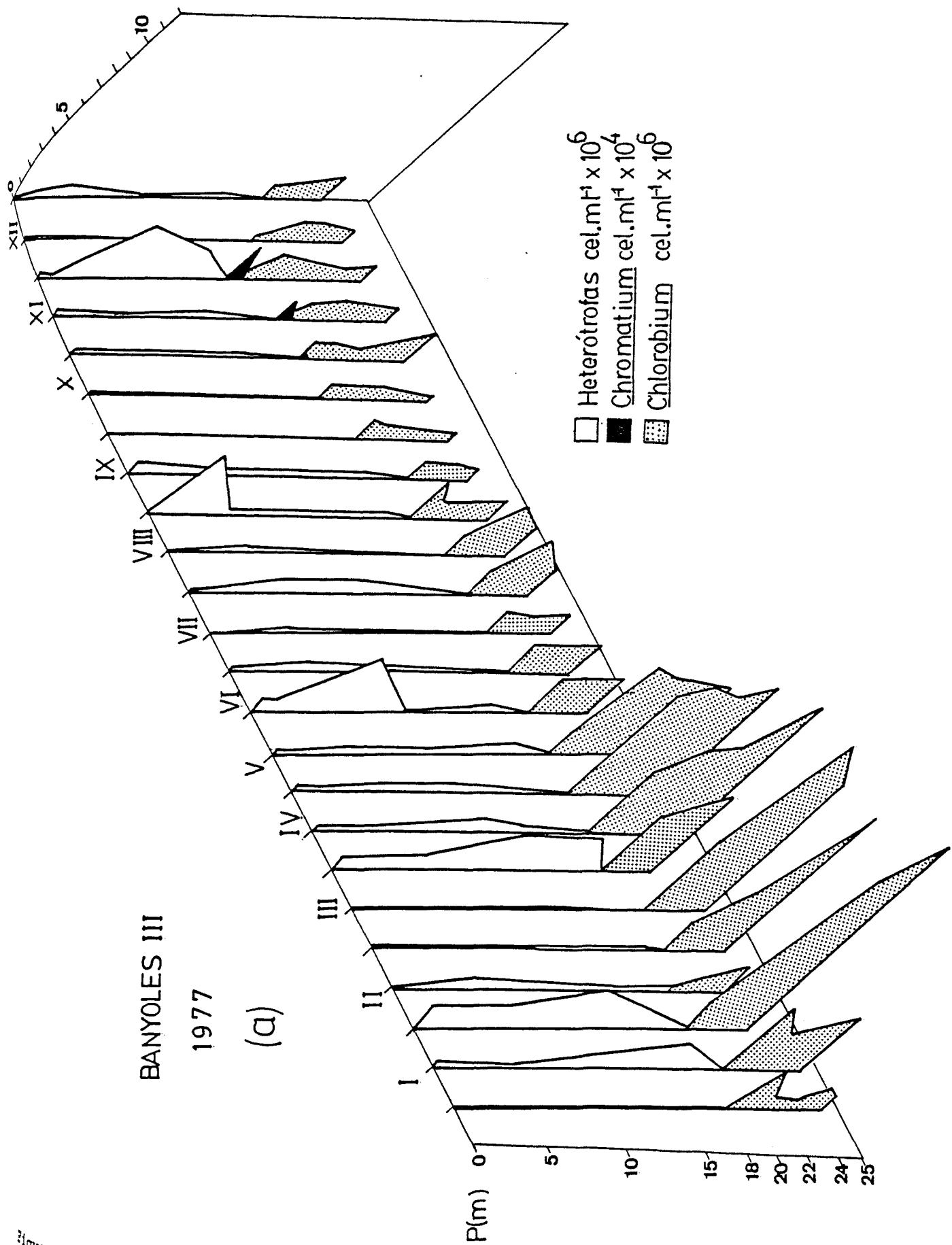


Figura 3.42a Variaciones estacionales de los números totales de las poblaciones bacterianas en Banyoles III (Heterótrofos, *Chlorobium phaeobacteroides* y *Chromatium minus*) durante 1977.

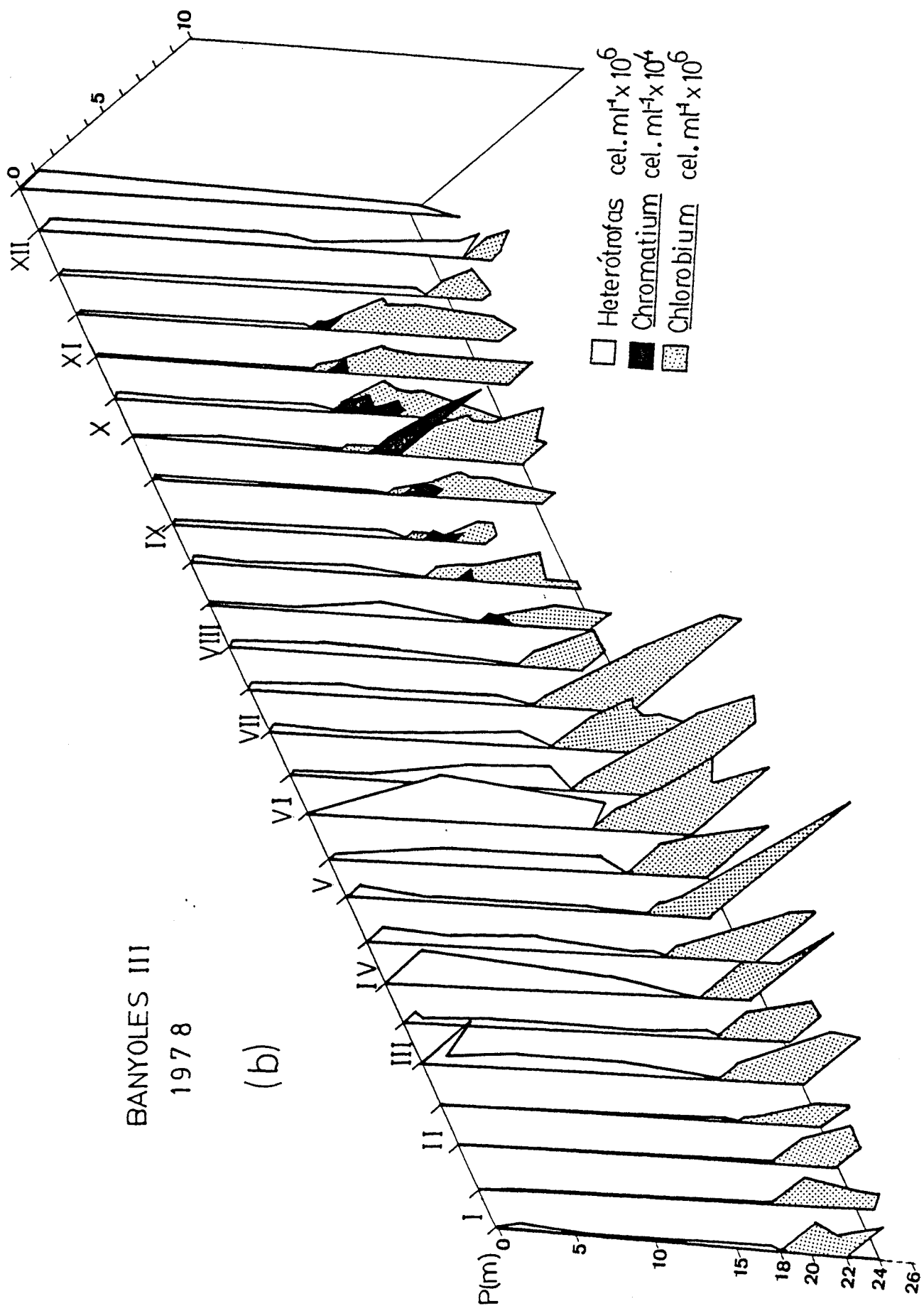


Figura 3.42b Variaciones estacionales de los números totales de las poblaciones bacterianas de Banyoles III (Heterótrofos, *Chlorobium phaeobacteroides*, y *Chromatium minus*) durante 1978.

de  $1,93 \times 10^4$  cél/ml. Esta población siempre se encuentra en las cotas más altas de la columna de agua que tiene todavía sulfhídrico.

En la figura 3.42b se representan en perspectiva los valores de estas mismas poblaciones durante 1978. Esencialmente, la distribución bioanisotrópica se mantiene a lo largo de la columna de agua. No obstante, durante 1978 los números máximos se presentan con un desfase respecto a 1977. Entre abril y julio 1978 aparecen los máximos absolutos de Chlorobium,  $1,79 \times 10^6$  cél/ml. De nuevo la población disminuye drásticamente en verano, pero esta vez desde agosto a principios de octubre, con mínimos de  $1,18 \times 10^6$  cél/ml. Durante el otoño los valores aumentan ligeramente hasta  $3,53 \times 10^6$  cél/ml. En este caso también asciende la población durante esta época, alcanzándose la cota máxima de los 13 m como en el año anterior. En invierno, los valores del número total descienden hasta completar de nuevo el ciclo. Es de señalar que durante los meses de diciembre 1978-febrero de 1979 se perdió la estratificación química (véase el apartado 3.2.5) observándose un paulatino descenso en profundidad de la población de C. phaeobacteroides llegándose a alcanzar como cota más profunda los 32 m hasta desaparecer. La población reapareció durante el mes de marzo y se mantuvo durante el resto de 1979.

La población de C. minus apareció durante el mes de agosto de 1978 y se mantuvo en cotas altas (13-15 m) hasta finales de noviembre. Los valores máximos se alcanzaron en octubre con  $8,5 \times 10^5$  cél/ml. Hay que remarcar que C. minus tan sólo aparece en Banyoles III cuando el sulfhídrico asciende por encima de la quemoclina (18 m) hasta llegar en este caso a los 13 m de profundidad.

### Laguna de Sisó

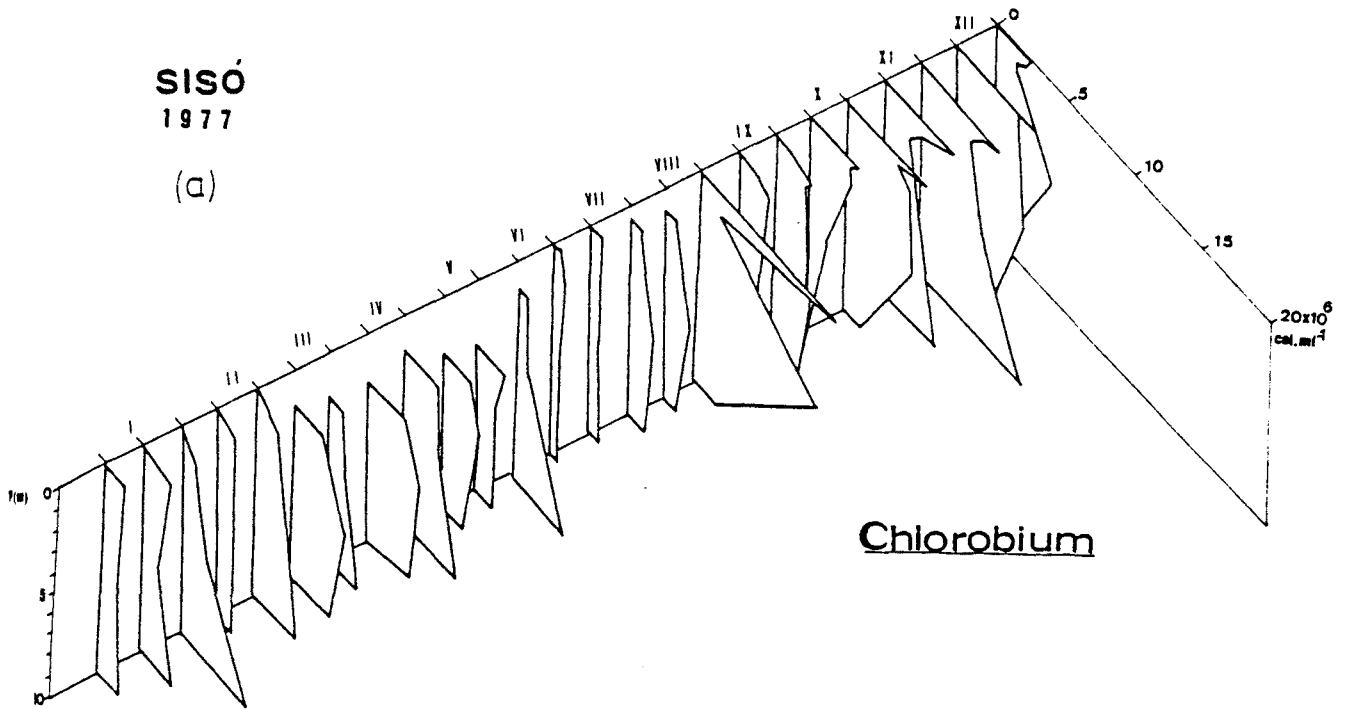
En esta laguna anóxica las dos poblaciones predominantes pertenecen a Chlorobium phaeobacteroides y Chromatium minus. La dinámica de la población de Chlorobium se presenta en las figuras 3.43a y 3.43b, donde se aprecia en perspectiva la evolución espacio-temporal de los números totales.

Durante 1977, C. phaeobacteroides (figura 3.43a) se distribuye a lo largo de toda la columna de agua del Sisó, excepto durante un corto periodo cerca de la superficie (entre 0 y 3 m), como consecuencia de la aparición de oxígeno en el agua desde marzo a junio. Los máximos poblacionales se presentan en este año durante el otoño y principios de invierno, con valores absolutos de  $9,83 \times 10^6$  cél/ml a 0,5 m en septiembre. Los valores máximos de la población en un momento determinado suelen encontrarse cercanos a la superficie y en ocasiones hasta la misma superficie y, además, cerca del fondo con una distribución doble. También se repite el fenómeno de Banyoles III, ya que durante el verano se presentan los valores mínimos de la población a pesar de ser el periodo con mayor intensidad de luz incidente. En este caso, durante el invierno de 1977, los números de C. phaeobacteroides no eran elevados sino que estaban comprendidos entre los máximos de otoño y los mínimos de verano.

Durante 1978 (figura 3.43b) la población de Chlorobium sigue una dinámica parecida a la de 1977 pero con valores medios más elevados. Los valores invernales y los de primavera hasta junio son altos, y también lo son a partir de octubre. Por lo tanto, los valores mínimos se detectan entre julio y septiembre. El valor máximo absoluto durante este año fue de  $1,43 \times 10^7$  cél/ml a 0,5 m en diciembre.

SISÓ  
1977

(a)



SISÓ  
1978

(b)

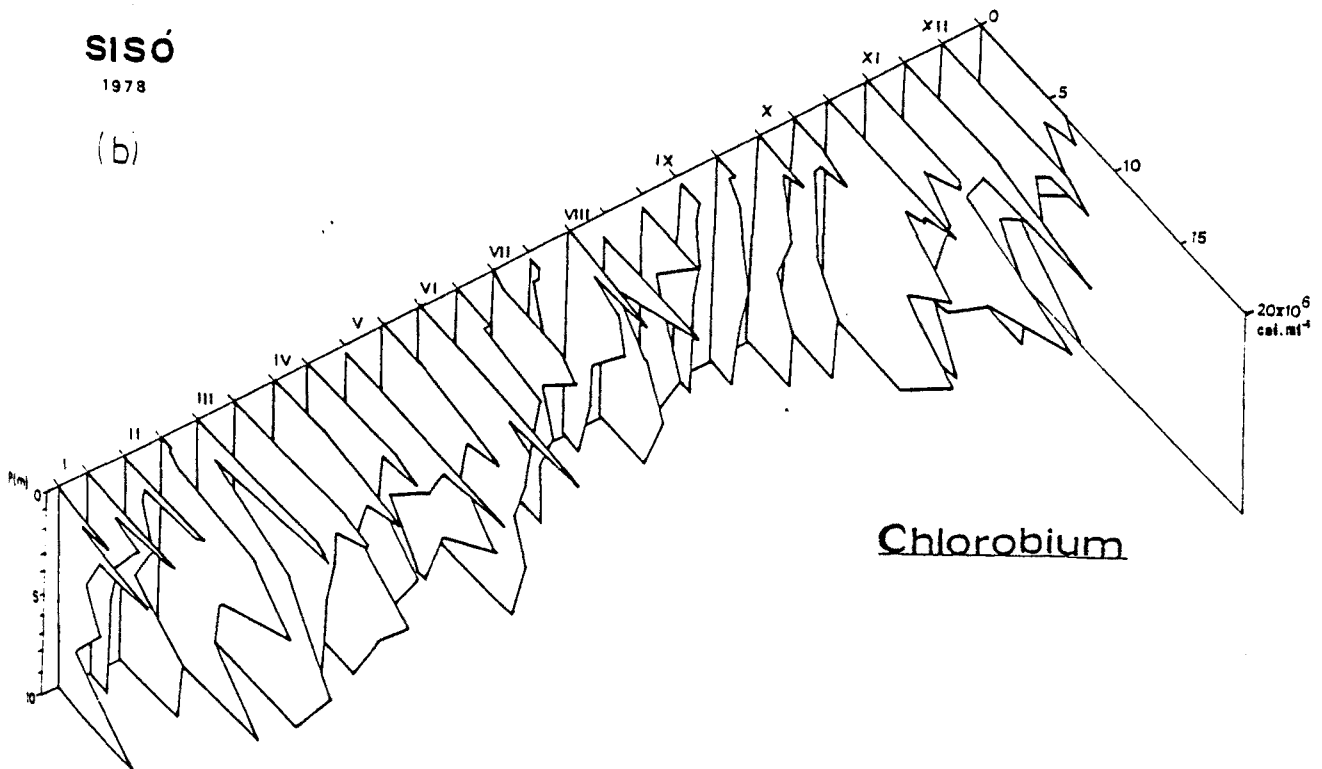


Figura 3.43 Variaciones estacionales de los números totales de Chlorobium y phaeobacteroides en la laguna de Sisó durante (a) 1977 y (b) 1978.



La población de C. phaeobacteroides ocupaba toda la columna, a excepción de la parte cercana a la superficie (0-1 m de profundidad) en agosto-septiembre, debido a la presencia de agua con oxígeno. El resto del año siempre alcanzaba la superficie.

En las figuras 3.44a y 3.44b se presenta la dinámica de la población de C. minus en 1977 y 1978, en la columna de agua. En 1977 (figura 3.44a) se presentan valores elevados a lo largo de prácticamente todo el año, hasta el mes de septiembre, donde disminuye drásticamente el número total de células. El valor máximo absoluto se alcanzó en agosto a 1 m de profundidad, con  $3,4 \times 10^6$  cél/ml. También en este caso, entre los meses de marzo a junio, la población desciende hasta 1-3 m de profundidad debido de nuevo a la presencia de oxígeno en las aguas superficiales.

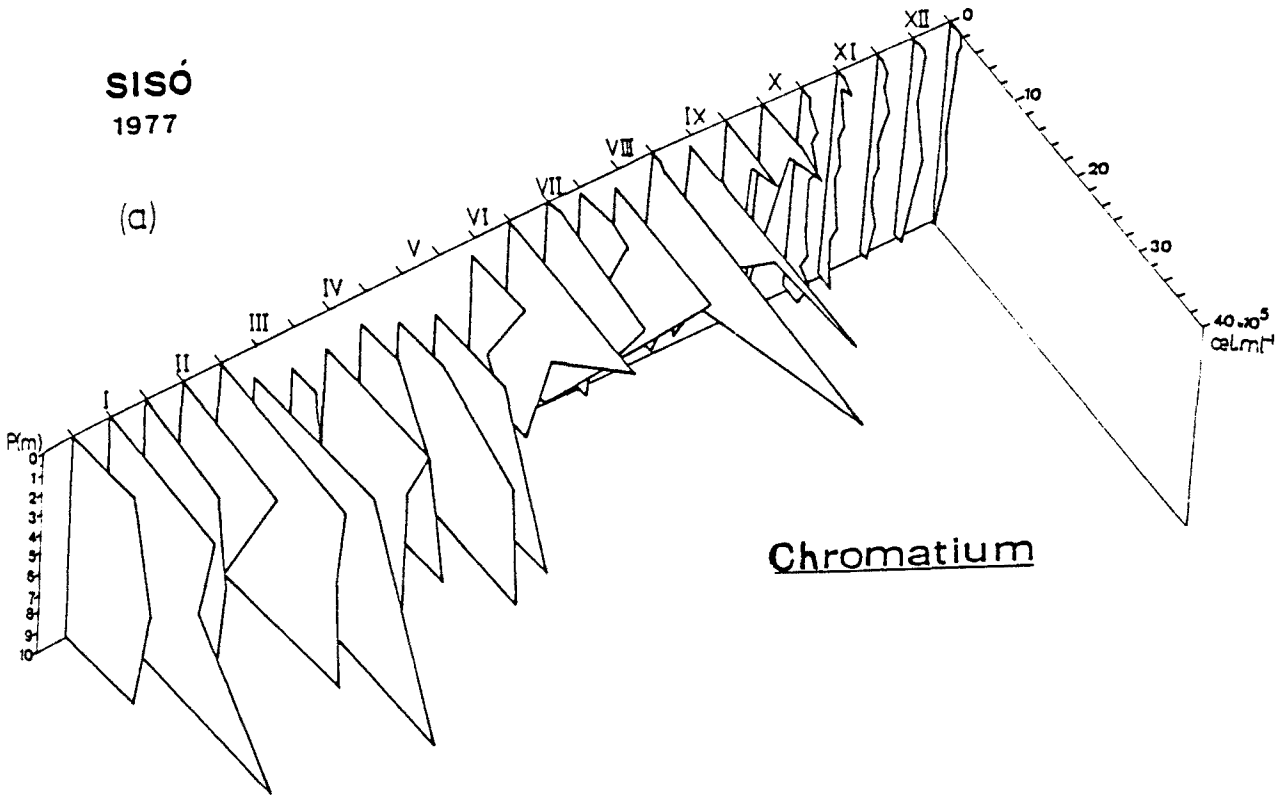
En la figura 3.44b se aprecia la dinámica poblacional de C. minus durante 1978. Continuando con los números bajos invernales, esta situación se mantiene hasta finales de abril, cuando de nuevo empieza a aumentar, con la característica interesante de formar láminas muy finas (0,2-1 m de espesor), cerca de la superficie. Es durante el periodo comprendido entre mayo y septiembre cuando se alcanzaron los valores máximos ( $2,27 \times 10^6$  cél/ml).

A partir de finales de septiembre, disminuye de nuevo bruscamente la población hasta alcanzar los valores invernales (entre  $5 \times 10^4$  y  $3 \times 10^5$  cél/ml).

En ambos años, y a excepción del invierno de 1977, la distribución de C. minus en la columna de agua se caracteriza por la presencia masiva de células en láminas próximas a la superficie. Este tipo de distribución claramente asimétrica tiene mucha importancia para explicar los procesos de competencia por la luz existente entre las poblaciones de C. minus y C. phaeobacteroides.

SISÓ  
1977

(a)



SISÓ  
1978

(b)

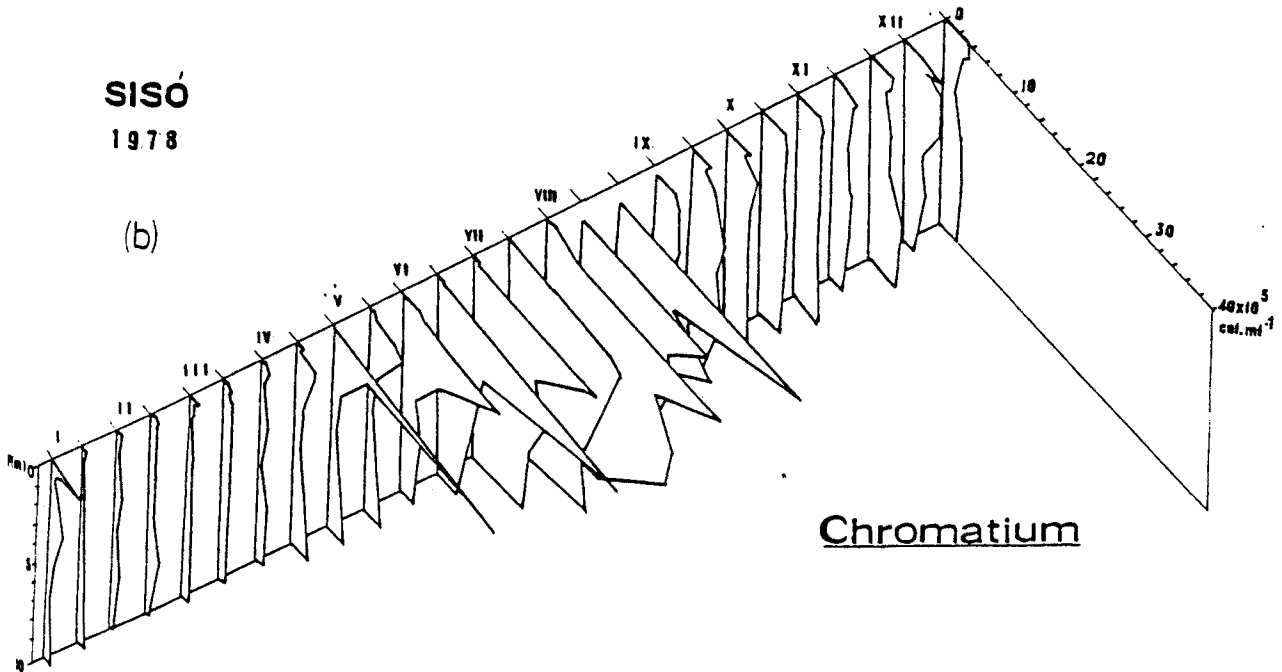


Figura 3.44 Variaciones estacionales de los números totales de Chromatium en la laguna de Sisó durante (a) 1977 y (b) 1978.

El invierno 1977-1978 fue anómalo por presentar una distribución de Chromatium minus en toda la columna de agua, a diferencia de los inviernos siguientes, donde predominaba C. phaeobacteroides. Así pues, se observó un fenómeno interesante de aguas rojas en superficie, ya descrito en la literatura (Forti 1932, Devèze & Faubel 1966, Cooper 1963). En este caso, el desarrollo de C. minus en toda la columna hasta la superficie (véase el apartado 4.3) sólo puede explicarse por las bajas concentraciones de sulfhídrico presentes ( $< 30$  mg/l) durante el tiempo que duró el fenómeno (2 meses) probablemente debido a una disminución del flujo de agua y, por consiguiente, del aporte de sulfatos.

#### Laguna de Vilà

La laguna de Vilà se caracteriza por ser poco profunda y meromíctica. Este hecho nos permite comparar la dinámica de dos masas de aguas meromícticas cercanas pero con la quemoclina situada a distinta profundidad (18-20 m en Banyoles III y 4-5 m en Vilà). En el caso de Vilà se presentan también las mismas comunidades que en Banyoles III y Sisó, es decir, C. minus y C. phaeobacteroides como poblaciones mayoritarias.

La dinámica anual de C. minus en Vilà (figura 3.45a) se caracteriza por grandes oscilaciones poblacionales y por una disposición laminar durante los periodos de gran densidad poblacional. Estos se presentan desde finales de primavera (mayo) hasta mediados de otoño (octubre), con máximos absolutos el 28 de septiembre de  $1,2 \times 10^6$  cél/ml. Los mínimos poblacionales se presentan entre noviembre y abril.

La población de Chlorobium (fig. 3.45 b) es prácticamente complementaria a la de Chromatium. El periodo de máxima densidad se

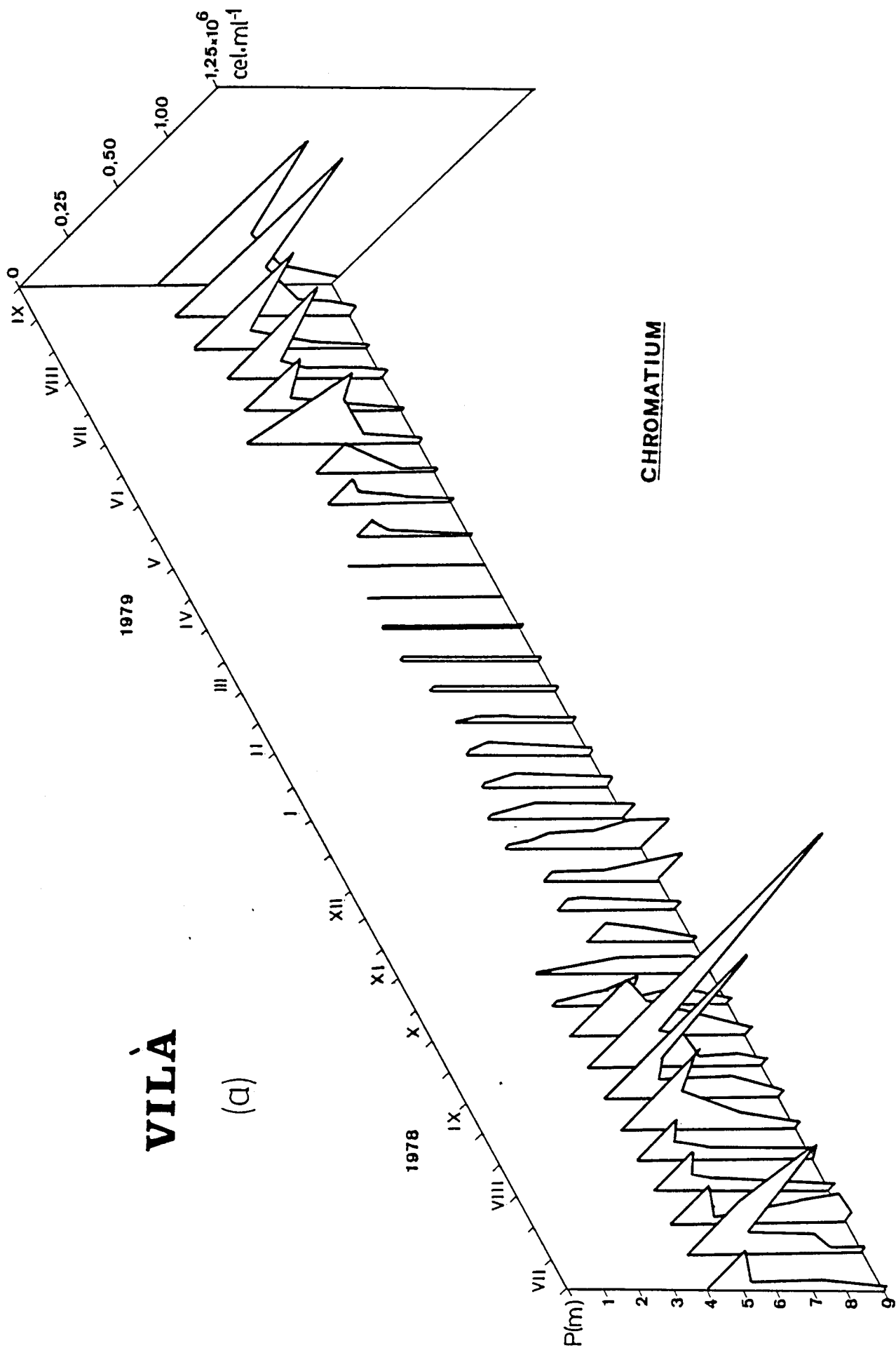


Figura 3.45a Variaciones estacionales de los números totales de Chromatium minus (julio 1978 - septiembre 1979) en la laguna de Vilà.

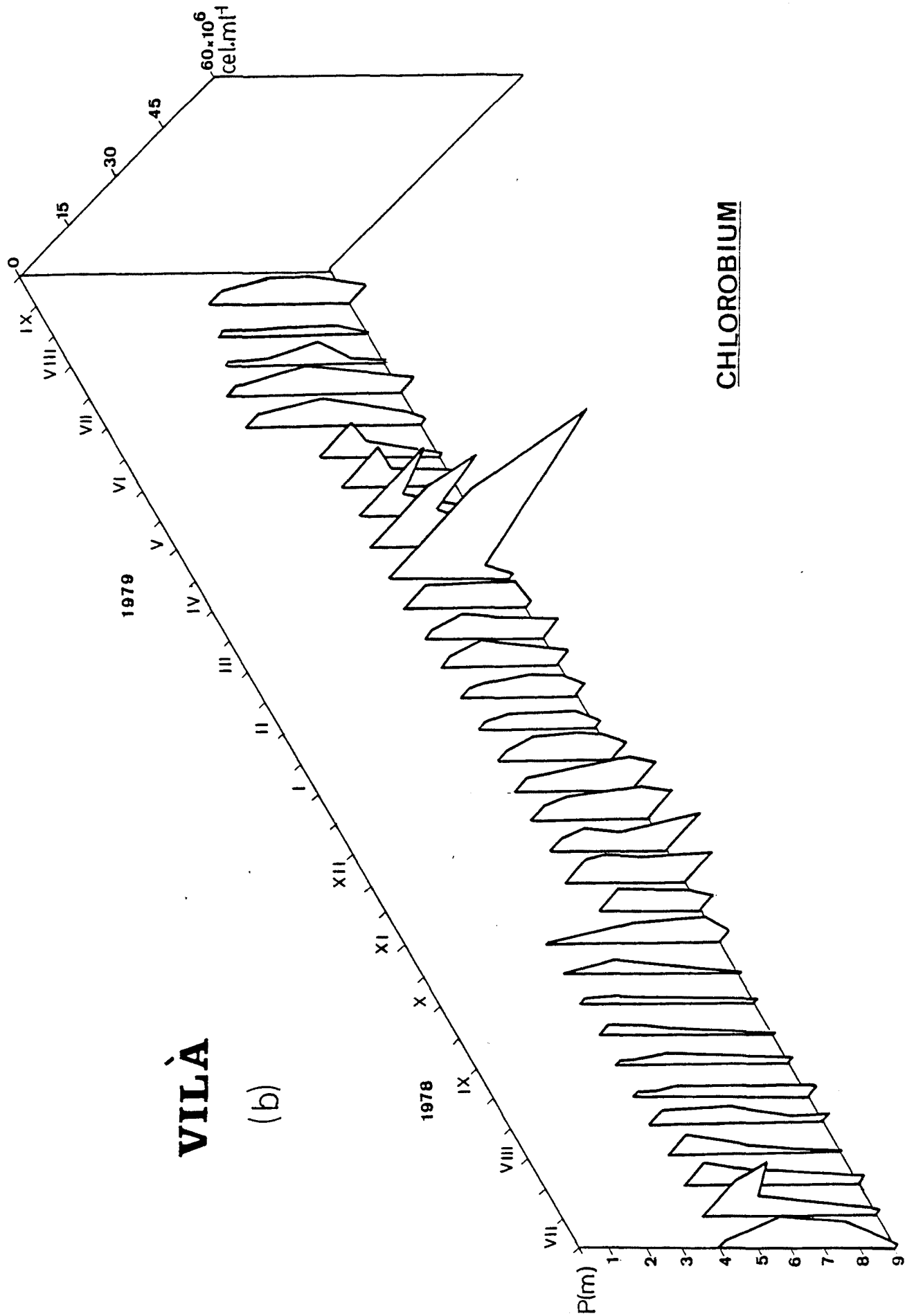


Figura 3.45b Variaciones estacionales de los números totales de Chlorobium phaeobacteroides (julio 1978 - septiembre 1979) en la laguna de Vilà.

extiende desde noviembre 1978 hasta junio 1979, con los máximos en abril 1979 ( $5,2 \times 10^7$  cél/ml). En este caso la población se presenta más uniforme en profundidad, con excepción de la primavera de 1979, donde se presentó una densa capa de 2 m de espesor entre 4 y 6 m de profundidad.

#### Laguna de Coromines

La única población dominante de bacterias fotosintéticas a lo largo del año es la de Chlorobium limicola (figura 3.46a), presente sobre todo en el fondo de la laguna detectándose a partir de los 2-3 m de profundidad. Las densidades máximas se presentan en primavera hasta julio con valores máximos en abril ( $2,1 \times 10^7$  cél/ml). Después de densidades mínimas relativas en septiembre, reaparecen máximos secundarios en octubre. La población prácticamente desaparece a partir de noviembre en el momento de mezcla vertical. Estos valores mínimos se mantienen durante el invierno hasta reaparecer de nuevo en primavera.

#### Laguna Negre 1

En la figura 3.46b se presenta la dinámica de la población bacteriana fotosintética mayoritaria (Chlorobium limicola). La dinámica es parecida a la de Coromines, con valores totales inferiores. Los máximos se presentan entre marzo y agosto, para descender durante septiembre. La población aumenta de nuevo durante octubre y desaparece prácticamente en invierno hasta la primavera siguiente. Los valores máximos se presentaron en julio de 1978 ( $1,2 \times 10^7$  cél/ml).

A pesar de ser C. limicola la población mayoritaria, las condiciones ambientales (generalmente bajas concentraciones de sulfhídrico, 8 mg/l) especiales de esta laguna, permiten la presencia de al-

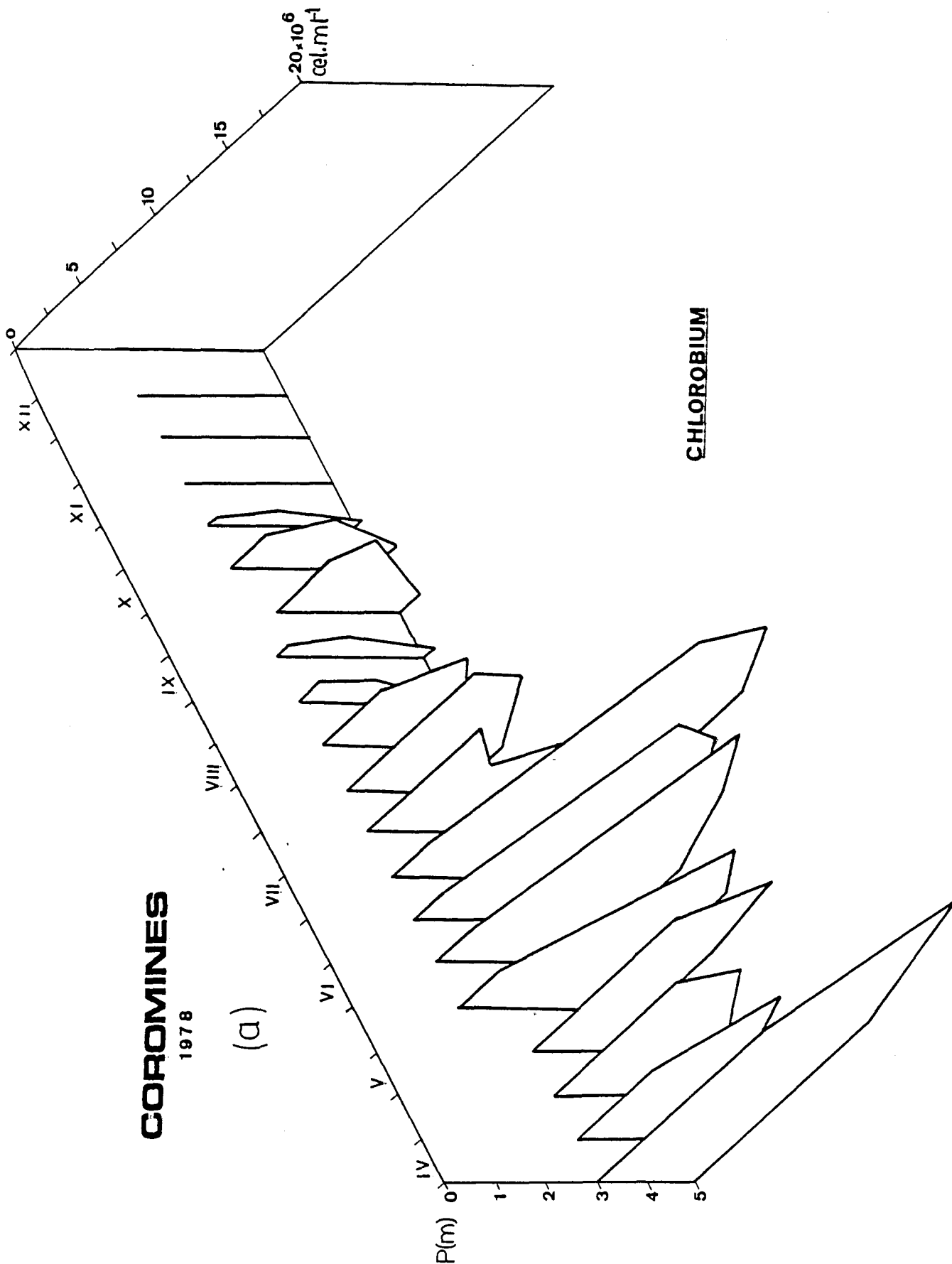


Figura 3.46a Variaciones estacionales de los números totales de Chlorobium limicola en la laguna de Coromines ( abril-diciembre 1978).

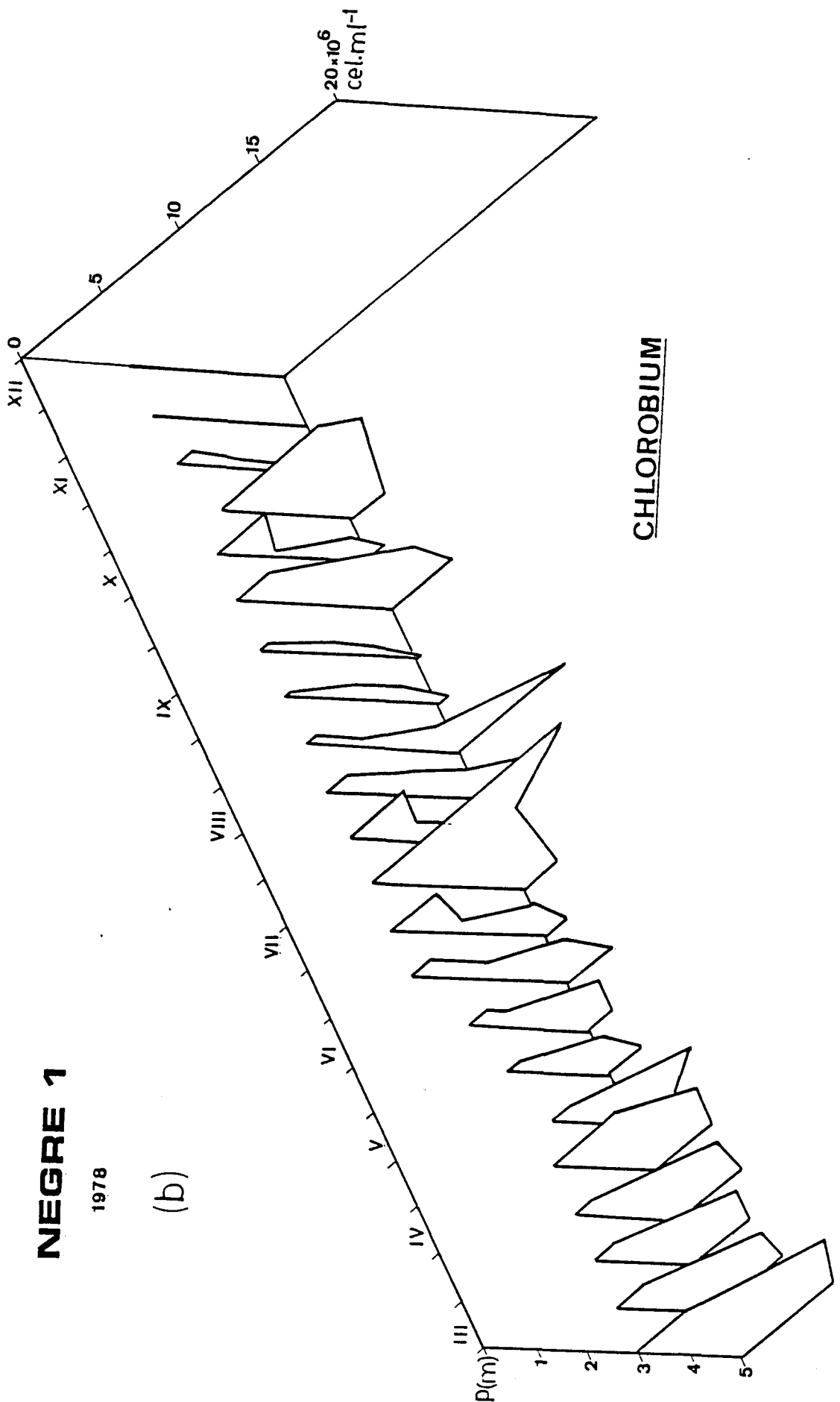


Figura 3.46b Variaciones estacionales de los números totales de Chlorobium limicola en Negre 1 (marzo diciembre 1978).



gunas especies de Chromatiaceae (más sensibles al sulfhídrico y que sólo se presentan en esta laguna), como Thiopedia rosea y Thiocystis violacea. En la figura 3.47 se aprecia la distribución en profundidad (en agosto 1978) de las tres poblaciones citadas, así como las concentraciones de  $O_2$  y  $H_2S$  y la distribución de la temperatura.

### 3.4.3 Biomasa bacteriana

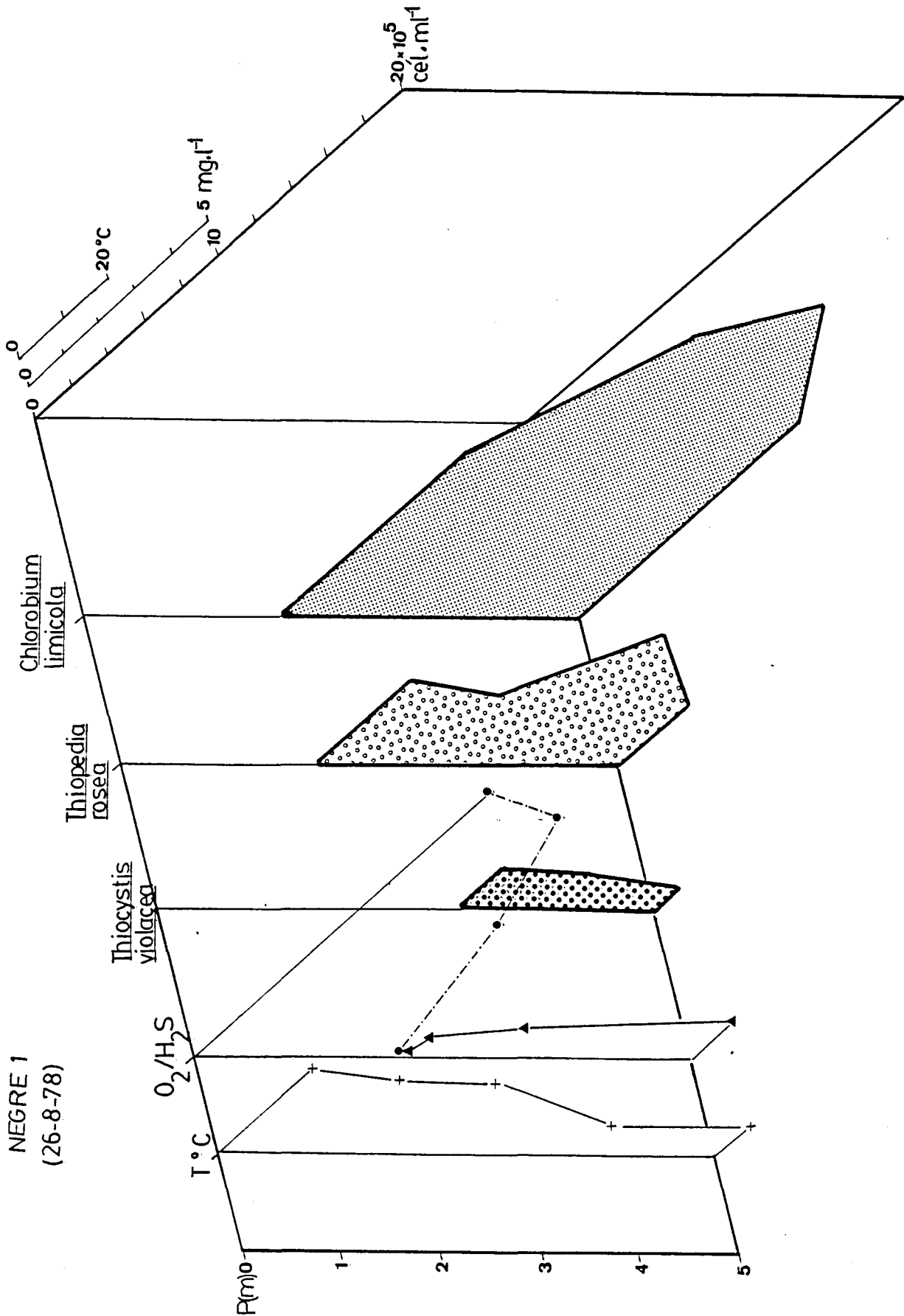
La biomasa ha sido determinada a partir del recuento directo según la fórmula (véase el apartado 2.7.2): Peso fresco (mg/l) =  $1,07 \text{ (g/cm}^3) \times \bar{V} \text{ (}\mu\text{m}^3) \times N \times 10^{-6}$ , siendo 1,07 la densidad media bacteriana en  $\text{g/cm}^3$ , (Doetsch & Cook 1973), N el número total en cél/ml y  $\bar{V}$  el volumen celular medio en  $\mu\text{m}^3$ .

El volumen celular medio se ha calculado a partir de los datos tomados por medición de las células al microscopio electrónico realizados en nuestro laboratorio por Esteve (tabla 3.17).

### Banyoles III

En la cubeta III de Banyoles, la distribución columnar de la biomasa a lo largo de los años 1977-78 es completamente diferente en función de la profundidad, siguiendo la tónica general del resto de características fisicoquímicas. En el mixolimnion la biomasa bacteriana perteneciente a bacterias heterotróficas aerobias o facultativas (Casas 1978), oscila entre valores inferiores a 0,1 mg/l hasta valores máximos de 4,3 mg/l.

La distribución temporal dentro del mixolimnion sigue a lo largo de 1977 la evolución de las estaciones. Los valores mínimos se detectan durante el invierno y sobre todo en enero y febrero. La biomasa aumenta a partir de marzo hasta los máximos de junio,



NEGRE 1  
(26-8-78)

Figura 3.47 Variación en profundidad de los números totales de las poblaciones de bacterias fotosintéticas, de la temperatura y de la concentración de oxígeno/sulfhídrico en Negre 1. El muestreo se efectuó en un día determinado de verano (26.8.78).

Tabla 3.17 Volumen medio celular de los microorganismos estudiados a partir de las medidas efectuadas al microscopio electrónico (Esteve et al. en prensa).

---

| <u>Microorganismo</u>              | <u><math>\bar{V}</math> (<math>\mu\text{m}^3</math>)</u> |
|------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| <u>Chromatium minus</u>            | 8,93                                                     |
| <u>Thiopedia rosea</u>             | 4,19                                                     |
| <u>Thiocystis violacea</u>         | 8,18                                                     |
| <u>Chlorobium phaeobacteroides</u> | 0,53                                                     |
| <u>Chlorobium limicola</u>         | 1,03                                                     |

---

para descender de nuevo durante todo el resto de verano, manteniéndose en valores medios (0,5 mg/l). En noviembre aumentan los valores hasta 4 mg/l. Por último, a partir de diciembre se alcanzan de nuevo los mínimos invernales (figura 3.48).

Durante 1978, la biomasa bacteriana en el mixolimnion siguió una evolución parecida a 1977 pero con valores medios inferiores. Se detectaron máximos de 3 mg/l también en el mes de junio y a 5-8 m de profundidad. De nuevo disminuyen durante el verano (0,1-0,2 mg/l) a partir de noviembre aumentan otra vez aunque tan sólo se alcanzan valores máximos de 0,7-1,5 mg/l.

La biomasa de Chlorobium phaeobacteroides en Banyoles III (entre 18-32 m como cotas extremas), está también influenciada por los cambios estacionales. Durante el año 1977, la biomasa de C. phaeobacteroides fue en conjunto sensiblemente superior a la del año 1970. En 1977 la biomasa alcanzó los valores máximos (7 mg/l) entre finales de enero y mayo. Entre mayo y julio los valores se estabilizaron alrededor de 1-2 mg/l. A finales de verano se presenta un aumento secundario en el mes de agosto, para mantenerse constante durante otoño e invierno (entre 0,5-1 mg/l). En enero y febrero de 1978 la biomasa sigue con los mismos valores que los de diciembre de 1977. En la primavera de 1978 se observa un ligero aumento progresivo, hasta un máximo relativo en mayo (4,5 mg/l). Los valores se mantienen hasta finales de julio donde disminuyen hasta alcanzar 1 mg/l. A partir de octubre la biomasa se estabiliza al alcanzar los valores invernales.

Como la potencia del monimolimnion es variable (entre 6 y 12 m de espesor) también la distribución de C. phaeobacteroides sigue esta variación ascendente o descendente en la columna de agua. El ascenso se hace patente durante el periodo comprendido entre sep-

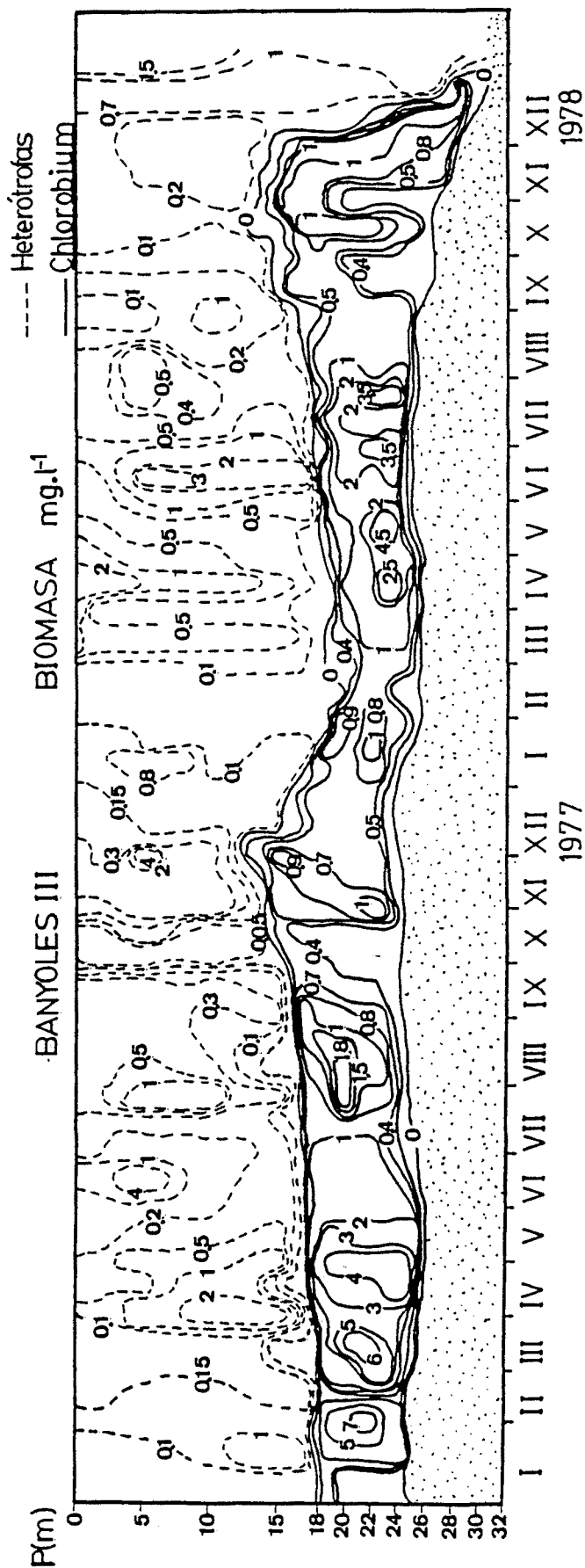


Figura 3.48 Distribución vertical y estacional de la biomasa (mg/l) en Banyoles III (enero 1977 - diciembre 1978). La trama punteada corresponde a la zona ocupada por el lodo en suspensión.

tiembre y noviembre, alcanzándose en este último mes la cota máxima de 13 m de profundidad.

Hay que señalar que a finales de 1978 se destruyó la quemoclina y la meromixis por enfriamiento e intensa acción eólica, desapareciendo las condiciones anóxicas y, por consiguiente, las poblaciones bacterianas fotosintéticas. La población de C. phaeobacteroides, tal como se ha citado anteriormente, reapareció en el mes de marzo de 1979 (véase la discusión del modelo meromíctico de la cubeta III y del Vilà, apartado 4.1).

#### Biomasa de Chromatium minus

Esta especie se presentó tan sólo durante el otoño de los dos años, cuando la quemoclina se encuentra en su punto más alto y la termoclina está en descenso. Entre ambas queda un espacio uniforme aislado y anóxico; es entonces cuando aparece C. minus, justo por debajo de la termoclina (figuras 3.42a y b). La biomasa de C. minus alcanza valores entre 0,10 y 0,17 mg/l en otoño de 1977 y de 0,1-0,4 mg/l en 1978, que son inferiores a la biomasa de C. phaeobacteroides en la misma época (véase la figura 3.48). La población de C. minus está situada por encima de la de C. phaeobacteroides, ocupando cotas superiores.

#### Laguna de Sisó

La biomasa de las poblaciones de Sisó se distribuye, mayoritariamente entre Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides. La distribución general de la biomasa de C. minus fue distinta durante los dos ciclos anuales estudiados sobre todo durante el periodo invernal (figura 3.49a). En los meses de diciembre a febrero de 1977 toda la columna de agua de la laguna, desde la misma superficie hasta el fondo era de color rojo intenso causado por la pre-

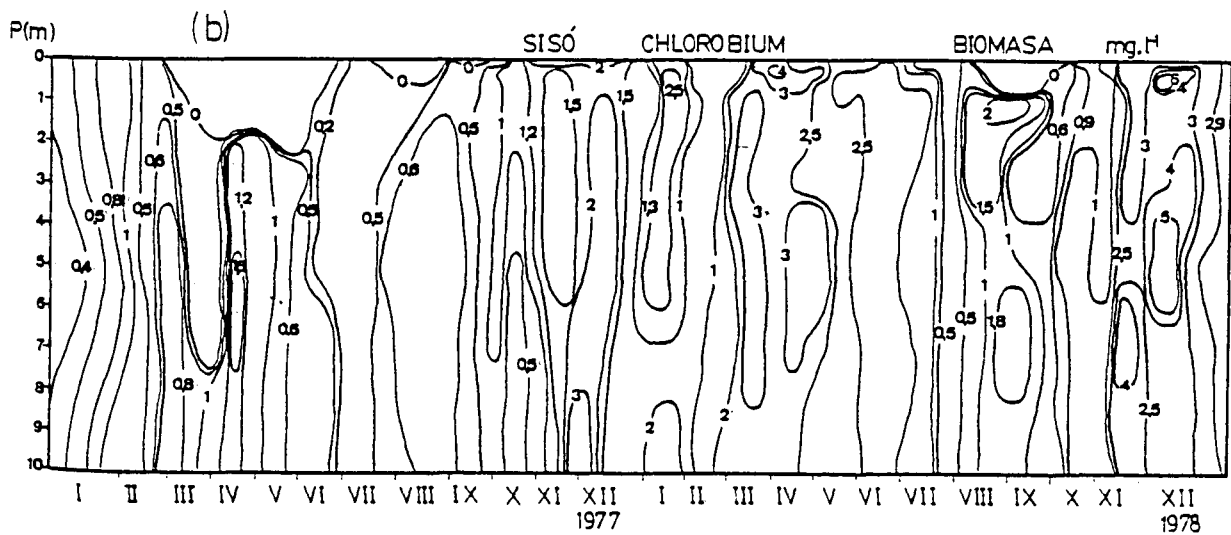
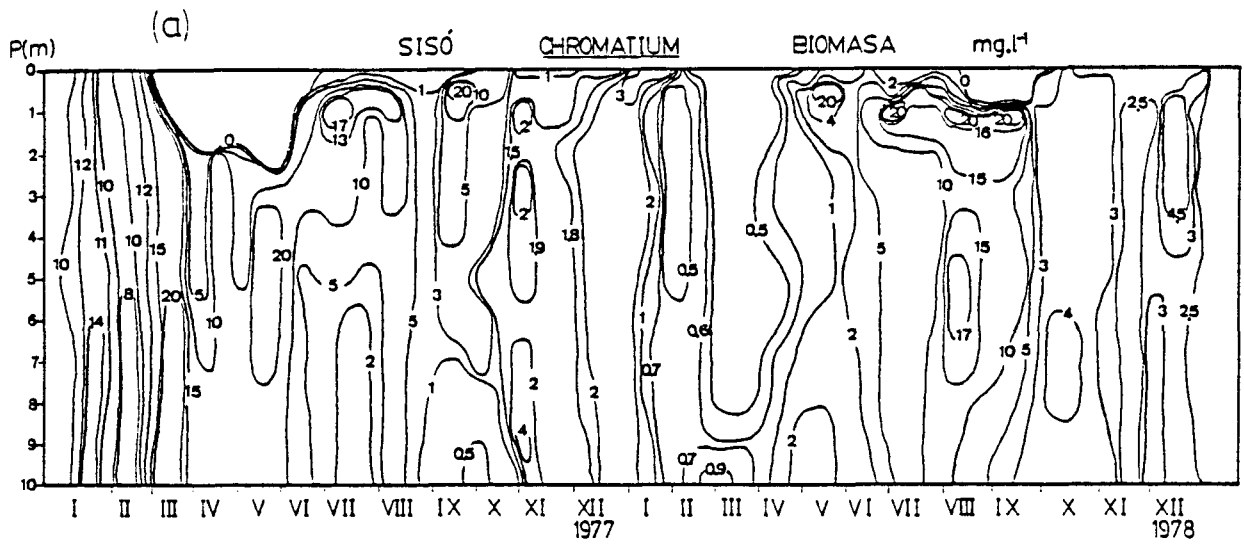


Figura 3.49 Distribución vertical y estacional de la biomasa (mg/l) en la laguna de Sisó de (a) Chromatium minus y (b) Chlorobium phaeobacteroides (enero 1977-diciembre 1978).

sencia masiva de C. minus con una biomasa que casi siempre, sobrepasaba los 10 mg/l. A finales de febrero desapareció el color rojo de la superficie para dar paso a una capa de agua superficial con oxígeno que prestó al agua una coloración oscura. La población de C. minus sigue el nivel de la termoclina, situándose cada vez más en profundidad pero siempre presente hasta el fondo con valores de biomasa elevados (entre 5-10 mg/l), y, por lo tanto, el agua en esta profundidad mantenía su color rojo.

En el mes de junio de 1978 se produjo una reordenación brusca de la distribución general de la población de C. minus, desplazándose hasta casi la superficie, pero sin llegar a teñirla de rojo. Esta situación se mantuvo durante todo el verano, con valores máximos de biomasa muy elevados (20 mg/l en octubre 1977). A partir de este momento, se produce un nuevo cambio ya que la desaparición de la termoclina al final del periodo de estratificación provoca una reordenación de las poblaciones.

A diferencia del año 1977, en 1978 no se repiten los niveles de biomasa alcanzados en invierno 1977, sino que se mantienen los mismos valores de biomasa de 0,5 mg/l hasta principios de primavera. Durante este periodo la biomasa aumenta con rapidez lográndose, a principios de junio, valores máximos de 20 mg/l, los cuales se mantienen durante el verano en superficie hasta el mes de septiembre. En la figura 3.49a se observa que la zona de agua roja llega también hasta el fondo (biomasa superior a 10 mg/l). También, y a diferencia del ciclo anual de 1977, la capa superficial con oxígeno se presentó tan sólo durante julio y agosto alcanzando solamente 1 m de profundidad. De nuevo, a partir de aquí, las condiciones son parecidas al año anterior y la mezcla vertical determina una casi desaparición de la población de C. minus, lográndose los mínimos invernales (valores entre 2-4 mg/l).



La población de C. phaeobacteroides (figura 3.49b) en la laguna de Sisó sigue una distribución complementaria a la de C. minus con máximos de biomasa en los momentos de mínimos de esta especie y viceversa. Durante enero-marzo 1977, C. minus se encuentra en su punto máximo de biomasa, C. phaeobacteroides alcanza tan sólo valores de 0,4-1 mg/l, que aún disminuyen hasta llegar a 0,2 mg/l en junio. La población de C. minus en este momento forma láminas densas cerca de la superficie. A partir de la desaparición de la termoclina en septiembre, la biomasa de C. phaeobacteroides aumenta considerablemente en toda la columna, alcanzándose valores medios de 1,2-2 mg/l.

Durante el invierno de 1977-78 la biomasa de C. phaeobacteroides se mantiene alrededor de valores medios elevados entre 1,5 y 2,5 mg/l.

En primavera, debido a la escasa biomasa presente de C. minus, C. phaeobacteroides aumenta bruscamente hasta valores de 3-4 mg/l entre marzo-mayo de 1978. A partir de este mes y coincidiendo a su vez con el inicio del crecimiento de C. minus, disminuye paulatinamente hasta los valores mínimos en verano de 0,5-0,6 mg/l. De nuevo aumentan en el momento de la desaparición de la termoclina en septiembre-octubre alcanzándose valores máximos de 4-6 mg/l en diciembre de 1978. Por consiguiente, es posible considerar que en Sisó, valores de biomasa para la población de C. phaeobacteroides superiores a 1,2 mg/l (número total  $2 \times 10^6$  cél/ml) corresponden a situaciones ambientales óptimas para esta especie, adquiriendo el agua de Sisó un color pardo oscuro.

#### Laguna de Vilà

La laguna meromíctica de Vilà contiene en su monimolimnion anaerobio las mismas poblaciones mayoritarias de bacterias fotosintéti-

cas que en Banyoles III y Sisó. La principal diferencia física con respecto a Banyoles III es que la quemoclina en Vilà se encuentra mucho más próxima a la superficie. Se presentan poblaciones mayoritarias de Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides, pero la primera se encuentra con mayor biomasa que en Banyoles III.

La biomasa de C. minus en Vilà (fig. 3.50a) fue estudiada durante el periodo comprendido entre julio 1978 y septiembre 1979. Durante el verano de ambos años se presentan los máximos de biomasa, siempre cerca de la interfase mixo- y monimolimnion. Los valores máximos en verano de 1978 oscilaron entre 2 y 11 mg/l. A finales de otoño los valores descienden drásticamente hasta 0,2-1 mg/l, manteniéndose bajos todo el invierno y primavera hasta el mes de junio cuando, a nivel de la quemoclina, se recupera la población. Los valores mínimos se presentaron en abril-mayo (correspondientes con máximos absolutos de C. phaeobacteroides) con 0,1-0,2 mg/l. La disminución de la población de C. minus desde octubre 1978 a enero de 1979 no es instantánea sino que se presentan valores máximos relativos en la columna de agua en descenso no sólo en valor absoluto sino también en profundidad; así en noviembre aparecen valores de 1 mg/l a 6-7 m y el mismo valor en enero pero entre 8 m y el fondo. Después del mes de enero de 1979 los valores de biomasa de C. minus se mantienen bajos y uniformes en toda la columna de agua.

En la figura 3.50b se aprecia la biomasa de C. phaeobacteroides durante el mismo periodo desde julio del 78 hasta septiembre del 79. Los máximos absolutos se presentan en abril-mayo de 1979 (5-30 mg/l). Durante el invierno los valores oscilan entre 3-4 mg/l y se mantienen hasta marzo. A partir de este mes los valores aumentan hasta alcanzar los máximos absolutos anuales en abril-mayo.

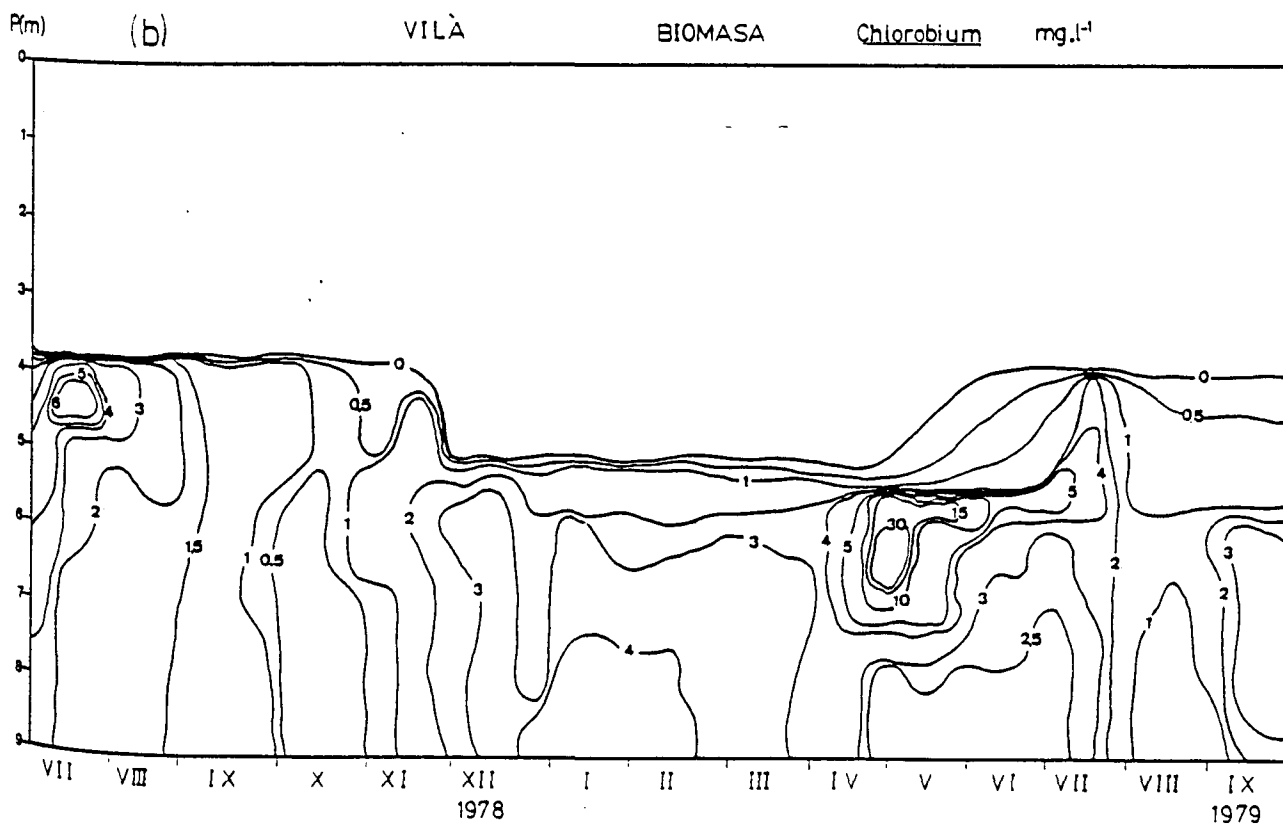
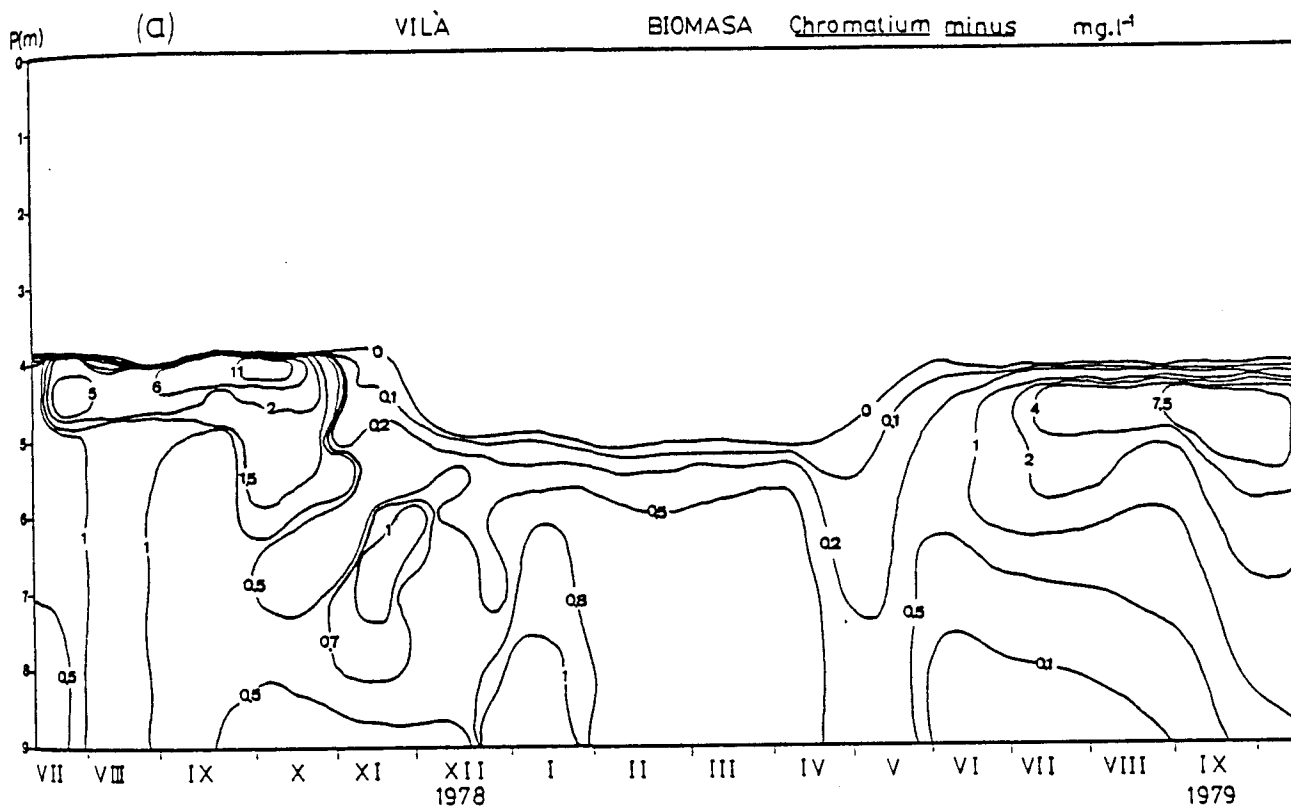


Figura 3.50 Distribución vertical y estacional de la biomasa (mg/l) en la laguna de vilà de (a) *Chromatium minus* (julio 1978-septiembre 1979) y (b) *Chlorobium phaeobacteroides* (julio 1978-septiembre 1979).

### Laguna de Coromines

En la figura 3.51a se detalla la evolución espacio-temporal de la biomasa de Chlorobium limicola entre marzo y diciembre de 1978.

La biomasa de *C. limicola* alcanza valores máximos en primavera (23 mg/l) y mantiene por encima de los 20 mg/l durante todo este periodo y principios de verano. A partir del mes de agosto descienden los valores drásticamente (5-9,5 mg/l) conservándose hasta septiembre. A partir de este mes los valores permanecen bajos (entre 2-5mg/l) hasta desaparecer en noviembre por la mezcla vertical de la columna de agua.

La variación en profundidad de la población de bacterias fotosintéticas oscila entre los 3 m en primavera hasta el mes de junio, para ascender después hasta los 2 m, aunque disminuyen los valores de la biomasa. La población se mantiene en esta profundidad (2 m) hasta su desaparición en noviembre. Tan sólo a finales de septiembre se presenta un ligero descenso en la profundidad (hasta 2,5 m) y de biomasa para ascender de nuevo a finales de octubre antes de la definitiva mezcla invernal.

La población de *C. limicola* se recupera de nuevo a finales de febrero principios de marzo con el inicio de la estratificación térmica de la laguna.

### Laguna Negre 1

En la figura 3.51b se presenta la evolución de los valores de biomasa de Chlorobium limicola en esta laguna. A diferencia de la de Coromines la biomasa no supera nunca los 13 mg/l, aunque los valores medios oscilan entre 2-7 mg/l. En este caso, los valores máximos siempre se sitúan cerca del límite superior de la población que oscila entre los 3-4 m de profundidad en primavera y 2 m en ve-

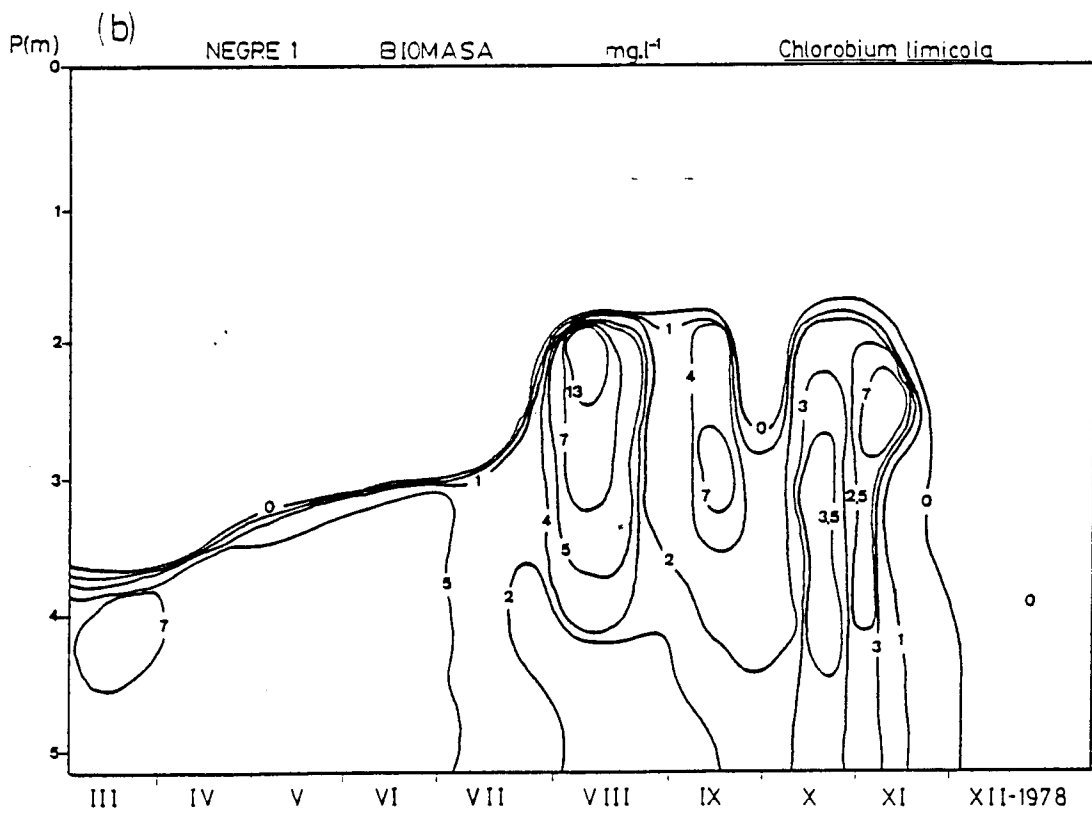
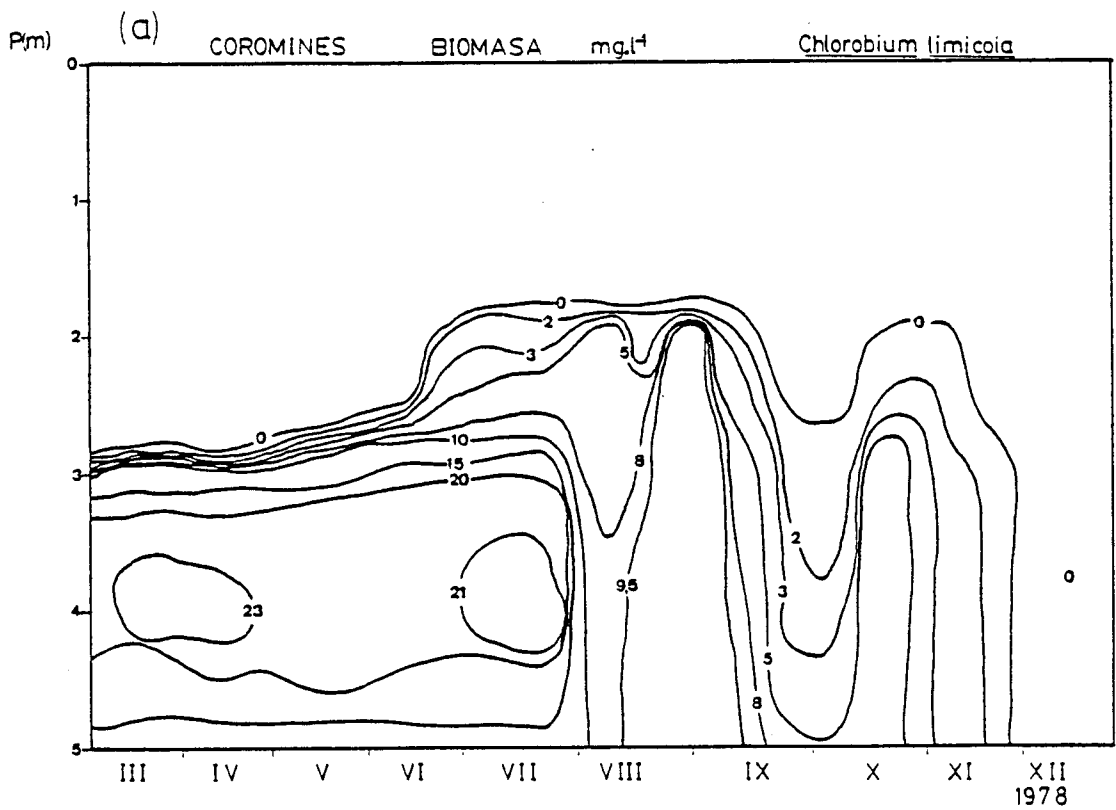


Figura 3.51 Distribución vertical y estacional de la biomasa (mg/l) de *Chlorobium limicola* en (a) laguna de Coromines (marzo-diciembre) y en (b) laguna Negra 1 (marzo-diciembre 1978).

rano y otoño. En primavera los valores oscilan entre 5-7 mg/l para alcanzar en agosto los valores máximos con 13 mg/l a los 2 m de profundidad. También en esta laguna a finales de septiembre se produce una disminución de la biomasa (1-2 mg/l) en toda la columna y un descenso en profundidad (hasta 2,5 m) para recuperarse después en octubre-noviembre y desaparecer definitivamente en noviembre por la mezcla vertical de la columna y pérdida de la anoxia en el fondo. La población reaparece de nuevo en febrero.

En la laguna Negre 1 además se presentan dos poblaciones diferentes de Chromatiaceae: Thiopedia rosea y Thiocystis violaceae. La biomasa en la columna de agua de Thiopedia rosea oscila entre 1,2 y 3,4 mg/l y Thiocystis violacea entre 1,9 y 10 mg/l en el mes de agosto (figura 3.47, apartado 3.4.2).

En este punto hay que remarcar, al comparar la biomasa de los dos principales grupos de bacterias fotosintéticas (C. minus y C. phaeobacteroides o C. limicola), que C. minus tiene un volumen 18-20 veces mayor que C. phaeobacteroides. La máxima biomasa detectada de C. minus fue de 20 mg/l y la de C. phaeobacteroides de 4-6 mg/l. Esto da una idea parcial de la distinta capacidad de actuar como filtro biológico (véase el apartado 4.3) de ambas poblaciones.

#### 3.4.4 Concentración de proteínas

Las proteínas fueron analizadas según el método de Lowry et al. (1951) modificado por Hartree (1972) para eliminar las posibles interferencias del azufre y aumentar la linealidad del método.

#### Banyoles III

En la figura 3.52 se presentan los resultados de la concentración de proteínas en la columna de agua de Banyoles III. En la fi-

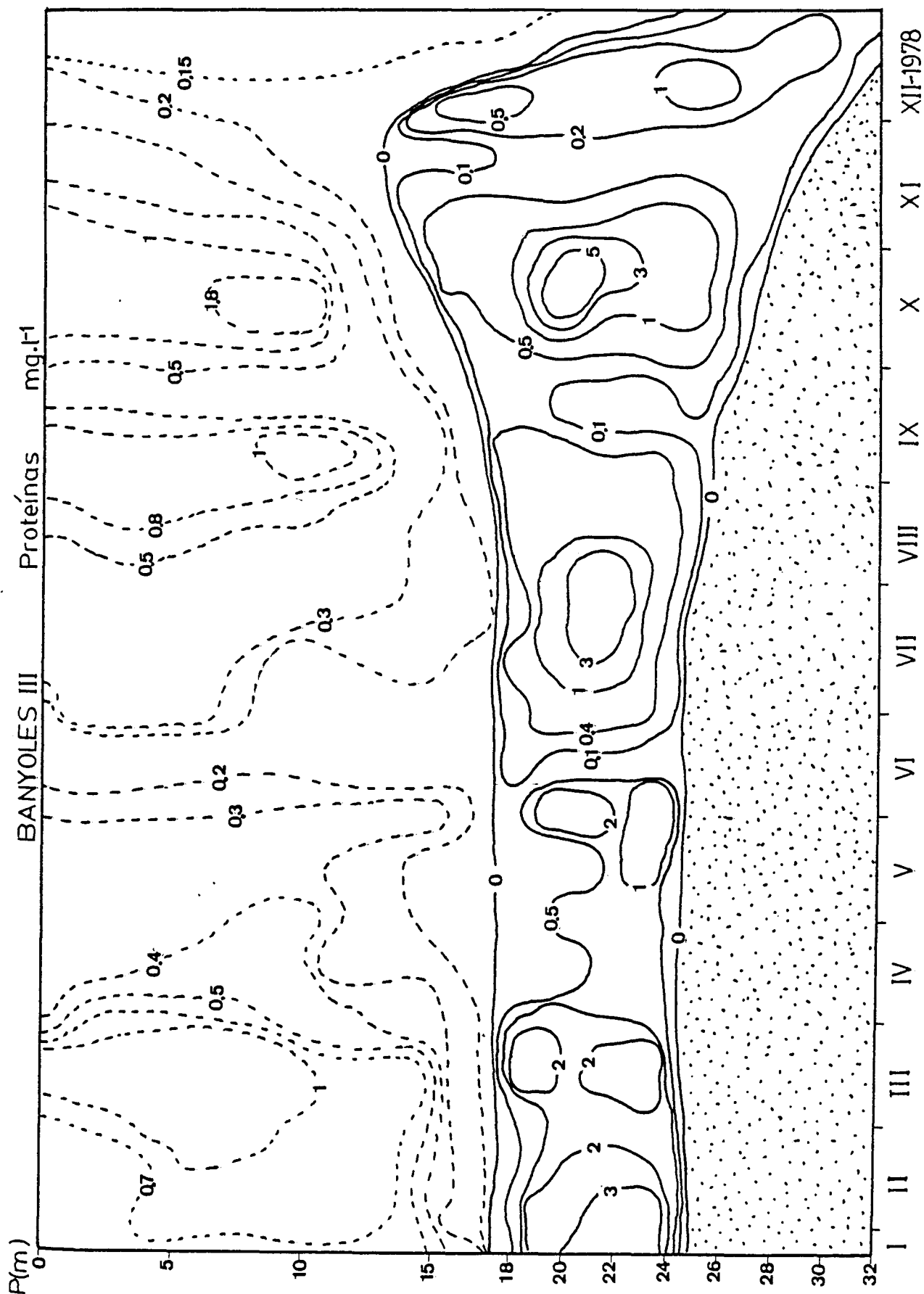


Figura 3.52 Distribución espacio-temporal de la concentración de proteínas (mg/l) en Banyoles III (enero-diciembre 1978). La zona punteada corresponde al lado de suspensión. (---): proteínas del mixolimnion; (—): Proteínas del monimolimnion.

gura se han separado las proteínas del mixolimnion del monimolimnion.

En el mixolimnion los valores de proteínas no superan durante el periodo estudiado (1978) los 2 mg/l en correlación con las características oligo-mesotróficas generales del lago.

Los máximos de proteína se presentaron a los 10 m de profundidad a finales de verano y en otoño. En primavera se detectaron valores de 1 mg/l entre 0 y 10 m de profundidad. Los mínimos aparecieron en verano (0,2-0,3 mg/l) y en diciembre (0,15 mg/l).

En el monimolimnion la concentración de proteínas es por término medio superior al mixolimnion, con máximos de 5 mg/l en otoño coincidentes con los máximos en el mixolimnion. En conjunto, y a lo largo del año no se presentaron grandes oscilaciones del contenido en proteínas sugiriendo con ello una cierta estabilidad de la biomasa de la población.

#### Laguna de Sisó

Los valores de las proteínas de la laguna de Sisó (figura 3.53) son en general muy superiores a los de Banyoles III).

En diciembre de 1977 y parte de enero de 1978 se detectaron entre 15-90 mg/l en toda la columna de agua. A partir de enero de 1978 desciende drásticamente hasta los mínimos invernales en febrero (1 mg/l). Coincidiendo con el inicio de la estratificación térmica del Sisó, en marzo, aumenta el contenido en proteínas, además de aparecer una clara estratificación con valores máximos en profundidad (40 mg/l). Esta situación se mantiene hasta la mezcla de noviembre, donde se detectaron 2 mg/l de proteínas.



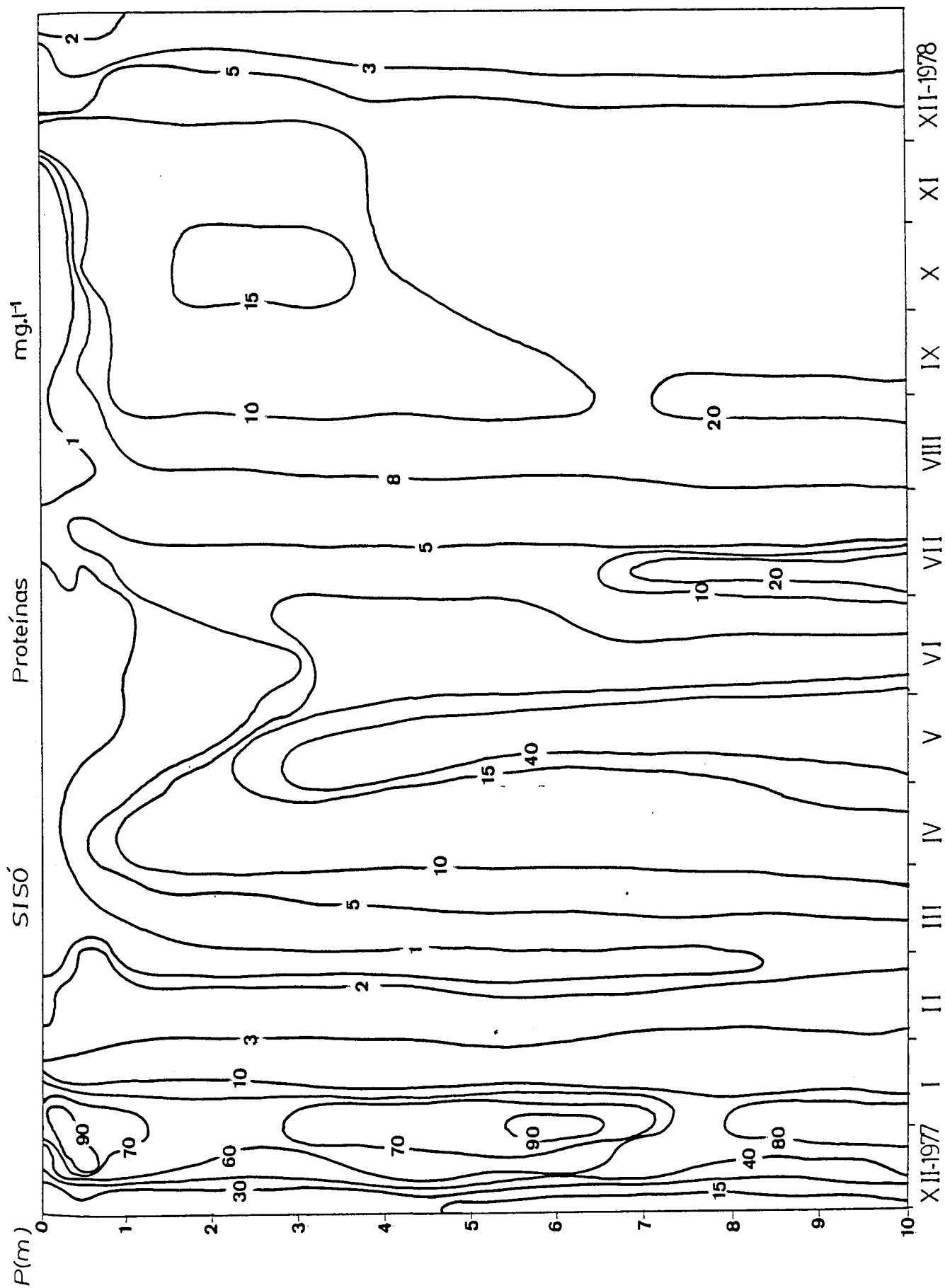


Figura 3.53 Distribución espacio-temporal de la concentración de proteínas (mg/l) en la laguna de Sisó (enero-diciembre 1978).

### Laguna de Vilà

En la figura 3.54 se presenta la distribución de proteínas en tres momentos del año en la columna de agua de Vilà. La distribución es asimétrica, con máximos alrededor de los 4-6 m de profundidad. El máximo de proteínas alcanzado (16 mg/l) que es superior a la de Banyoles III. Se observa una disminución del contenido en proteínas desde mayo a agosto. Los valores máximos se sitúan en la quemoclina (a 6 m en mayo y a 4 m en julio y agosto), a causa de las densas capas de bacterias fotosintéticas presentes en este nivel.

### Lagunas de Coromines y Negre 1

Tan solo se dispone de datos de proteínas del verano de 1979 (figura 3.55). También en este caso los valores máximos se sitúan hacia el centro de la columna de agua, coincidiendo en este caso con la posición de la termoclina, ya sea en ella, como en Negre 1 (3,5 mg/l a 2 m) o bien por debajo (7 mg/l a 3 m) en Coromines.

#### 3.4.5 Concentración de trifosfato de adenosina

La concentración de trifosfato de adenosina (ATP), en ng/l, se analizó mediante la reacción luciferina-luciferasa descrita en el apartado 2.8.2 de Material y Métodos, empleando como detector de la luz emitida un contador de centelleo.

### Banyoles III

En la figura 3.56 se presenta la distribución de ATP en la columna de agua de Banyoles III desde noviembre 1977 hasta diciembre de 1978. Se han separado arbitrariamente, también en este caso, las concentraciones de ATP correspondientes al mixolimnion de las del monolimnion. En el primero, los valores máximos se detectaron en primavera (entre 25-100 ng/l) desde 0 m hasta la quemoclina,

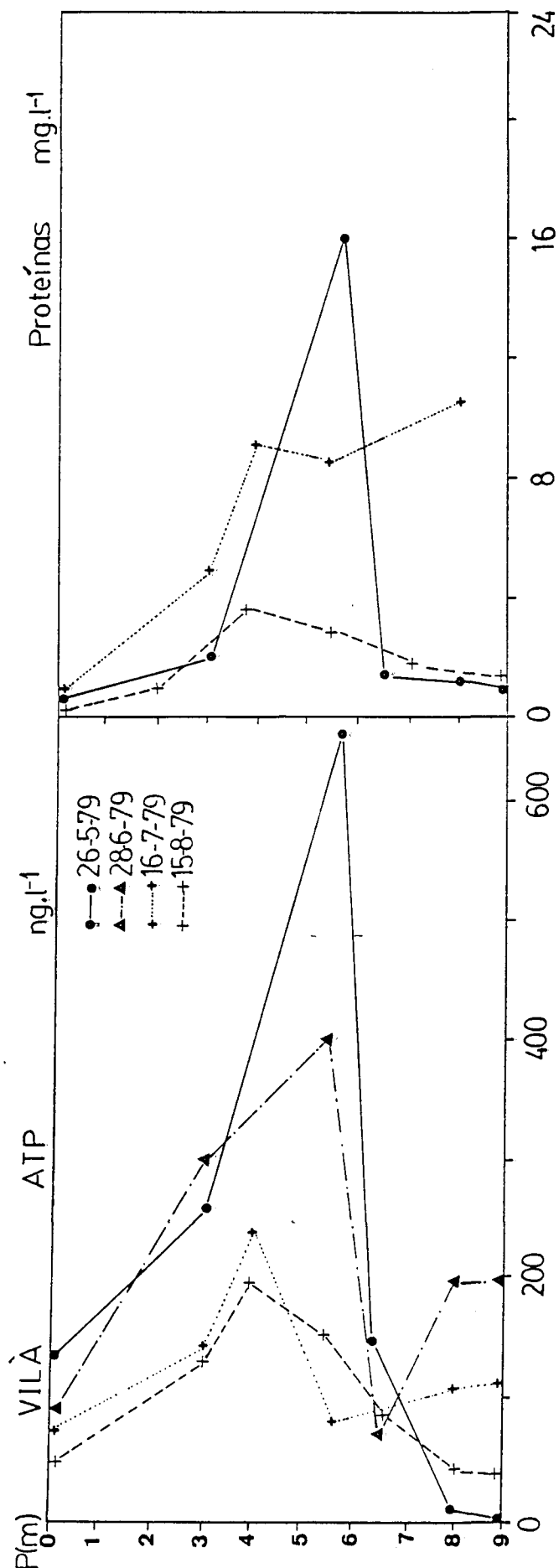


Figura 3.54 Distribución vertical de la concentración de trifosfato de adenosina (ng/l) y proteínas (mg/l) en la laguna de Vilá en distintos momentos del ciclo anual.

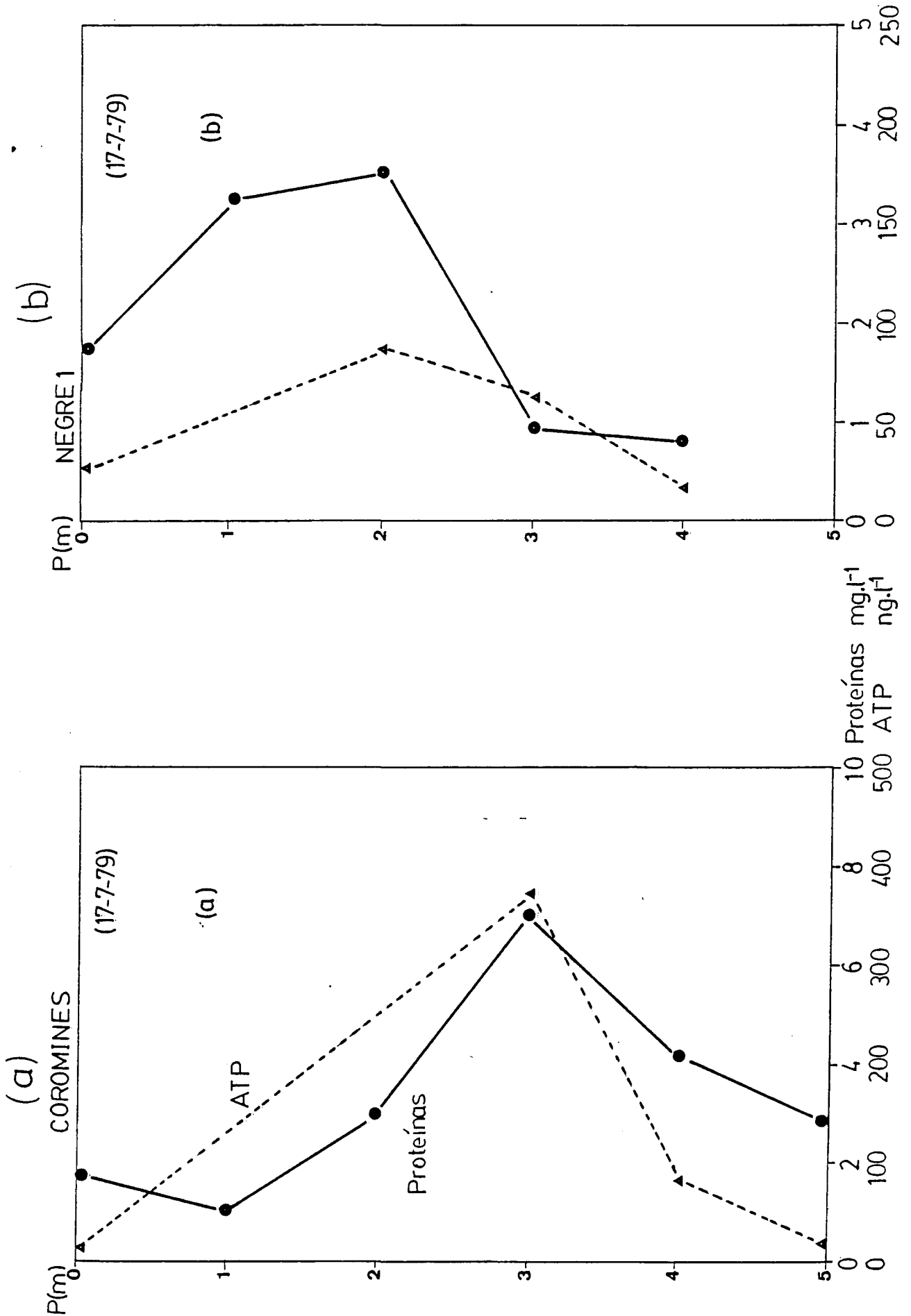


Figura 3.55 Distribución vertical de la concentración de proteínas (mg/l) y trifosfato de adenosina (ng/l) en (a) laguna de Coromines (17.7.79) y (b) laguna Negre 1 (17.7.79).

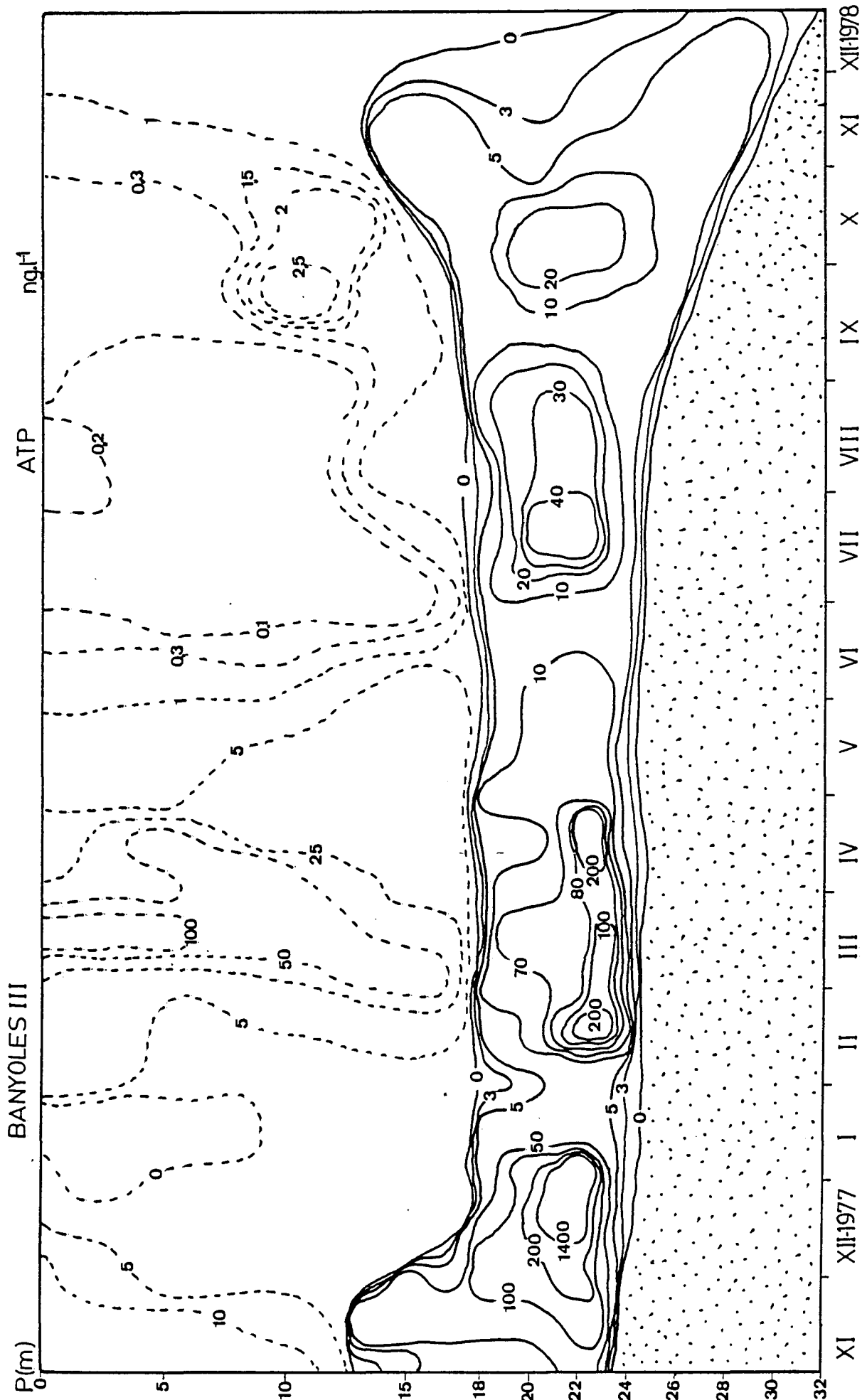


Figura 3.56 Distribución espacio-temporal de la concentración de trifosfato de adenosina (ng/l) en Banyoles III (noviembre 1977-diciembre 1978). (---): ATP del mixolimnion; (—); ATP del monimolimnion.

Durante el verano los valores de ATP sufrieron un descenso importante (0,1-0,2 ng/l) en todo el mixolimnion. Estos valores bajos se mantienen durante el resto del año, a excepción de un corto periodo a 10 m en septiembre-octubre en donde se presentan valores de 2,5 ng/l.

En el monimolimnion los valores de ATP son muy superiores (entre 10 y 1400 ng/l) con los máximos en diciembre de 1977. Es de destacar el descenso notable en la concentración de ATP (3-5 ng/l) durante la fase de ascenso de las poblaciones de bacterias fotosintéticas.

#### Laguna de Sisó

En la figura 3.57 se presentan los valores de ATP durante dos periodos de la laguna de Sisó. El primero comprende entre octubre 1977 y mayo 1978, y el segundo entre abril 1979 y septiembre 1979.

Los valores de ATP oscilan entre mínimos de 1 ng/l en enero-febrero de 1978 y máximos de 1300-1700 ng/l a finales de febrero de 1978. Cabe destacar también en este caso la estratificación de los valores de ATP a lo largo de la columna a partir de marzo siendo la concentración en profundidad (600 ng/l) superior a la de superficie (50 ng/l).

En el segundo periodo estudiado se sigue la disposición ligeramente estratificada de los valores de ATP. En verano la población de bacterias fotosintéticas descendió en profundidad hasta los 2,5 m, apareciendo en superficie una población algal (isolíneas a trazos) con valores de 40-50 ng de ATP/l.

#### Laguna de Vilà

En la figura 3.54 (véase el apartado 3.4.4) se aprecia también

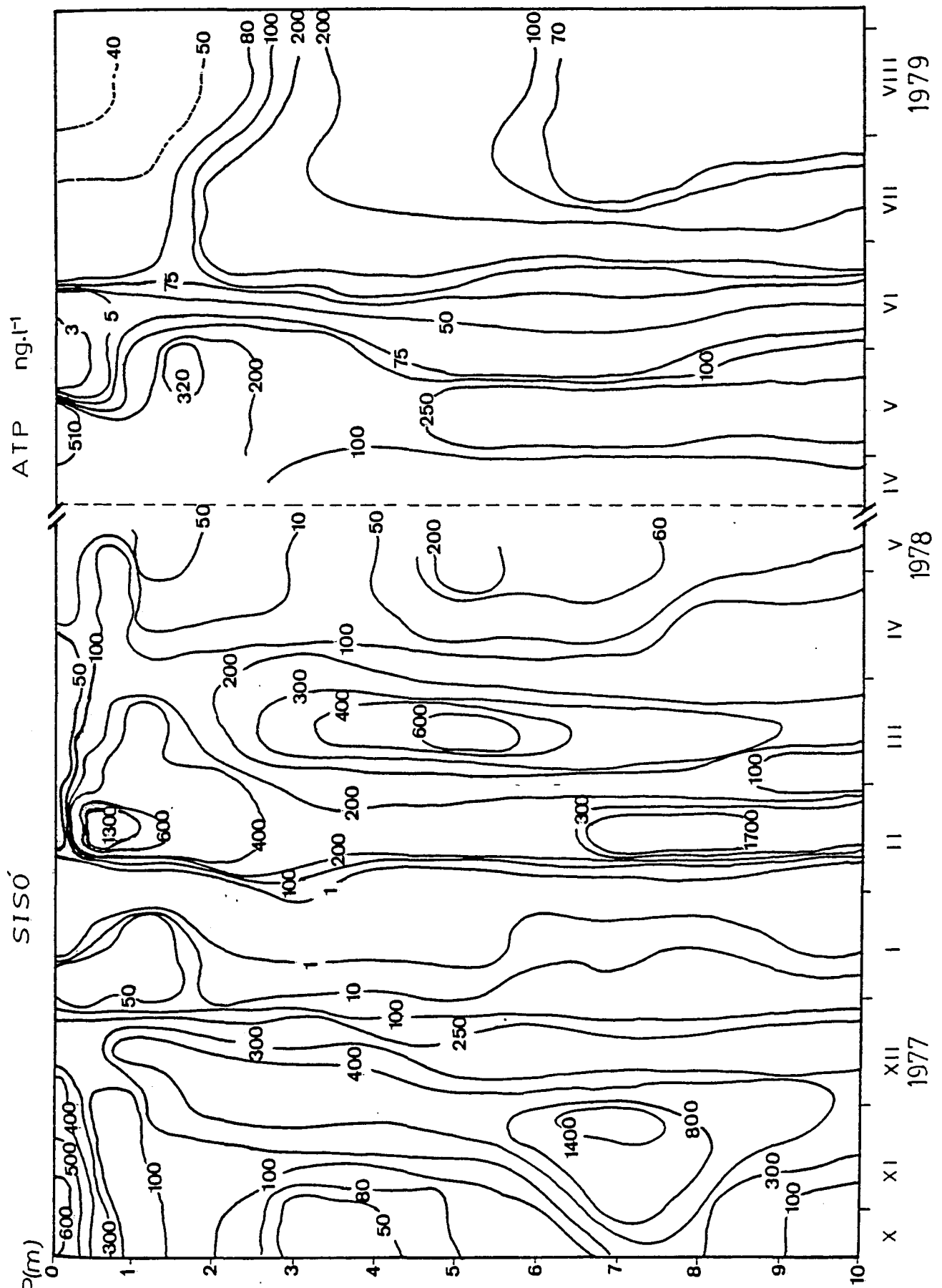


Figura 3.57 Distribución espacio-temporal de la concentración de trifosfato de adenosina (ng/l) en la laguna de Sisó (octubre 1977 - mayo 1978; abril 1979-agosto 1979).

la distribución de ATP en la columna de agua en primavera y verano de 1979. Los valores máximos se presentaron en la interfase mixo-monimolimnion, que en primavera se sitúa a 5 m de profundidad, con valores de 680 ng/l. En los meses siguientes se aprecia un descenso en el máximo de ATP, coincidente con el ascenso de la quemoclina y de las poblaciones bacterianas fotosintéticas, y además una disminución en el contenido de ATP en las muestras. En verano se alcanzan 225 ng/l a 4 m de profundidad.

#### Lagunas de Coromines y Negre 1

En la figura 3.55 (véase el apartado 3.4.4), se compara el contenido de ATP de las muestras del perfil vertical de ambas lagunas durante el verano (17.7.79). El mayor contenido en ATP corresponde a la laguna de Coromines, con un máximo a 3 m de 400 ng/l. La laguna Negre 1 contiene menor cantidad de ATP, con máximo de 60-75 ng/l a los 2-3 m de profundidad.

#### 3.4.6. Recuento y actividad de las bacterias sulfatorreductoras en el agua

Las bacterias sulfatorreductoras (géneros Desulfovibrio y Desulfotomaculum) representan un grupo metabólico básico para comprender muchos aspectos ecológicos de los ecosistemas anaerobios objeto de la presente Memoria. La actividad de este grupo se centra en el reciclado de materia orgánica (Sørensen et al. 1979) en los ambientes anaerobios. En presencia de sulfato, que actúa como aceptor terminal de electrones, son responsables del reciclado de la mayor parte de la materia orgánica del medio, superando a otros grupos metabólicos heterotróficos como los nitrato-reductores o las bacterias metanogénicas.



A continuación se presentan los resultados del número y actividad de las bacterias sulfatorreductoras en la columna de agua de las diversas masas de agua estudiadas en esta Memoria.

Los estudios sobre la actividad de este grupo metabólico en el sedimento de las masas de agua de Banyoles y Sant Miquel de Campmajor han sido efectuados en nuestro laboratorio por Ylla (1980).

---

En la tabla 3.18a, se presenta el número más probable de microorganismos sulfatorreductores en la columna de agua de Banyoles III y Sisó en diferentes periodos con el fin de comparar la distribución de los mismos en las capas anaerobias de estos lagos. En Banyoles III el número más probable de microorganismos sulfatorreductores en el agua no supera a mediados de febrero los 90 organismos por 100 ml (a los 24 m). En cambio, aumenta hasta 24 000 en las margas en suspensión del fondo. La situación varía ligeramente a finales de febrero, con máximos a 22 m (430 microorganismos por 100 ml). En este ejemplo se muestra que los organismos sulfatorreductores, además de presentarse en el sedimento, tienen un máximo relativo en el monimolimnion, donde abundan bacterias fotosintéticas. Algo parecido sucede en verano en Banyoles III, ya que aparte del lodo (con 1500 microorganismos por 100 ml), los valores en la capa con bacterias fotosintéticas (entre 20-24 m), alcanzan entre 210-240 microorganismos por 100 ml. En la laguna de Sisó la distribución de los organismos sulfatorreductores es prácticamente columnar en profundidad, con valores alrededor de los 300 microorganismos por 100 ml. A mediados de febrero se detectaron los valores mínimos, con 23 microorganismos/100 ml.

Tabla 3.18a. Número más probable de microorganismos sulfato-reductores en la columna de agua de Banyoles III y Sisó.

| <u>Banyoles III</u> | <u>P (m)</u> | <u>NMP (bact/100 ml)</u> |
|---------------------|--------------|--------------------------|
| 13.2.77             | 15           | 0                        |
|                     | 22           | 9                        |
|                     | 24           | 90                       |
|                     | 25           | 2400                     |
|                     | 30           | 24000                    |
| 26.2.77             | 19           | 9                        |
|                     | 21           | 240                      |
|                     | 22           | 430                      |
|                     | 23           | 90                       |
|                     | 24           | 90                       |
|                     | 25           | 46                       |
|                     | 26           | 4300                     |
|                     | 30           | 11000                    |
| 2.7.77              | 15           | 0                        |
|                     | 18           | 93                       |
|                     | 20           | 240                      |
|                     | 22           | 210                      |
|                     | 24           | 400                      |
|                     | 25           | 400                      |
|                     | 30           | 1500                     |
| <u>Sisó</u>         |              |                          |
| 13.2.77             | 1            | 23                       |
|                     | 5            | 23                       |
|                     | 10           | 240                      |
| 26.2.77             | 1            | 150                      |
|                     | 5            | 230                      |
|                     | 10           | 240                      |
| 2.7.77              | 1            | 250                      |
|                     | 5            | 320                      |
|                     | 10           | 330                      |

En la tabla 3.18, se indican los resultados del estudio de la actividad sulfatorreductora de los microorganismos de las muestras de agua de las diferentes masas estudiadas.

Los valores máximos no superan los  $80 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$  en el agua. En Banyoles III no se detecta reducción de sulfato en el mixolimnion alcanzándose  $77,8 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$  a los 24 m de profundidad. En el lodo los valores disminuyen hasta  $27-30 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$ . En la laguna de Sisó los valores absolutos son inferiores ( $20-27 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$ ) y uniforme a lo largo de la columna pero la actividad sulfatorreductora por  $\text{m}^2$  es superior ( $2,250 \mu\text{mol SO}_4/\text{m}^2/\text{día}$ ) respecto a Banyoles III ( $351 \mu\text{mol SO}_4/\text{m}^2/\text{día}$ ).

En el monolimnion de Vilà los valores aumentan paulatinamente en profundidad, alcanzándose los  $70,5 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$  a los 7,5 m de profundidad. Los valores del lodo son ligeramente superiores (entre  $80-134 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$ ). La reducción por  $\text{m}^2$  es de  $231 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$ .

Por último, en las lagunas de Corómines y Negre 1 los valores aumentan también en profundidad, con máximos de  $34 \mu\text{mol SO}_4/\text{l/día}$ . En estas lagunas es donde se detectan los valores más bajos de todas las masas de agua estudiadas.

### 3.5 Concentración de pigmentos y actividad de las bacterias fotosintéticas.

#### 3.5.1 Espectros de absorción de los pigmentos fotosintéticos

##### Banyoles III

En la figura 3.58 se presentan los espectros de absorción "in vivo" y en extracto acetónico de una muestra representativa procedente de 20 m de profundidad de Banyoles III. El espectro de absorción "in vivo" de las células muestra picos de absorción en

Tabla 3.18b Actividad sulfatorreductora en la columna de agua de las lagunas estudiadas.

| Masa de agua              | P (m) | $\mu\text{mol SO}_4/\text{l}/\text{día}$ | $\text{mmol SO}_4/\text{m}^2/\text{día}$ |
|---------------------------|-------|------------------------------------------|------------------------------------------|
| Banyoles III<br>(29.6.79) | 18    | 0                                        | 351                                      |
|                           | 23    | 49,6                                     |                                          |
|                           | 24    | 77,8                                     |                                          |
|                           | 30    | 27,5                                     |                                          |
|                           | 35    | 30,2                                     |                                          |
| Sisó<br>(15.6.79)         | 3     | 22,0                                     | 2250                                     |
|                           | 5     | 20,4                                     |                                          |
|                           | 7     | 21,8                                     |                                          |
|                           | 10    | 27,0                                     |                                          |
| Vilà<br>(15.7.79)         | 5,5   | 20,0                                     | 231                                      |
|                           | 6,5   | 51,7                                     |                                          |
|                           | 7,5   | 70,5                                     |                                          |
|                           | 9,5   | 80,3                                     |                                          |
|                           | 10    | 133,5                                    |                                          |
| Coromines<br>(16.7.79)    | 2     | 4,8                                      | 47                                       |
|                           | 3     | 34,1                                     |                                          |
| Negre 1<br>(16.7.79)      | 3     | 3,2                                      | 22                                       |
|                           | 4     | 24,2                                     |                                          |

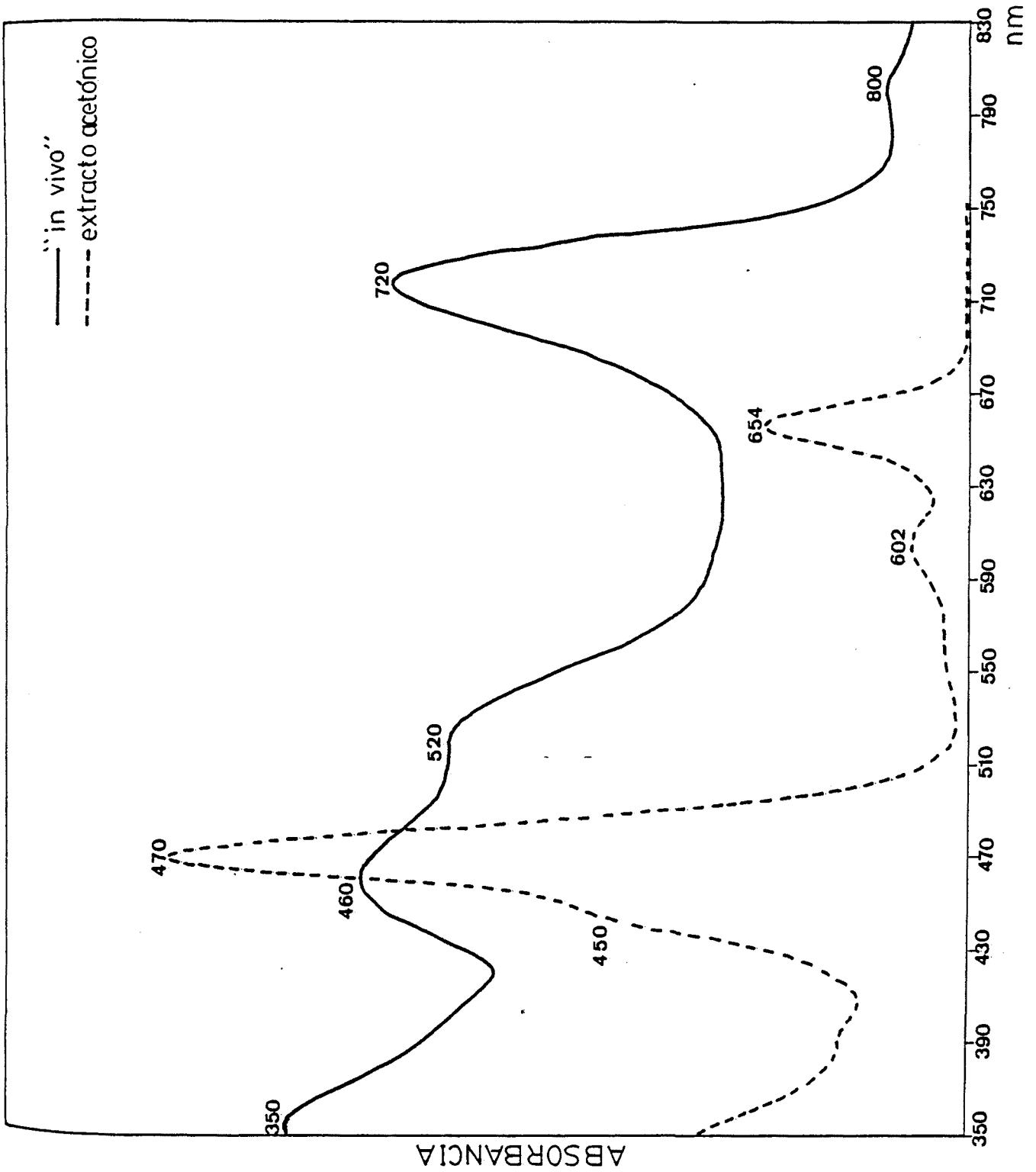


Figura 3.58 Espectros de absorción de pigmentos "in vivo" y extracto acetónico de Banyoles III (muestras correspondientes a 20 m de profundidad).

350, 460, 520, y 720 nm, característicos de las especies de Chlorobium marrones o pardas, en nuestro caso, de Chlorobium phaeobacteroides. Esta especie posee isorrenierateno y bacterioclorofila e (Bclor e) como pigmentos mayoritarios.

En el espectro de absorción del extracto acetónico de los pigmentos de la misma muestra aparecen picos de absorción en 450, 470, 602 y 654 nm. En este caso el pico de absorción a 654 nm no corresponde exactamente con la presencia de Bclor e en el espectro "in vivo". Parece que el corrimiento del pico de absorción de esta bacterioclorofila en acetona, desde los 647-649 nm esperados para la Bclor e aislada hasta el detectado a 652-654 nm, se debe a la presencia de bacteriofeofitina e, que absorbe a 654 nm en acetona (Gloe et al. 1975). Estos mismos autores señalan que la Bclor e es fácilmente degradable en acetona, con lo que el pico de absorción aparece corrido ligeramente hacia el rojo. Para la cuantificación de la Bclor e se ha utilizado la  $A_{654}$  por ser la única opción operativa en el presente estudio (véase el apartado 2.8.4), ya que no es posible procesar por cromatografía todas las muestras derivadas del muestreo de las diferentes profundidades. Los análisis efectuados en cultivo puro de C. phaeobacteroides, tanto en extracto acetónico como "in vivo", presentan los mismos resultados, lo que corrobora la inestabilidad de la Bclor e. De todas formas la confirmación de la identidad de la bacterioclorofila puede deducirse del espectro "in vivo" de las células (Mechler & Oelze 1978a, b, Broch-Due & Ormerod 1978).

#### Laguna de Sisó

En la figura 3.59 se presentan los espectros "in vivo" y en extracto acetónico de una muestra representativa de agua de esta laguna tomada a 0,5 m de profundidad.

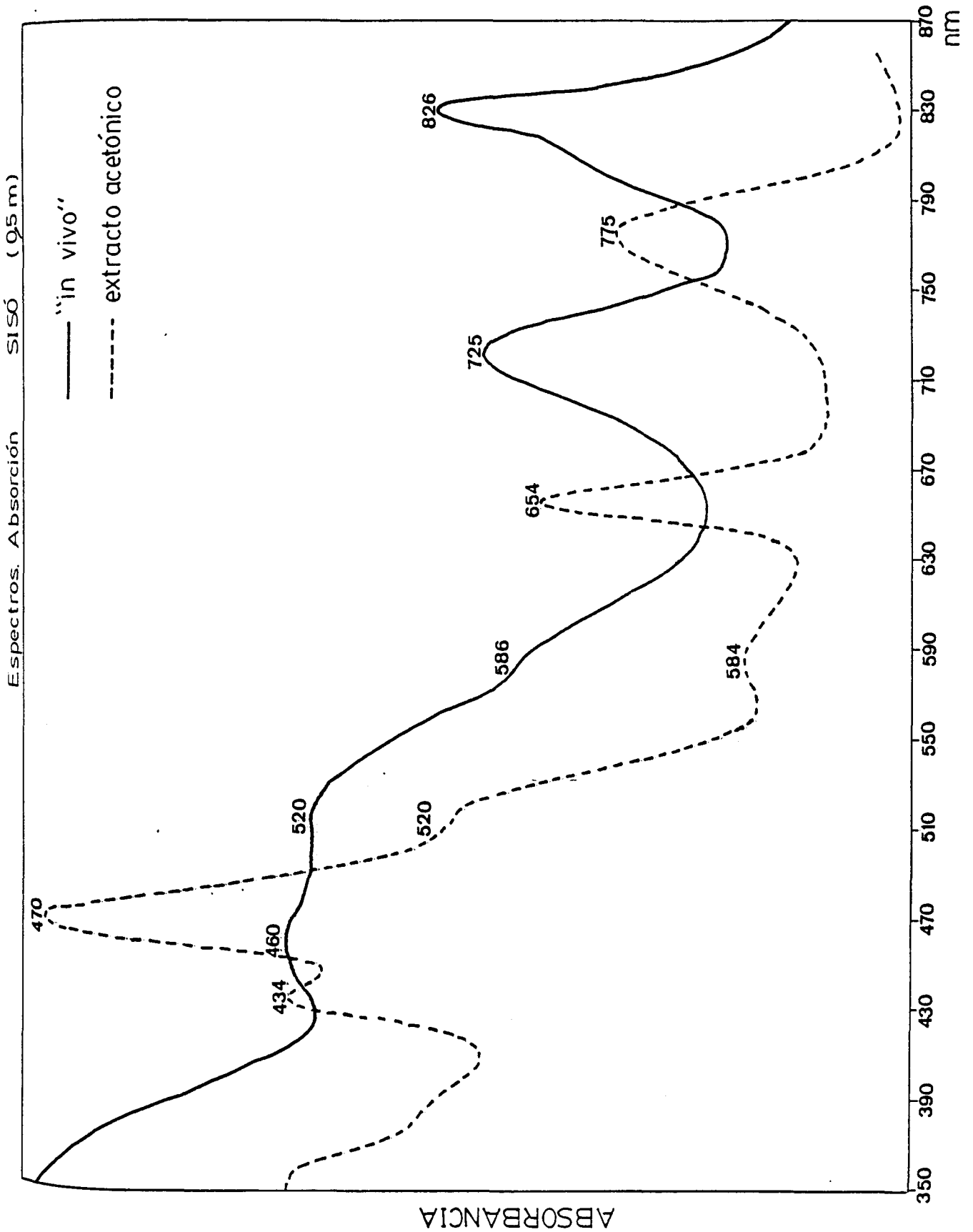


Figura 3.59 Espectros de absorción de pigmentos " in vivo" y en extracto acetónico de la laguna de Sisó (muestras de 0,5 m de profundidad).

El espectro "in vivo" muestra una gran diversidad de picos. Los más característicos corresponden a las zonas del rojo e infrarrojo, desde 725 hasta 826 nm característicos de la Bclor e y a respectivamente, lo cual manifiesta la presencia de especies de Chlorobium marrones y de Chromatium.

El espectro de absorción del extracto acetónico de la misma muestra corrobora la presencia de la Bclor a por la absorción a 775 nm.

El pico en extracto acetónico a 520 nm es el característico del carotenoide okenona y el de 470 nm corresponde al carotenoide isorrenierateno.

#### Laguna de Vila

En esta laguna se repite la situación de Banyoles III, ya que en la fecha en que se realizó el análisis espectrofotométrico (mayo 1979) no había Chromatium en la columna de agua sino que sólo se encontraba Chlorobium phaeobacteroides (figura 3.60). Cuando aparece Chromatium minus, los espectros tanto "in vivo" como en extracto acetónico son similares a los de Sisó.

#### Lagunas Coromines y Negre 1

En ambas lagunas (figuras 3.61 y 3.62) los espectros de absorción "in vivo" tienen picos de absorción a 426 y 730 nm, que se corresponden con la presencia de Chlorobium limicola (con Bclor d y el carotenoide clorobacteno). En este caso los espectros de absorción en extracto acetónico presentan también el pico de absorción típico de Bclor d en acetona a 654 nm.

Con el fin de poner de manifiesto la existencia de las tres bacterioclorofilas características y mayoritarias, (Bclor a, d, y e) y los carotenoides principales (okenona, clorobacteno e isorrenie-



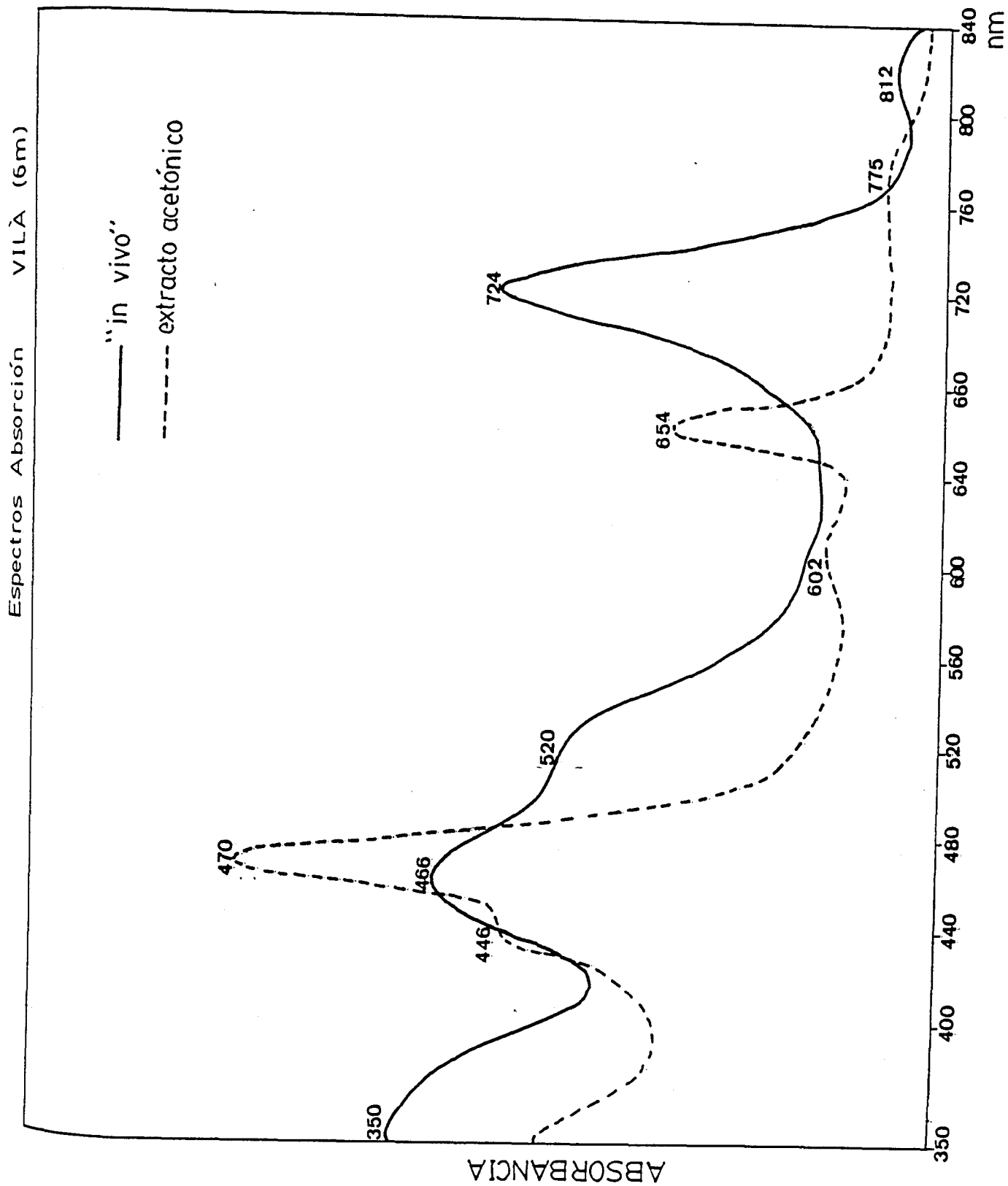


Figura 3.60 Espectros de absorción de pigmentos "in vivo" y en extracto acetónico de la laguna de Vilà (muestras de 6 m de profundidad).

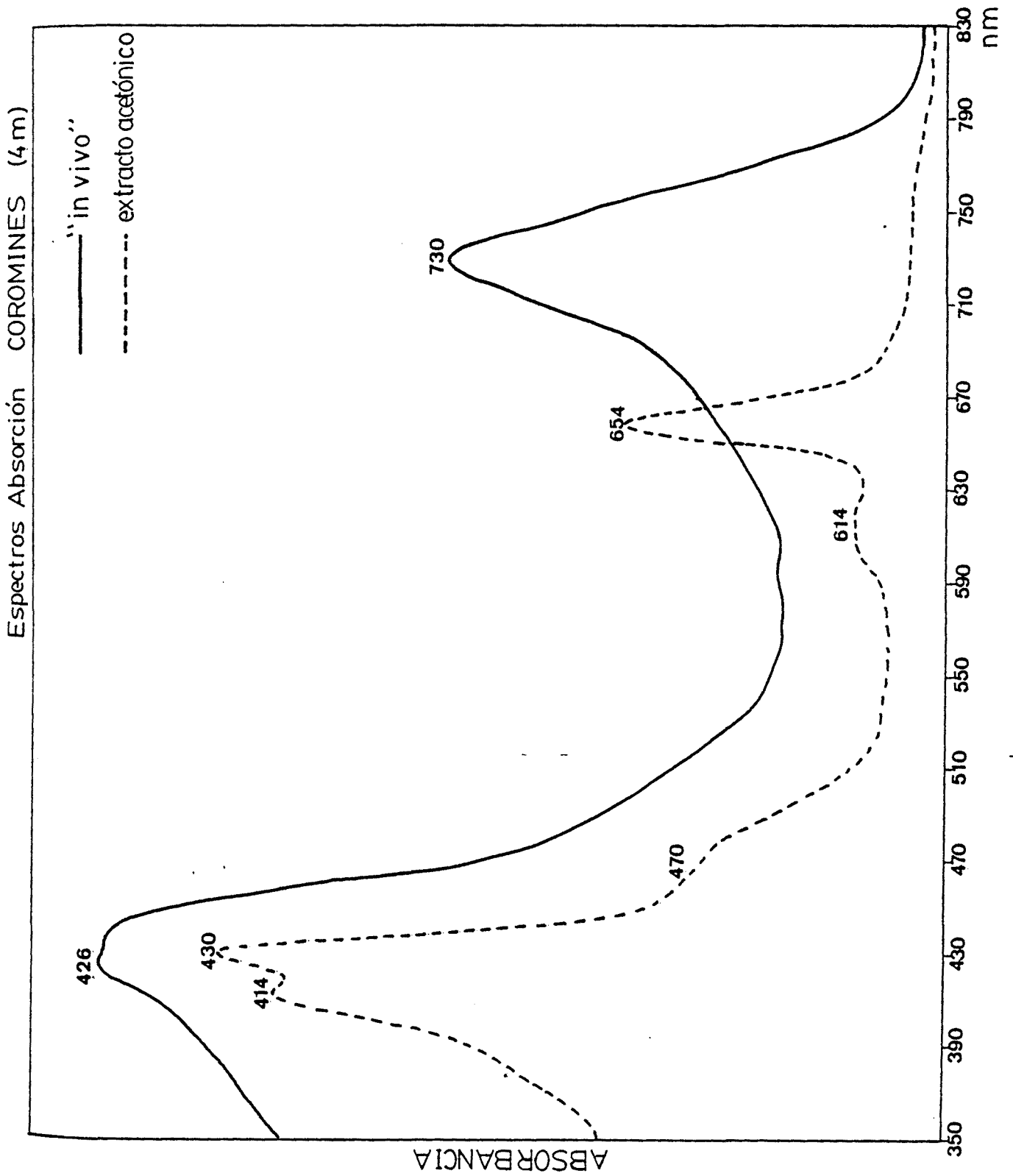


Figura 3.61 Espectros de absorción de pigmentos "in vivo" y en extracto acetónico de la laguna de Coromines (muestras de 4 m de profundidad).

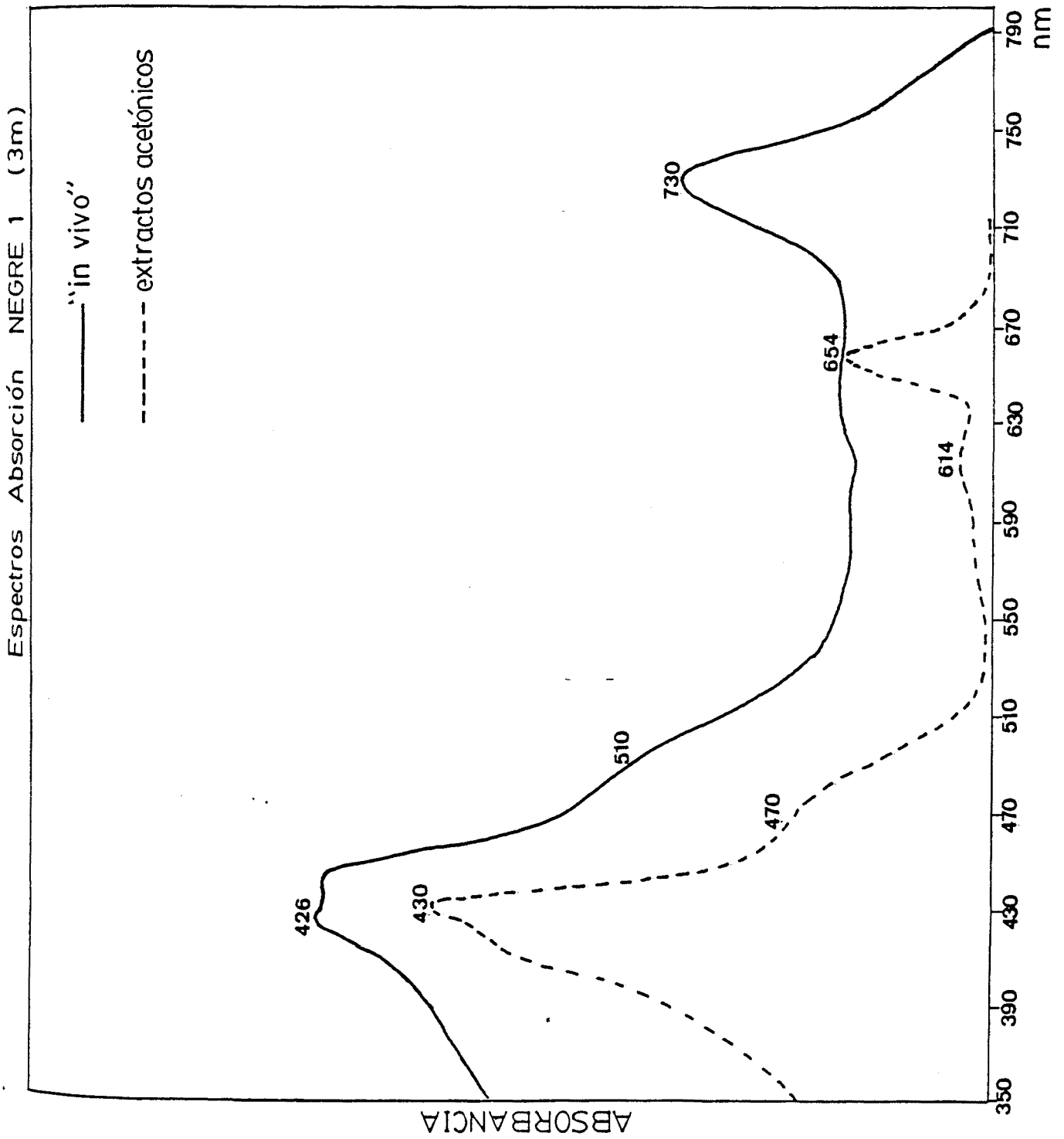


Figura 3.62 Espectros de absorción de pigmentos "in vivo" y en extracto acetónico de la laguna Negre 1 (muestras de 3 m de profundidad).

rateno) se efectuaron en el laboratorio cromatografías preparativas en capa fina (Montesinos 1978) de algunas muestras representativas de las distintas masas de agua estudiadas, confirmándose la existencia de los pigmentos citados en las muestras esperadas junto con productos de degradación, principalmente bacteriofeofitinas.

### 3.5.2 Concentración de las bacterioclorofilas

La cuantificación de las bacterioclorofilas presenta una serie de problemas propios. Los autores que han descrito coeficientes para la cuantificación de pigmentos fotosintéticos bacterianos (Takahashi & Ichimura 1970, Stanier & Smith 1960) son anteriores al descubrimiento de la Bclor e y los coeficientes descritos corresponden a la antigua nomenclatura de Bclor d. En principio, los coeficientes no varían mucho entre sí, dada la proximidad de los picos característicos (Bclor d: 10,2; Bclor c: 10,8; Takahashi & Ichimura 1970), por lo que al igual que otros autores (Lawrence et al. 1978) hemos utilizado el mismo coeficiente de la Bclor d para la Bclor e dado que además no se ha descrito todavía ningún coeficiente para su cuantificación. Otros autores, para obviar el problema (Cohen et al. 1977b), prefieren utilizar la fórmula tricromática de Strickland & Parsons (1968), sin tener en cuenta los picos de absorción específicos de las bacterioclorofilas considerándolas como clorofilas algales (con máximos en otras longitudes de onda), con lo que se alteran los valores y la relación absoluta entre los pigmentos, ya que entre la Bclor a y el resto de bacterioclorofilas los coeficientes son muy diferentes (Bclor a :25,2).

El otro grupo de pigmentos de antena, los carotenoides, presenta problemas semejantes, agravados por el hecho de no disponer todavía

de coeficientes de extinción de los picos característicos. Así pues, hemos utilizado unidades arbitrarias (véase el apartado 2.8.4), parecidas a las empleadas por Takahashi et al. (1972) y basadas en la absorbancia corregida para otros pigmentos en los picos característicos de los tres carotenoides más abundantes en las lagunas estudiadas. También otros autores (Strickland & Parsons 1968) emplean unidades arbitrarias parecidas para cuantificar los carotenoides algales. Las fórmulas utilizadas en esta Memoria se basan en la absorbancia corregida para otros pigmentos en los picos característicos de los tres carotenoides, descritos en Guerrero et al. 1980. En este caso, se podrán cuantificar en términos absolutos cuando se conozcan los coeficientes de extinción de cada uno de ellos en los picos característicos.

A pesar de los inconvenientes citados, la cuantificación diferencial de las bacterioclorofilas y carotenoides permite el estudio de la adaptación de las poblaciones en su hábitat y los fenómenos de competencia que se desarrollan cuando se presentan las dos bacterias fotosintéticas, que son capaces de desarrollarse masivamente en los ecosistemas anaerobios iluminados.

### Banyoles III. Bacterioclorofila e

En la figura 3.63a se presenta la variación espacio-temporal de las concentraciones de Bclor e en el monimolimnion y Clor a algal en el mixolimnion, durante 1977-78. Puede apreciarse que en el mixolimnion las concentraciones de Clor a son claramente inferiores a las correspondientes de Bclor e en el monimolimnion, entre 10 y 15 veces menores.

En el mixolimnion, los valores de Clor a máximos ( $3 \mu\text{g}/\text{l}$ ) se presentan durante el otoño. El resto de valores oscilan entre mínimos de  $0,5 \mu\text{g}/\text{l}$  hasta valores medios de  $1,2-1,5 \mu\text{g}/\text{l}$  durante la

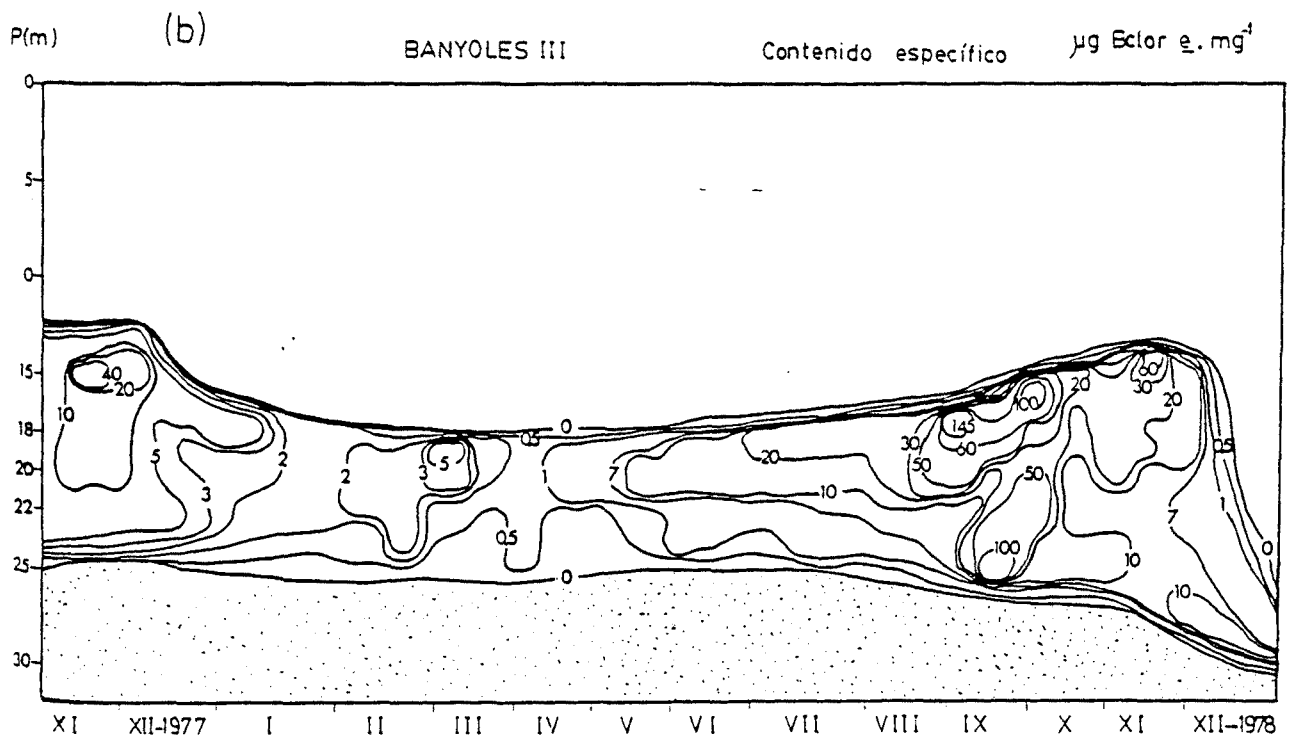
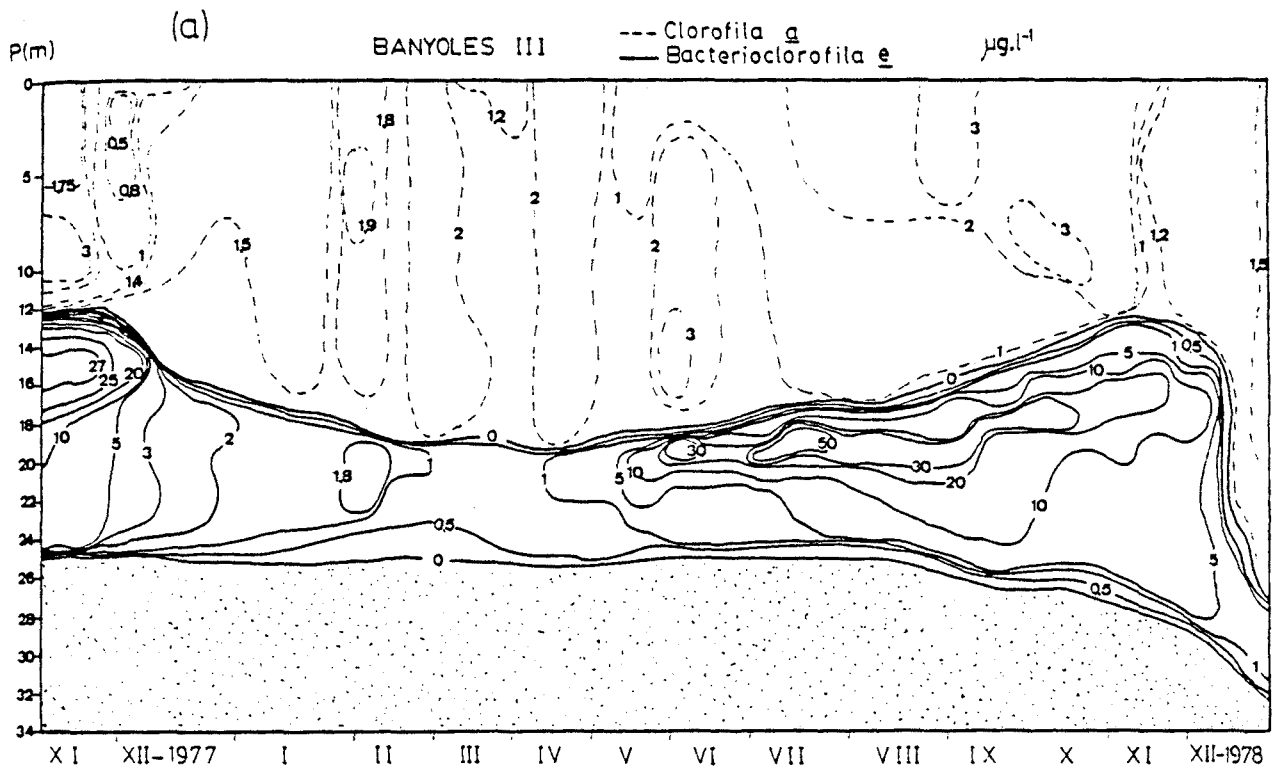


Figura 3.63 Distribución espacio-tiempo de (a) concentración ( $\mu\text{g/l}$ ) de Clor a y Bclor e y (b) contenido específico de Chlorobium phaeobacteroides ( $\mu\text{g/mg}$ ) en Banyoles III (noviembre 1977 - diciembre 1978).

mayor parte del año. Los máximos no suelen presentarse cerca de la superficie sino que se sitúan entre los 5-15 m de profundidad. Durante el invierno de 1978 se detectó Clor a hasta el fondo.

En el monimolimnion tenemos una variación paralela y parecida en cuanto al momento de presentarse los mayores valores de Bclor e, ya que coinciden con las mismas épocas que la Clor a aunque un poco ampliados, es decir, entre mayo y noviembre del ciclo anual. Los valores máximos absolutos ( $50 \mu\text{g/l}$ ) se presentaron en julio a 18-20 m. Los valores mínimos ( $0,5$  a  $1,8 \mu\text{g/l}$ ) se presentaron desde finales de diciembre hasta mayo. En el lodo no existen poblaciones activas de bacterias fotosintéticas (el potencial redox es positivo) y tan sólo se acumulan algunos pigmentos, principalmente carotenoides y algunos productos de degradación de las bacterioclorofilas (Montesinos 1978).

En la figura 3.63b se presenta la evolución del contenido específico de bacterioclorofila, es decir, normalizado respecto al peso fresco de la población de Chlorobium phaeobacteroides en Banyoles III, desde noviembre de 1977 a diciembre de 1978.

De la observación de la figura 3.63b se deduce que existe una coincidencia entre los máximos de Bclor e y los máximos del contenido específico del pigmento. Es decir, las células además de ser abundantes están más cargadas de pigmentos clorofílicos. El intervalo de variación del contenido específico oscila entre  $0,5$  y  $145 \mu\text{g/mg}$ . Los valores máximos aparecen durante el periodo de expansión de la masa de la población que ascienden en la columna de agua. Los valores mínimos ( $0,5$ - $5 \mu\text{g/mg}$ ) se presentaron entre enero y abril. Los valores máximos se presentan entre septiembre y noviembre (de  $60$  a  $145 \mu\text{g/m}$ ).

Laguna de Sisó. Bacterioclorofila a

En la figura 3.64a se presenta la concentración de Bclor a correspondiente a Chromatium minus, en  $\mu\text{g}/\text{l}$ . En este caso los valores máximos son muy elevados, entre 400-500  $\mu\text{g}/\text{l}$ , y se encuentran cerca de la superficie, entre 0,5 y 1 m, con una disposición típicamente laminar, descrita al presentar los resultados de los números totales. La distribución vertical durante el ciclo anual es diferente, así, en invierno, disminuyen paulatinamente hasta valores mínimos de 5  $\mu\text{g}/\text{l}$  en marzo (valor uniforme en toda la columna de agua). A partir de ese mes, y empezando por la superficie, aumentan los valores de Bclor a con tendencia a una estratificación entre julio y septiembre. Desde noviembre se pierde la estratificación térmica y disminuyen los valores de Bclor a. En diciembre se inicia una disminución progresiva de los valores alcanzándose los mínimos del año anterior, distribuidos uniformemente también por toda la columna.

El contenido específico de Bclor a (figura 3.64b) de Chromatium minus en Sisó durante 1978 varía relativamente poco, entre 2-70  $\mu\text{g}/\text{mg}$ , o sea 35 veces de variación celular. Es de destacar que el contenido específico no se presenta estratificado sino que casi siempre mantiene la distribución columnar, con excepción del periodo entre abril y agosto. Los valores mínimos se presentaron durante el mes de mayo (2-5  $\mu\text{g}/\text{mg}$ ). Los valores máximos se presentan en enero a los 2-4 m de profundidad (70  $\mu\text{g}/\text{mg}$ ) y también en octubre, a los 0,5-1,5 m (60  $\mu\text{g}/\text{mg}$ ) y de 50  $\mu\text{g}/\text{mg}$  en los 3-5 m en diciembre de 1978.

Laguna de Sisó. Bacterioclorofila e

La distribución de la Bclor e se presenta en la figura 3.65a en la que se observa que la concentración de Bclor e oscila entre



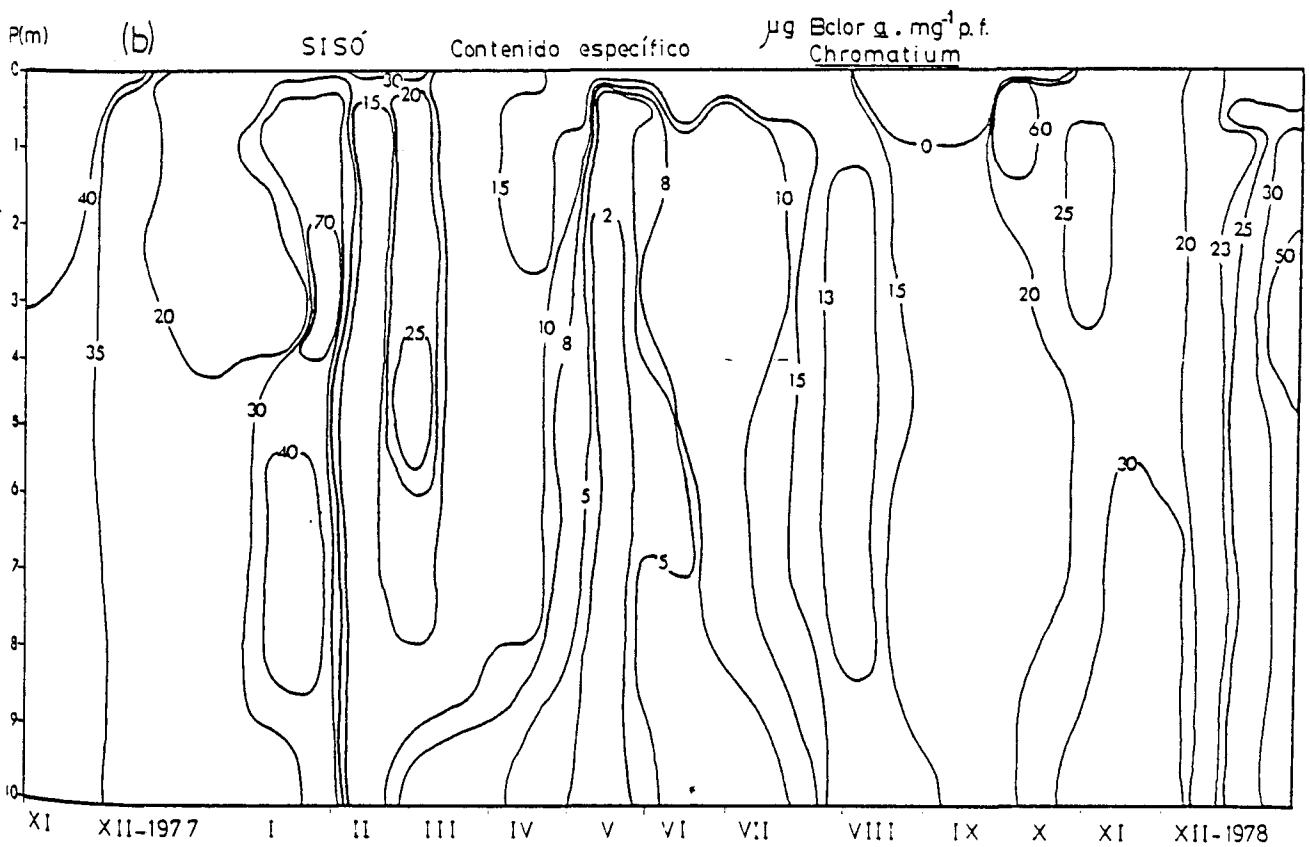
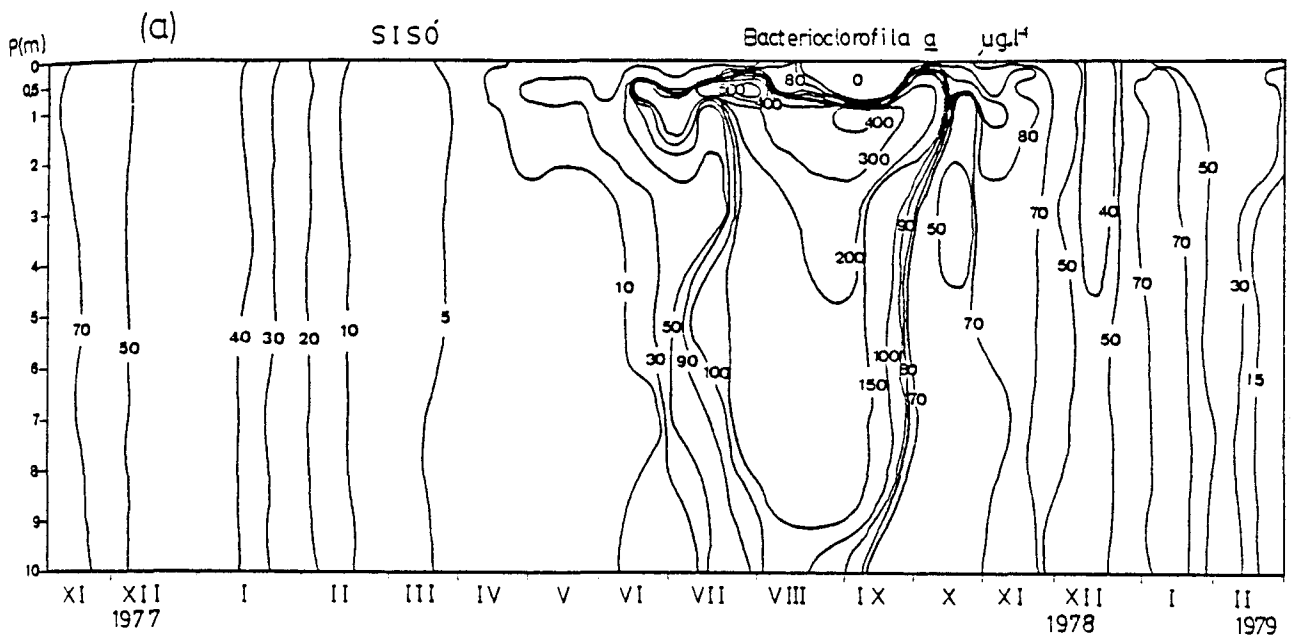


Figura 3.64 Distribución espacio-temporal de (a) concentración ( $\mu\text{g/l}$ ) de Bclor  $a$  y (b) contenido específico de Chromatium minus ( $\mu\text{g/mg}$ ) en la laguna de Sisó (noviembre 1977 - diciembre 1978).

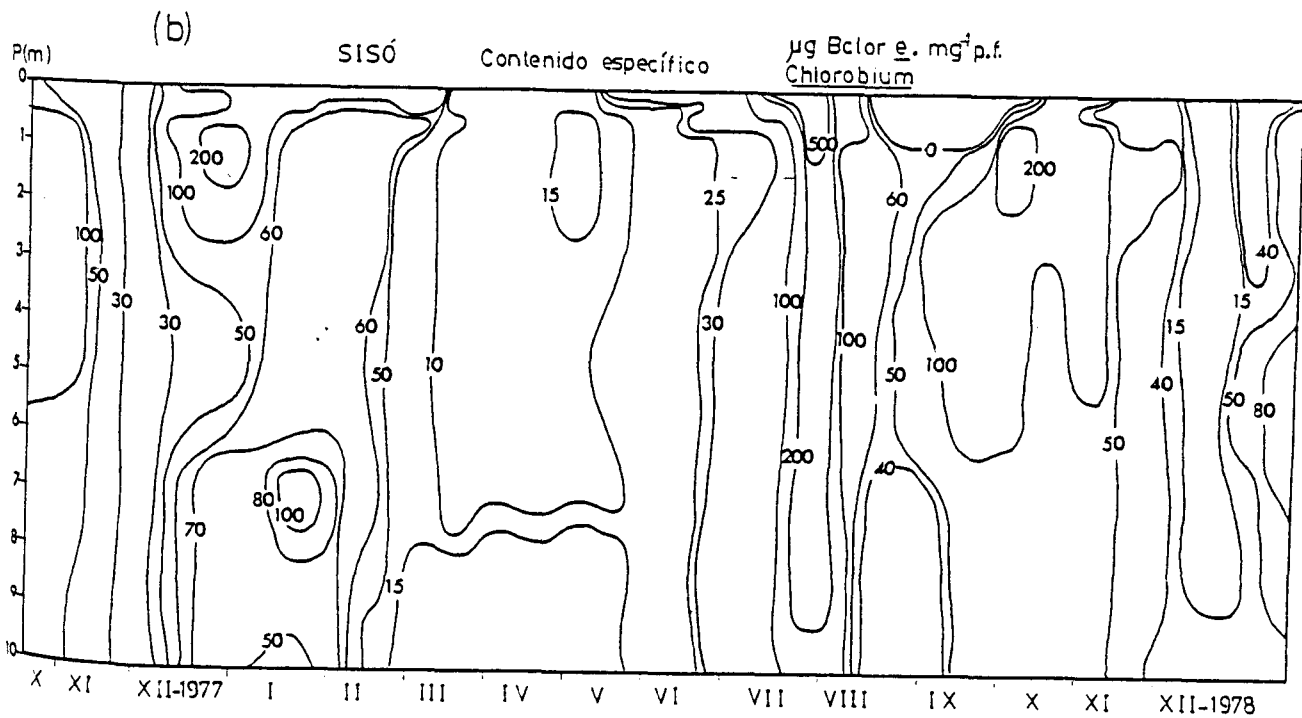
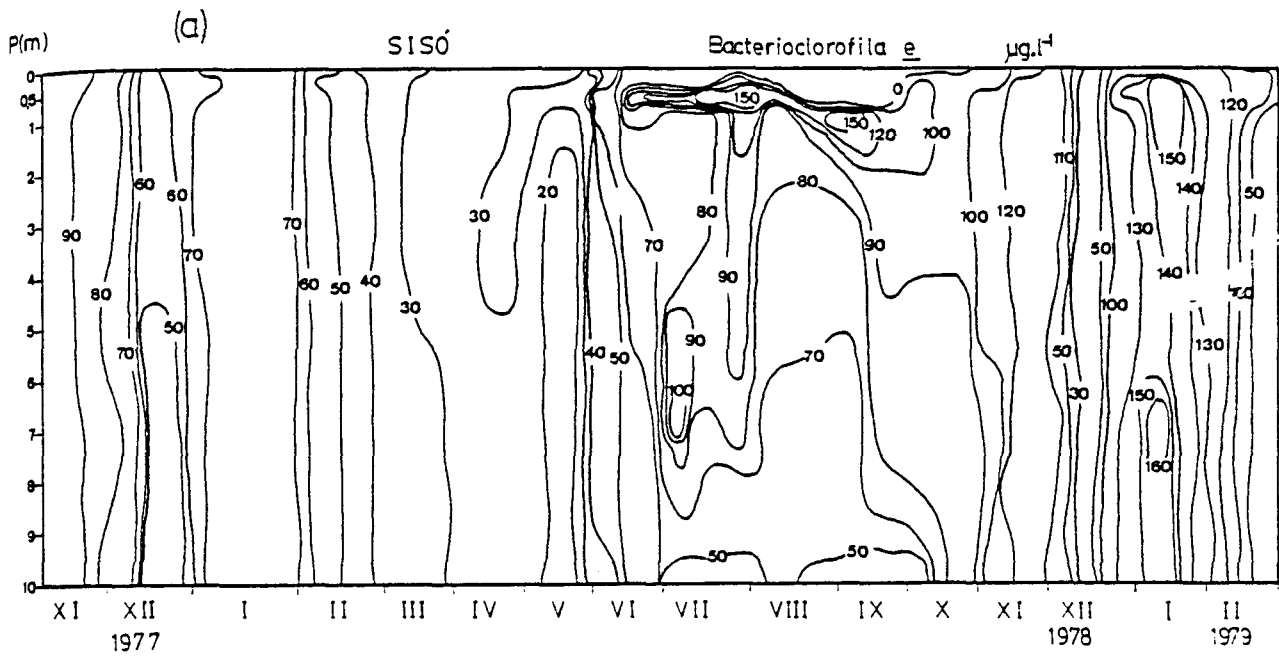


Figura 3.65 Distribución espacio-tiempo de (a) concentración ( $\mu\text{g/l}$ ) de Bclor *e* y (b) contenido específico de *Chlorobium phaeobacteroides* ( $\mu\text{g/mg}$ ) (Octubre 1977- diciembre 1978).

20-160  $\mu\text{g}/\text{l}$  en respuesta a diferentes factores ambientales.

Los valores, en invierno del 77-78 oscilaron entre 40-90  $\mu\text{g}/\text{l}$  y los del invierno 1978-79 entre 30-160  $\mu\text{g}/\text{l}$  con medias de alrededor de 100  $\mu\text{g}/\text{l}$ , ligeramente superiores al invierno anterior.

Entre los meses de marzo y mayo de 1978 se presentaron los valores mínimos de Bclor e, entre 20-30  $\mu\text{g}/\text{l}$ . Durante el periodo de estratificación térmica aumentan los valores en toda la columna, pero con máximos cerca de la superficie (150  $\mu\text{g}/\text{l}$ ). Desde noviembre descienden bruscamente para recuperarse después en diciembre, tal como se ha citado anteriormente.

El contenido específico de bclor e por mg de peso fresco de células (figura 3.65b) es muy variable y elevado presentando variaciones entre 10 y 500  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . La evolución del contenido específico es complicada ya que sufre una serie de cambios a lo largo del ciclo anual.

Los valores máximos del contenido específico se presentan durante dos épocas distintas, la primera entre diciembre 1977 y enero 1978, con valores entre 50-200  $\mu\text{g}/\text{mg}$ , y otro durante el periodo de estratificación térmica, entre julio y noviembre, con valores entre 40-500  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . En la primavera se presentan valores entre 10-25  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . Por último, en noviembre y diciembre se presentan valores intermedios.

#### Laguna de Vilà. Bacterioclorofila a

En la figura 3.66a se presentan los valores de la Clor a algal en el mixolimnion y de Bclor a en el monimolimnion de la laguna de Vilà desde junio de 1978 a noviembre de 1979.

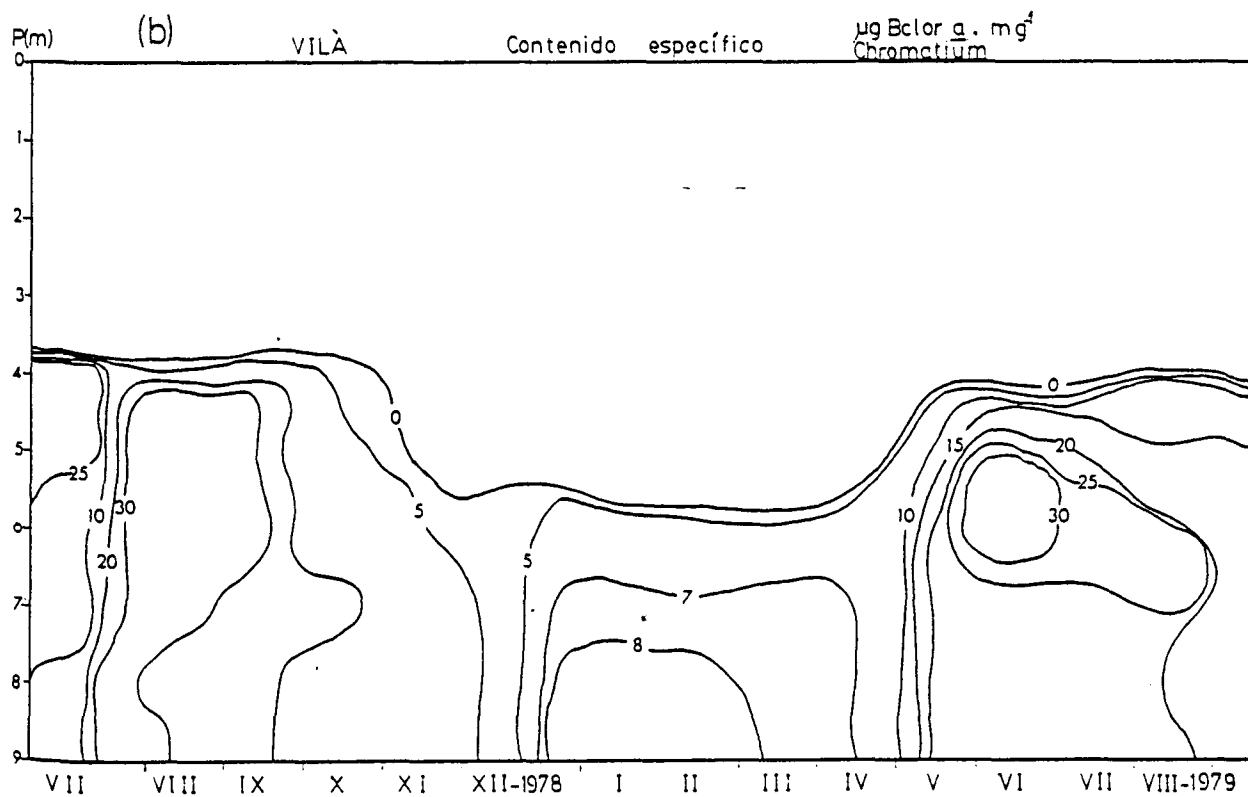
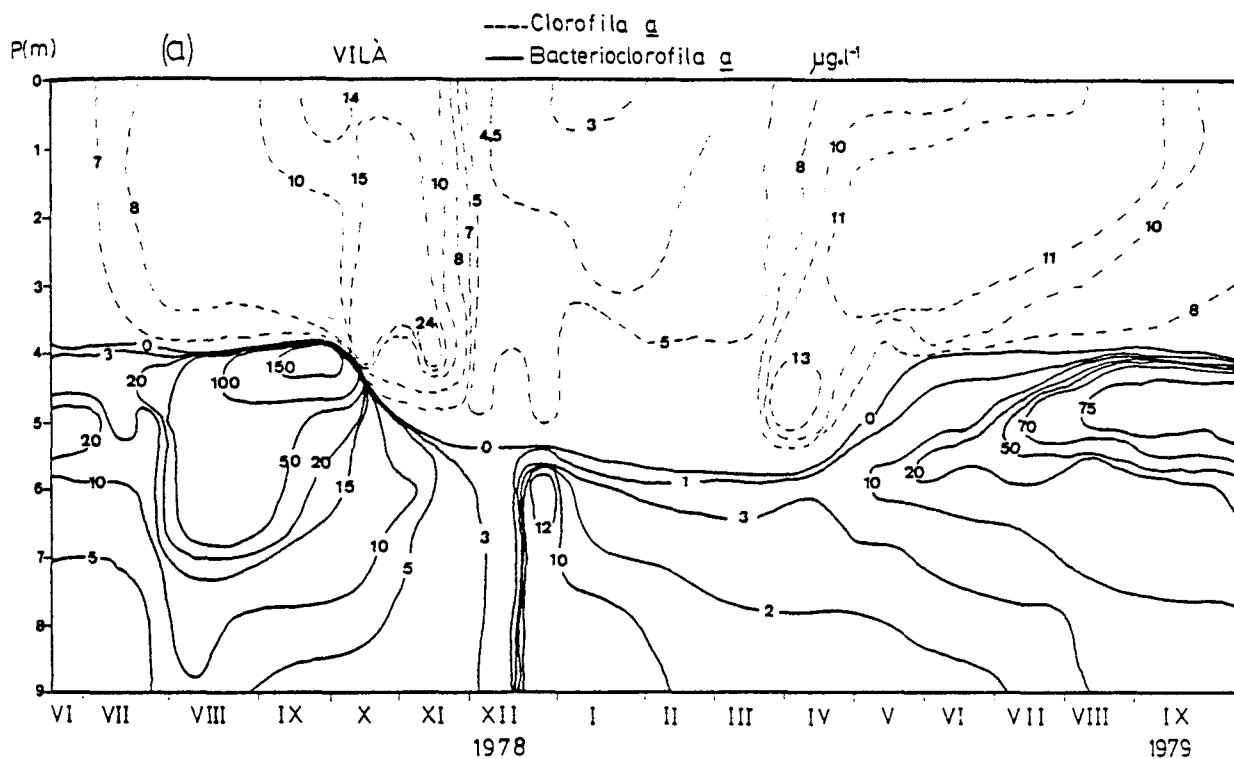


Figura 3.66 Distribución espacio-tiempo de (a) concentración ( $\mu\text{g}/\text{l}$ ) de Clorofila a y Bclor a y (b) contenido específico de Chromatium minus ( $\mu\text{g Bclor}/\text{mg}$ ) en la laguna de Vilà (junio 1978 - septiembre 1979).

La concentración de Clor a en el mixolimnion de Vilà oscila entre 3 y 24  $\mu\text{g}/\text{l}$ , valores que son sensiblemente superiores a los de Banyoles III. Los máximos se sitúan en octubre-noviembre a 3 m, aunque los valores son también elevados en todo el mixolimnion (10-24  $\mu\text{g}/\text{l}$ ). A excepción de la época invernal, los valores son superiores a 8  $\mu\text{g}/\text{l}$ .

En el monimolimnion, la Bclor a oscila entre valores de 1 y 50  $\mu\text{g}/\text{l}$ . Los máximos (150  $\mu\text{g}/\text{l}$ ) aparecen a los 4 m en septiembre-octubre de 1978. En el mismo periodo de 1979 tan sólo se alcanzaron los 75  $\mu\text{g}/\text{l}$  en la misma profundidad (4-5 m). Debe señalarse un máximo secundario a finales de diciembre de 12  $\mu\text{g}/\text{l}$ , a 6 m, para descender rápidamente en enero siguiente. En la figura 3.66b se presenta la evolución del contenido específico de Bclor a en la laguna de Vilà durante 1978-79. Se aprecia una coincidencia de los máximos de contenido específico con los absolutos. Los valores del contenido específico oscilan entre 5-30  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . En invierno los valores no superan los 8  $\mu\text{g}/\text{mg}$ , con mínimos de 5  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . Los máximos se presentan durante casi todo el resto del año.

#### Laguna de Vilà. Bacterioclorofila e

En la figura 3.67a se presenta la evolución de la concentración de Bclor e en Vilà durante 1978-79. En este caso los valores oscilan entre 20-600  $\mu\text{g}/\text{l}$ , alcanzándose los máximos absolutos de todas las lagunas estudiadas.

Los máximos se detectan sobre todo en primavera y principios de verano cerca del límite superior de la quemoclina, aunque también son altos hasta octubre (40  $\mu\text{g}/\text{l}$ ). En invierno los valores oscilan entre 20-80  $\mu\text{g}/\text{l}$ , aumentando en profundidad.

En la figura 3.67b se presentan los resultados del contenido

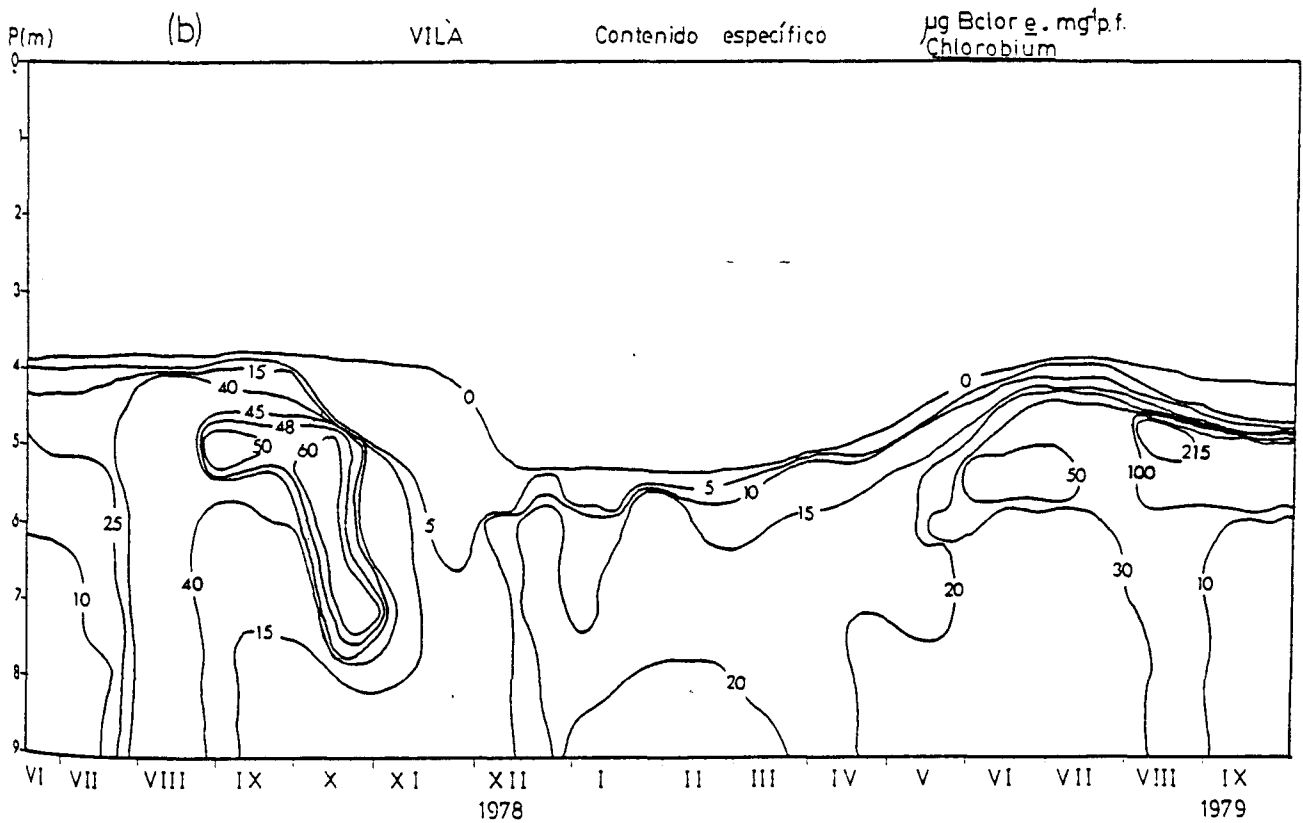
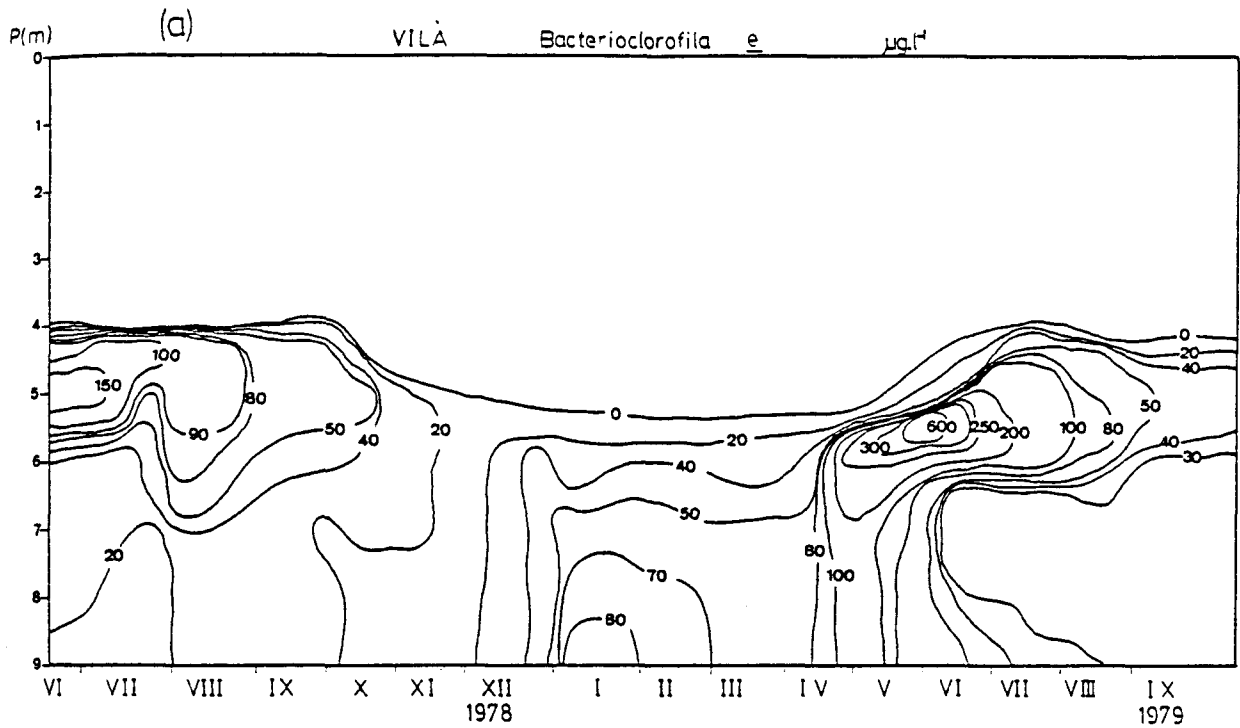


Figura 3.67 Distribución espacio-tiempo de (a) la concentración ( $\mu\text{g/l}$ ) de bacterioclorofila  $e$  y (b) contenido específico de Chlorobium phaeobacteroides ( $\mu\text{g/mg}$ ) en la laguna de Vilà (junio 1978-septiembre 1979).

específico de bclor e en Vilà, observándose en ella que el intervalo de valores oscila entre 5 y 215  $\mu\text{g}/\text{mg}$ , presentándose los máximos en agosto-septiembre 1979, con 215  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . En el periodo agosto-octubre 1978 los valores son inferiores pero elevados entre 40-60  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . Ambos grupos de valores se encuentran cerca del límite superior de la quemoclina. En el periodo comprendido entre noviembre y junio, es decir, en invierno-primavera, los valores oscilan entre 5-20  $\mu\text{g}/\text{mg}$ , que son los mínimos anuales.

### Laguna de Coromines

Esta laguna holomíctica no tiene una población permanente de bacterias fotosintéticas ya que durante el periodo invernal desaparecen por oxigenación de toda la columna. En la figura 3.68a se muestra la evolución de la concentración de Clor a (algal) en el epilimnion con oxígeno y la de la Bclor e, perteneciente a Chlorobium limicola, en el hipolimnion. Respecto a la Clor a, los valores son elevados, con máximos de 320  $\mu\text{g}/\text{l}$  en marzo. Otro máximo se presenta en noviembre, 175  $\mu\text{g}/\text{l}$ . Los mínimos se detectaron sólo a final de agosto y en invierno (50-60  $\mu\text{g}/\text{l}$ ).

En el hipolimnion la población de Chlorobium limicola (Bclor d) alcanza valores de alrededor de 300  $\mu\text{g}/\text{l}$  durante junio-julio a los 3 m, y septiembre-octubre a la misma profundidad. Los valores mínimos se presentaron en primavera y a finales de noviembre-diciembre, antes de la mezcla vertical.

La variación del contenido específico de la Bclor d se presenta en la figura 3.68b. Los valores máximos no coinciden con los de Bclor d y se dan en julio-agosto, a los 2 m de profundidad, y también en este mismo nivel en noviembre. El intervalo de valores oscila entre 5 y 65  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . Los mínimos se presentan en pri-

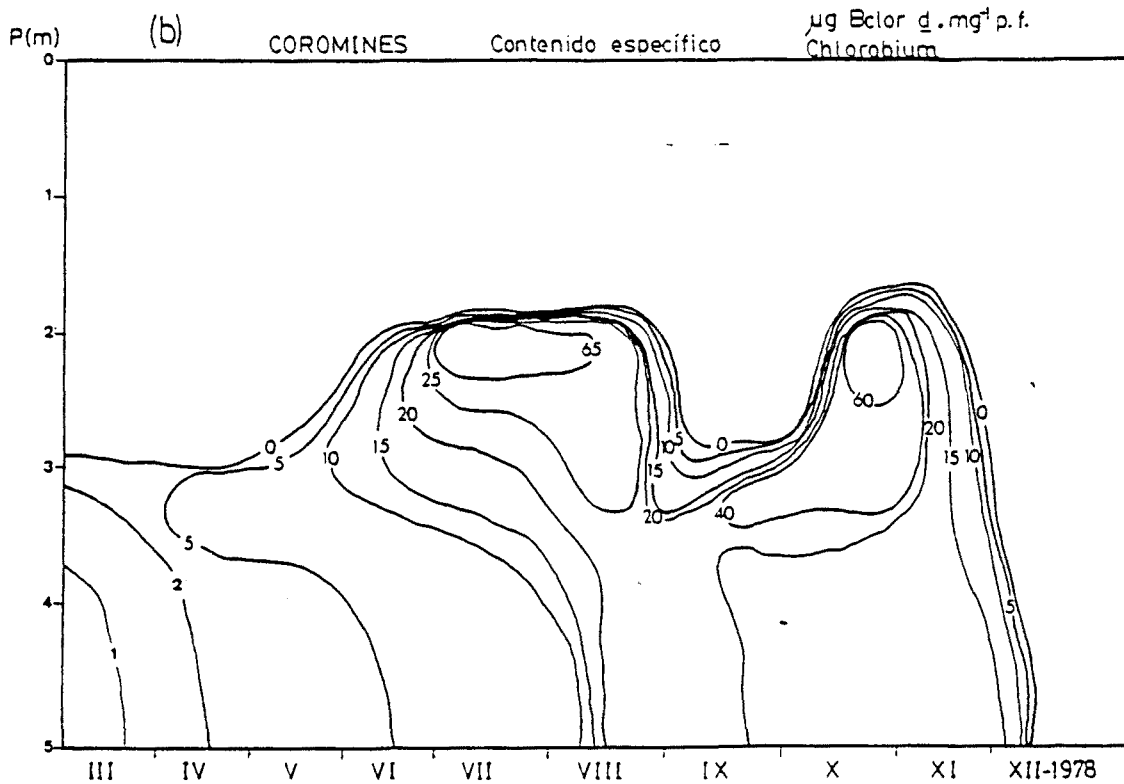
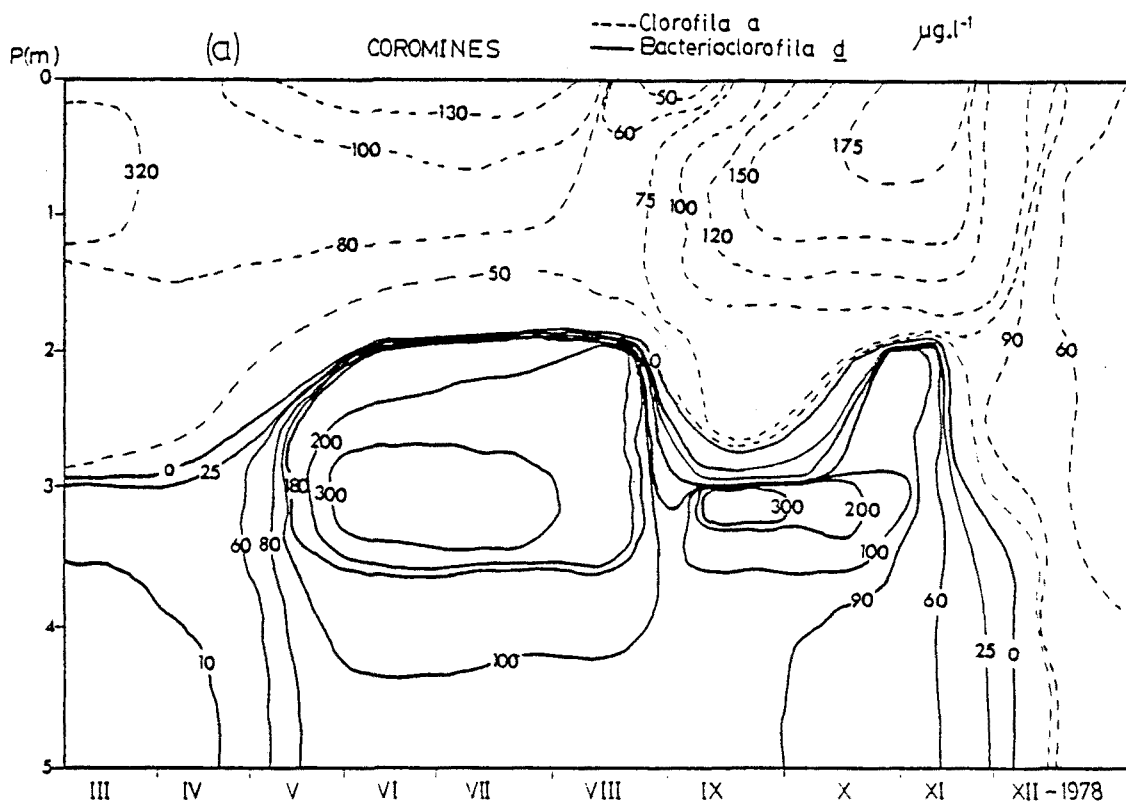


Figura 3.68 Distribución espacio-temporal de (a) la concentración ( $\mu\text{g/l}$ ) de Clor *a* y Bclor *d* y (b) contenido específico de *Chlorobium limicola* ( $\mu\text{g/mg}$ ) en la laguna de Coromines (marzo-diciembre 1978).



mavera, con valores de 1-2  $\mu\text{g}/\text{mg}$ .

### Laguna Negre 1

La concentración en Clor a y en Bclor d (correspondiente a Chlorobium limicola) en la laguna Negre 1 se presenta en la figura 3.69a.

La concentración de Clor a varía desde 15 a 150  $\mu\text{g}/\text{l}$ , los valores son muy parecidos a los detectados por término medio en la laguna de Coromines. Los máximos se presentan en agosto-noviembre hasta 1 m de profundidad. Durante la primavera se detectan valores entre 15-40  $\mu\text{g}/\text{l}$ . En el periodo invernal oscilan entre 50-90  $\mu\text{g}/\text{l}$  en toda la columna de agua.

En el hipolimnion se inicia la aparición de Chlorobium limicola en marzo, después del periodo de mezcla vertical de toda la columna y oxigenación de la misma. Entre marzo y abril la Bclor d fue de 30  $\mu\text{g}/\text{l}$  a partir de los 4-5 m de profundidad. A partir de mayo se inicia un aumento rápido, desde 50 hasta 370  $\mu\text{g}/\text{l}$  en julio-agosto.

El contenido específico de la Bclor d se presenta en la figura 3.69b. Los valores oscilan entre 2 y 300  $\mu\text{g}/\text{mg}$ . Los mínimos 10  $\mu\text{g}/\text{mg}$  se presentan en primavera. Los máximos se presentan en julio-agosto (300  $\mu\text{g}/\text{mg}$ ). En septiembre los valores máximos (150  $\mu\text{g}/\text{mg}$ ) se encuentran a mayor profundidad (4 m). A partir de octubre los valores descienden rápidamente, hasta la desaparición de la población en diciembre.

---

En este punto es interesante remarcar algunas características metabólicas relacionadas con la fotosíntesis bacteriana que la diferencian de la fotosíntesis algal. El rendimiento cuántico o eficiencia cuántica de la fotosíntesis algal es de 8 cuantos por molé-

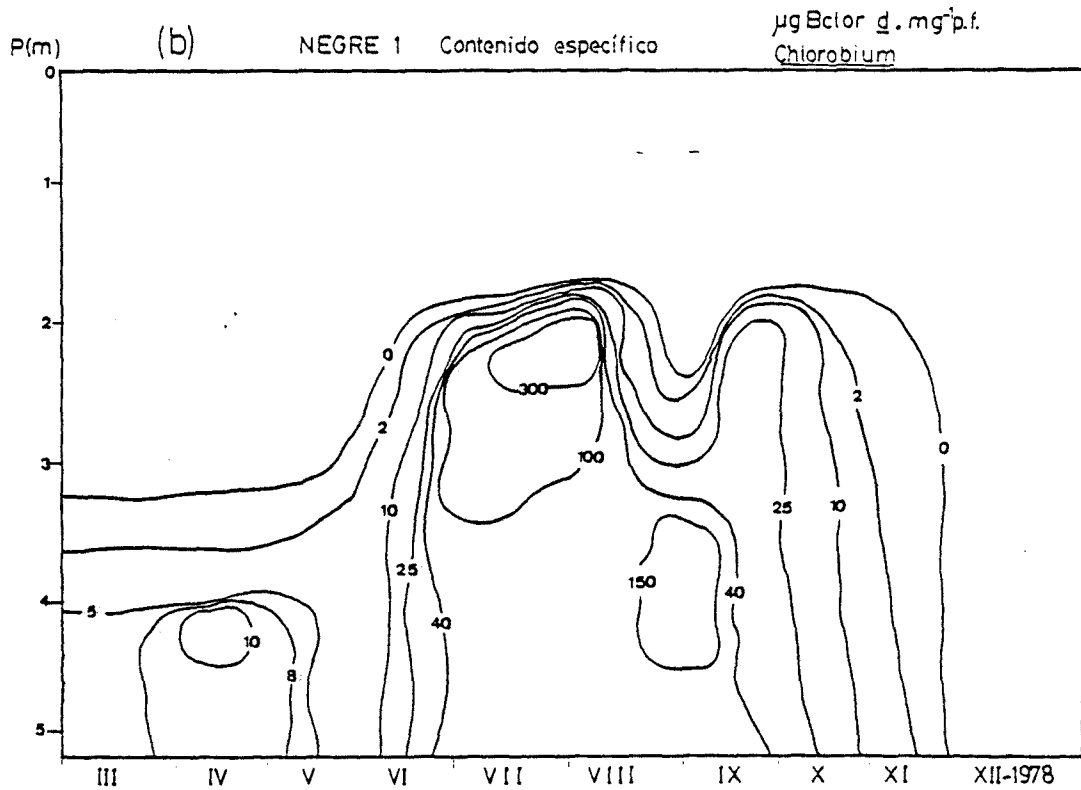
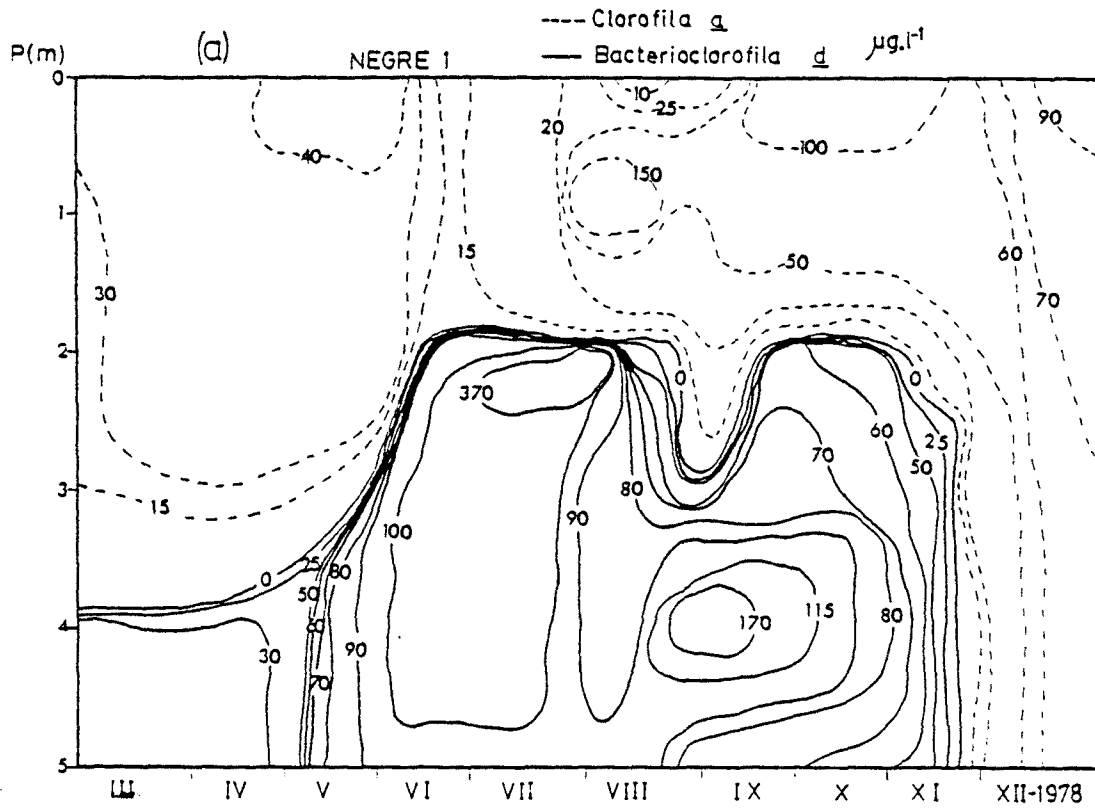
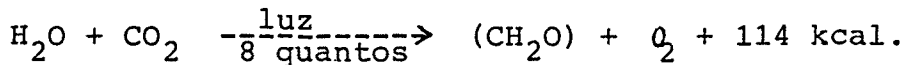


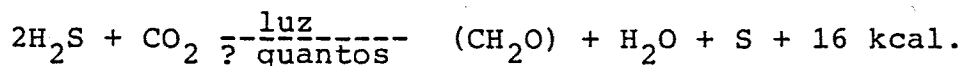
Figura 3.69 Distribución espacio-tiempo de (a) concentración ( $\mu\text{g/l}$ ) de Clor a y Bclor d, y (b) el contenido específico de Chlorobium limicola ( $\mu\text{g/mg}$ ) en la laguna Negre 1 (marzo-diciembre).

cula de CO<sub>2</sub> fijada utilizando el hidrógeno del agua:



que corresponde a una eficacia termodinámica del 38%.

Se desconoce el número de cuantos necesarios para la fijación de una molécula de CO<sub>2</sub> en las bacterias fotosintéticas, pero debe de ser inferior a 8, ya que la reacción de fijación es:



que representa unas 7 veces menos de energía libre necesaria por molécula de CO<sub>2</sub>. Esto puede explicar en gran parte el porqué estas bacterias pueden persistir en medios con intensidades luminosas muy bajas y también el que puedan funcionar utilizando sólo el fotosistema I (fosforilación cíclica) para generar ATP (Brock 1979).

### 3.5.3 Concentración de carotenoides bacterianos

#### Banyoles III (isorrenierateno)

En la figura 3.70 se representa la variación espacio-temporal del carotenoide isorrenierateno (en unidades arbitrarias/litro; AU/l) en la población bacteriana fotosintética de Banyoles III (Chlorobium phaeobacteroides). Los valores máximos se encuentran a finales de agosto-septiembre, con 15-50 UA/l. Prácticamente durante todo el año los valores son superiores a 3 UA/l, excepto durante el invierno y parte de la primavera, donde son inferiores a 1 UA/l, con mínimos de 0,2 UA/l en marzo-abril de 1978.

Por otra parte, en la figura 3.70b se presenta la variación del contenido específico de isorrenierateno en Banyoles III. Los valores oscilan entre 0,2 y 15 UA/mg, es decir unas 75 veces de variación total por célula. Los mayores entre 5 y 15 UA/mg, se pre-

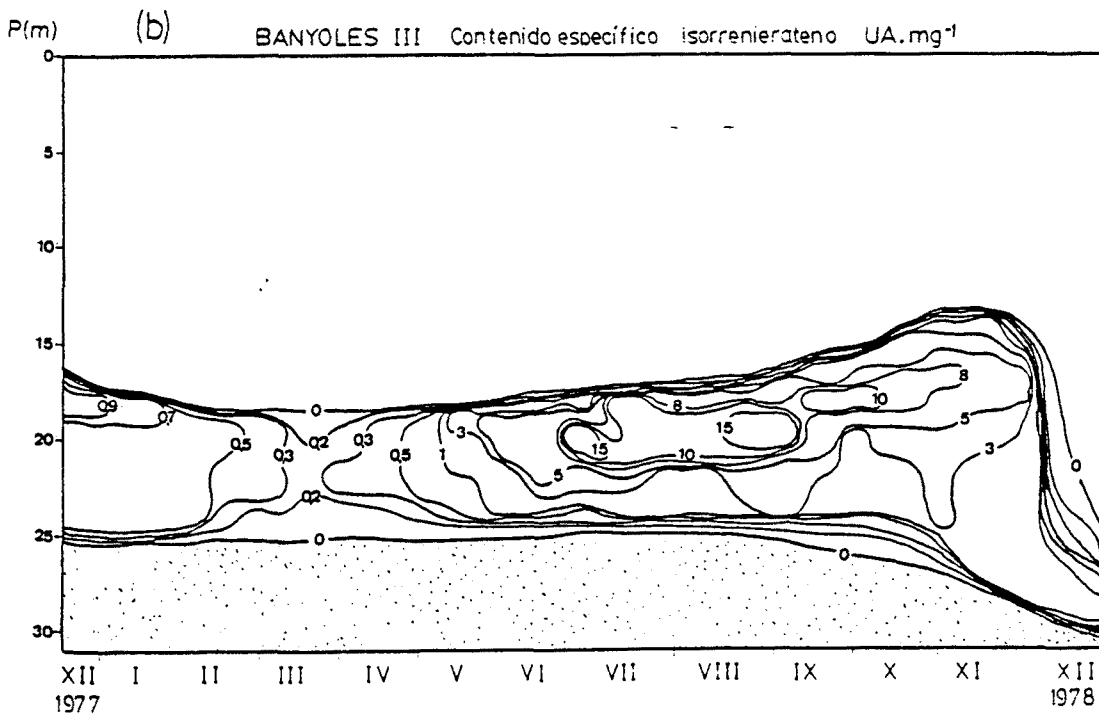
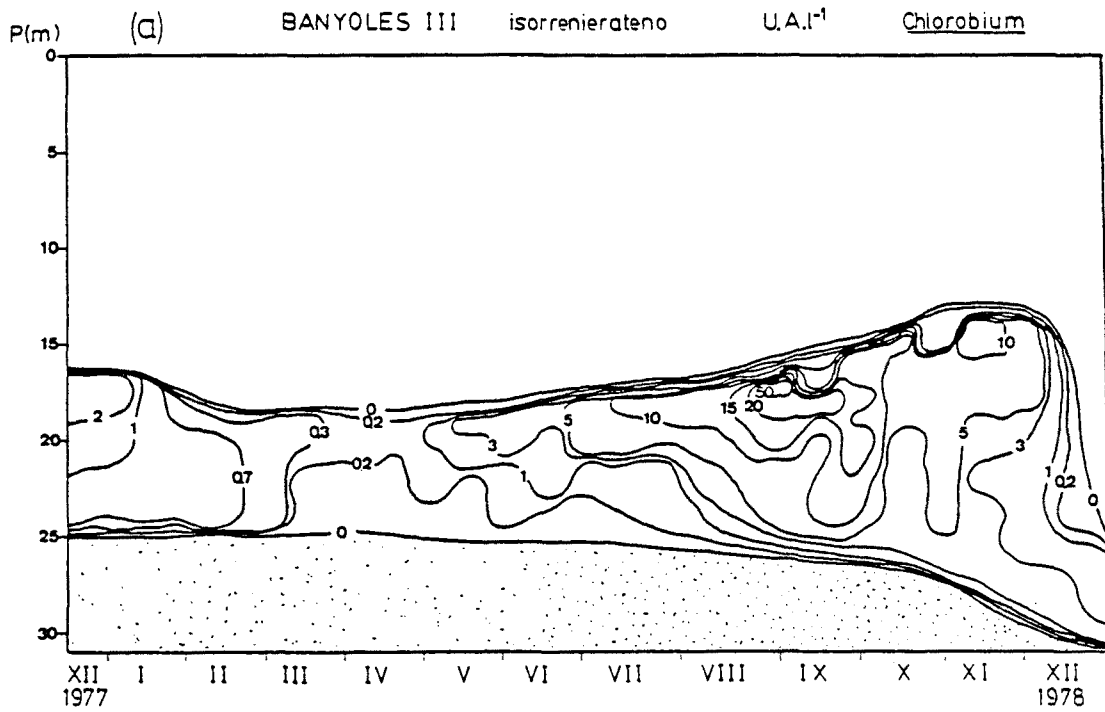


Figura 3.70 Distribución vertical y estacional de (a) la concentración de isorrenierateno (UA/l) y (b) contenido específico en isorrenierateno (UA/mg) de Chlorobium phaeobacteroides en Banyoles III (diciembre 1977-diciembre 1978).

sentan entre junio y noviembre de 1978. Desde finales de diciembre hasta abril, los valores son muy inferiores, entre 0,2 y 0,9 UA/mg. Los mínimos (0,2 UA/mg) se presentaron en marzo de 1978.

#### Laguna de Sisó. Okenona

En la figura 3.71a, se presenta la variación de la concentración del carotenoide okenona (típico de Chromatium minus) en la laguna de Sisó. La okenona varía desde mínimos de 1 UA/l hasta máximos de 20 UA/l.

En el periodo comprendido entre noviembre y finales de abril, los valores se mantienen bajos, entre 1 y 5 UA/l, con mínimos de 1 UA/l en marzo-abril.

Durante el periodo de estratificación térmica, desde mayo a octubre, los valores aumentan empezando por la superficie, donde se presentan los máximos (14-20 UA/l), y aunque disminuyen en profundidad siempre son superiores a 5 UA/l. A partir del periodo de mezcla los valores descienden hasta llegar a los invernales.

En la figura 3.71b se presenta la evolución del contenido específico de okenona en Sisó durante 1977-78.

Los valores oscilan entre 0,5-6 UA/mg, es decir tan sólo 12 veces de variación. Los mínimos absolutos se presentan durante el mes de diciembre de 1978, con 0,5-0,8 UA/mg en toda la columna.

En el periodo de enero a abril se presentan los valores máximos entre 2-6 UA/mg. A partir de mayo descienden y se mantienen prácticamente iguales hasta noviembre.

#### Laguna de Sisó. Isorrenierateno

En la figura 3.72a se aprecia la variación del carotenoide isorrenierateno, típico de Chlorobium phaeobacteroides, en la la-

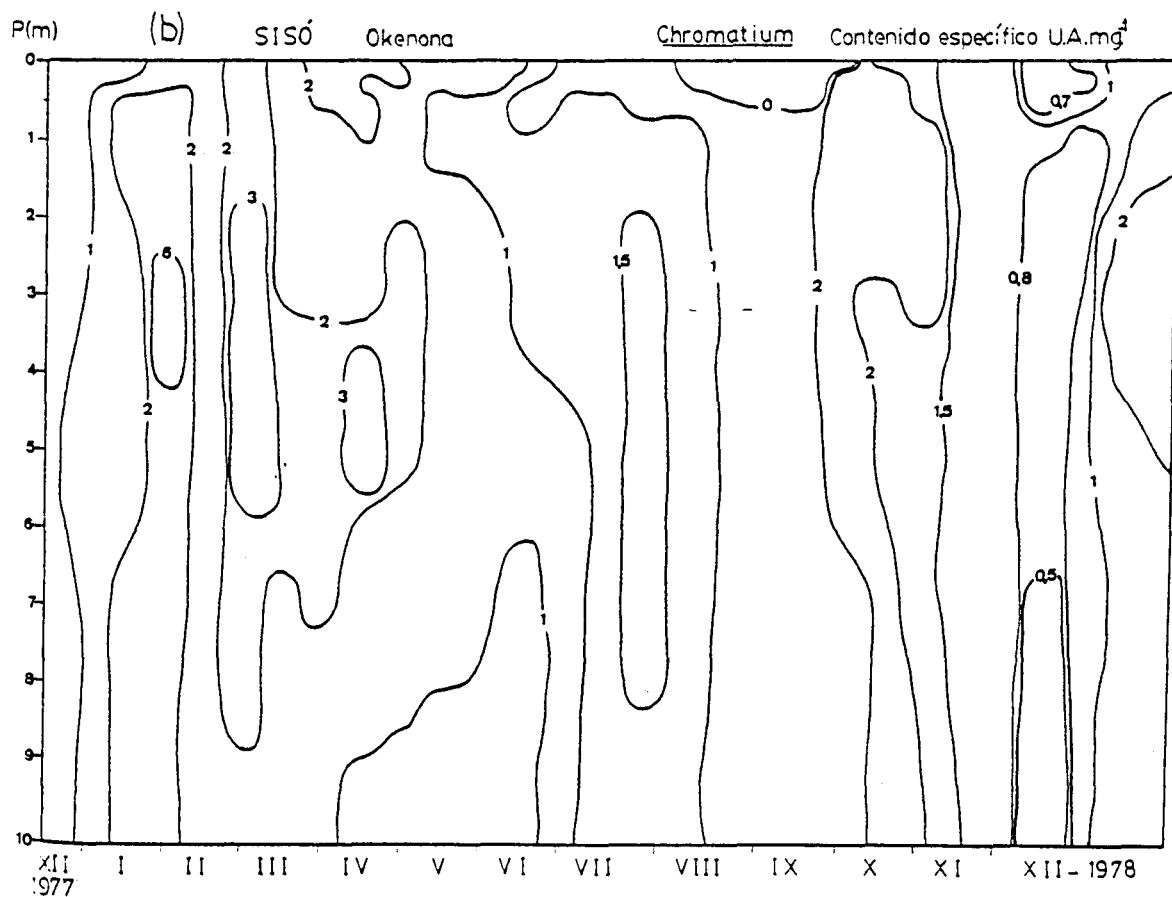
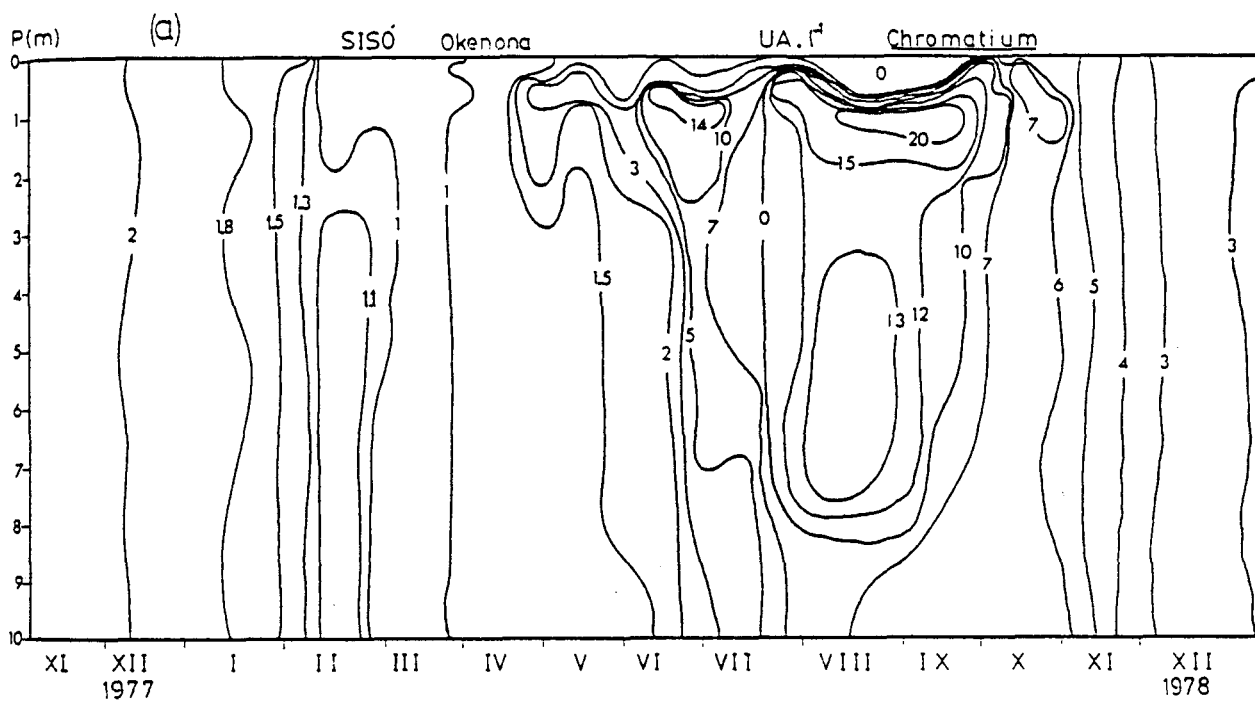


Figura 3.71 Distribución vertical y estacional de (a) la concentración de Okenona (UA/l) y (b) el contenido específico en Okenona (UA/mg) de Chromatium minus en la laguna de Sisó (diciembre 1977- diciembre 1978).

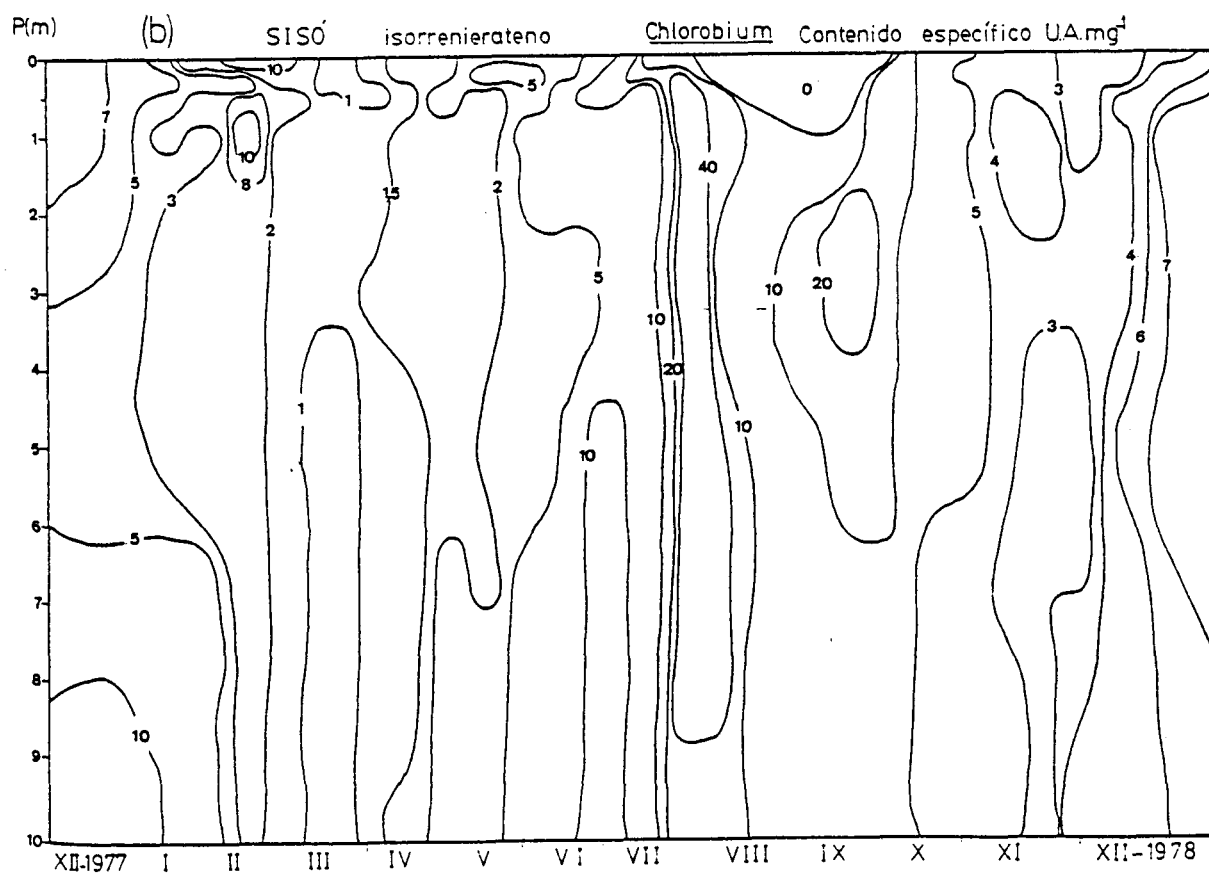
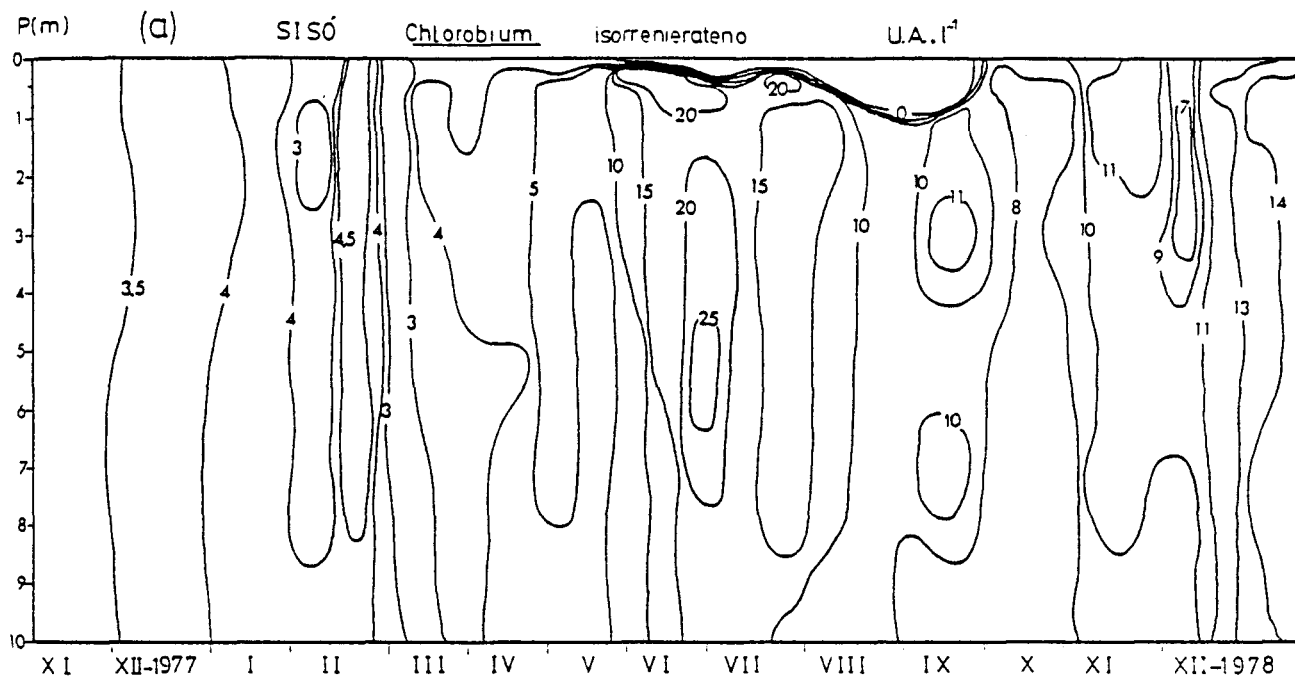


Figura 3.72 Distribución vertical y estacional de (a) la concentración de isorrenierateno (UA/l) y (b) contenido específico en isorrenierateno de Chlorobium phaeobacteroides (UA/mg) en la laguna de Sisó (noviembre 1977-noviembre 1978).

guna de Sisó durante 1977-78. El margen de variación oscila entre 3 y 25 UA/l. Los valores mínimos se presentan entre noviembre 1977 y mayo 1978 situándose entre 3-5 UA/l y distribuidos columnarmente.

A partir de junio 1978 y hasta diciembre de 1978 los valores son elevados, entre 7-25 UA/l.

La variación del contenido específico se detalla en la figura 3.72b. Los valores oscilan entre 1 y 40 UA/mg. Los valores máximos se presentan en el periodo de estratificación térmica, entre julio y octubre (10-40 UA/mg). Los mínimos se presentan en el mes de marzo y abril, y el resto del año oscilan entre medias de 3-10 UA/mg.

#### Laguna de Vilà. Okenona

En la figura 3.73a, se presenta la variación del carotenoide okenona en la laguna de Vilà, expresados en UA/l.

El intervalo de valores oscila entre 0,5 y 9 UA/l, muy bajos comparados con los de Sisó, correspondientes a la misma población de Chromatium minus.

Los máximos se presentaron entre junio y octubre en la parte superior del monimolimnion (4-6 m). En profundidad, en la misma época, los valores son inferiores a 1 UA/l.

En la figura 3.73b se presenta la evolución del contenido específico de la okenona. Oscila entre 0,5 y 15 UA/mg, es decir, una variación de 30 veces el contenido celular. En el caso de la okenona, al igual que en el contenido específico de la Bclor a, los máximos coinciden con los máximos de valores absolutos. En cambio, en invierno los valores son bajos, entre 0,5 y 1 UA/mg.



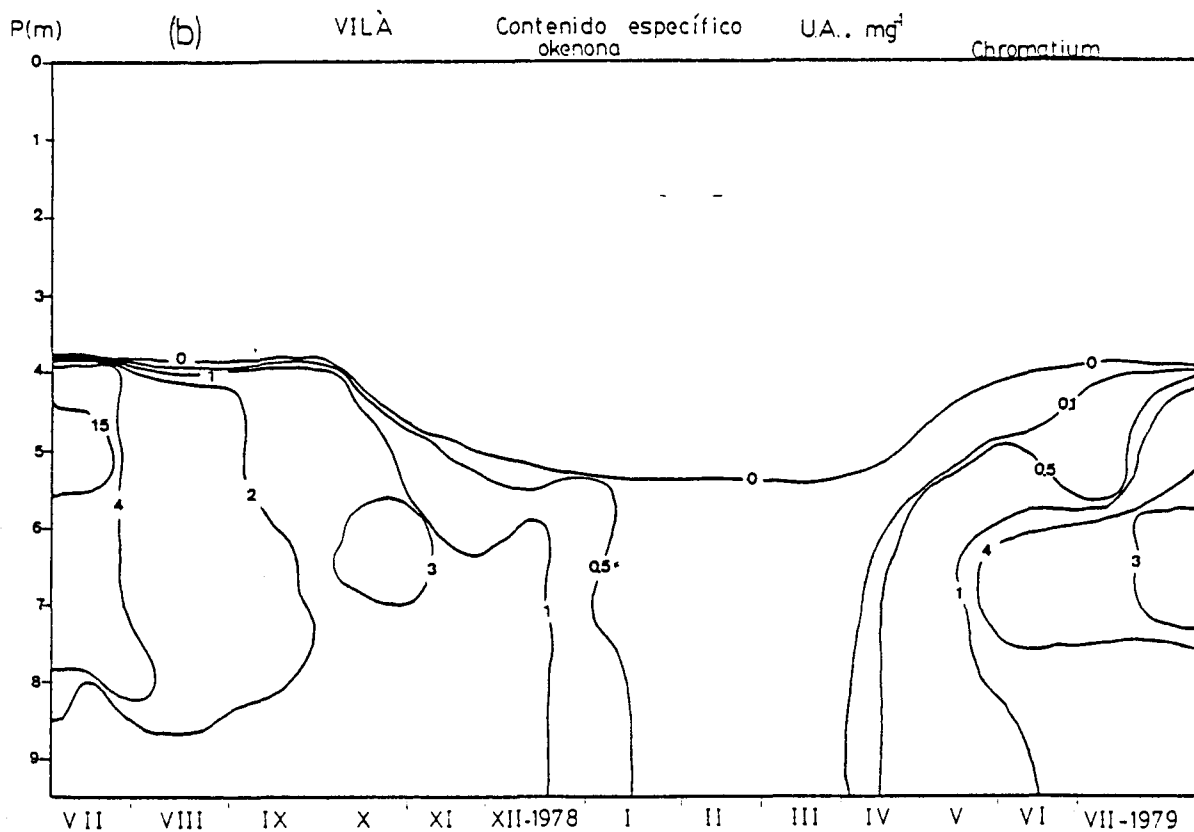
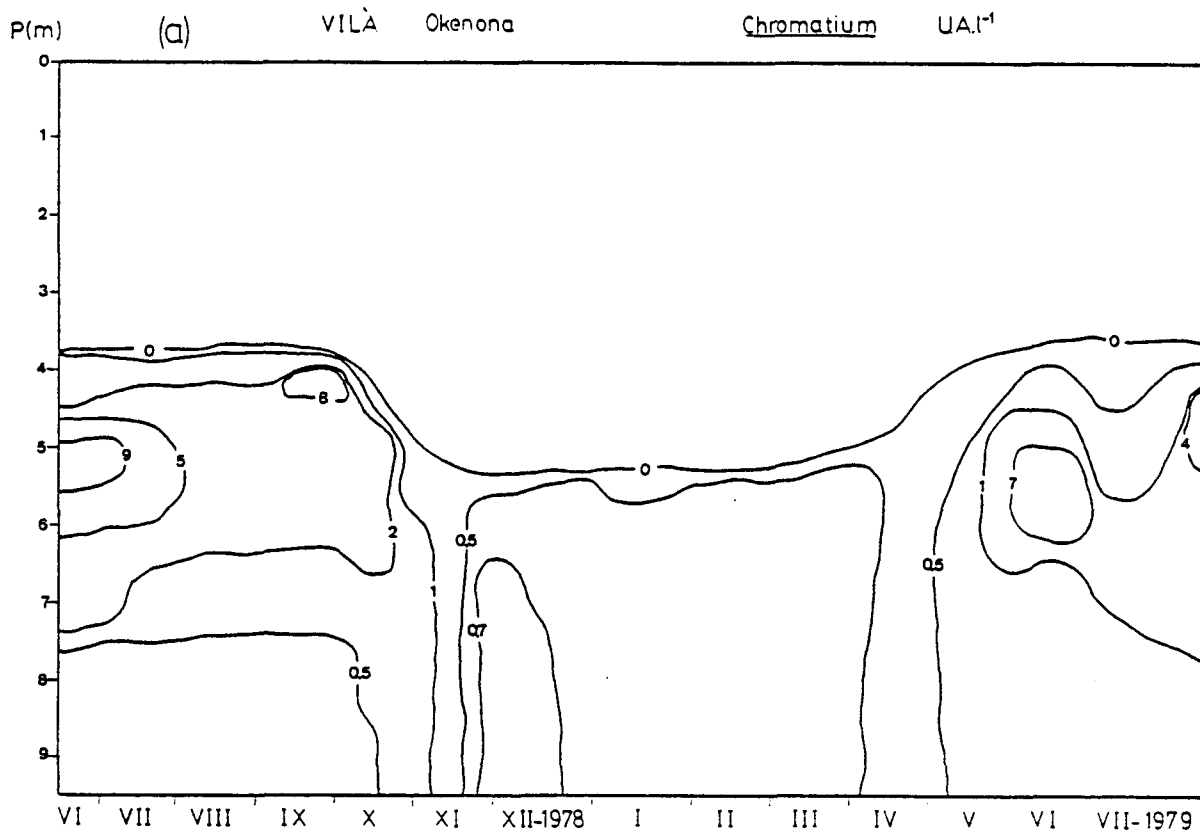


Figura 3.73 Distribución vertical y estacional de la concentración de okenona (UA/l) y (b) el contenido específico en okenona (UA/mg) de Chromatium sinus en la laguna de Vilà (junio 1978-julio 1979).

### Laguna de Vila. Isorrenierateno

En la figura 3.74a se presenta la concentración de isorrenierateno de Chlorobium phaeobacteroides en Vila. El intervalo de concentraciones está comprendido entre 2 y 70 UA/l. Las máximas concentraciones ( $> 10$  UA/l) se presentaron entre abril y octubre. Las mínimas ( $< 10$  UA/l) entre noviembre y marzo.

En la figura 3.74b se aprecia el contenido específico en UA/mg. Los valores oscilan entre 2-30 UA/mg. Los máximos ( $> 10$  UA mg) se presentan durante el periodo comprendido entre mayo y noviembre, sobre todo en el límite superior del monimolimnion. En invierno y parte de la primavera y entre diciembre y abril, los valores están comprendidos entre 2-5 UA/mg.

### Laguna de Coromines (clorobacteno)

En la figura 3.75a se presenta la variación de la concentración del carotenoide clorobacteno, típico de Chlorobium limicola en la laguna de Coromines. El margen de variación oscila entre 5 y 50 UA/l. Los valores máximos se presentaron entre junio y julio a 3 m de profundidad, aunque se mantienen elevados (superiores a 20 UA/l), el resto del año hasta noviembre. En primavera y diciembre los valores disminuyen hasta los 5-15 UA/l.

En la figura 3.75b se indica la evolución del contenido específico de clorobacteno. Los valores máximos se presentan entre julio y noviembre con un máximo absoluto en octubre (12 UA/l). Los mínimos se presentan en primavera, entre 0,1-0,5 UA/mg. El intervalo de valores se sitúa entre 0,1 y 12 UA/mg.

### Laguna Negre 1 (clorobacteno)

En la figura 3.76a se indica la variación de la concentración de clorobacteno de la laguna Negre 1.

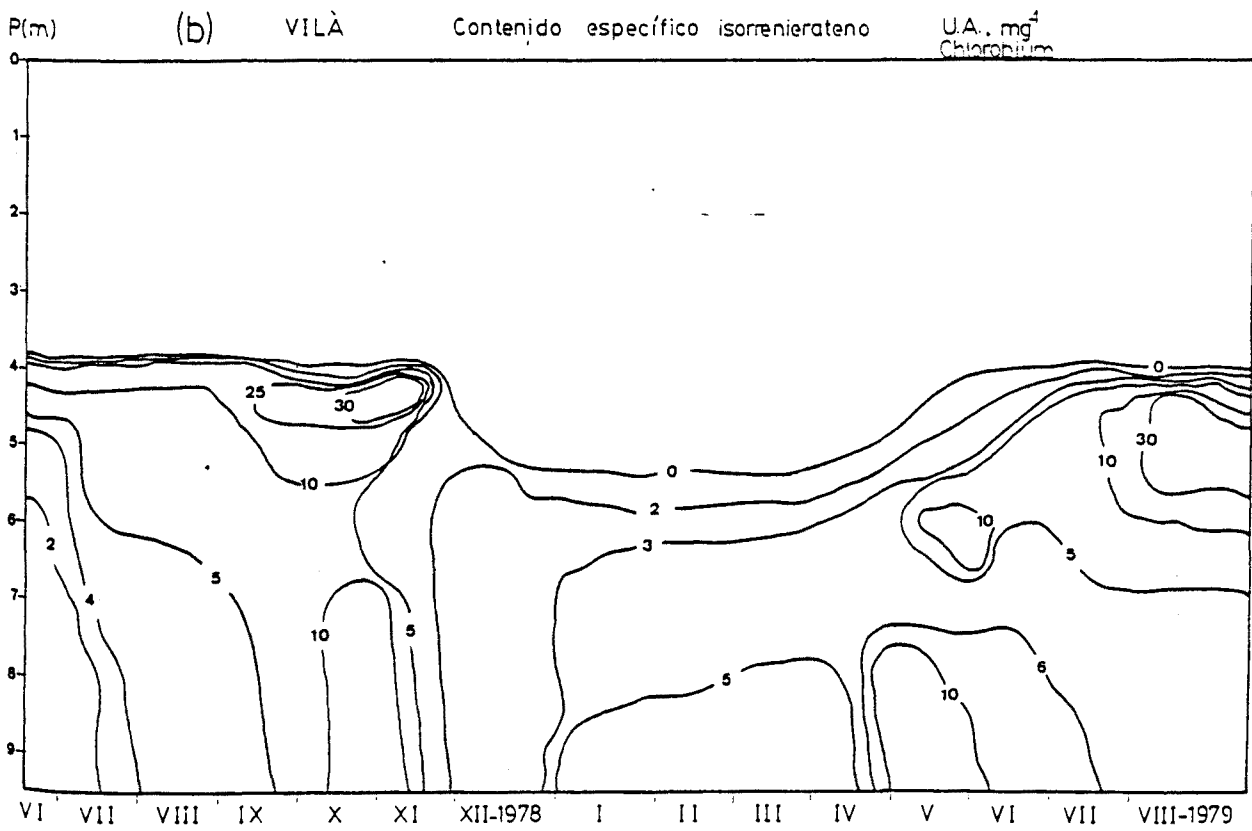
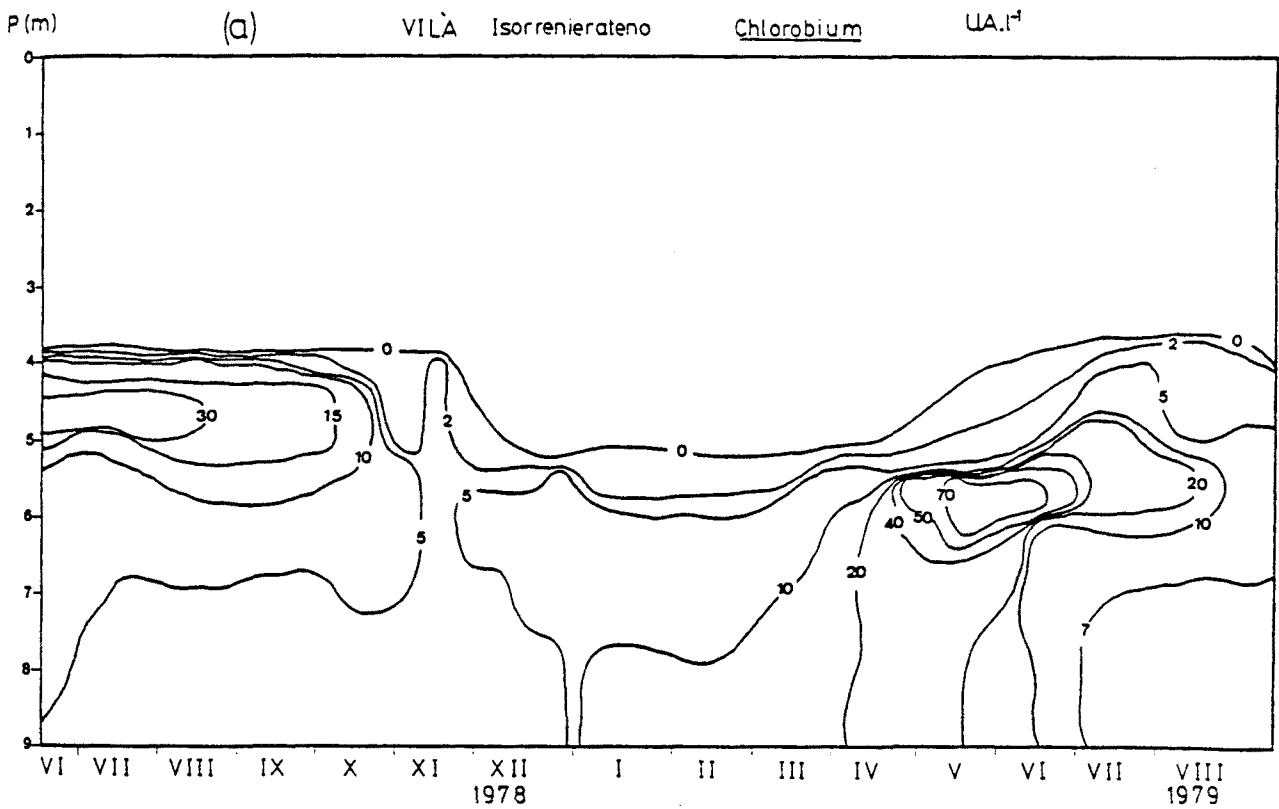


Figura 3.74 Distribución vertical y estacional de la concentración de (a) isorrenierateno (UA/l) y (b) contenido específico en isorrenierateno (UA/mg) de Chlorobium phaeobacteroides de la laguna de Vilà (junio 1978-agosto 1979).

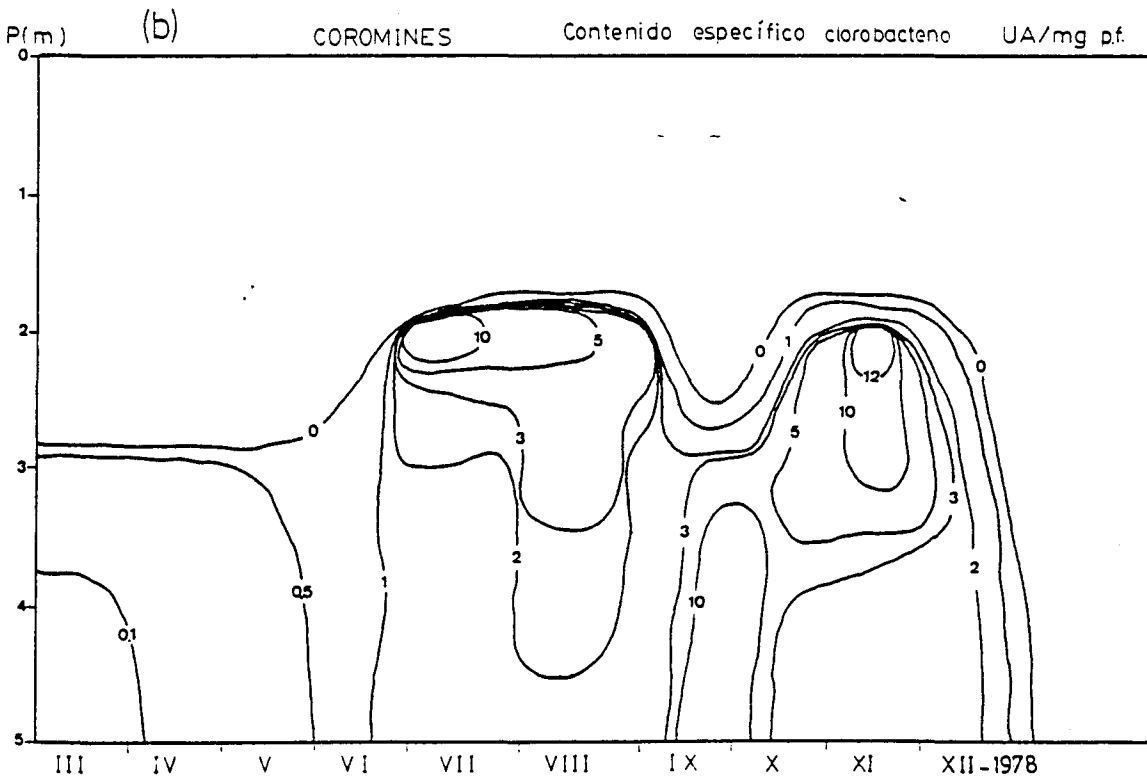
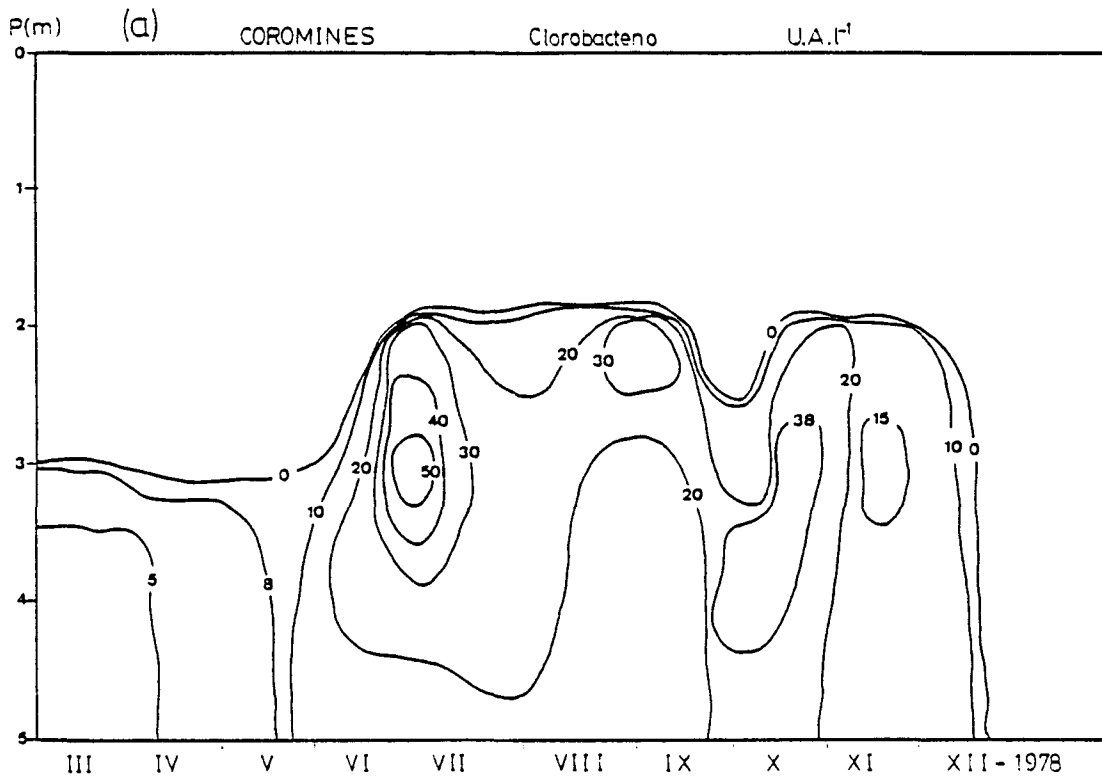


Figura 3.75 Distribución vertical y estacional de (a) la concentración de clorobacteno (UA/l) y (b) contenido específico en clorobacteno (UA/ mg) de Chlorobium limicola en la laguna de Coromines (marzo-diciembre 1978).

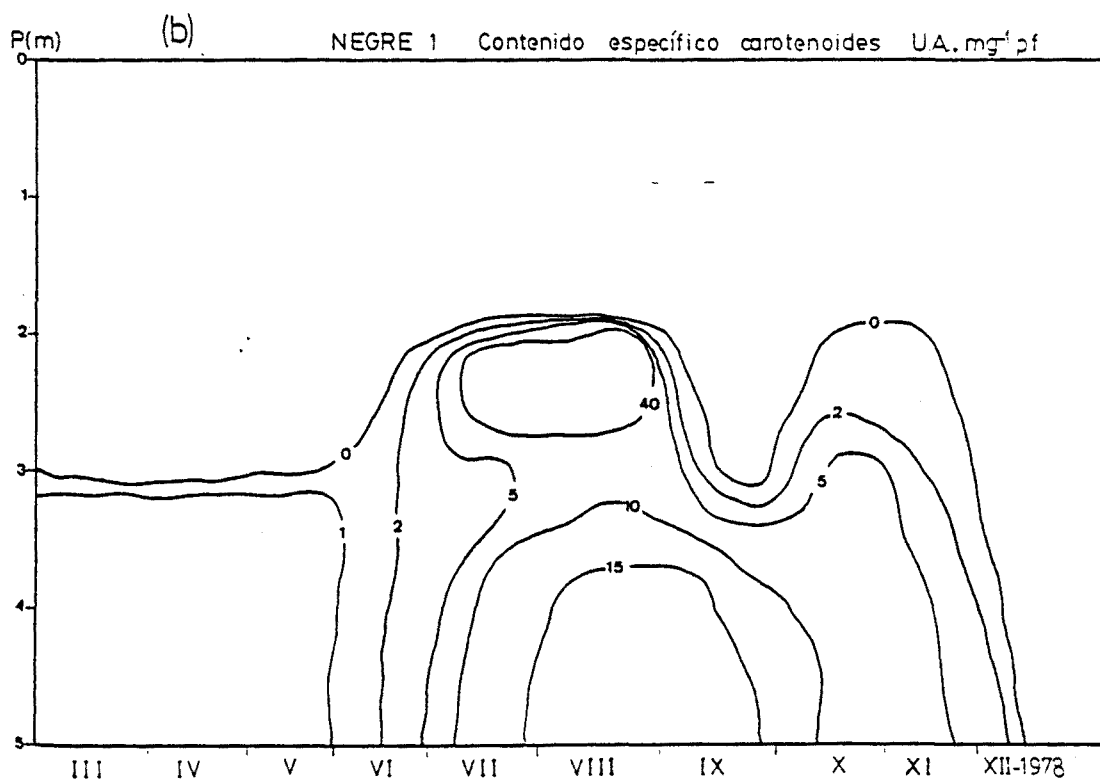
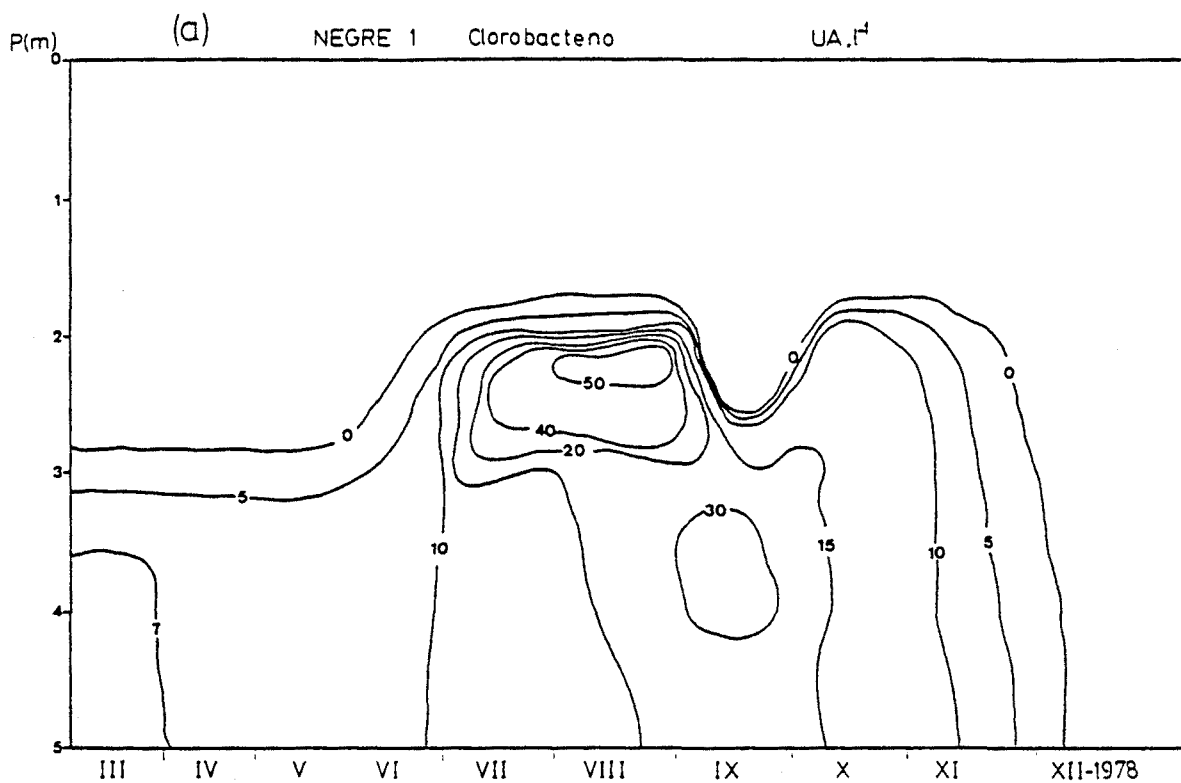


Figura 3.76 Distribución vertical y estacional de (a) concentración de clorobacteno (UA/l) y (b) contenido específico de clorobacteno (UA/mg) de *Chlorobium limicola* en la laguna Negre 1 (marzo-diciembre 1978).

Los valores mínimos aparecen también en primavera, entre 5-10 UA/l. A partir de mayo aumentan hasta los máximos de 15-50 UA/l desde junio hasta septiembre. A partir de este momento los valores descienden rápidamente.

Por último, en la figura 3.76b se presentan los valores del contenido específico de clorobacteno. También durante la primavera se presentan los valores mínimos. A partir de mayo aumenta el contenido específico hasta los máximos (15-40 UA/mg) entre junio-septiembre. A partir de octubre los valores descienden, hasta que la población se extingue en diciembre.

---

Una característica común a la dinámica de las bacterioclorofilas y a la de los carotenoides es su aumento o disminución coordinados. Este hecho puede ser interpretado si se acepta que la energía captada por los carotenoides de antena no es transferida directamente al centro de reacción sino que se transfiere primero a las bacterioclorofilas de antena. Por lo tanto, para que el sistema tenga una mayor eficiencia es necesario que cuando aumente el contenido específico de carotenoides (por el enriquecimiento de longitudes de onda corta en profundidad o por filtración selectiva por parte de poblaciones fotosintéticas), también aumente el contenido específico en bacterioclorofilas de antena que transfieren la energía captada hasta el centro de reacción. Hay que tener presente, además, que la transferencia de energía de los carotenoides a las bacterioclorofilas tiene un rendimiento que oscila desde el 40 hasta el 90%.

#### 3.5.4 Dinámica poblacional y contenido en pigmentos a lo largo de un ciclo anual

### Banyoles III

El medio donde se desarrollan las bacterias fotosintéticas puede considerarse como un quemostato natural, donde el número de células presente en cada momento es la resultante entre el crecimiento y las pérdidas (Jones 1977 a y b). Por consiguiente, se pueden estudiar las distintas fases de desarrollo de la población a lo largo del ciclo anual extrapolando algunos de los conceptos de crecimiento poblacional en el laboratorio (Heaney & Talling 1980). En este sentido, algunos autores (Takahashi & Ichimura 1970), extrapolan los conceptos de tiempo de generación, velocidad de crecimiento e incluso las fases del mismo (latencia, exponencial y estacionaria) a las poblaciones de los medios naturales. Para poder extrapolar correctamente el cálculo de estos parámetros es necesario considerar los valores numéricos de la población de forma integrada, es decir expresando el número de células por  $\text{cm}^2$ . De esta forma se evita que si se considera sólo el número de células a una determinada profundidad, éstas desciendan o asciendan durante los intervalos de medida, con lo que los números no se corresponderían con el crecimiento real de la población. La integración del número de células por  $\text{cm}^2$  se ha realizado por planimetría.

En la figura 3.77 se presentan los resultados de la curva de crecimiento anual de la población de Chlorobium phaeobacteroides en Banyoles III. La población crece lentamente (fase de latencia) desde febrero hasta mayo, momento en que aumenta rápidamente su velocidad de crecimiento. Si estimamos que el periodo comprendido entre mayo y junio corresponde a la fase de crecimiento exponencial de los cultivos de laboratorio, es posible calcular un tiempo de generación de 32,6 días (0,03 duplicaciones por día). Entre junio y agosto se mantiene una fase de crecimiento estacionario, donde el

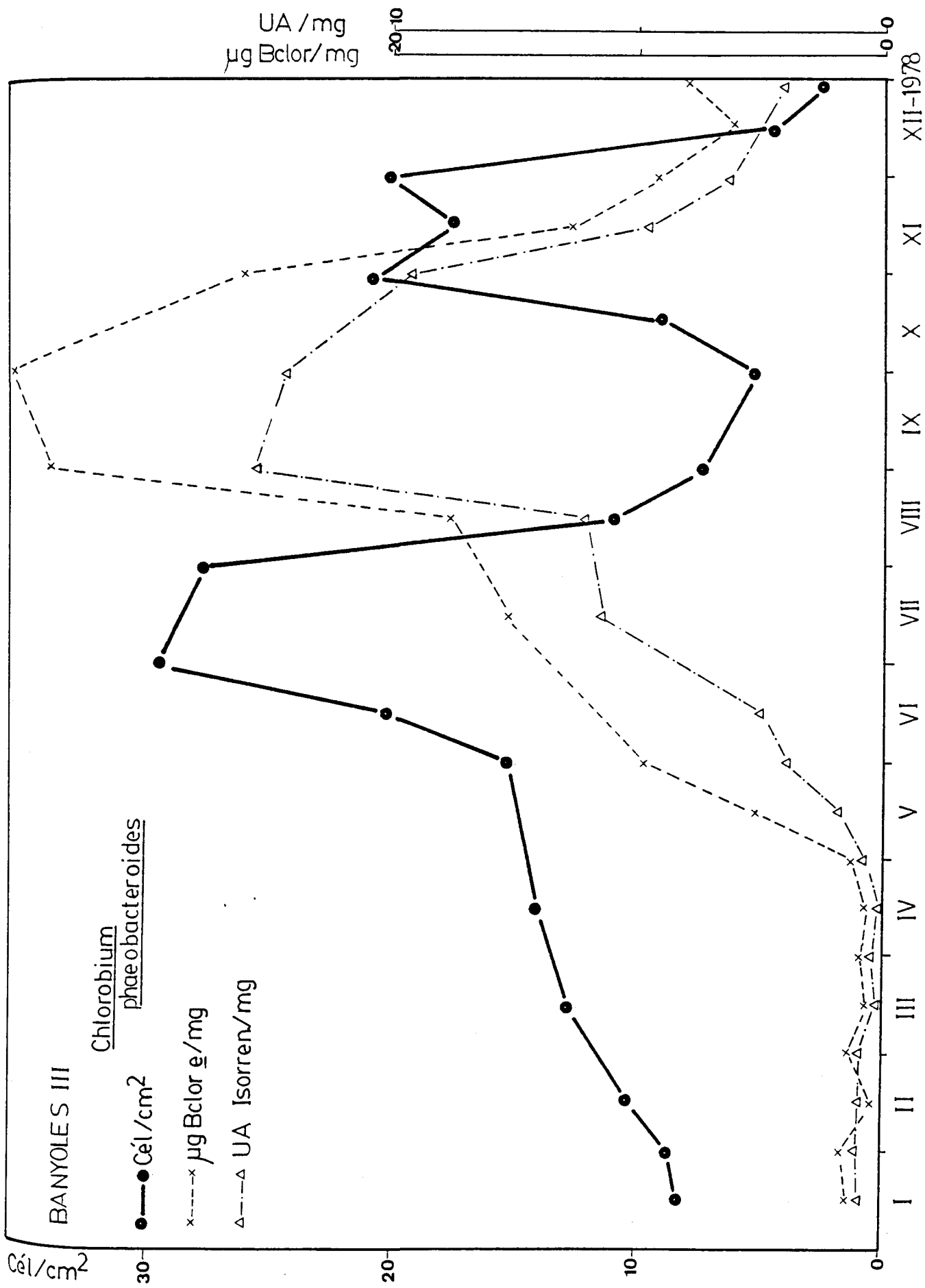


Figura 3.77 Dinámica del número total integrado por cm<sup>2</sup> y variación del contenido específico medio en Bchl a (µg/mg) y en isorenierateno (UA/mg) en Banyoles III (enero-diciembre 1978).



crecimiento se equilibra con las posibles pérdidas de la población. A partir de agosto se inicia un descenso drástico en el número de células, hasta los mínimos de septiembre. Desde ese momento, se inicia de nuevo una segunda fase de crecimiento exponencial, que se mantiene hasta diciembre y que coincide con el periodo de expansión otoñal de la población de C. phaeobacteroides. En la misma figura 3.77 se han representado los valores medios de toda la columna en cada momento del año de los contenidos específicos de pigmentos. Por lo que respecta al contenido específico de Bclor  $\underline{e}$  ( $\mu\text{g}/\text{mg}$ ), muestra una distribución interesante si se compara con la de los números de células. La variación es complementaria, es decir, los valores máximos se presentan durante los mínimos poblacionales. Esto demuestra la capacidad de las bacterias fotosintéticas para adaptar su contenido específico a las condiciones de luz a las que están sometidas. Lo mismo puede afirmarse del contenido específico medio de carotenoides. En conjunto, siempre que las células reciban suficiente intensidad luminosa contienen pocos pigmentos, adaptándose a toda disminución de la energía radiante aumentando su contenido específico.

La penetración de la luz es baja en Banyoles III durante el periodo comprendido entre agosto y diciembre. El aumento secundario de octubre noviembre sólo se explica si se tiene en cuenta que la población asciende hasta los 13 m, con lo que se contrarresta parcialmente la insuficiencia de la luz.

#### Laguna de Sisó

La dinámica poblacional de la laguna anaerobia de Sisó es más complicada en cuanto que persisten durante todo el año las dos poblaciones de bacterias fotosintéticas, Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides. En la figura 3.78 se representa

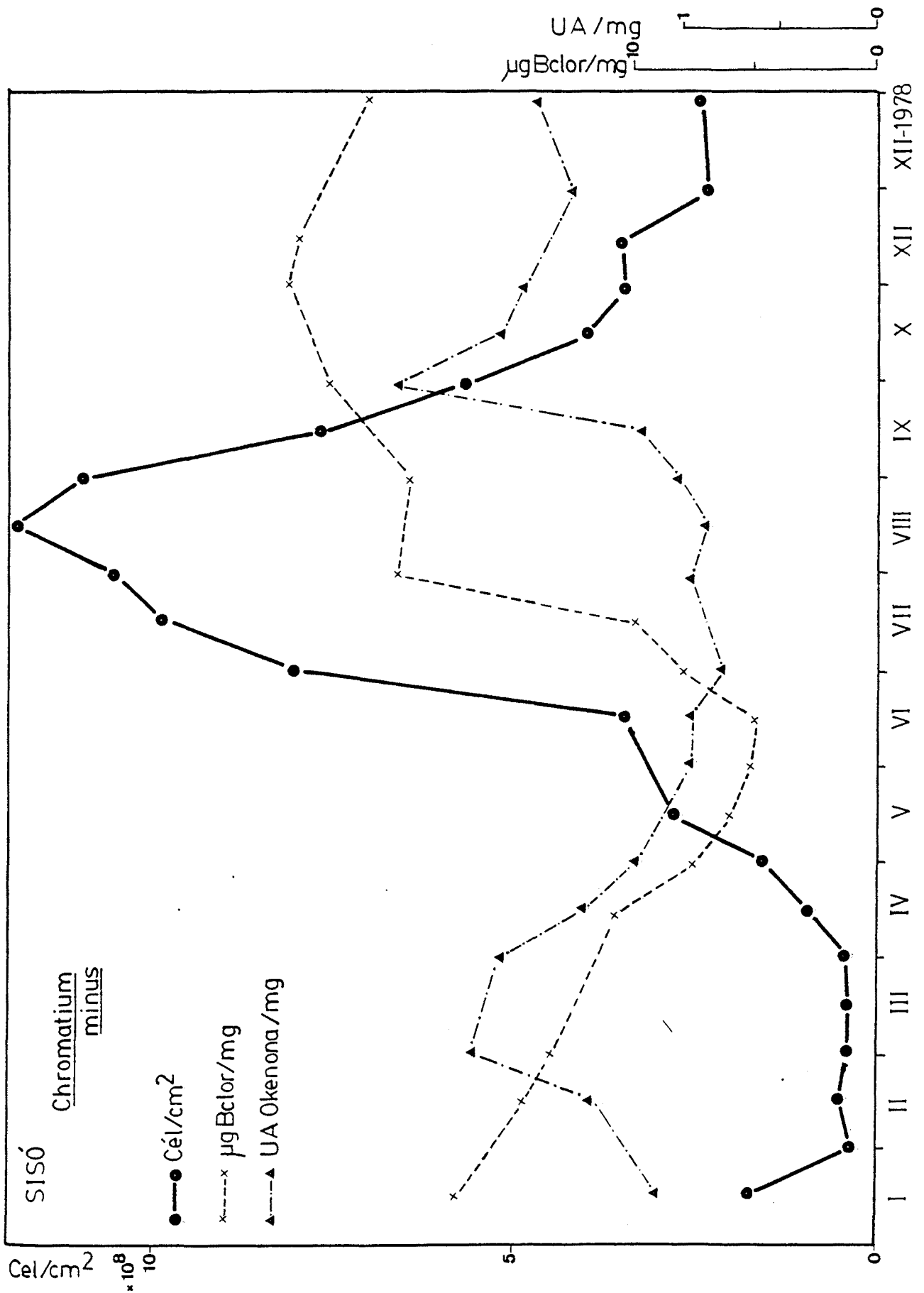


Figura 3.78 Dinámica temporal del número total integrado por  $\text{cm}^2$  y variación del contenido específico medio en Bclor  $\underline{a}$  ( $\mu\text{g/mg}$ ) y en okenona (UA/mg) en la laguna de Sisó (enero-diciembre 1978).

la curva de crecimiento poblacional de C. minus durante 1978. En este caso la población tiene un único periodo de crecimiento exponencial (entre mayo y agosto). Esta población no tiene prácticamente fase estable o estacionaria porque acto seguido empieza a descender el número de células por  $\text{cm}^2$ . Durante el crecimiento exponencial de la población de C. minus el tiempo de generación medio es de 27,2 días (0,037 duplicaciones por día). En invierno y parte de la primavera la población permanece en fase de latencia. Desde mayo aumenta rápidamente, para descender de nuevo a finales de agosto. También en este caso el contenido específico de pigmentos sigue una distribución complementaria, aumentando cuando los números disminuyen, y viceversa. En este caso, cuando la población de C. minus está en la fase óptima de crecimiento, no tiene ninguna competencia por la luz ya que se sitúa cerca de la superficie. Tan sólo durante el invierno la población de C. minus queda inmersa dentro de la población dominante (C. phaeobacteroides).

La dinámica de C. phaeobacteroides (figura 3.79) es claramente complementaria a la de C. minus ya que comparando los números de ambas poblaciones coinciden los máximos de una con los mínimos de otra. La curva de crecimiento de C. phaeobacteroides en la laguna de Sisó está dividida en dos fases con crecimiento exponencial (en primavera y otoño), precisamente en los momentos de cambio estacional. El tiempo de generación calculado es de 21 días, valor inferior al de la misma especie en Banyoles III. Las oscilaciones en el número de células se corresponden con la variación del contenido específico de pigmentos. Estas oscilaciones están causadas por la competencia de la población de C. minus que se sitúa en el espacio por encima de ella.

En el momento de la mezcla vertical en otoño, de nuevo la po-

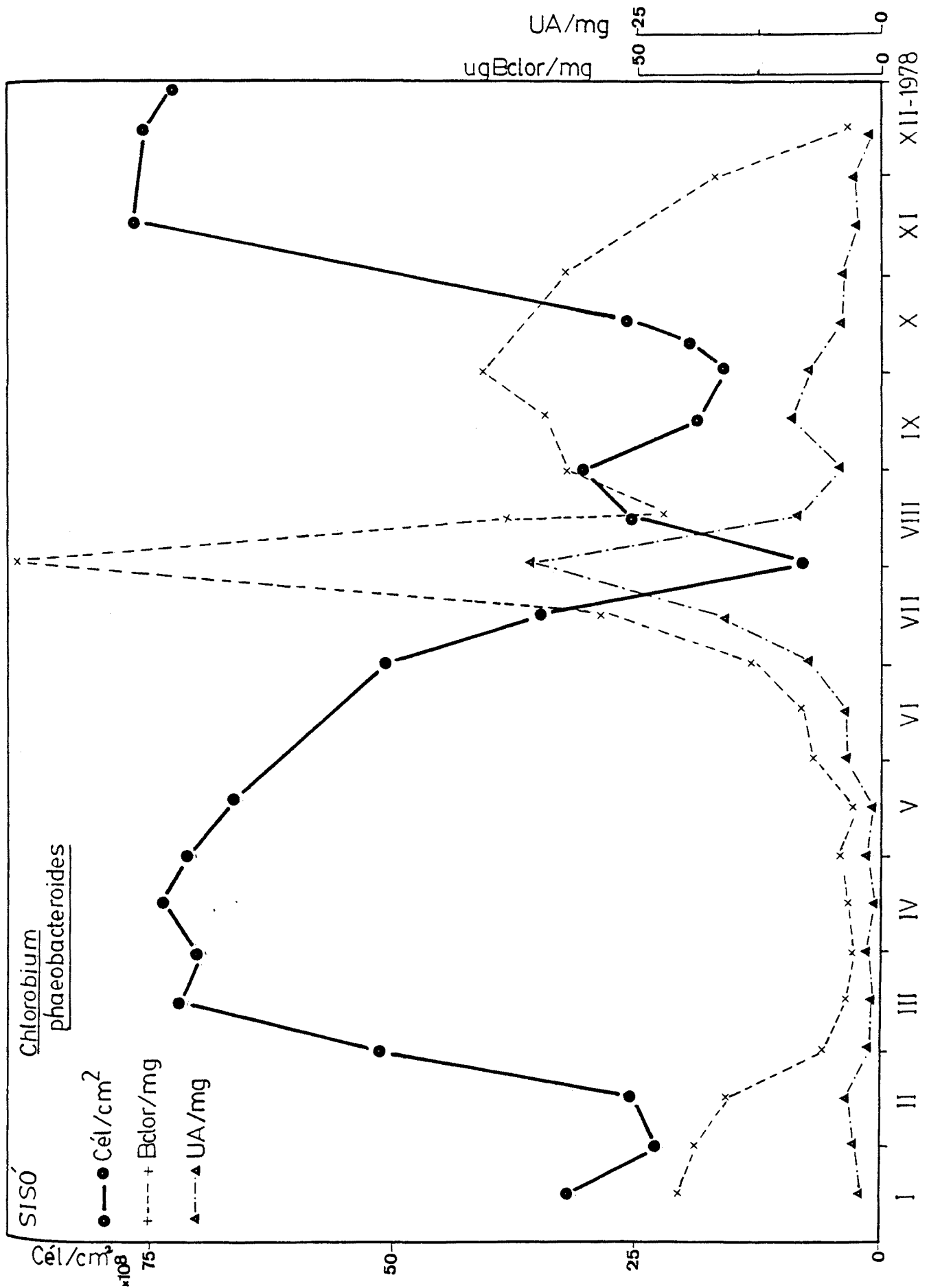


Figura 3.79 Dinámica temporal del número total integrado por cm<sup>2</sup> y variación del contenido específico medio en Bclor  $\mu$ g/mg) e isorrenierateno (UA/mg) de Chlorobium phaeobacteroides en la laguna de Sisó (enero - diciembre 1978).

blación de C. phaeobacteroides inicia su crecimiento sin la limitación lumínica impuesta por C. minus en verano.

Para observar con mayor claridad la interacción entre ambas poblaciones, se ha representado en la figura 3.80 el cociente entre carotenoides y bacterioclorofilas para ambas poblaciones a lo largo del año. La proporción relativa entre los carotenoides y bacterioclorofilas es un buen indicador del tipo de luz que llega a la célula, ya que los carotenoides absorben en zonas del espectro con máximos distintos de las bacterioclorofilas. Los valores del cociente para C. minus se mantienen constantes (entre 0,05 y 0,1) durante parte del año, a excepción de la fase de latencia poblacional (invierno-primavera) donde los valores son elevados (entre 0,2 y 0,46). En esta fase, la competencia por la luz disponible es favorable a la densa población de C. phaeobacteroides, ya que C. minus está inmersa en ella. Los valores del cociente para C. phaeobacteroides son máximos durante la fase de crecimiento de C. minus (entre 0,16 y 0,24 entre mayo y julio). En la figura también se han señalado los momentos de cambio de inicio de estratificación térmica o mezcla que inciden sobre el comportamiento de las dos poblaciones y que inician el proceso de sustitución.

La laguna de Sisó, por sus características, difiere sustancialmente de Banyoles III ya que en Sisó las poblaciones de bacterias fotosintéticas llegan hasta la superficie con lo que la distribución de la luz es radicalmente diferente de Banyoles III. Los niveles de biomasa son también superiores a los alcanzados en Banyoles III. También lo son los niveles de producción primaria (véase el apartado 3.5.5). En Sisó las poblaciones de bacterias fotosintéticas son las dominantes durante casi todo el ciclo anual.

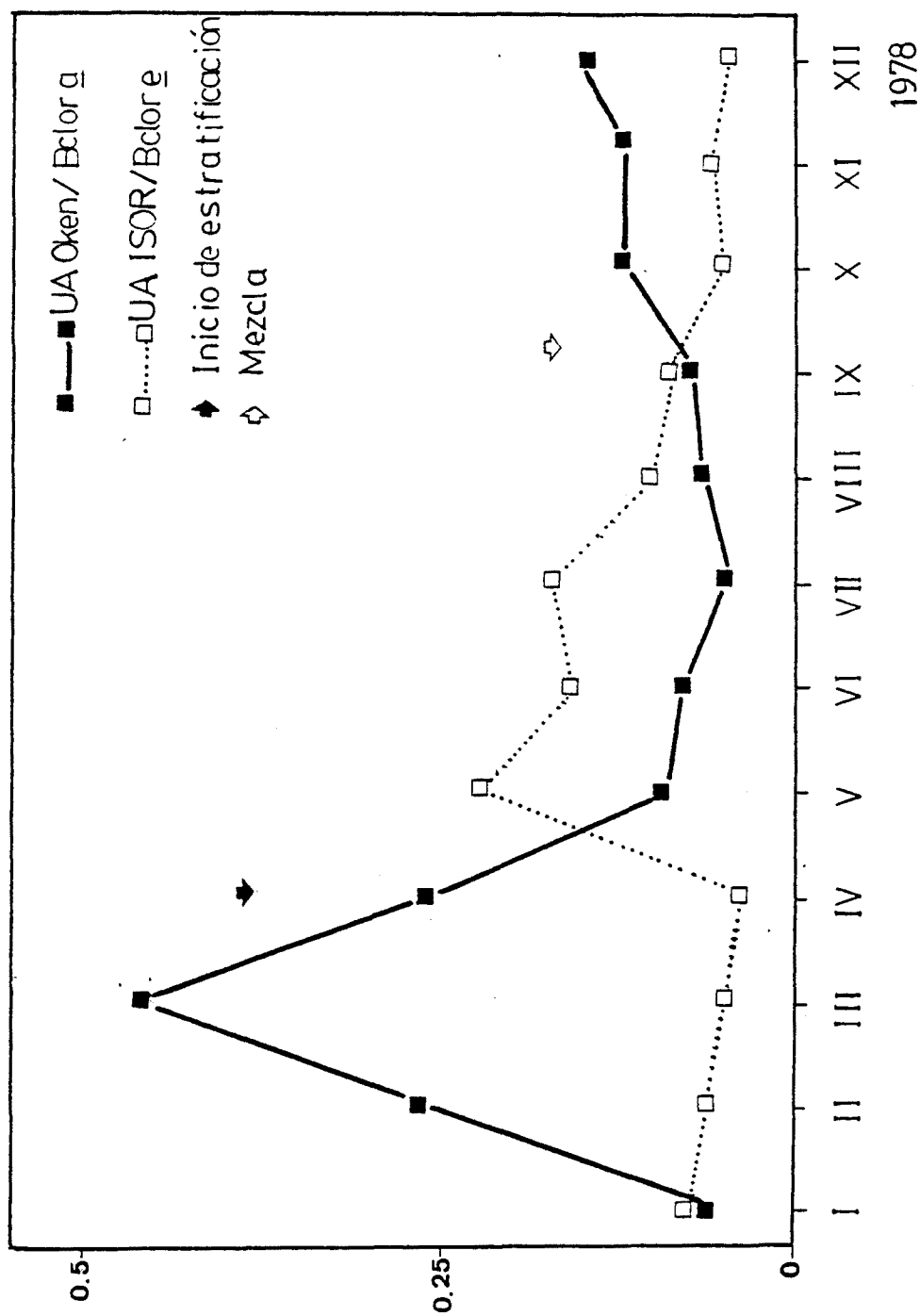


Figura 3.80 Variación del cociente entre los valores medios de okenona/Bclor<sub>a</sub> , e isorrenierateno/Bclor<sub>e</sub> en la laguna de Sisó (enero-diciembre 1978).

En cambio, la penetración de la luz es muy débil debido a la intensa absorción causada por las mismas poblaciones bacterianas (sólo llega hasta los 3-5 m).

### Laguna de Vilà

La laguna de Vilà tiene unas características intermedias entre Banyoles III y Sisó, en cuanto a las condiciones de iluminación. También en el monimolimnion compiten dos poblaciones, C. minus y C. phaeobacteroides a lo largo del año. En la figura 3.81 se representan las fases de crecimiento de C. minus en Vilà entre julio de 1978 y agosto de 1979. Se observa claramente que esta especie tiene prácticamente un solo periodo de crecimiento exponencial que coincide con la existencia de una termoclina definida, en este caso entre junio y octubre. El tiempo de generación calculado para esta población es de 25,6 días, muy parecido al de la misma especie en Sisó, aunque los valores absolutos de número sean superiores en esta última laguna. Es de destacar la distribución del contenido específico de la Bclor a, ya que durante el periodo de máximo crecimiento se comporta de forma diferente a Sisó. En Vilà aumenta claramente durante los óptimos, lo que puede interpretarse como una respuesta a la competencia por la población algal situada por encima de C. minus y por efecto del autosombreado que en estas condiciones sería más drástico que en Sisó. En invierno C. minus se mantiene en fase de latencia hasta los mínimos de primavera que coinciden con los máximos absolutos de C. phaeobacteroides. En este momento C. minus aumenta el contenido específico de sus pigmentos fotosintéticos como forma de adaptación a las condiciones lumínicas adversas. A partir de este periodo, y coincidiendo con la presencia de una termoclina cercana al monimolimnion, la población de C. minus pasa a ocupar una posición en la columna de agua

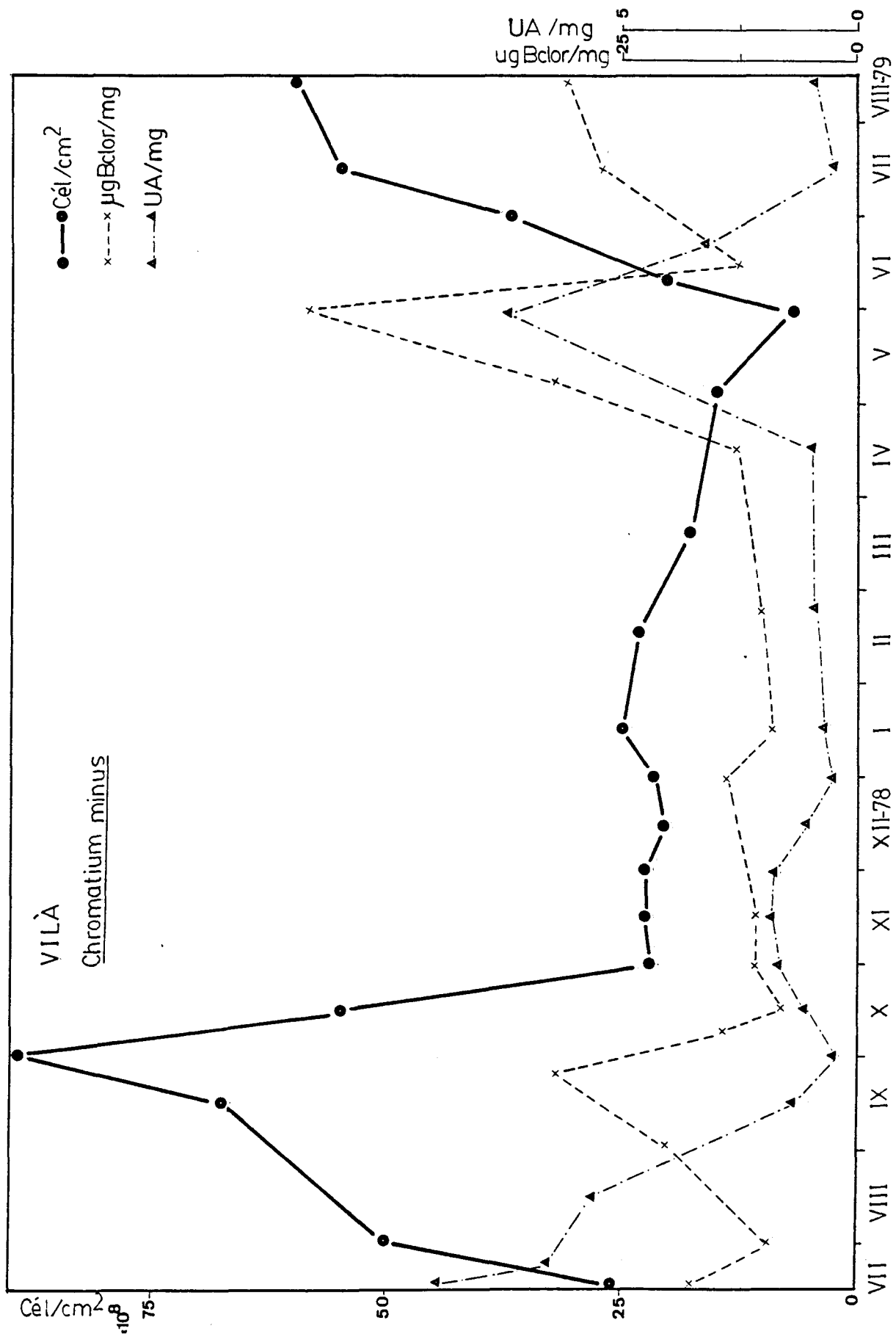


Figura 3.81 Dinámica temporal del número total integrado por cm<sup>2</sup> y variación del contenido específico medio en Bclor a (µg/mg) y en okenona (UA/mg) de *Chromatium minus* en la laguna de Vilà (julio 1978-agosto 1979)



más alta que C. phaeobacteroides por consiguiente, crece de nuevo la población en fase exponencial, cerrándose con ello el ciclo anual.

Por otra parte, la población de C. phaeobacteroides de Vilà (figura 3.82) se comporta como en otros casos, de forma complementaria a la de C. minus. Precisamente en verano y parte de otoño, C. phaeobacteroides permanece en fase de latencia. En este momento de fuerte competencia por C. minus, los valores del contenido específico de pigmentos son elevados. A partir de la mezcla de otoño, la población de C. phaeobacteroides comienza a crecer lentamente alcanzando la fase exponencial plena entre marzo y finales de abril. En este momento, el tiempo de generación es de tan sólo 16,7 días, con mucho, el menor de las tres poblaciones estudiadas de C. phaeobacteroides, aunque la población no mantiene sus números óptimos durante mucho tiempo, ya que con la aparición de la termoclima es sustituida por la de C. minus (en el mes de junio). Los valores del contenido específico de pigmentos aumentan o disminuyen complementariamente a los mínimos y máximos poblacionales.

Por último, en la tabla 3.19, se presentan los resultados de la integración en la columna de agua de las bacterioclorofilas (Steemann-Nielsen 1962) de ambas poblaciones en los lagos de Banyoles III, Sisó y Vilà. También se expresan los resultados de la integración de la biomasa en la parte de la columna ocupada por las bacterias fotosintéticas. Estos valores son muy variables a lo largo del año. Comparando las diferentes lagunas, la de Sisó es con mucho la que presenta valores más altos de pigmentos clorofílicos, y Banyoles III la más pobre.

La variación estacional depende de varios factores que influyen sobre la disponibilidad de luz por parte de la célula. Las

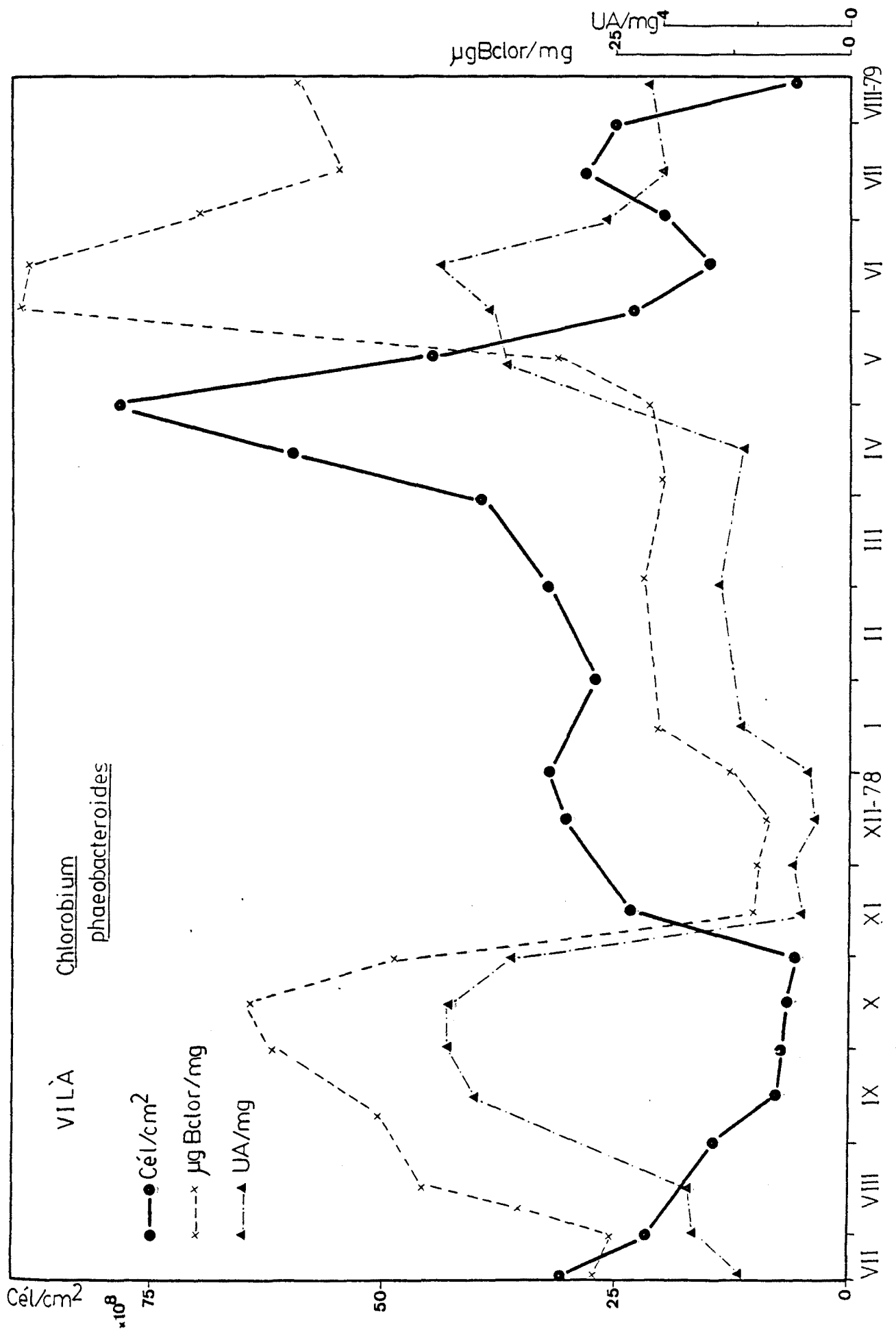


Figura 3.82 Dinámica temporal del número total integrado por  $\text{cm}^2$  y variación del contenido específico medio en Bclor e ( $\mu\text{g/mg}$ ) e isorenierateno ( $\text{UA/mg}$ ) de *Chlorobium phaeobacteroides* en la laguna de Vilà (julio 1978-agosto 1979).

Tabla 3.19 Concentración integrada por unidad de superficie de las bacterioclorofilas ( $\text{mg Bclor/m}^2$ ) y biomasa ( $\text{g/m}^2$ ) en Banyoles III, Sisó y Vilà durante un ciclo anual.

| Masa de agua                           | Especie                                | Fecha    | $\text{mg Bclor/m}^2$ | $\text{g/m}^2$ |
|----------------------------------------|----------------------------------------|----------|-----------------------|----------------|
| Banyoles III                           | <u>C. phaeobac-</u><br><u>teroides</u> | 14.01.78 | 6,5                   | 4,7            |
|                                        |                                        | 10.02.78 | 2,7                   | 5,9            |
|                                        |                                        | 11.03.78 | 3,8                   | 5,2            |
|                                        |                                        | 8.04.78  | 4,0                   | 8,0            |
|                                        |                                        | 5.05.78  | 36,0                  | 8,7            |
|                                        |                                        | 17.06.78 | 106,0                 | 16,9           |
|                                        |                                        | 30.07.78 | 94,0                  | 15,7           |
|                                        |                                        | 26.08.78 | 150,0                 | 4,2            |
|                                        |                                        | 23.09.78 | 126,0                 | 3,0            |
|                                        |                                        | 21.10.78 | 134,0                 | 5,2            |
|                                        |                                        | 4.11.78  | 128,0                 | 10,3           |
|                                        |                                        | 2.12.78  | 15,0                  | 2,4            |
|                                        |                                        | Sisó     | <u>C. minus</u>       | 14.01.78       |
| 10.02.78                               | 87,0                                   |          |                       | 7,5            |
| 26.03.78                               | 47,0                                   |          |                       | 6,3            |
| 23.04.78                               | 107,0                                  |          |                       | 13,9           |
| 5.05.78                                | 163,0                                  |          |                       | 26,3           |
| 17.06.78                               | 580,0                                  |          |                       | 72,8           |
| 15.07.78                               | 1940,0                                 |          |                       | 162,5          |
| 26.08.78                               | 1900,0                                 |          |                       | 98,3           |
| 23.09.78                               | 780,0                                  |          |                       | 33,6           |
| 21.10.78                               | 790,0                                  |          |                       | 32,3           |
| 18.11.78                               | 506,0                                  |          |                       | 21,2           |
| 2.12.78                                | 362,5                                  |          |                       | 31,8           |
| <u>C. phaeobac-</u><br><u>teroides</u> | 28.01.78                               |          |                       | 520,0          |
|                                        | 25.02.78                               |          | 350,0                 | 22,6           |
|                                        | 11.03.78                               |          | 305,0                 | 40,8           |
|                                        | 23.04.78                               |          | 315,0                 | 34,6           |
|                                        | 20.05.78                               |          | 475,0                 | 32,3           |
|                                        | 17.06.78                               | 815,0    | 29,7                  |                |

Tabla 3.19 (Continuación)

|          |                                        |          |        |      |
|----------|----------------------------------------|----------|--------|------|
| Sisó     | <u>C. phaeobac-</u><br><u>teroides</u> | 15.07.78 | 890,0  | 4,6  |
|          |                                        | 26.08.78 | 885,0  | 17,9 |
|          |                                        | 23.09.78 | 730,0  | 8,9  |
|          |                                        | 21.10.78 | 1022,0 | 15,7 |
|          |                                        | 18.11.78 | 1250,0 | 34,9 |
|          |                                        | 16.12.78 | 1290,0 | 41,3 |
| Vilà     | <u>C. minus</u>                        | 2.07.78  | 43,0   | 2,3  |
|          |                                        | 26.08.78 | 150,0  | 6,7  |
|          |                                        | 23.09.78 | 160,0  | 5,7  |
|          |                                        | 21.10.78 | 21,0   | 1,9  |
|          |                                        | 18.11.78 | 6,5    | 1,9  |
|          |                                        | 16.12.78 | 32,5   | 2,0  |
|          |                                        | 28.04.79 | 27,5   | 3,3  |
|          |                                        | 26.05.79 | 35,0   | 3,2  |
|          |                                        | 28.06.79 | 35,0   | 3,3  |
|          |                                        | 16.07.79 | 125,0  | 4,9  |
|          |                                        | 15.08.79 | 115,0  | 4,4  |
|          | <u>C. phaeobac-</u><br><u>teroides</u> | 2.07.78  | 265,0  | 18,4 |
|          |                                        | 26.08.78 | 300,0  | 12,9 |
|          |                                        | 23.09.78 | 125,0  | 4,9  |
|          |                                        | 21.10.78 | 87,0   | 3,7  |
|          |                                        | 18.11.78 | 50,0   | 9,9  |
|          |                                        | 16.12.78 | 125,0  | 15,6 |
|          |                                        | 28.04.79 | 525,0  | 44,8 |
|          |                                        | 26.05.79 | 632,0  | 13,0 |
| 28.06.79 | 400,0                                  | 11,3     |        |      |
| 16.07.79 | 430,0                                  | 15,5     |        |      |
| 15.08.79 | 188,0                                  | 13,0     |        |      |

---

lagunas de Coromines y Negre 1, no representadas en esta tabla, alcanzaron valores (en julio de 1978) de  $550 \text{ mg/m}^2$  y  $350 \text{ mg/m}^2$  de bacterioclorofila d respectivamente.

En conjunto, los resultados de la tabla 3.19 son muy explícitos sobre todo si se comparan entre sí las diferentes masas de agua estudiadas, y otros ejemplos de la literatura (Takahashi & Ichimura 1968, Lawrence et al. 1978).

Steedmann-Nielsen (1962) efectuó un interesante estudio de la máxima concentración posible de clorofila por  $\text{m}^2$  de superficie. Este autor dedujo que en la zona fótica algal (aproximadamente donde llega el 1% de la luz incidente en superficie) no se podían superar los 800 mg de Clor a/ $\text{m}^2$ . Esta concentración no se alcanza en el conjunto de las masas de agua estudiadas a excepción de la laguna de Sisó donde este tope es ampliamente rebasado. En los meses de verano se presentan máximos de 1940 mg Bclor a/ $\text{m}^2$  (Chromatium minus), que sumados a los 890 mg Bclor e/ $\text{m}^2$  de Chlorobium phaeobacteroides, significa que los valores detectados superan en más de tres veces la concentración máxima definida por Steedmann-Nielsen para la zona fótica del fitoplancton.

Es evidente que, en el caso de las poblaciones de bacterias fotosintéticas, la zona fótica no se corresponde con la del fitoplancton ya que el límite es inferior (por debajo del 1%). Por lo cual, se puede deducir que el valor máximo fitoplanctónico no es extrapolable a las poblaciones bacterianas fotosintéticas, sobre todo cuando ocupan gran parte de la columna de agua y no forman láminas estrechas.

### 3.5.5 Actividad de las bacterias fotosintéticas. Producción primaria

Con la publicación de los trabajos clásicos de Steemann-Nielsen (1952) sobre utilización de radioisótopos ( $^{14}\text{C}$ ) en los estudios de asimilación fotosintética por el fitoplancton, se cuantificaron extensivamente muchos medios acuáticos respecto a la producción primaria.

El método fue empleado mucho más tarde y de modo directo por Lyalikova (1957) en bacterias fotosintéticas. Desde entonces han sido estudiados pocos ambientes con bacterias fotosintéticas.

La aplicación directa de la técnica para inferir la producción primaria en bacterias fotosintéticas adolece de ciertas limitaciones causadas fundamentalmente por el nivel de excreción, que es muy superior al de las algas y que por lo tanto representa una producción no detectable por el método de filtración de Steemann-Nielsen.

A continuación se presentan los resultados de producción primaria fotosintética tanto del fito como del bacterioplancton fotosintético en las distintas masas de agua estudiadas.

#### Banyoles III

En la tabla 3.20a se presentan los valores de producción primaria "in situ" por filtración durante dos periodos (otoño 1978 y verano 1979). En esta tabla se compara además la producción de bacterias fotosintéticas respecto a la total (algas + bacterias).

En septiembre de 1978 la interfase entre las condiciones aerobias y anaerobias se presentaba a partir de los 13 m de profundidad, con presencia de bacterias fotosintéticas a partir de esa profundidad (véase la figura 3.41, apartado 3.4.2).

Tabla 3.20a Producción primaria en la columna de agua de Banyoles III

| Fecha    | P (m) | mg C/m <sup>3</sup> /h | mg C/m <sup>3</sup> /día |
|----------|-------|------------------------|--------------------------|
| 29.09.78 | 0     | 2,3                    | 23                       |
|          | * 8   | 2,3                    | 23                       |
|          | 13    | 2,2                    | 22                       |
|          | 15    | 0,9                    | 9                        |
|          | 17    | 0,3                    | 3                        |
|          | 18    | 0,3                    | 3                        |
|          | 19    | 0,3                    | 3                        |
|          | 20    | 0,7                    | 7                        |
|          | 22    | 0,5                    | 5                        |
| 15.08.79 | 5     | 1,7                    | 20,4                     |
|          | 18    | 2,9                    | 34,8                     |
|          | 20    | 1,5                    | 18,0                     |

\* Interfase condiciones aerobias/anaerobias.

La máxima producción se presentó en la zona aerobia, con  $2,3 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ , debida a las algas. A los 13 m, la comunidad de Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides presentaba una producción similar ( $2,2 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ ). Entre los 17-19 m se encuentran los mínimos de producción ( $0,3 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ ). Es de destacar que la producción primaria aumenta en el nivel de la quemoclina, donde al parecer permanece relictas parte de la población adaptada a estas profundidades, la cual puede aprovechar la radiación que le llega. La producción por  $\text{m}^2$  de columna de agua (integrando planimétricamente la producción en  $\text{mgC/m}^3/\text{día}$ ) alcanza en la zona de las algas  $270 \text{ mgC/m}^2/\text{día}$ . Las bacterias fotosintéticas tienen una producción de  $47 \text{ mgC/m}^2/\text{día}$ , lo cual representa el 15% de la producción total de la columna (tabla 3.20b).

La situación no varió mucho en verano (1979), con máximos de  $1,7$  y  $2,9 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$  para algas y bacterias fotosintéticas respectivamente. También en este caso el porcentaje de la producción de las comunidades bacterianas es parecido (12,3% del total).

### Laguna de Sisó

La producción primaria de la columna de agua de la laguna de Sisó se presenta en la tabla 3.21a. En ella se comparan los resultados de la producción primaria en la columna de agua en tres periodos del ciclo anual (otoño e invierno de 1978 y verano de 1979).

En cuanto a la distribución vertical, se observa que sólo son productivos en esta laguna los 3-5 primeros metros durante gran parte del año, debido a la escasa penetración de la luz (véase el apartado 3.2.7) cuando la comunidad de bacterias fotosintéticas ocupa toda la columna de agua, que presenta condiciones anóxicas incluso en superficie.



Tabla 3.20b Producción primaria integrada por unidad de superficie y % producción fotosintética bacteriana respecto a la total (algas + bacterias fotosintéticas) de la columna de agua de Banyoles III.

---

| Fecha    | Intervalo de profundidades integrado (m) | Fotosíntesis mg C/m <sup>2</sup> /día | % producción primaria respecto total |
|----------|------------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|
| 28.09.78 | 0-12                                     | algal 270                             | 15,0                                 |
|          | 13-22                                    | bacteriana 47                         |                                      |
| 15.08.79 | 0-17                                     | algal 367                             | 12,3                                 |
|          | 18-22                                    | bacteriana 53                         |                                      |

---

Tabla 3.21a Producción primaria en la columna de agua de la laguna de Sisó.

| Fecha    | P (m)  | mg C/m <sup>3</sup> /h | mg C/m <sup>3</sup> /día |
|----------|--------|------------------------|--------------------------|
| 28.09.78 | 0      | 28,5                   | 285                      |
|          | 0,2    | 19,1                   | 191                      |
|          | 0,5    | 4,3                    | 43                       |
|          | 1      | 6,4                    | 64                       |
|          | 3      | 2,3                    | 23                       |
|          | 5      | 0                      | 0                        |
|          | 7      | 0                      | 0                        |
|          | 10     | 0                      | 0                        |
| 30.12.78 | 0      | 96,5                   | 772,0                    |
|          | 0,2    | 105,8                  | 846,4                    |
|          | 0,5    | 66,7                   | 533,6                    |
|          | 1      | 79,6                   | 636,8                    |
|          | 3      | 4,2                    | 33,6                     |
|          | 5      | 2,8                    | 22,4                     |
|          | 7      | 0                      | 0                        |
|          | 10     | 0                      | 0                        |
| 15.08.79 | 0      | 23,0                   | 276,0                    |
|          | * 2,25 | 5,8                    | 69,6                     |
|          | 3      | 12,8                   | 153,6                    |
|          | 5      | 13,4                   | 160,8                    |
|          | 7      | 0                      | 0                        |
|          | 10     | 0                      | 0                        |

\* Interfase condiciones aerobias/anaerobias.

Durante el otoño, los valores de la producción primaria bacteriana fueron el 100% de la total (tabla 3.21b) debido a la inexistencia de fitoplancton en superficie. El valor máximo se detectó justo a 0 m, con  $28,5 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ , y el mínimo a 3 m, con  $2,3 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ . En el resto de la columna no se detectó fijación de carbono. La integración de la producción por  $\text{m}^2$  de toda la columna fue de  $197 \text{ mgC/m}^2/\text{día}$ .

La producción invernal tiene características similares a las de otoño, pero con niveles de fijación superiores (máximos de  $105,8 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ ) a 0,2 m de profundidad. La producción primaria integrada por  $\text{m}^2$  y día fue en esta época de  $1402 \text{ mgC}$ , valor máximo en los tres periodos estudiados. También en este caso la producción primaria bacteriana representa el 100% de la total.

Durante el verano de 1979 la situación fue esencialmente distinta, debido a la presencia de una capa con oxígeno y fitoplancton desde la superficie hasta los 2,25 m de profundidad. En este caso, el fitoplancton, en condiciones de mejor iluminación, alcanzó  $23,0 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$  y el máximo de bacterias fotosintéticas fue de  $13,4 \text{ mg/m}^3/\text{h}$  a 3-5 m de profundidad.

La competencia de las algas por la luz hizo disminuir drásticamente el porcentaje de la producción bacteriana que alcanzó tan sólo el 53% de la total.

Si comparamos la laguna de Sisó y Banyoles III, respecto a la producción primaria, se aprecia que, a pesar de la escasa penetración de la luz en Sisó (véase apartado 3.2.7), que sólo alcanza los 3-5 m (los únicos productivos), la producción absoluta es superior a la de Banyoles III.

También es interesante remarcar que en Sisó durante el invierno, con niveles de biomasa inferiores a los de verano, la penetración

Tabla 3.21b Producción primaria integrada por unidad de superficie y % producción bacteriana respecto a la total (algas + bacterias fotosintéticas) de la columna de agua de Sisó.

| Fecha    | Intervalo de profundidades integrado (m) | Fotosíntesis mg C/m <sup>2</sup> /día | % producción primaria respecto total |
|----------|------------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|
| 28.09.78 | 0-3                                      | bacteriana 197                        | 100                                  |
| 30.12.78 | 0-5                                      | bacteriana 1402                       | 100                                  |
| 15.08.79 | 0-2,25                                   | algal 406                             |                                      |
|          | 3-5                                      | bacteriana 458                        | 53                                   |

de la luz es mayor y se alcanzan los valores integrados máximos para toda la columna ( $1402 \text{ mgC/m}^2 \text{ día}$ ). En verano, el efecto de autosombreado es muy intenso y la producción más baja.

### Laguna de Vilà

También en la laguna de Vilà (tabla 3.22a) se comparan los datos de tres épocas distintas, otoño, e invierno de 1978 y verano de 1979. Durante el otoño se detectaron en la capa de fitoplancton los valores máximos de producción con  $31,1 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$ . La producción primaria asignable a bacterias fotosintéticas (a partir de 5 m de profundidad) tan sólo alcanzó  $1,2 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$  y  $57 \text{ mgC/m}^2/\text{día}$ , lo que representa un  $5,8\%$  del total (tabla 3.22b), valor mínimo de todas las lagunas estudiadas.

En invierno, la situación fue diferente, presentándose los máximos de producción primaria a 6 m de profundidad, coincidiendo con escasa competencia por parte de las algas. Se alcanzaron valores de  $43,1 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$  y de  $422 \text{ mgC/m}^2/\text{día}$  que representa un  $68,7\%$  de la total.

En verano se presentó una situación intermedia con máximos de  $9,6 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$  para las algas a 3 m y  $21,3 \text{ mgC/m}^3/\text{h}$  para las bacterias fotosintéticas a 4,5 m. La integración de la producción en la parte de la columna ocupada por bacterias fotosintéticas fue de  $209 \text{ mgC/m}^2/\text{día}$ , lo que representa sólo el 33% de la total de la columna.

### Lagunas de Coromines y Negre 1

En ambas lagunas (tabla 3.23a) se presentó una situación similar en cuanto a la distribución de las comunidades fotosintéticas a lo largo de la columna. En la única época estudiada (7.10.78) la más productiva fue la Laguna Negre 1, con máximo algal de 52,5

Tabla 3.22a Producción primaria en la columna de agua de la laguna de Vilà.

| Fecha    | P (m)    | mg C/m <sup>3</sup> /h | mg C/m <sup>3</sup> /día |
|----------|----------|------------------------|--------------------------|
| 28.09.78 | 0        | 31,1                   | 311                      |
|          | 2        | 23,9                   | 239                      |
|          | * 4      | 6,9                    | 69                       |
|          | 5        | 1,2                    | 12                       |
|          | 6        | 1,2                    | 12                       |
|          | 7        | 0                      | 0                        |
|          | 8        | 0                      | 0                        |
|          | 30.12.78 | 0                      | 8,7                      |
| 5        |          | 1,1                    | 8,8                      |
| * 5,5    |          | 1,2                    | 9,6                      |
| 6        |          | 43,1                   | 344,8                    |
| 7        |          | 19,9                   | 159,2                    |
| 8        |          | 9,9                    | 79,2                     |
| 9        |          | 0                      | 0                        |
| 18.08.79 | 0        | 8,8                    | 105,6                    |
|          | * 3      | 9,6                    | 115,2                    |
|          | 4,5      | 21,3                   | 255,6                    |
|          | 5,5      | 6,3                    | 75,6                     |
|          | 6,5      | 0                      | 0                        |
|          | 8        | 0                      | 0                        |

\* Interfase condiciones aerobias/anaerobias.

Tabla 3.22b Producción primaria integrada por unidad de superficie y % producción fotosintética bacteriana respecto a la total (algas + bacterias fotosintéticas) de la columna de agua de Vilà.

| Fecha    | Intervalo de profundidades integrado (m) | Fotosíntesis mg C/m <sup>2</sup> /día | % producción primaria respecto total |
|----------|------------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|
| 28.09.78 | 0-4                                      | algal 923                             | 5,8                                  |
|          | 4-6                                      | bacteriana 57                         |                                      |
| 30.12.78 | 0-5,5                                    | algal 192                             | 68,7                                 |
|          | 6-8                                      | bacteriana 422                        |                                      |
| 15.08.79 | 0-4                                      | algal 426                             | 33,0                                 |
|          | 4-6,5                                    | bacteriana 209                        |                                      |

Tabla 3.23a Producción primaria en la columna de agua de las lagunas de Coromines y Negre 1 ( 7.10.78).

| Laguna    | P(m) | mg C/m <sup>3</sup> /h | mg C/m <sup>3</sup> /día |
|-----------|------|------------------------|--------------------------|
| Coromines | 0    | 17,3                   | 173                      |
|           | * 1  | 16,1                   | 161                      |
|           | 2    | 10,7                   | 107                      |
|           | 2,5  | 5,3                    | 53                       |
|           | 3    | 2,0                    | 20                       |
| Negre 1   | 0    | 71,4                   | 714                      |
|           | * 1  | 52,5                   | 525                      |
|           | 2    | 9,5                    | 95                       |
|           | 3    | 9,0                    | 90                       |
|           | 4    | 6,0                    | 60                       |

\* Interfase condiciones aerobias/anaerobias.



mgC/m<sup>3</sup>/h a 1 m de profundidad. El máximo de producción primaria asignable a bacterias fotosintéticas alcanzó los 9,5 mgC/m<sup>3</sup>/h. Ello representa 167 mgC/m<sup>2</sup>/h para las bacterias fotosintéticas, es decir un 19% del total (tabla 3.23b).

En Coromines, los máximos de la producción algal fueron inferiores (17,3 mgC/m<sup>3</sup>/h) y la bacteriana parecida (10,7 mgC/m<sup>3</sup>/h). La integración de la producción de la parte de la columna de agua ocupada por las bacterias fotosintéticas fue de 59 mgC/m<sup>2</sup>/h, lo que representa un 17,5% del total.

---

Actualmente existen dos mecanismos de fijación de carbono inorgánico descritos en las bacterias fotosintéticas. Uno de ellos es el de Calvin o ciclo de las pentosas, que es el mayoritario en Chromatium minus y en el resto de Chromatiaceae y Rhodospirillaceae. En cuanto a las Chlorobiaceae, y en concreto Chlorobium, existen discusiones hoy día de si poseen el ciclo mencionado o bien el ciclo de Arnon, que es un ciclo de Krebs reductivo (Evans et al. 1966). En la mayoría de estudios no se ha podido detectar actividad del enzima ribulosa 1,5-difosfato, característico del ciclo de Calvin, pero algunos autores creen que es un problema de inactivación en el momento de su extracción.

Sirevag (1975) apoya la idea del ciclo de Arnon exclusivamente para Chlorobium y la capacidad ligada a este ciclo de poder fijar acetato directamente en glúcidos. Por consiguiente, si existe acetato en el medio, tienen un rendimiento superior en biomasa, ya que ahorran energía al utilizar también el acetato que tan sólo necesita activarse para entrar en la síntesis de glúcidos. Así pues, a bajas intensidades lumínicas, es mucho más efectivo un me-

Tabla 3.23b Producción primaria integrada por unidad de superficie y % producción fotosintética bacteriana respecto a la total (algas + bacterias fotosintéticas) de la columna de agua de Coromines y Negre 1 (7.10.78).

---

| Laguna    | Intervalo de profundidades integrado (m) | Fotosíntesis mg C/m <sup>2</sup> /día | % producción primaria respecto total |
|-----------|------------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|
| Coromines | 0-1                                      | algal 279                             |                                      |
|           | 2-3                                      | bacteriana 59                         | 17,5                                 |
| Negre 1   | 0-1                                      | algal 883                             |                                      |
|           | 2-4                                      | bacteriana 167                        | 19,0                                 |

---

tabolismo mixotrófico que permite una mayor biomasa. Este hecho cuestiona, en parte, los análisis de la producción primaria, no en cuanto a su concepto y metodología, pero sí en el problema de que no puede explicar toda la producción de biomasa presente en la población y que es al fin y al cabo la que tiene interés ecológico (Cohen et al. 1977b). La aproximación más correcta a este problema sería el análisis conjunto de la incorporación de acetato y  $\text{CO}_2$  marcados según el método de Steemann-Nielsen. En este caso, el problema es que es difícil cuantificar correctamente el acetato total presente en la muestra (cromatografía de gases). No se han efectuado medidas exhaustivas acerca de la concentración de acetato en los medios naturales relacionados con las bacterias fotosintéticas. Bergstein et al. (1979) afirma que en el hipolimnion del lago Kinneret se detectan  $200 \mu\text{g}/\text{l}$  de acetato. Estos autores observan que las poblaciones de C. phaeobacteroides incorporan una cantidad igual o superior de acetato que de  $\text{CO}_2$  en las profundidades originales. Así pues, la población de C. phaeobacteroides puede adaptarse al ambiente limitante donde se desarrolla por medio del ajuste del contenido específico de la Bclor e y el isorrenierateño (véanse los apartados 3.52 y 3.53), ya que este carotenoide está adaptado a recibir la luz filtrada que les llega. También podría ocurrir que las poblaciones se adaptasen respecto a la fuente de carbono, ya que pueden utilizar, además del  $\text{CO}_2$ , carbono orgánico mediante un metabolismo claramente mixotrófico, y, por lo tanto, aumentar su rendimiento. Estas adaptaciones permiten a la población de C. phaeobacteroides mantener elevados niveles de densidad poblacional en condiciones en principio adversas para los organismos fotosintéticos.

### 3.5.6 Producción primaria potencial

La producción primaria potencial se define como la producción de las muestras procedentes de diferentes niveles de la columna de agua que han sido trasladadas a la superficie (0,10 m), donde la luz no es limitante (Sorokin 1970).

La producción potencial tiene un claro sentido para el fitoplancton, donde no existe prácticamente efecto de sombreado entre las células de la población. En el caso de las poblaciones de bacterias fotosintéticas, que suelen vivir en niveles con limitación de luz, éstas se adaptan a tales condiciones aumentando el contenido específico de sus pigmentos, con lo que compensan, en parte, la falta de luz. Al elevar una muestra de la población hasta la superficie, la producción primaria aumenta en función de la limitación de luz a la que estaba sometida la población en la profundidad original. Una de las limitaciones de esta técnica aplicada a las bacterias fotosintéticas es precisamente la gran capacidad de alterar su contenido específico de pigmentos, con lo que los resultados obtenidos no son estrictamente proporcionales al grado de limitación lumínica sino al contenido específico de pigmentos.

En la tabla 3.24 se presenta la proporción de la producción primaria real "in situ" sobre la producción primaria potencial medida a 0,10 m, para muestras de las distintas lagunas estudiadas.

En el caso de Banyoles III, es de destacar el elevado porcentaje de la producción primaria real, 54-60% respecto a la de la misma muestra colocada en superficie (potencial), lo que indica una elevada penetración de la luz en la columna de agua y una adecuada adaptación de la población a la intensidad y espectro de luz que llega.

Tabla 3.24 Comparación entre la producción primaria bacteriana "in situ" y la potencial en superficie.

| Masa de agua                                           | Muestra (m) | Producción primaria (mg C/m <sup>3</sup> /h) |               | % respecto a la potencial |
|--------------------------------------------------------|-------------|----------------------------------------------|---------------|---------------------------|
|                                                        |             | "in situ"                                    | en superficie |                           |
| Banyoles III<br>(15.08.79)                             | 18          | 2,9                                          | 5,3           | 54,0                      |
|                                                        | 20          | 1,5                                          | 2,5           | 60,0                      |
| Vilà<br>(20.09.78)<br><br>(15.08.79)                   | 4           | 6,9                                          | 102,7         | 6,8                       |
|                                                        | 5           | 1,2                                          | 10,1          | 12,0                      |
|                                                        | 4,5         | 21,3                                         | 66,0          | 3,2                       |
|                                                        | 5,5         | 6,4                                          | 31,1          | 2,1                       |
|                                                        | 6,5         | 0                                            | 52,7          | 0                         |
|                                                        | 8           | 0                                            | 11,7          | 0                         |
| Sisó<br>(28.09.78)<br><br><br>(30.12.78)<br>(15.08.79) | 1           | 6,4                                          | 99,6          | 6,4                       |
|                                                        | 5           | 0                                            | 31,8          | 0                         |
|                                                        | 10          | 0                                            | 17,0          | 0                         |
|                                                        | 1           | 79,6                                         | 125,5         | 63,4                      |
|                                                        | 3           | 12,8                                         | 68,9          | 18,6                      |
|                                                        | 5           | 0                                            | 37,1          | 0                         |
|                                                        | 7           | 0                                            | 30,9          | 0                         |
|                                                        | 10          | 0                                            | 28,8          | 0                         |
| Coromines<br>(7.10.78)                                 | 2,5         | 5,3                                          | 74,5          | 7,1                       |
|                                                        | 3           | 2,0                                          | 22,7          | 8,8                       |

La situación es distinta en la laguna de Vilà, donde las poblaciones fotosintéticas están muy por debajo de su capacidad fotosintética, ya que el porcentaje fue de 6-12% en otoño y de 2-3% en verano.

### 3.5.7 Producción primaria total y excreción de las poblaciones bacterianas fotosintéticas

La producción primaria total se define como la suma de la producción primaria celular y la excretada en el medio (disuelta). La producción primaria celular se ha medido según la técnica de Steeman-Nielsen (1952) descrita en el apartado 2.9 de Material y Métodos. Corresponde esta producción primaria a la fijación de  $\text{CO}_2$  en forma de materia orgánica particulada (POC). La otra parte de la producción primaria total es la correspondiente a la detectada en materia orgánica disuelta en el medio (DOC).

La producción primaria total se calcula después de concentrar la muestra por congelación y desecación al vacío. Restando a la producción primaria total la correspondiente a la POC se calcula la materia orgánica disuelta (DOC) originada por la excreción celular (véase el apartado 2.9). En la tabla 3.25 se comparan los resultados de la producción primaria total en tres masas de agua, Banyoles III, Vilà y Sisó. En los tres casos se detecta, prácticamente siempre, mayor producción primaria total mediante congelación y desecación al vacío que por filtración de las células. La proporción entre la producción total y la medida por filtración (carbono celular) oscila entre 1,1 y 8,1. En Vilà y Sisó la proporción aumenta en profundidad, mientras que en Banyoles III es claramente superior en 18 m respecto a 20 m.

La excreción ha sido un problema bastante discutido en la literatura de fitoplancton (Fogg & Watt 1965), pero muy poco estudia-

Tabla 3.25 Comparación entre la producción primaria por el método de filtración y por congelación y desecación al vacío (total) de la columna de agua de Banyoles III, Sisó y Vilà.

| Masa de agua               | P(m) | mg C/m <sup>3</sup> /h<br>por filtración | mg C/m <sup>3</sup> /h<br>total | <u>total</u><br><u>filtración</u> |
|----------------------------|------|------------------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|
| Banyoles III<br>(15.08.79) | 5    | 1,7                                      | 1,9                             | 1,1                               |
|                            | 18   | 2,9                                      | 23,5                            | 8,1                               |
|                            | 20   | 1,5                                      | 2,2                             | 1,5                               |
| Vilà<br>(15.08.79)         | 0    | 8,8                                      | 23,2                            | 2,6                               |
|                            | 3    | 9,6                                      | 9,7                             | 1,0                               |
|                            | 4,5  | 21,3                                     | 24,2                            | 1,1                               |
|                            | 5,5  | 6,3                                      | 11,3                            | 1,8                               |
| Sisó<br>(15.08.79)         | 0    | 23,0                                     | 23,5                            | 1,0                               |
|                            | 2,25 | 5,8                                      | 11,4                            | 2,0                               |
|                            | 3    | 12,8                                     | 33,5                            | 2,6                               |
|                            | 5    | 13,4                                     | 45,2                            | 3,4                               |

da en el caso de las bacterias fotosintéticas en sus ambientes naturales (Czeczuga & Gradzki 1973). No obstante, parece que es un factor importante en el ciclo de la materia orgánica en ambientes anaeróbicos (Pfennig 1978), y que determina diversas interacciones sintróficas entre distintos grupos de microorganismos.

En la tabla 3.26 se presentan los resultados de la proporción de sustancias fijadas y marcadas que son excretadas al medio. En las tres masas de agua estudiadas se presentan niveles de excreción muy elevados donde aparecen bacterias fotosintéticas, oscilando en conjunto entre 12,1 y 87% del total de las sustancias radiactivas detectadas por congelación y desecación al vacío. Los niveles de excreción del fitoplancton son, en general, bastante más bajos, entre 0 y 10%. En Vilà se detectaron los mínimos de excreción (entre 12,1 y 43,8%).

En la laguna de Sisó es patente la diferencia de la producción primaria real sobre la potencial en superficie en las dos épocas estudiadas. En otoño tan sólo es del 6,4% para la población de 1 m de profundidad, y en cambio se alcanzan valores de hasta el 63% para la misma profundidad en invierno, indicando una mayor penetración de la luz. Durante el verano los valores fueron intermedios (18%).

En la laguna de Coromines se presentan valores parecidos a Vilà, debido probablemente a la presencia de una densa capa de fitoplancton que filtra la luz. Tan sólo se alcanzan porcentajes de 7-8% de la potencial en superficie.

Por último, en la tabla 3.27 se comparan los valores de producción anuales de las algas y bacterias fotosintéticas en las tres principales masas de agua estudiadas en este trabajo. Puede observarse que la máxima producción anual por  $m^2$  se presenta en



Tabla 3.26 porcentaje de excreción de las poblaciones fotosintéticas planctónicas (algas y bacterias fotosintéticas) en Banyoles III, Sisó y Vilà.

| Masa de agua               | P(m) | dpm detectadas en filtro | dpm detectadas en solución | dpm diferencia | Excreción (% respecto detectadas en solución) |
|----------------------------|------|--------------------------|----------------------------|----------------|-----------------------------------------------|
| Banyoles III<br>(15.08.79) | 5    | 665                      | 746                        | 81             | 10,0                                          |
|                            | 18   | 900                      | 7248                       | 6385           | 87,6                                          |
|                            | 20   | 473                      | 703                        | 230            | 32,7                                          |
| Vilà<br>(15.08.79)         | 0    | 5478                     | 5742                       | 264            | 4,6                                           |
|                            | 4,5  | 11338                    | 12888                      | 1550           | 12,1                                          |
|                            | 5,5  | 1411                     | 2511                       | 1100           | 43,8                                          |
| Sisó<br>(15.08.79)         | 0    | 10936                    | 10916                      | 0              | 0                                             |
|                            | 2,25 | 2635                     | 5193                       | 2558           | 49,3                                          |
|                            | 3    | 3748                     | 9820                       | 6072           | 61,8                                          |
|                            | 5    | 4039                     | 13610                      | 9571           | 70,3                                          |

Tabla 3.27 Producción anual del fitoplancton y de las bacterias fotosintéticas en Banyoles III, Sisó y Vilà.

| Masa de agua | Producción (g C/m <sup>2</sup> /año) |       |       | % de la total |
|--------------|--------------------------------------|-------|-------|---------------|
|              | Bacterias fotosintéticas             | Algas | Total |               |
| Banyoles III | 18,3                                 | 116,3 | 134,6 | 13,6          |
| Sisó         | 250,3                                | 24,4  | 274,7 | 91,1          |
| Vilà         | 83,7                                 | 187,5 | 271,2 | 30,8          |

Sisó, debida, predominantemente (91%) a la producción bacteriana, seguida por Vilà y Banyoles III, donde los principales productores primarios son las algas.

---

En este apartado es interesante destacar que pueden ser muy diversos los factores que tienen incidencia sobre los niveles de excreción (sobre todo por alteración de la permeabilidad celular o por inhibición del crecimiento celular), pero que permiten la fotosíntesis y, por lo tanto, la eliminación de los productos intermedios formados. Es conocida la capacidad excretora de las distintas especies de Chlorobium (Lippert & Pfennig 1969, Czezug & Gradzki 1973, Pfennig 1978), con niveles superiores al 30%. Estos niveles de excreción permiten la formación de asociaciones simbióticas estables como "Chlorochromatium aggregatum" y otras. Biel & Pfennig (1978) han descrito otro ejemplo de la capacidad de simbiosis entre Chlorobium (o en otros casos Prosthecochloris sp) con Desulforomonas acetooxidans, hasta tal punto que esta asociación había sido estudiada como una sola especie, "Chloropseudomonas ethylica", por muchos autores durante algunos años. En este caso, Chlorobium (o Prosthecochloris) excreta acetato o alcohol al medio que es aprovechado por Desulforomonas acetooxidans, mediante un metabolismo de respiración anaerobia utilizando el azufre (también excretado por la bacteria fotosintética) como aceptor terminal de electrones, con lo cual se hacen difícilmente separables los dos microorganismos.

#### 4. DISCUSIÓN

##### 4.1 Estructura de la columna de agua y parámetros fisicoquímicos

La zona lacustre de Banyoles ofrece la oportunidad única de poder comparar entre sí diferentes ambientes en los que se presentan comunidades de bacterias fotosintéticas. Las distintas condiciones limnológicas y la dinámica de los parámetros fisicoquímicos influyen directamente sobre el comportamiento y evolución de las poblaciones de bacterias fotosintéticas (Baas-Becking et al. 1960, Overbeck 1977).

En las cinco masas de agua estudiadas en la presente Memoria, se presentan desde el punto de vista limnológico dos tipos de condiciones, holomícticas y meromícticas. Dentro de las primeras tenemos dos subgrupos de lagunas diferentes, uno con condiciones holomícticas pero con la columna de agua anaerobia (laguna de Sisó) y otro subgrupo compuesto por las lagunas de Coromines y Negre 1, donde las condiciones anaerobias sólo se presentan durante el periodo de estratificación térmica, no afectando esta anaerobiosis a toda la columna de agua. Esta última situación es la mejor conocida y estudiada en la literatura con abundantes ejemplos, algunos de ellos ya clásicos, como los lagos Pluss (Overbeck 1974), Kinneret (Bergstein et al. 1979), Lesnaya Lamba (Dubinina & Kuznetsov 1976), Wintergreen y Burke (Caldwell & Tiedje 1975a y b), etcétera. Aunque también se detecta en superficies de sedimentos anaerobios lacustres (Bertru 1978, Imhoff et al. 1979) o marinos (Blackburn et al. 1975, Kepkay et al. 1979, Potts & Whitton 1979, Sieburth 1979).

Ejemplos parecidos a la laguna anaerobia de Sisó (Guerrero & Abellà 1978) son muy poco frecuentes (lagos Keilambete y Gnotuk; Hussainy 1972) pero, en cambio, son relativamente frecuentes si-

tuaciones parecidas en lagunas de poca profundidad (lago Ingril; Devèze & Fauvel 1966) e incluso lagunas de oxidación biológica para el tratamiento de aguas residuales (Cooper 1963, Kobayashi et al. 1971, Kobayashi & Tchan 1973, Kobayashi 1975, Siefert et al. 1978) con presencia de bacterias fotosintéticas en toda la columna de agua.

Tanto de Banyoles III como de Vilà, la meromixis corresponde al tipo crenogénico (por intrusiones de aguas con mayor salinidad por el fondo) pero pudiendo a su vez, diferenciarse en dos subtipos diferentes. Por un lado, la cubeta III de Banyoles, que se caracteriza por una meromixis profunda (quemoclina a 18 m de profundidad), y con una población de bacterias fotosintéticas ocupando el monimolimnion. Ejemplos parecidos a Banyoles III son el lago Fayetteville Green (Culver & Brunskill 1969), la laguna del Valle de San Juan (Romanenko et al. 1976), el lago Belovod (Sorokin 1970) y el lago Faro (Trüper & Genovese 1968). Por otro lado, está la meromixis representada por la laguna de Vilà, cuya diferencia estriba en la poca profundidad a la que se encuentra la quemoclina (tan sólo a 4-5 m de la superficie). Este tipo de meromixis cercana a la superficie es relativamente infrecuente en lagos de agua dulce no endorreicos. Algunos ejemplos son los lagos Waldsea (Hammer et al. 1978), Sodon (Newcombe & Slater 1950), Hot (Anderson 1958) y Solar (Cohen et al. 1977a-d),

Es de destacar que la existencia de cubetas meromícticas dentro de un lago en general no meromíctico es una situación raramente descrita en las revisiones bibliográficas publicadas sobre el tema (lagos Long y Squaw; Walker & Likens 1975).

El modelo de funcionamiento limnológico de Banyoles III (y también de Vilà) se esquematiza en la figura 4.1. La recarga y

BANYOLES III  
(meromixis crenogénica)

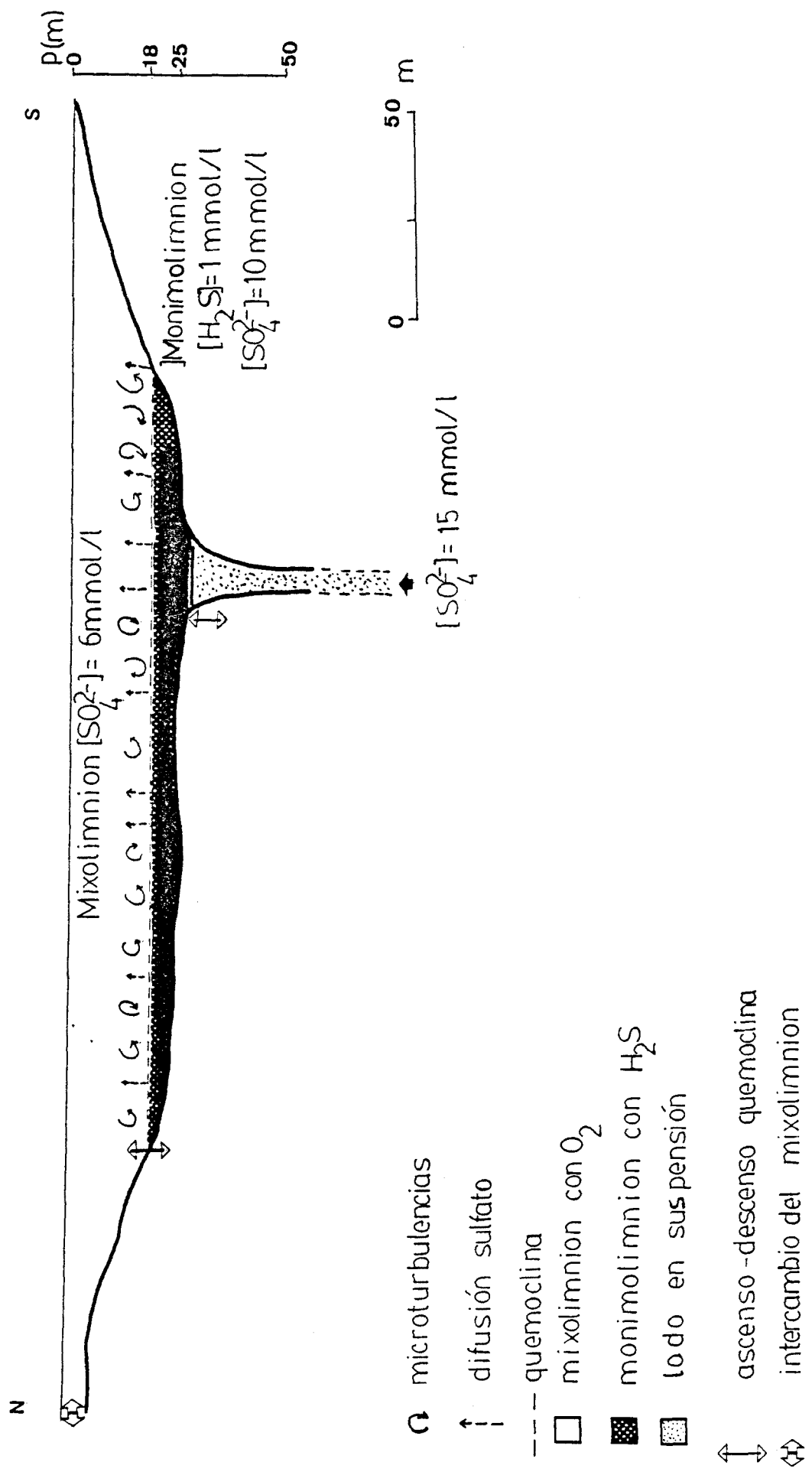


Figura 4.1 Modelo limnológico de Banyoles III con meromixis crenogénica.

presión de las aguas freáticas ascendentes dominan las características limnológicas de la columna de agua libre de margas en suspensión. Banyoles III se caracteriza por su aislamiento de la circulación general, no sólo por su posición lateral sino también por las isobatas de tan sólo 4 m de profundidad que la separan del resto del lago.

Las aguas de entrada del fondo disuelven en su recorrido ascendente los yesos eocénicos presentes en las margas, lo que tiene como consecuencia la carga en sulfatos. Este flujo de agua no es constante a lo largo del año, variando en función de la recarga freática que depende de la pluviosidad estacional. Desconocemos el valor del flujo en estos puntos y por lo tanto, es imposible efectuar cálculos sobre la estabilidad meromíctica de la cubeta.

El efecto de la sequía estival sobre la presión del agua subterránea se expresa por un descenso paulatino del nivel del lodo en suspensión y por un aumento de la densidad del mismo (figura 4.2). El momento más crítico para la persistencia de la meromixis se presenta entre octubre y noviembre, antes de la mezcla vertical en el mixolimnion. Durante todo el verano (con la termoclina en el mixolimnion), la difusión de sulfato a través de la quemoclina hace que ésta sea cada vez menos intensa, ya que disminuyen las microturbulencias que producen una clara separación entre el mixolimnion y el monimolimnion. A finales de verano la concentración de sulfato es bastante similar en toda la columna.

Con respecto al oxígeno, la capa que queda aislada entre la termoclina y la quemoclina (10-18 m), aunque durante gran parte del año es aerobia, va perdiendo oxígeno a lo largo del periodo estratificado y durante 2-3 meses se hace anaerobia, debido a la

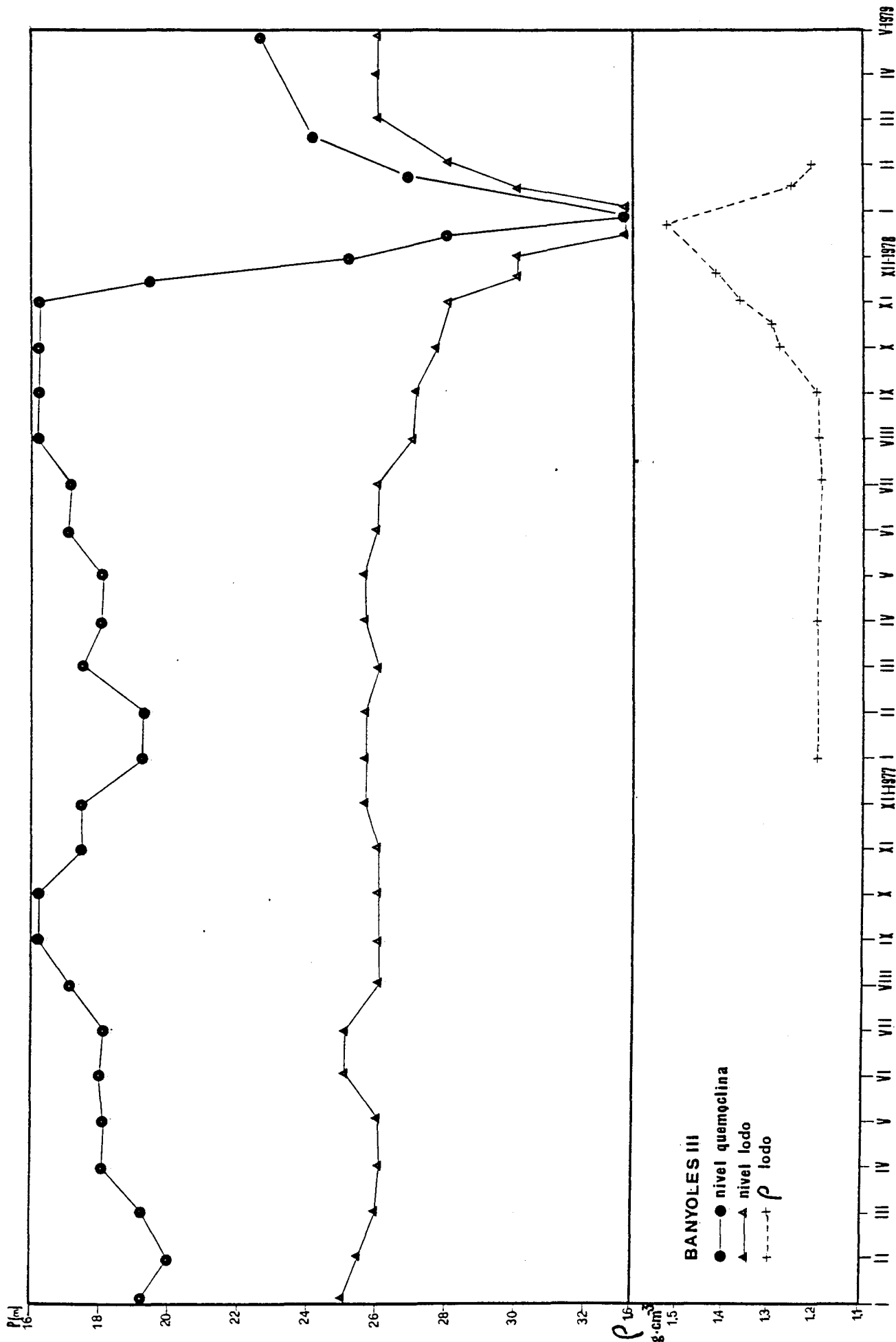


Figura 4.2 Variación de los niveles de la quemoclina, lodo en suspensión y densidad ( $\rho$ ) del mismo en Banyoles III a lo largo del tiempo (enero 1977 - mayo 1979).



difusión de sulfhídrico del monimolimnion. En este momento es cuando las poblaciones bacterianas fotosintéticas alcanzan su cota más alta en la columna de agua y aparece además una población poco duradera de sulfobacterias rojas a los 13 m, que se añade a las poblaciones permanentes de sulfobacterias verdes del monimolimnion.

Esta situación no es muy estable, ya que simultáneamente se está operando un proceso de enfriamiento en el epilimnion, con lo que se inicia la mezcla y la termoclina desciende en profundidad, a la vez que disminuye en intensidad. El encuentro en el espacio y tiempo de la termoclina en descenso y el hipolimnion anaerobio, junto con la escasa diferencia de densidad de la que-  
moclina, se produce en el momento más crítico para la continuidad del monimolimnion y con ella de las poblaciones fotosintéticas.

El monimolimnion de Banyoles III presenta una característica bastante común en otros lagos meromícticos, como es la inversión térmica. Esta inversión es en este caso unos 2-2,5°C superior a la temperatura de las capas de agua inmediatamente superiores del mixolimnion (figura 4.3).

La explicación de esta inversión térmica en los lagos meromícticos presenta ciertos problemas y los autores la interpretan de diversas formas. Algunos, explican esta inversión por la diferente capacidad térmica de las capas más densas del monimolimnion, que retiene calor durante las estaciones más frías (Gorlenko et al. 1978). Otros, en función del llamado efecto de invernadero (Goehle & Storr 1978, Cohen et al. 1977a), por calentamiento solar directo sobre estas capas profundas más densas y pérdida muy lenta (el aislamiento permite una transmisión sólo por conducción y no por convección) del calor absorbido. Por último, un factor intere-

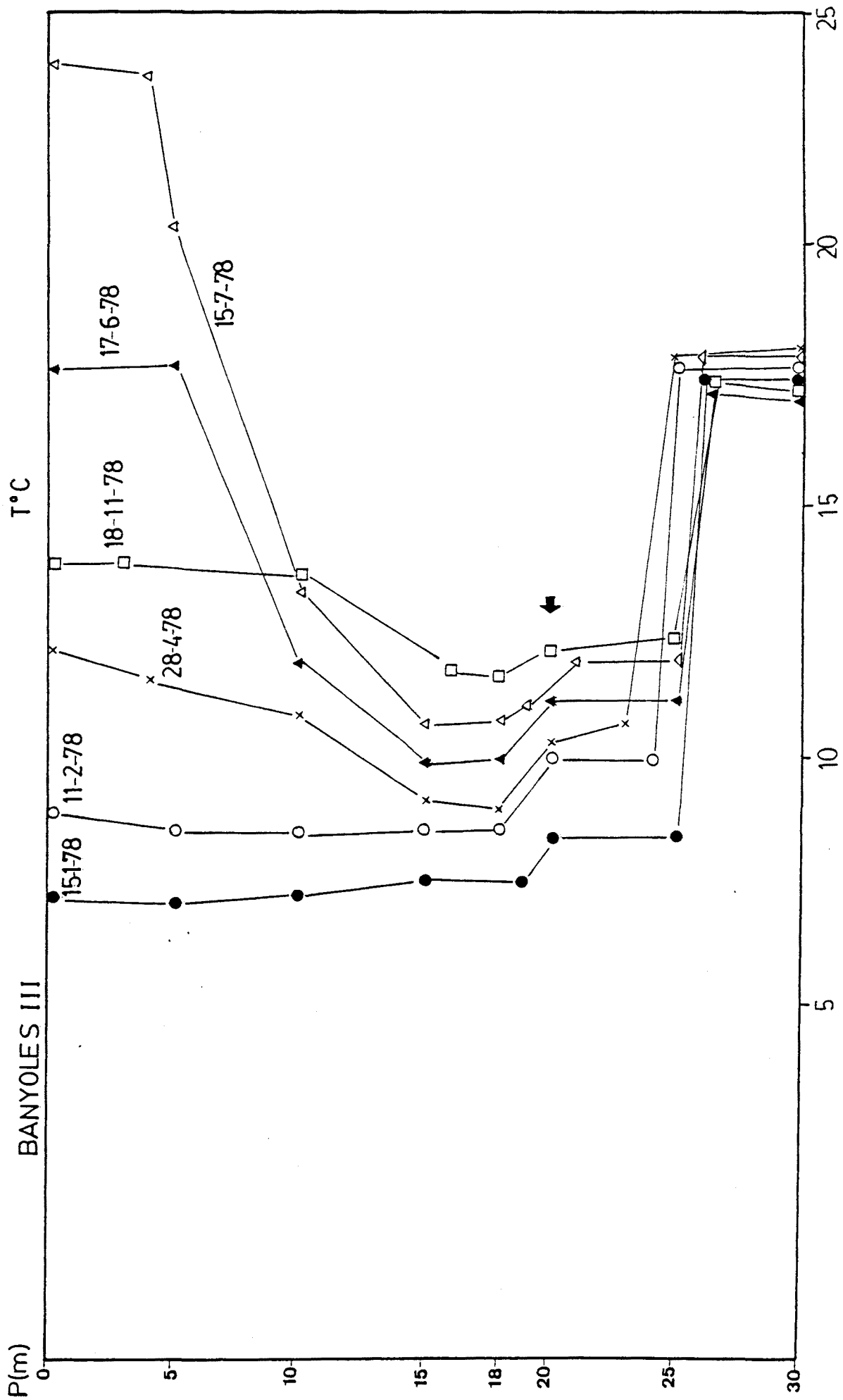


Figura 4.3 Perfiles de temperatura de Banyoles III (1976-1978) donde se muestra el calentamiento a nivel de la quemoclina (flecha).

sante es el efecto de las poblaciones bacterianas fotosintéticas en la absorción efectiva de la luz que les llega y que representa una captación de energía parecida a la de los paneles solares (Culver & Brunskill 1969, Cohen et al. 1977a). En el caso de Banyoles III, creemos que el factor más importante es la entrada de agua freática más cálida que la del mixolimnion, pero que también interviene el resto de factores citados.

La laguna de Vilà es un ejemplo de meromixis poco profunda, con una dinámica limnológica parecida a Banyoles III. En este caso, la termoclina tiene una incidencia escasa en el mantenimiento del monimolimnion, ya que éste oscila tan sólo entre 4,5 y 6 m, con su cota más alta en verano. Es interesante señalar que en Vilà no se presenta una inversión térmica a nivel del monimolimnion como en Banyoles III, ya que la temperatura del agua freática que entra en profundidad es más parecida a la del mixolimnion, y por tanto, éste no queda aislado térmicamente. Por otra parte, esta laguna está relativamente protegida del viento, y por sus menores dimensiones respecto al lago principal no desarrolla oleaje intenso.

La morfometría del lago de Banyoles ha sido objeto de estudios y discusiones durante mucho tiempo y por muy diversos autores (revisados en Julià 1980). Dada la complejidad de su fondo, su morfometría exacta es difícil de precisar. Se han llevado a cabo diversas campañas de ecosondación que han permitido determinar con cierta exactitud el fondo del lago no recubierto por margas en suspensión o lodo, pero no las áreas recubiertas, que se detectan en los perfiles de ecosondación como una línea horizontal continua debido a que las ondas no pueden penetrar en el lodo. Gracias a los resultados de ecosondación obtenidos en colaboración con el Instituto Geográfico de la Universidad de Kiel (véase el apartado

2.2), ha sido posible determinar todas las zonas con lodo que corresponden a puntos de entrada de agua ascendente. Anteriormente eran conocidas tan sólo las zonas con lodo correspondientes a las cubetas I y II, pero no las nuevas de las cubetas III, IV y V publicadas en la presente Memoria por primera vez. También en la laguna de Vilà se han podido detectar por el mismo sistema dos puntos de entrada de agua con lodo en suspensión a partir de los perfiles de ecosondación obtenidos.

Con el fin de determinar la profundidad exacta de estos puntos, o bien el perfil batimétrico real por debajo de la capa de lodo, se han efectuado por primera vez sondeos de gravedad a lo largo de perfiles en la cubeta II, con lo que hemos conocido aproximadamente su fondo real. En el mapa del lago de Banyoles presentado en esta Memoria (véase la figura 3.1) se indican las zonas de entrada de agua con el lodo en suspensión mediante trama de puntos. El lago es un poljé complejo (Julià 1980).

Una característica morfométrica interesante de la laguna de Sisó es la fuerte pendiente del fondo ( $\xi = 49^{\circ}25'$ ), y dada su profundidad relativa elevada esta laguna resulta bastante estable y poco sujeta a las variaciones climáticas bruscas. No existen entradas superficiales, sino tan sólo en profundidad, y el agua sale por una pequeña acequia con un caudal de 0,5 l/s durante el invierno. En verano, el nivel suele incluso descender por evaporación, consecuencia de la falta de aportes por el fondo (Guerrero & Abellà 1978). El único fenómeno capaz de romper la estructura isotrópica de la columna de agua en Sisó y generar cierta estructura es la termoclina. La característica fundamental de la laguna es su anaerobiosis total (excepto en 1 ó 2 meses del año) derivada de la presencia de sulfhídrico hasta la superficie. La entrada de aguas sulfatadas por el fondo asegura un aporte con-

tinuo del aceptor terminal para la respiración anaerobia de los microorganismos sulfatorreductores de agua y sedimento. Las variaciones del flujo de entrada inciden sobre la concentración de sulfhídrico en el agua y su dinámica estacional. Por consiguiente, afecta también a las poblaciones bacterianas fotosintéticas.

La falta de aportes superficiales impide la formación de una doble capa de diferente densidad como en el caso de Banyoles III y Vilà, con lo que a pesar de tener una alimentación parecida, el conjunto de la columna de agua tiene la misma densidad.

Las lagunas de Coromines y Negre 1 son parecidas a Sisó en cuanto que la estratificación térmica determina la dinámica limnológica general en ambas lagunas. La diferencia con la laguna de Sisó consiste en que aquí la termoclina es más profunda, separando un epilimnion aerobio de un hipolimnion anaerobio. En ambos casos carecen del aporte de aguas subterráneo característico de las lagunas anteriores. Sus aguas son de origen pluvial por escorrentía; por lo tanto, resultan mucho más limitadas en cuanto a la concentración de sulfatos y en consecuencia de la de sulfhídrico.

Es conocido que poblaciones de bacterias fotosintéticas se encuentran en hábitats anaerobios, ya sea ocupando el fondo de lagos meromícticos y holomícticos o bien toda la columna de agua si las condiciones lo permiten (como es el caso de Sisó). El ambiente físico en que se encuentran está estructurado en función de la termo- y/o quemo-clina que convierten un medio fundamentalmente isotrópico, como es el agua, en anisotrópico, ya que estas capas pueden separar zonas oxigenadas o no en función de la difusión de  $O_2$ - $H_2S$ . Por consiguiente, algunos parámetros fisicoquí-

micos son corolario de las mismas estructuras que han ayudado a formar. Así, el sulfhídrico, pH, la conductividad y la luz, entre otros, son consecuencia de la distribución de la temperatura (Davidson 1980), de la concentración de sulfatos y, en el caso de la luz, de la distribución de las comunidades fotosintéticas (Genovese 1963).

Los nutrientes (como el  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ) son compuestos que actúan como reguladores de los niveles de biomasa que alcanzan las distintas poblaciones. En el monimolimnion de Banyoles III, Vilà, en Sisó, y en el hipolimnion de Coromines y Negre 1, tanto el nitrato como el nitrito son muy escasos durante amplios periodos de tiempo, ya que son utilizados en condiciones anaeróbicas como aceptores terminales de electrones en la respiración de microorganismos facultativos (Richards 1965). Sin embargo, las poblaciones de bacterias fotosintéticas, al igual que otras bacterias anaeróbicas, tienen asegurado el aporte de nitrógeno gracias a las elevadas concentraciones de amonio, procedente de la descomposición de proteínas, con lo que en ambientes anaerobios no se presenta una limitación respecto a la fuente de nitrógeno (Schmidt & Kamen 1970).

El elemento limitante por excelencia en los ambientes acuáticos es el fósforo (Cavari 1976). En Banyoles III, la concentración de fosfato (ortofosfato soluble) es muy variable, reflejando en gran parte el consumo biológico directo y la coprecipitación con el carbonato formado durante la fotosíntesis. La entrada de fósforo se efectúa por aporte externo (lluvias de primavera) o a través del sedimento anaerobio. En la laguna anaeróbica de Sisó la concentración de fosfatos es muy baja, indicando un gran consumo. La presencia de fosfato soluble coincide con los momen-

tos de cambio estacional y por lo tanto de redistribución de las poblaciones fotosintéticas en primavera y otoño.

La fuente de azufre está asegurada en los ecosistemas anaerobios por la presencia de sulfhídrico y también de sulfato (Jørgensen 1979). El ion sulfato es realmente un compuesto catalizador de los procesos biológicos en el agua e incluso del ciclo de los nutrientes (Ohle 1954). En Banyoles III la dinámica del sulfato es distinta en el mixo- o en el monimolimnion. En el mixolimnion la concentración de sulfato es aproximadamente la mitad de la monimolimnética, ya que influye la dilución por aguas pluviales. La concentración de sulfatos en el monimolimnion está regulada por el flujo de entrada de agua freática sulfatada y por el proceso biológico de la sulfatorreducción, además de la difusión hacia el mixolimnion.

Tanto la laguna anaeróbica de Sisó como el monimolimnion de Banyoles III y de Vilà son ejemplos de un verdadero "sulfuretum", ya que en ellos se presentan una serie de poblaciones encadenadas que afectan al estado de oxidación del azufre. En el caso de Sisó, la concentración de sulfatos está afectada claramente en ciertas épocas del año (verano) por la reoxidación del sulfhídrico a sulfato, con lo que se detectan concentraciones superiores a las del resto de la columna (véase la figura 3.32). En último término la densa población de Chromatium en Sisó aumenta la concentración de sulfatos (Van Gemerden 1967). Otro efecto de las poblaciones bacterianas sobre la concentración de sulfato se detecta a finales de verano cuando se produce un descenso en su concentración causado por una intensa sulfatorreducción.

En Coromines y Negre 1 la concentración de sulfatos es mínima por lo que el hipolimnion anaeróbico no puede considerarse como un "sulfuretum". En este caso el sulfhídrico formado procede de

la putrefacción de proteínas que liberan grupos -HS (Redfield et al. 1963, Pfennig 1975).

La concentración de sulfhídrico tiene una incidencia directa sobre las poblaciones fotosintéticas, ya que éstas lo utilizan como fuente de poder reductor y además mantiene las condiciones reductoras de los ecosistemas anaerobios estudiados (Van Gemerden & Beeftink 1978).

En Banyoles III la concentración de sulfhídrico sufre pocas variaciones. Los máximos se presentan al final de verano, coincidiendo con el final del periodo de estratificación.

En la laguna de Sisó la dinámica del sulfhídrico depende de la presencia de la termoclina como elemento estructurante de la columna de agua. En el momento de la mezcla vertical (otoño) la concentración de sulfhídrico es uniforme y elevada (50 mg/l). Con el desarrollo de la termoclina en primavera aparece un gradiente intenso de sulfhídrico, aumentando hacia el fondo. Este gradiente es utilizado por la población de Chromatium minus, que se establece en la termoclina, mientras que el resto de la columna es ocupado por la población de Chlorobium phaeobacteroides, que tiene concentraciones óptimas de sulfhídrico superiores. En Vila la dinámica del sulfhídrico es más compleja. En esta laguna se presentan los máximos absolutos de la concentración de este compuesto ya que es una laguna eutrófica sulfatada. La concentración de sulfhídrico es la resultante del proceso ya citado de sulfatorreducción, que puede verse limitado por las bajas concentraciones de sulfato a finales de verano, y el aporte por oxidación de sulfhídrico de las poblaciones de bacterias fotosintéticas.

La situación es distinta en las lagunas de Coromines y Negre 1, ya que en este caso la concentración de sulfhídrico es baja y



depende del proceso de putrefacción de la materia orgánica además de cierta sulfatorreducción. El sulfhídrico, en este caso, alcanza su mínima concentración a nivel de la termoclina, ya que es allí donde también llega el oxígeno epilimnético.

#### 4.2 Diversidad microbiana

El espectro de diversidad de las especies bacterianas en las masas de agua estudiadas es muy limitado, ya que en la mayor parte de los casos sólo se presentan una o dos especies mayoritarias en la comunidad. Esto ya ha sido observado por diversos autores en distintos lagos (tabla 4.1).

A pesar de que con cierta frecuencia se ha citado la existencia de poblaciones bacterianas fotosintéticas, en cambio, no se conoce bien ni la dinámica de estas poblaciones ni la forma de interacción entre las poblaciones de la comunidad. En esta Memoria se presentan los resultados de los estudios correspondientes a los ciclos anuales comparados de distintos lagos con diferentes ambientes fisicoquímicos.

Otros autores han estudiado algunos parámetros poblacionales de bacterias fotosintéticas a lo largo de un ciclo anual. Por ejemplo, Cohen y colaboradores, en el lago Solar (Sinai), analizaron parámetros relacionados con la actividad como ATP, producción primaria y también sulfhídrico y oxígeno, aunque la mayor parte de ellos se comparaban entre las épocas de mezcla y estratificación del lago.

Genovese y colaboradores (1963) estudiaron un ciclo anual en el lago Faro sin profundizar especialmente en las bacterias fotosintéticas. En este caso no se siguieron tampoco los parámetros propios de la población, como el número total, concentración de

Tabla 4.1 Lagos donde han sido descritas poblaciones masivas de bacterias fotosintéticas.

| Masa de agua       | País      | Bacteria fotosintética predominante            | Referencia                 |
|--------------------|-----------|------------------------------------------------|----------------------------|
| Ritom              | Suiza     | <u>Chromatium</u> sp.                          | Düggeli 1924               |
| Fango              | Bahamas   | <u>Chromatium okenii</u>                       | Bavendamm 1924             |
| Dreckee            | Dinamarca | <u>Chromatium</u> sp.                          | Utermöhl 1925              |
| Di Sangue          | Italia    | <u>Thiopedia rosea</u>                         | Forti 1932                 |
| Mar Piccolo        | Italia    | Chromatiaceae                                  | Cerruti 1938               |
| Sodon              | EE.UU.    | <u>Chlorobium limicola</u>                     | Newcombe & Slater<br>1950  |
| Easthwaite         | U.K.      | <u>Chromatium</u> sp.                          | Collins 1960               |
| Belovod            | URSS      | <u>Chromatium</u> sp.                          | Sorokin 1965               |
| Blankvatn          | Noruega   | <u>Chlorobium phaeobacteroides</u>             | Pfennig 1967               |
| Wadolek            | Polonia   | <u>Chlorobium limicola</u>                     | Czeczuga 1968a             |
| Faro               | Italia    | <u>Chlorobium phaeobacteroides</u>             | Trüper & Genovese<br>1968  |
| Oyster             | EE.UU.    | <u>Chlorobium limicola</u>                     | Trüper & Genovese<br>1968  |
| Kisaratsu          | Japón     | <u>Chromatium</u> sp.<br><u>Chlorobium</u> sp. | Takahashi & Ichimura 1968  |
| Muliczne           | Polonia   | <u>Thiopedia</u> sp.                           | Czeczuga 1968b             |
| Suigetsu           | Japón     | <u>Chromatium</u> sp.<br><u>Chlorobium</u> sp. | Takahashi & Ichimura 1968  |
| Haruna             | Japón     | <u>Chromatium</u> sp.                          | Takahashi & Ichimura 1968  |
| Fayetteville Green | EE.UU.    | <u>Chlorobium phaeobacteroides</u>             | Culver & Brunskill<br>1969 |
| Kononier           | URSS      | <u>Pelodictyon phaeum</u>                      | Gorlenko & Leveba<br>1971  |
| Medicine           | EE.UU.    | <u>Lamprocystis roseopersicina</u>             | Hayden 1972                |
| Vilà               | España    | <u>Chromatium</u> sp.                          | Emiliani 1973              |
| Smith Hole         | EE.UU.    | <u>Chromatium</u> sp.                          | Wetzel 1973                |
| Okha-Lampi         | URSS      | " <u>Chlorochromatium aggregatum</u> "         | Gorlenko et al.<br>1973    |
| Repnoe             | URSS      | <u>Chlorobium phaeovibrioides</u>              | Gorlenko et al.<br>1973    |

Tabla 4.1 (Continuación)

|                      |          |                                                                   |                           |
|----------------------|----------|-------------------------------------------------------------------|---------------------------|
| Pluss                | Alemania | <u>Pelodictyon</u> sp.                                            | Bielb 1973                |
| Veisovo              | URSS     | <u>Pelodictyon phaeum</u>                                         | Gorlenko et al.<br>1974a  |
| Pomyaretskoe         | URSS     | <u>Chlorobium phaeovibrioides</u>                                 | Gorlenko et al.<br>1974b  |
| Aurtjern             | Noruega  | <u>Chromatium</u> sp.                                             | Faafeng 1976              |
| Majorseter-<br>jern  | Noruega  | "Chlorochromatium aggregatum"                                     | Faafeng 1976              |
| Pollen               | Noruega  | <u>Pelodictyon luteolum</u>                                       | Faafeng 1976              |
| Nesøytjern           | Noruega  | "Chlorochromatium aggregatum"                                     | Faafeng 1976              |
| Skratjern            | Noruega  | "Chlorochromatium aggregatum"                                     | Faafeng 1976              |
| Transjoen            | Noruega  | <u>Lamprocystis roseopersicina</u>                                | Faafeng 1976              |
| Frognertjern         | Noruega  | <u>Pelodictyon chlathratiforme</u>                                | Faafeng 1976              |
| Kastadjern           | Noruega  | <u>Pelodictyin chlathratiforme</u>                                | Faafeng 1976              |
| Gullerudt-<br>jern   | Noruega  | <u>Lamprocystis roseopersicina</u>                                | Faafeng 1976              |
| Landvikvann          | Noruega  | <u>Chlorobium phaeovibrioides</u>                                 | Faafeng 1976              |
| Naevestad-<br>fjord  | Noruega  | <u>Chlorobium phaeovibrioides</u>                                 | Faafeng 1976              |
| Songevann            | Noruega  | <u>Chlorobium phaeovibrioides</u>                                 | Faafeng 1976              |
| Valle de San<br>Juan | Cuba     | <u>Pelodictyon phaeum</u>                                         | Romanenko et al.<br>1976  |
| Solar                | Sinai    | <u>Chromatium violascens</u><br><u>Phrothecochloris aestuarii</u> | Cohen et al. 1977         |
| Devil's<br>Hole      | Bahamas  | <u>Chlorobium</u> sp.<br><u>Chromatium</u> sp.                    | Goehle & Storr<br>1977    |
| Waldsea              | Canadá   | <u>Chlorobium phaeobacteroides</u>                                | Lawrence et al.<br>1978   |
| Sisó                 | España   | <u>Chlorobium phaeobacteroides</u><br><u>Chromatium minus</u>     | Guerrero & Abellà<br>1978 |
| Banyoles III         | España   | <u>Chlorobium phaeobacteroides</u>                                | Guerrero et al.<br>1978   |
| Vechten              | Holanda  | <u>Chlorobium phaeobacteroides</u><br><u>Chromatium okenii</u>    | Parma 1978                |
| Saelenvann           | Noruega  | <u>Chlorobium phaeovibrioides</u>                                 | Indrebø et al.<br>1979a,b |

Tabla 4.1 (Continuación)

|            |        |                                                       |                          |
|------------|--------|-------------------------------------------------------|--------------------------|
| Kinneret   | Israel | <u>Chlorobium</u> <u>phaeobac-</u><br><u>teroides</u> | Bergstein et al.<br>1979 |
| Vilà       | España | <u>Chlorobium</u> <u>phaeobacte-</u><br><u>roides</u> | Abellà et al. 1980       |
| Estanya    | España | <u>Chromatium</u> <u>minus</u>                        | Datos sin publicar       |
| Montcortés | España | <u>Chlorobium</u> <u>limicola</u>                     | Datos sin publicar       |
| Coromines  | España | <u>Chlorobium</u> <u>limicola</u>                     | Presente trabajo         |
| Negre 1    | España | <u>Chlorobium</u> <u>limicola</u>                     | Presente trabajo         |

---

pigmentos y su contenido específico, ni tampoco la evolución estacional relacionada con el quimismo y los factores físicos del medio donde se desarrollan las poblaciones de bacterias fotosintéticas. Hasta ahora no se han comparado simultáneamente diferentes ambientes cercanos sometidos a las mismas condiciones climáticas, pero con diversidad de situaciones limnológicas, para las poblaciones de bacterias fotosintéticas.

Utilizando la ventaja de la escasa diversidad de las poblaciones (véase la tabla 4.1) y la clara diferenciación morfológica entre los dos géneros más citados, es posible efectuar recuentos diferenciales, y obtener una estima independiente de su biomasa mediante observación microscópica (véase el apartado 2.7.2). En este caso, la utilización de métodos bioquímicos de evaluación de la biomasa, como la concentración de ATP y de proteínas, no ofrece ventajas adicionales sobre el método directo, ya que no son capaces de discernir entre las distintas poblaciones.

Los resultados del recuento de las poblaciones microbianas ofrecen pues una buena información sobre el estado de la población a lo largo del ciclo anual y sus movimientos en la columna de agua. Si estos recuentos se complementan con la evolución de los pigmentos y de los parámetros fisicoquímicos del agua es posible conocer la dinámica comparada de estas poblaciones en sus medios naturales.

En las cinco masas de agua estudiadas en la presente Memoria, se han detectado tres especies de bacterias fotosintéticas dominantes en las comunidades que forman. En Banyoles III, Sisó y Vilà se presenta una sulfobacteria roja, Chromatium minus, y una sulfobacteria verde, Chlorobium phaeobacteroides, como poblaciones

dominantes. En Coromines y Negre 1 la población dominante es otra sulfobacteria verde (Chlorobium limicola) aunque en Negre 1 se presentan también algunas sulfobacterias rojas como Thiopedia rosea y Thiocystis violacea.

Los estudios sistemáticos se han efectuado en base a las características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas siguiendo a Pfennig & Trüper (1974), Pfennig (1977) y a Trüper y Pfennig (1978).

Para ello se aislaban en cultivo puro (Van Niel 1971) las distintas bacterias fotosintéticas, y se caracterizaban en función de su morfología y pigmentos característicos (bacterioclorofilas y carotenoides) mediante los espectros de absorción "in vivo" y en extracto acetónico (Göbel 1978). Para la determinación sistemática, así como la caracterización y nomenclatura de los pigmentos, se han seguido revisiones posteriores a la octava edición del Manual de Bergey (Buchanan & Gibbons 1974), como la de Gloe et al. (1975).

Las bacterioclorofilas de las bacterias fotosintéticas tienen picos de absorción característicos. Por consiguiente, resulta posible separar cualitativamente los tipos de bacterioclorofilas presentes en una muestra de campo y cuantificarlas en función de estos picos característicos (Stanier & Smith 1960, Takahashi & Ichimura 1968, 1970, Lawrence et al. 1978).

Los espectros de absorción "in vivo" definen con claridad los tipos de pigmentos detectados en los ambientes estudiados en la presente Memoria. Aparecen tres bacterioclorofilas distintas, a, d y e correspondientes a Chromatiaceae la primera y a Chlorobiaceae las dos restantes (d y e). Estas dos últimas bacterioclorofilas además separan dos subgrupos, ya que las Bclor e pertene-

cen a los Chlorobium marrones y las Bclor d (ó c) a los verdes.

En la figura 4.4 se comparan las situaciones extremas de la disposición de las poblaciones de bacterias fotosintéticas en las masas de agua estudiadas. La población de Chromatium minus se sitúa por encima de Chlorobium phaeobacteroides, con diferentes densidades en los distintos lagos.

En Banyoles III la población dominante es C. phaeobacteroides a lo largo de todo el ciclo anual. Esta especie ha sido descrita en otros lagos (véase la tabla 4.1). Generalmente está asociada con ambientes de elevada concentración de sulfhídrico y escasa intensidad de luz, que además suele estar filtrada y enriquecida en longitudes de onda cercanas al azul, entre 450-550 nm (Pfennig 1967, Trüper & Genovese 1968), que es el intervalo que más penetra en el agua, ya que tanto las longitudes de onda más cortas como las más largas son absorbidas rápidamente (Jerlov 1968). En este intervalo, absorbe el carotenoide mayoritario (isorrenierateno) de esta especie, utilizándolo como pigmento de antena.

La población de C. phaeobacteroides es más densa desde finales de invierno hasta principios del verano. Los valores mínimos se presentan entre agosto y enero. La distribución de la población en el monimolimnion es también distinta a lo largo del año. Hay que resaltar una disposición más laminar durante los óptimos y columnar durante el periodo de ascenso del conjunto de la población, que coincide con la presencia poco duradera de C. minus. Esta dinámica anual del número y biomasa está sometida en Banyoles III a ciertas variaciones. Las poblaciones situadas en el fondo de los lagos son relativamente estables y están bien adaptadas al hábitat que ocupan, encontrándose limitadas más que por otros parámetros por la luz, que puede ser crítica en deter-

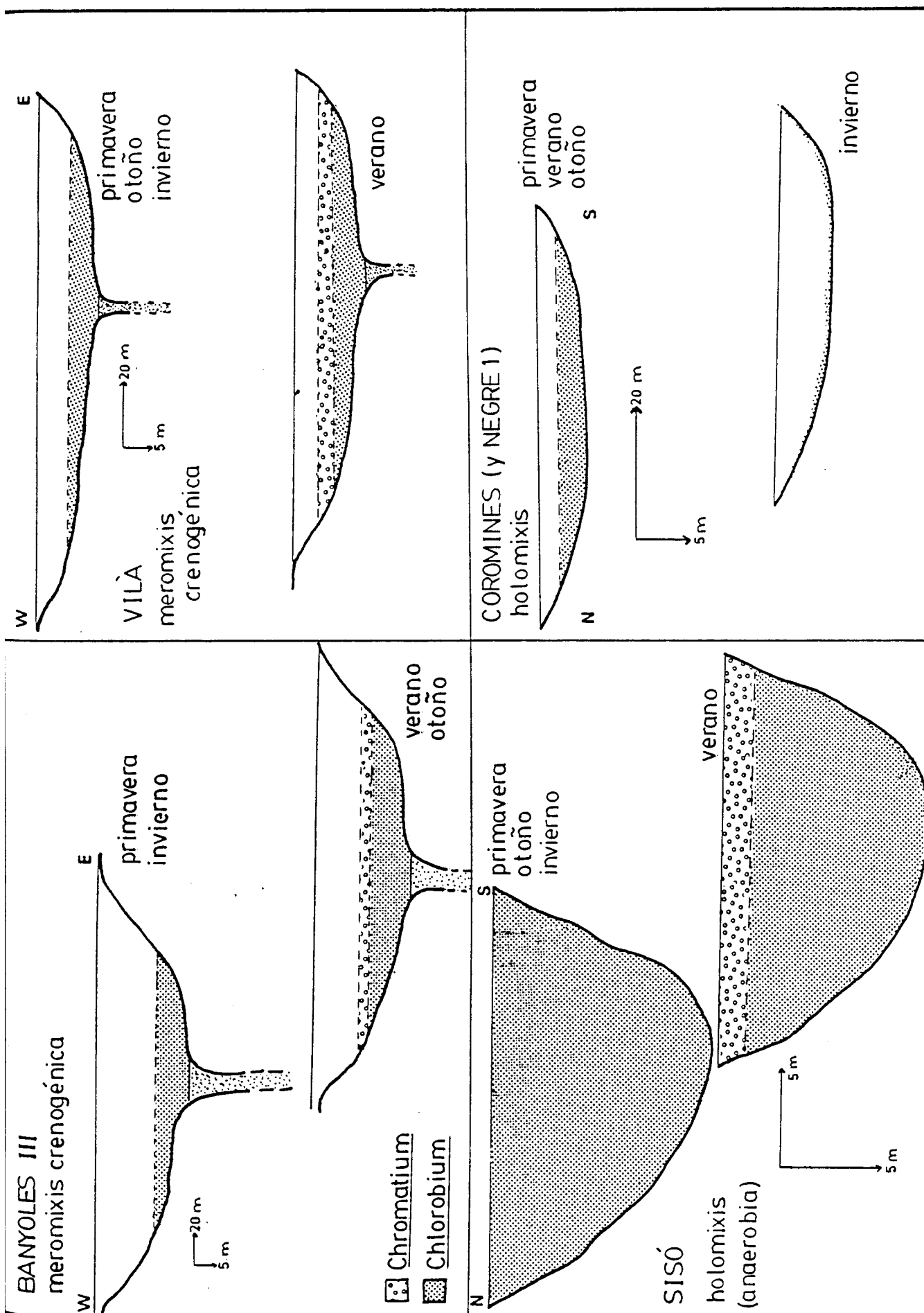


Figura 4.4 Modelos de distribución estacional de las poblaciones de bacterias fotosintéticas *Chromatium minus* y *Chlorobium phaeobacteroides* en las distintas masas de agua estudiadas.



minadas épocas, en función de la iluminación estacional y de la transparencia del agua (Osnitskaya & Chudina 1977, Melcher & Oelze 1978a, Dubinsky & Berman 1979). Es interesante resaltar la aparición durante poco tiempo de la población de Chromatium minus a los 13 m, por encima de la población de Chlorobium phaeobacteroides. Esta disposición en dos láminas ha sido descrita ya en la literatura (Gorlenko & Lebeva 1971, Cohen et al. 1977b y c, Guerrero & Abellà 1978) y en algunos casos a profundidades parecidas (lago Belovod, Sorokin 1970; lago Solar, Cohen et al. 1977b). Las diferentes especies de C. minus no han sido citadas a profundidades superiores a los 13-15 m. Este hecho está en relación con los pigmentos que contiene, sobre todo los carotenoides. Por otra parte, C. minus posee intensidades de saturación de la fotosíntesis superiores a las de C. phaeobacteroides (1000-2000 lux respecto a 500-700 lux) con lo que no puede competir con Chlorobium en ambientes profundos con escasa luz.

Los tiempos de generación observados en la fase exponencial de crecimiento en las poblaciones naturales (véase el apartado 3.5.4) son parecidos a los obtenidos en condiciones de muy baja iluminación en el laboratorio por Bielb & Pfennig (1978). Por ejemplo, Chlorobium phaeovibrioides iluminado con intensidades constantes de 50-20 lux alcanza en el laboratorio tiempos de generación entre 22-43 días respectivamente. Chromatium vinosum alcanza los 14-30 días iluminado a 100-50 lux.

Los valores de la biomasa calculada mediante la concentración de proteínas está sobreestimada por un factor que oscila entre 5 y 10 (véanse las figuras 3.47 y 3.48; 3.51 y 3.52). Es probable que la determinación de proteínas exageren la biomasa debido a la presencia de materia orgánica recalcitrante no celular que

aumenta la concentración total de proteínas.

La concentración de ATP en Banyoles III no sufre grandes variaciones a lo largo del año (véase la figura 3.55). También en Sisó, dado que la biomasa total no es muy variable, el contenido en ATP tampoco es muy variable, sobre todo durante el periodo de mezcla. En cambio, durante la estratificación se incrementa en superficie debido al aumento de biomasa de Chromatium.

Dado que en Sisó a partir de 3-5 m no llega prácticamente luz, se plantea la cuestión de la procedencia del ATP detectado en estas profundidades. El metabolismo generador de ATP en la oscuridad se ha demostrado que es una respiración anaerobia en Chromatium utilizando el azufre como aceptor terminal (Van Gemerden 1968). En el caso de Chlorobium el proceso es por fermentación de poliglucosa (Sirevag & Ormerod 1977). Chromatium en la oscuridad excreta sulfhídrico como resultado de la respiración anaerobia del azufre interno. Por lo tanto, no es posible utilizar el parámetro ATP para inferir si una población es o no activa fotosintéticamente, ya que las poblaciones no iluminadas alcanzan durante cierto tiempo niveles de ATP similares a través del catabolismo de los productos de reserva (Fánica-Gaignier et al. 1971).

Gracias a que estas especies se presentan, en condiciones naturales, en poblaciones muy densas, pueden ser consideradas como cultivos enriquecidos naturales y estudiar su dinámica, los mecanismos de competencia y las adaptaciones que desarrollan, sobre todo si se considera el medio donde se desarrollan como un quemostato natural cuyas constantes varían estacionalmente (Van Gemerden 1978).

#### 4.3 Dinámica poblacional

Los principales factores que determinan la dinámica de las poblaciones de bacterias fotosintéticas son la luz filtrada y atenuada y el nivel de sulfhídrico presente. Todos los otros factores que incidan directa o indirectamente sobre estos dos afectan de alguna manera el comportamiento de las distintas poblaciones.

Tan sólo mediante el estudio de la variación de estos dos parámetros principales es posible interpretar el conjunto de adaptaciones, y los mecanismos de competencia, sustitución o coexistencia que conforman la dinámica anual de estas poblaciones en sus medios naturales. Sobre la luz inciden directamente la transparencia y la absorción selectiva del agua. Sin embargo, quizás el factor más importante sea la absorción selectiva de los propios microorganismos (algas y bacterias) fotosintéticas (Talling 1960, Takahashi et al. 1972, Boucher et al. 1977).

Los factores que influyen sobre la dinámica del sulfhídrico han sido discutidos en el apartado anterior. En general, puede distinguirse entre los que afectan su producción, su consumo y, por último, su difusión (Jørgensen & Fenchel 1974). A grandes rasgos, la producción de sulfhídrico depende directamente de los microorganismos sulfatorreductores (actividad máxima en el sedimento), los cuales, a su vez, dependen de la materia orgánica y del aporte de sulfato (Matheron & Baulaigue 1976). Respecto a la materia orgánica, al ser las bacterias fotosintéticas productores primarios, estos ecosistemas anaerobios tienen asegurado ese aporte (Jørgensen 1977). Los factores que inciden sobre el consumo (oxidación biológica, por las bacterias fotosintéticas, y química por el contacto con el oxígeno) también han sido

tratados en el apartado anterior.

Por último, sobre la difusión intervienen la estructura de la columna de agua, es decir la termoclina y la quimoclina. La termoclina tiene un papel directo y hasta determinante sobre la dinámica de las bacterias fotosintéticas, afectando, por una parte, la difusión del oxígeno y por otra formando una estructura que es aprovechada por C. minus. La variación estacional de todos estos factores son los que determinan la dinámica de las poblaciones de C. minus y C. phaeobacteroides. Ambas especies son precisamente representantes de dos grupos con requerimientos diferentes, y a la vez complementarios, de luz y sulfhídrico. Las poblaciones de C. minus están mejor adaptadas a condiciones medias de concentración de sulfhídrico (40-60 mg/l) y a intensidades de luz más bien altas (nivel de la saturación de la fotosíntesis a 1000-2000 lux). Por todo ello, la estrategia que sigue esta especie, gracias a su movilidad, consiste en ocupar la parte más alta posible de la columna de agua con sulfhídrico. En cambio, C. phaeobacteroides está mejor adaptada a situaciones de fondo, ya que se desarrolla en márgenes de sulfhídrico muy superiores a la especie anterior (160 mg/l) y en intensidad de saturación de la fotosíntesis menor (500-700 lux). Además, es capaz de utilizar un espectro de luz enriquecido entre 450-550 nm gracias a los carotenoides que posee. Así pues, si las condiciones lo permiten, se presentan ambas poblaciones con diversos grados de dominancia en función de la luz y sulfhídrico porque una u otra población puede ser favorecida a lo largo del año. Estrategias parecidas se han descrito en poblaciones de fitoplancton (Margalef 1978).

La luz en los ecosistemas anaerobios ocupados por bacterias fotosintéticas es uno de los factores limitantes de su crecimiento.

to. La intensidad luminosa que reciben está, en general, por debajo del 1% de la luz incidente en superficie, lo que suele representar intensidades medias inferiores a 200 lux. Esta limitación es más importante si se tiene en cuenta que estos valores corresponden al límite superior de la capa de bacterias fotosintéticas. Dentro de la misma capa, la absorción de la población disminuye drásticamente la intensidad de luz en un corto espacio (véanse las figuras 3.27a, b y 3.28a, b). Por consiguiente, el conjunto de la población recibe todavía una menor intensidad.

Incluso en los ambientes como Sisó donde la población alcanza la superficie, la luz también es un factor limitante a poca distancia de ella, debido al efecto de filtro biológico de las densas poblaciones de bacterias que aumentan drásticamente la extinción de la luz.

El efecto se expresa no sólo sobre el espectro de la luz. Las células se adaptan al tipo de luz que reciben. La luz roja (alrededor de los 675 nm) es absorbida por el agua en un 98% en los primeros 10 m y, a los 25 m, ya no se puede medir prácticamente luz por encima de los 640 nm. Las poblaciones de bacterias fotosintéticas como las de Banyoles III están iluminadas con luz principalmente entre 450-550 nm por efecto de la absorción selectiva del agua, ya que estas longitudes de onda son las menos absorbidas. Las bacterias se adaptan a este tipo de luz, enriqueciéndose en carotenoides, ya que éstos actúan como pigmentos de antena (Emerson & Lewis 1942). Además de poder adaptarse en cuanto a la calidad de la luz que reciben, también tienen la capacidad de adaptarse a la baja intensidad de la misma, aumentando el contenido específico celular de los pigmentos de antena. (Takahashi & Ichimura 1968, Takahashi et al. 1972, Broch-Due et al. 1978, Bergstein et al. 1979, Matheron & Baulaigue 1980).

La dinámica de los diferentes pigmentos es quizá el mejor parámetro para analizar esta capacidad adaptativa de las poblaciones bacterianas fotosintéticas a su medio natural, y también una de las claves para la comprensión de su nicho ecológico (Gorlenko & Kuznetsov 1972, Mur et al. 1977, Gorlenko 1977, Van Liere et al. 1979).

En Banyoles III, la concentración de bacterioclorofila de la población de C. phaeobacteroides es más alta en verano-otoño que durante el resto del año, coincidiendo con los mínimos poblacionales. También el contenido específico es más elevado durante estos los mínimos poblacionales. Resulta claro que este fenómeno está en relación con la penetración de la luz, que a su vez depende en último término de la turbiedad del agua (Holt & Marr 1965, Trentini & Starr 1967, Madigan & Brock 1977). Si analizamos la penetración de la luz en Banyoles III (véase la figura 3.27a) se aprecia que es precisamente en verano (y posiblemente todavía más en otoño, cuando la turbiedad del agua es mayor), cuando llega a la capa de bacterias fotosintéticas tan sólo el 0,1% de la luz incidente en superficie. En cambio, durante el invierno, a los 18 m de profundidad llega un 5-6% de la luz incidente en superficie, y en primavera alrededor del 1%.

El contenido en carotenoides (isorrenierateno) en Banyoles III sigue una dinámica parecida a la de Bclor e con máximos en verano-otoño y mínimos en invierno-primavera. Estos pigmentos están en relación con las bajas intensidades luminosas presentes y con el papel de los carotenoides como pigmentos de antena (Emerson & Levis 1942, Goedheer 1959, Clayton 1953, Liaaen-Jensen et al. 1964, Osnitskaya 1965), claramente especializados y efectivos para captar la luz filtrada que llega a estas profundidades. Consecuen-

temente, la población de C. phaeobacteroides, dadas las condiciones fisicoquímicas bastante estables (tanto de la concentración de sulfato como de sulfhídrico) se adapta al parámetro más variable estacionalmente, la luz, y mantiene niveles de biomasa elevados.

En la laguna de Sisó (véase la figura 4.4) tenemos una situación diferente porque es holomíctica. Otra característica que la distingue es la anaerobiosis de toda la columna de agua durante gran parte del año. Este hecho condiciona la distribución de las poblaciones, que tienden a situarse cerca de la superficie. A pesar de ello, la luz es un factor limitante para gran parte de la comunidad ya que, a causa de la densidad celular, la extinción es muy intensa y se puede afirmar que la luz prácticamente desaparece entre los 3-5 m de profundidad.

En Sisó se presentan bien desarrolladas dos poblaciones (Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides) que compiten por la luz. Durante los dos ciclos anuales, en la laguna de Sisó se presentan algunas características similares que se repiten de un ciclo a otro con variaciones en función de las oscilaciones de los parámetros ambientales. La población de C. phaeobacteroides alcanza los valores máximos de biomasa en invierno-primavera, mientras que los mínimos se presentan claramente en verano. Este comportamiento no se comprendería en esta laguna si no se relaciona con la dinámica de otra población (C. minus) y ésta a su vez con la presencia de la termoclina como último, pero no único, elemento regulador (Duckstein et al. 1979, Derenbach et al. 1979, Stephanopoulos et al. 1979).

Ambas poblaciones tienen los máximos poblacionales oscilantes a lo largo del ciclo anual, sustituyéndose alternativamente.

C. phaeobacteroides se desarrolla generalmente a partir de finales de otoño (desde el momento de la mezcla vertical hasta el inicio de la estratificación térmica). Este desarrollo poblacional está ligado precisamente a la falta de competencia por parte de C. minus, lo que le permite crecer en condiciones casi óptimas. La desaparición de la competencia de C. minus está ligada a los niveles de sulfhídrico óptimos para C. phaeobacteroides (160 mg/l), que son muy superiores a los de C. minus (alrededor de 40 mg/l). En Sisó, concentraciones superiores a 40 mg/l suelen encontrarse hasta la superficie durante el periodo de holomixis. Por consiguiente, C. minus está fuera de su óptimo y se mantiene en números bajos. C. phaeobacteroides ocupa en este momento la laguna de Sisó como población dominante, pero cuando la columna de agua empieza a estratificarse, en primavera es superada de nuevo por C. minus .

La diferencia de volumen de las dos especies mayoritarias es considerable (C. minus es 18-20 veces mayor que C. phaeobacteroides) y esta diferencia se refleja en la biomasa, ya que incluso con números totales inferiores, la biomasa de C. minus es superior a la de C. phaeobacteroides (véase el apartado 3.4.3).

En cuanto al contenido específico en pigmentos, C. minus se adapta a las variaciones estacionales de luz aumentando su contenido específico durante el periodo de mezcla invernal. En cambio, la población de C. phaeobacteroides está sometida a más cambios en la intensidad y calidad de la luz por la presencia cíclica de la población de C. minus por encima de ella. Esto provoca una fuerte adaptación en verano aumentando el contenido específico en pigmentos precisamente durante la época de mayor irradiación anual. El contenido específico de los carotenoides, tanto de C. minus



(okenona) como de C. phaeobacteroides (isorrenierateno), siguen una dinámica coordinada con el contenido específico de las bacterioclorofilas, variando al unísono.

Tal como se ha comentado anteriormente, en Sisó, la máxima penetración de la luz se presenta durante el invierno y la mínima en verano. Incluso en la época de máxima penetración, a los 2,5 m de profundidad penetra el 0.01% de la luz incidente en superficie, lo que corresponde a unos 200 lux de intensidad. En cambio, a 1 m de profundidad se dispone del 1-10% de la luz incidente.

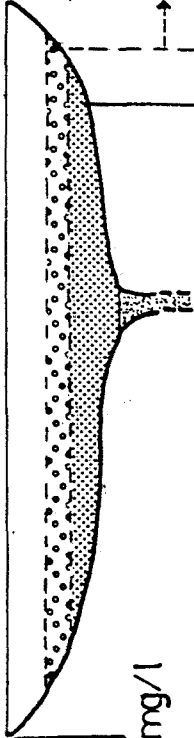
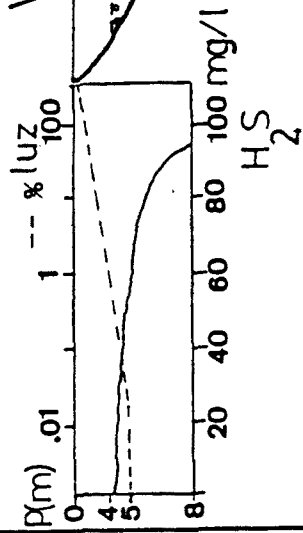
En la figura 4.5 se presenta un modelo del efecto del auto-sombreado y de filtro biológico en Sisó y Vilà. A la derecha de la figura se representa el espectro de absorción "in vivo" de C. minus. Las franjas oscuras indican las longitudes de onda absorbidas por el agua (Jerlov 1968, Kirk 1977b, Sakamoto & Hogetsu 1963). Ello significa que la luz disponible para la fotosíntesis de Chromatium corresponde a la parte azul-verde del espectro visible (460-650 nm). El espectro "in vivo" de la otra especie, C. phaeobacteroides, está desplazado hacia longitudes de onda más cortas, donde los carotenoides de esta bacteria todavía pueden absorber la mayor parte de la radiación que penetra. Por lo tanto, la proyección de los máximos de absorción "in vivo" de los carotenoides de Chromatium sobre los de Chlorobium resulta en un área central sombreada. Este efecto de sombreado cambia la calidad e intensidad de la luz disponible para la fotosíntesis de Chlorobium.

La competencia por la luz disponible entre ambas especies se expresa en dos formas distintas, la motilidad y la adaptación pigmentaria. Las células de Chromatium son flageladas y pueden

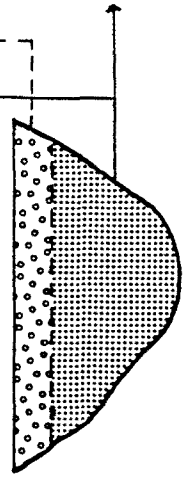
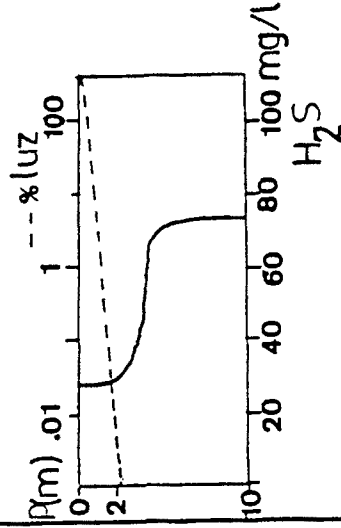


Figura 4.5 Diagrama comparativo de la competencia por la luz en l  
laguna de Vilà y la de Sisó. A la izquierda de la figura se detalla l  
distribución del sulfhídrico y la penetración de la luz en ambas  
lagunas. A la derecha se presenta el efecto de filtro de la pobla-  
ción de Chromatium minus sobre Chlorobium phaeobacteroides (área raya  
y la filtración selectiva por el agua (trama de puntos).

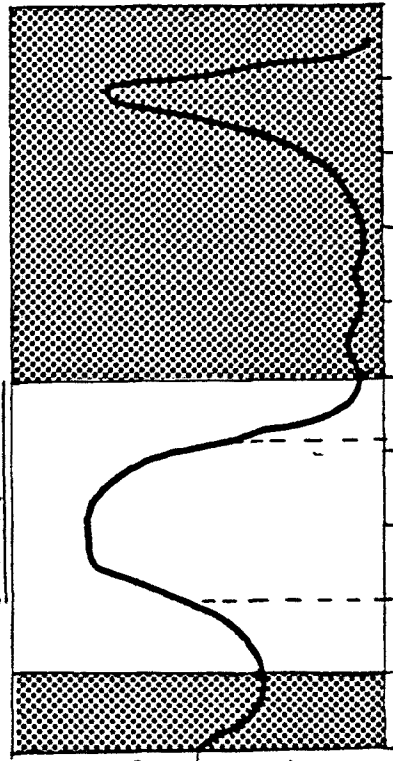
VILÀ



SISÓ

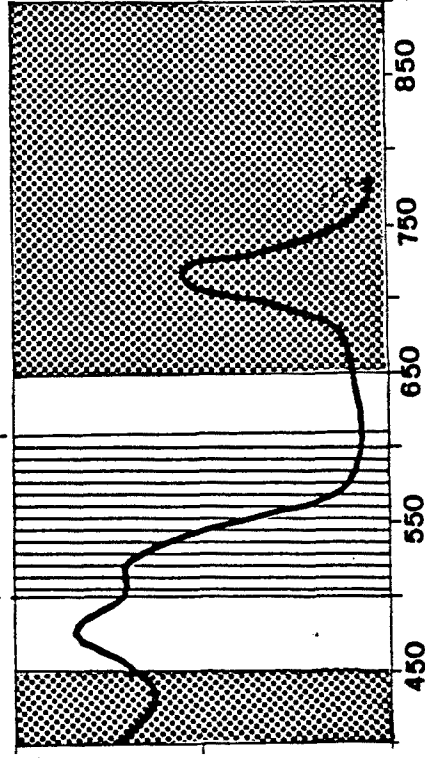






CHROMATIUM



λ (nm)

CHLOROBIIUM



-  Chromatium minus
-  Chlorobium phaeobacteroides
-  Absorción por el agua
-  Absorción por Chromatium minus

moverse para encontrar su óptimo tanto de luz como de sulfhídrico en la columna de agua (Armitage et al. 1979, Gibson et al. 1979). Estas condiciones óptimas están en relación con su carotenoide (okenona), que absorbe en la zona verde del espectro (540 nm), y por ello depende de la penetración de esta luz, ya que las longitudes de onda más largas son selectivamente absorbidas por el agua.

Chromatium se encuentra normalmente ocupando la parte superior de las capas anóxicas, y en el caso de Sisó justo en la termoclina o por debajo de ella. Esta situación tiene la ventaja de que se forma un gradiente de sulfhídrico, por lo que las bacterias se acumulan en la zona del sulfhídrico que les es favorable, formando láminas densas estrechas (30-40 cm). Estas láminas son las que actúan de filtro biológico, reduciendo la intensidad y calidad de la luz disponible para la otra población de bacterias verdes.

Por otra parte, Chlorobium es inmóvil y tolera un amplio intervalo de concentración de sulfhídrico; por ello vive en toda la columna del Sisó. Se adapta a la situación de luz limitante utilizando como pigmentos de antena los carotenoides que posee (isorrenierateno), con máximos "in vivo" a 520 nm, incrementando además su contenido específico.

Stephanopoulos & Fredrickson (1979) llegan a conclusiones parecidas estudiando mediante modelos matemáticos la coexistencia de dos poblaciones de fitoplancton en el mismo medio homogéneo, y compitiendo por el espectro de luz disponible. Concluyen que, cuando la luz es el factor limitante, las diferentes poblaciones fotosintéticas pueden coexistir en el mismo medio porque poseen la habilidad de utilizar diferencialmente la luz que les llega. En nuestro caso será necesario en el futuro medir la energía real

del espectro de luz que alcanza las diferentes profundidades durante el ciclo anual para poder explicar mejor el comportamiento de estas poblaciones (Kirk 1977a). Todas estas adaptaciones implican una ventaja biológica porque se tiende a obviar el efecto de la competencia mediante adaptaciones fisiológicas que permiten la coexistencia de ambas poblaciones en el mismo hábitat (Van Gernerden 1974, 1980).

En la laguna de Vilà, dado que la quemoclina es poco profunda, (véase la figura 4.4), las condiciones lumínicas no son tan limitantes como en Banyoles III. En la misma quemoclina se presentan dos poblaciones de bacterias fotosintéticas que también en este caso oscilan y se complementan respecto a sus óptimos. La población de C. minus se encuentra casi siempre por encima de la de C. phaeobacteroides o mezclada con ella. Los momentos de mayor densidad coinciden con la mayor altura en la columna de agua. El periodo de máximo desarrollo de la población de C. minus se presenta entre los meses de junio a octubre, mientras que el resto del año presenta densidades mínimas y prácticamente uniforme a lo largo de la columna. En condiciones óptimas, C. minus forma láminas densas cerca del límite superior de la quemoclina, por encima de la población de C. phaeobacteroides.

En esta laguna, a la competencia entre ambas poblaciones, hay que sumar el efecto de filtrado de la importante población de algas del mixolimnion. En consecuencia, tanto C. minus como C. phaeobacteroides aumentan su contenido específico de pigmentos en relación con este filtrado. En el caso de C. phaeobacteroides, además, se adapta también al doble efecto de filtrado por parte de la población de algas y a la presencia de la población de C. minus por encima de ella. Por otra parte, ambas poblaciones deben

adaptarse a las variaciones estacionales de la intensidad de luz. En conjunto, el comportamiento de las dos poblaciones es más complejo al acumularse el efecto de los filtros biológicos junto con la absorción selectiva del agua y las variaciones estacionales de intensidad. Sea cual fuere el resultado, ambas poblaciones se adaptan siguiendo las mismas pautas que en Sisó, es decir, aumentando el contenido específico de los pigmentos en condiciones de escasa intensidad de luz (Osnietskaya 1965, Aiking & Sojka 1979, Dijkema et al. 1980).

La penetración de la luz en Vilà tiene unas características parecidas al resto de las lagunas, es decir, en invierno la penetración de la luz es mayor, con un 10% de la luz incidente a 5 m. También en primavera esta penetración es muy elevada y parecida a la de invierno. Pero durante verano y otoño la penetración es muy inferior alcanzándose en el nivel superior de la capa bacteriana fotosintética valores menores del 1% de la luz incidente.

La sustitución de las dos poblaciones en la laguna de Vilà puede también explicarse de forma parecida a la de Sisó, es decir en función de la concentración de sulfhídrico, que está a su vez controlada por la difusión del oxígeno. En este caso, la termoclina actúa como freno a la difusión del oxígeno, facilitando la aparición de una zona intermedia muy poco oxigenada (2 mg/l) durante los máximos de C. minus, entre agosto-noviembre. Durante la época invernal o con termoclina incipiente (en primavera) la mezcla dentro del monimolimnion no permite que se establezca la población de C. minus ni que se mantenga al nivel de la quimoclina. Este hecho facilita la selección de C. phaeobacteroides, que tiene óptimos de sulfhídrico superiores y menores requerimientos lumínicos.

La laguna de Coromines (véase la figura 4.4) contiene una población de Chlorobium limicola mayoritaria que sólo desaparece durante parte del invierno. En este caso, la clorofila algal es muy elevada, alrededor de 100 µg/l por término medio. Los pigmentos de C. limicola son también elevados y bastante constantes entre mayo y noviembre, por lo que el contenido específico también se mantiene uniforme, a excepción de los momentos de cambio al iniciarse o acabarse el periodo de estratificación. También el contenido específico del clorobacteno se mantiene relativamente constante durante el verano-otoño. Hay que resaltar que esta población permanece en el fondo de la laguna en buenas condiciones mientras existe la termoclina. La concentración de sulfhídrico no es muy elevada y los cambios no tienen gran incidencia sobre la dinámica de C. limicola. La penetración de la luz en Coromines es escasa a pesar de su poca profundidad, debido principalmente a la población algal, que actúa en forma de un fuerte filtro biológico atenuando rápidamente la luz. A nivel de la termoclina, donde empiezan a detectarse bacterias fotosintéticas, llega aproximadamente el 1% de la luz incidente, niveles que son parecidos a los de otras lagunas, pero insuficientes para Chromatium, por lo que esta bacteria no está presente.

En Negre 1, la situación es parecida a Coromines, pero con una mayor diversidad de especies. En general se detecta una menor concentración de sulfhídrico (8 mg/l), suficientemente baja como para permitir el desarrollo de Thiopedia rosea, Thiocystis violacea y "Chlorochromatium aggregatum", que son microorganismos muy frecuentes en lagos holomícticos eutróficos (Overbeck 1974) con baja concentración de sulfhídrico (véase la tabla 4.1). La población de C. limicola, mayoritaria también en esta laguna, alcanza sus máximos poblacionales entre marzo y noviembre. El contenido es-



pecífico es muy elevado y superior incluso a Coromines, probablemente debido a la menor iluminación que alcanza aquí la capa con bacterias, ya que, a pesar de tener una mayor penetración, la laguna está pobremente iluminada debido a la presencia de una fuerte vegetación forestal.

El contenido específico de clorobacteno es superior en Negre 1 respecto a la misma población de Coromines. Aquí la presencia de la termoclina juega un papel importante, ya que permite la presencia de una interfase, la cual sufre, al igual que en Coromines, algunas variaciones en nivel a lo largo del tiempo, en función del consumo y producción de oxígeno y sulfhídrico.

La intensidad de la luz que llega en verano a la capa bacteriana es de unos 1200 lux en Coromines y de 700 en Negre 1.

Es de destacar que en estas lagunas no se forman capas o láminas densas de bacterias fotosintéticas, sino que son poblaciones de fondo con mayor diversidad en Negre 1 debido a la baja concentración de sulfhídrico.

Una consecuencia obligada del estudio de las poblaciones de bacterias fotosintéticas es que no es válido efectuar estudios aislados en el tiempo en la columna de agua, ya que este tipo de estudios no tiene en cuenta los recambios poblacionales que se producen durante el ciclo anual. Esta afirmación es igualmente válida en el caso de los trabajos sobre la producción primaria, donde también han sido escasos los estudios continuados a lo largo del año (Lawrence et al. 1978).

#### 4.4 Producción primaria

La actividad metabólica de las bacterias fotosintéticas está orientada hacia el crecimiento en biomasa de las poblaciones. Esta

actividad se expresa en la síntesis de materia orgánica, que tiene en las bacterias fotosintéticas características especiales (Kondratieva 1979). Van Gernerden (1967) considera que el concepto de producción primaria (producción de materia orgánica a partir de materia inorgánica por foto- o quemosíntesis) no puede aplicarse a la producción de las bacterias fotosintéticas, argumentando que no implica un aumento real de materia orgánica en el ecosistema, ya que los donadores de electrones que utilizan ( $H_2S$ ), proceden indirectamente de la materia orgánica.

Pfennig (1978) denomina la producción de materia orgánica por bacterias fotosintéticas "producción primaria secundaria", remarcando el origen orgánico de la fuente de poder reductor y el posible papel de estas poblaciones como fuente de materia orgánica secundaria para el zooplancton filtrador. No obstante, posteriormente el mismo autor (Bielbl & Pfennig 1979) considera la producción de materia orgánica por bacterias fotosintéticas como una típica producción primaria.

Para comprender la dinámica de las poblaciones bacterianas fotosintéticas es necesario conocer su capacidad de producción primaria, que representa una estima de las condiciones energéticas en que se desarrollan, habida cuenta que la fijación de carbono depende directamente de la fuente de energía luminosa. Así, mediante el método de Steemann-Nielsen (1952) es posible cuantificar la fijación de  $CO_2$  utilizando isótopos radiactivos (Gorlenko et al. 1973, Gorlenko et al. 1974a,b).

En las lagunas estudiadas en la presente Memoria se han efectuado análisis de producción primaria durante diferentes estaciones y a lo largo de la columna de agua para determinar el comportamiento de las poblaciones respecto a niveles de producción.

Banyoles III es muy similar limnológicamente al lago Fayetteville Green (Culver & Brunskill 1969), con la diferencia de una mayor penetración de la luz en este último (15 m de disco de Secchi). Es de esperar, por consiguiente, una mayor producción primaria. En Banyoles III, al igual que en el resto de lagunas, se observa un cierto paralelismo entre la penetración de la luz y la producción primaria. Es muy interesante comparar la producción primaria bacteriana con la algal; en Banyoles III la bacteriana representa el 12-15% de la total (algal + bacteriana). Dado que la quemoclina es profunda (18 m), la producción primaria es escasa, y disminuida además, por la escasa penetración de la luz. En el lago Fayetteville Green, la situación es diferente ya que la producción primaria bacteriana, aunque no muy elevada, representa el 85% de la total. Este caso es un buen ejemplo de un ecosistema anaerobio ("sulfuretum") profundo que se mantiene por su propia producción primaria, ya que la algal es casi insignificante y demuestra no que son necesarias condiciones de eutrofia para mantener el "sulfuretum" en los lagos. Una vez iniciadas las condiciones anaerobias con sulfhídrico el sistema puede funcionar autónomamente si llega suficiente luz, aunque sea un lago oligotrófico.

La laguna de Sisó, por sus características, difiere sustancialmente del "sulfuretum" de Banyoles III. En Sisó, las poblaciones bacterianas llegan hasta la superficie, situación extrema y muy pocas veces descrita en la literatura (Cooper 1963, Devèze & Fauve 1966). Los niveles de biomasa son muy superiores en esta laguna a los del monimolimnion de Banyoles III, y los niveles de producción primaria son también mayores. En Sisó las poblaciones de bacterias fotosintéticas son dominantes prácticamente durante

todo el ciclo anual. En cambio la penetración de la luz es baja (hasta 3-5 m) debido al intenso efecto de absorción de las poblaciones de superficie. Tan sólo estos primeros metros (3-5 m) son productivos, del total de 11 m de profundidad máxima de la laguna. A pesar de ello, la producción primaria absoluta es la mayor de todas las lagunas estudiadas. La penetración de la luz en invierno es ligeramente superior a la penetración estival, con lo que la producción primaria también lo es. En verano el efecto del autosombreado es mayor que en invierno debido a la mayor cantidad de biomasa total (22 mg/l en verano respecto a 6 mg/l por término medio). La producción invernal se sitúa alrededor de 1400 mgC/m<sup>2</sup>/día, valor que corresponde al 100% de la producción total de la laguna. Esta situación se mantiene prácticamente durante todo el año, a excepción de periodos cortos (normalmente en primavera-verano) con una población algal en superficie (principalmente Euglena spp). En este momento la producción bacteriana disminuye respecto del total de la laguna. Este hecho está de acuerdo con el espesor de la capa trofogénica (que en Sisó es como máximo de 5 m) ya que si la capa algal ocupa la mitad de la capa trofogénica, las bacterias fotosintéticas con una adecuada adaptación a las nuevas condiciones lumínicas sólo pueden alcanzar el 50% de la producción primaria total.

En la laguna de Vilà se observa una situación parecida a Banyoles III, pero con quemoclina poco profunda (5 m). En cambio, en este caso se presenta una población algal muy densa en el mixolimnion. Así pues, ambos factores se contraponen en la producción. La tónica estacional de la producción primaria es parecida a la de Sisó, es decir, con mayor producción en invierno que en el resto de estaciones. La producción por m<sup>2</sup> correspondiente a bacterias fotosintéticas es como máximo de 422 mgC/m<sup>2</sup>/día.

Los mínimos se presentan en otoño, y corresponden a un 6% de la producción total. En cambio, en invierno es del 68% y en verano del 33%. Como vemos, la proporción es variable en función de la estación, debido a la densidad de las algas del mixolimnion. Con todo, la producción primaria bacteriana es unas 10 veces superior a la de Banyoles III.

La producción primaria de las bacterias fotosintéticas de las lagunas de Coromines y Negre 1 es elevada y mayor a la de Banyoles III, pero, en cambio, es parecida en porcentaje respecto a la producción total, entre el 17-19%. En estas lagunas la población realmente dominante es la algal y la bacteriana es secundaria, ocupando el hipolimnion anaerobio. Esta situación es muy frecuente en lagos o lagunas eutróficas poco profundas, donde las poblaciones bacterianas fotosintéticas se ven relegadas a un segundo plano. En Coromines y Negre 1, debido al escaso efecto estimulador del sulfato, que está en muy bajas concentraciones, la población algal puede dominar en la laguna.

Es conocida en la literatura la capacidad de las bacterias fotosintéticas, sobre todo del género Chlorobium, de excretar parte de las sustancias fijadas al medio. (Czeczuga 1972, Czeczuga & Gradzki 1973, Pfennig 1978, Lippert & Pfennig 1969). Para el cálculo de los niveles de excreción es necesario conocer la producción total (efectuando una congelación y secado al vacío de la muestra) y la filtrada. La producción total es siempre superior en las zonas con bacterias fotosintéticas (hasta 3-8 veces) respecto a la producción primaria calculada por filtración. Esto significa un elevado nivel de excreción, que alcanza valores entre el 12-87%, aunque los más frecuentes se sitúan alrededor del 40-60%. Estos niveles de excreción son superiores a los algales (15-30%,

Fogg & Watt 1965) y deben de tener un papel ecológico-metabólico en estas poblaciones. Existen dos hipótesis respecto a la excreción que no tienen por qué ser independientes entre sí. Por un lado, una hipótesis mantiene que la excreción es un proceso pasivo que obedece a la distinta concentración de sustancias dentro y fuera de la célula y que puede ser ayudado por alteraciones de la membrana celular en condiciones adversas que la alteren. Otra hipótesis es que la excreción está provocada por la existencia de algún factor limitante para la biosíntesis, que no es ni la fuente energética ni la de carbono; la fijación de carbono derivaría entonces hacia la acumulación de productos intermedios, que serían excretados al exterior. Las situaciones en que excreta el fitoplancton son diversas pero aumentan en los dos posibles extremos de intensidad de luz, es decir, a muy baja y alta intensidad, sugiriendo con ello que la excreción de una proporción elevada de sustancias fotoasimiladas está favorecida por cualquier situación ambiental que inhiba la multiplicación celular, pero que permita todavía la fotoasimilación. Los niveles pueden oscilar desde valores iguales a la fijación de carbono en componentes celulares hasta valores inferiores al 1% de la fijación. Por término medio en el fitoplancton los valores son inferiores al 20%.

En algunas lagunas se estudió la capacidad fotosintética potencial de las muestras de bacterias fotosintéticas (incubando las muestras en superficie { Sorokin & Donato 1975, Bielbl & Pfennig 1979). En conjunto, se aprecia que el porcentaje de la producción real "in situ" respecto a la potencial es en Banyoles III del 2-12%. En Sisó el espectro de valores es mucho más amplio (entre 6,5-63,4%), reflejando una mayor variación en las condiciones lumínicas a lo largo del año. Tanto en la laguna de Sisó como en la

de Vilà, no se detecta producción primaria a partir de los 3-5 m en la primera y a partir de los 6,5-7 m en la segunda, ya que la luz a estas profundidades está por debajo del nivel de compensación.

Las lagunas estudiadas presentan un amplio espectro de posibilidades respecto al nivel de producción de las bacterias fotosintéticas. Existen ejemplos en que prácticamente toda la producción es bacteriana (laguna de Sisó) y otros ejemplos (Coromines y Negre 1) donde las poblaciones de algas son las dominantes. La laguna de Vilà y Banyoles III representan situaciones intermedias entre ambos tipos.

#### 4.5 Consideraciones finales. Ecosistemas anaerobios

Las bacterias fotosintéticas son las poblaciones dominantes en los ecosistemas anaerobios acuáticos, al igual que las algas lo son de los aerobios. Las densidades poblacionales son muy elevadas y dan al agua un color característico rojo, marrón o verde.

El concepto de "sulfuretum" se aplica al conjunto de poblaciones de un medio anaeróbico natural que cambian cíclicamente el estado de oxidación del azufre. El monimolimnion de Banyoles III y de Vilà y la laguna de Sisó son ambientes donde viven las poblaciones del "sulfuretum". El sulfato es realmente el compuesto catalizador de los procesos metabólicos en estos ecosistemas anaerobios.

La presencia de sulfato determina, a su vez, que en condiciones reductoras aparezca sulfhídrico (sulfatorreducción biológica), que, a su vez, se utiliza como fuente de poder reductor por las bacterias fotosintéticas. El ciclo del azufre es muy intenso en estos

ecosistemas, funciona a una velocidad superior al de los ecosistemas aerobios y es el responsable en último término de las condiciones anaerobias donde tiene lugar. Las características químicas más sobresalientes del "sulfuretum" son el potencial redox por debajo de -100 mV, pH ligeramente ácido, fosfato no limitante, nitratos y nitritos ausentes y elevada alcalinidad.

La existencia y permanencia de estos ambientes anaerobios en las masas de agua vienen determinadas por características morfométricas o fisicoquímicas que facilitan un aislamiento de los procesos de mezcla del lago. Las condiciones meromícticas de algunos lagos son ideales para la aparición de ecosistemas anaerobios permanentes.

Muchos lagos holomícticos, principalmente de aguas sulfatadas, suelen presentar en el fondo un "sulfuretum" al menos durante un corto periodo de tiempo (1-2 meses), al final de la estratificación estival. En estos casos, la incidencia sobre la producción del lago es escasa.

El ciclo del azufre en la columna de agua de muchos lagos funciona a dos velocidades distintas si existe un "sulfuretum" en el fondo. En la parte aerobia de la columna de agua, los compuestos del azufre sólo se utilizan, a baja velocidad, como fuente de azufre orgánico, mientras que en la zona anaerobia funciona a alta velocidad, porque así los compuestos de azufre actúan como transportadores de electrones, unas veces como fuente de poder reductor y otras como aceptor de electrones.

En el caso de los hábitats anaeróbicos, los microorganismos inciden y modifican totalmente las características fisicoquímicas del medio (Kuznetsov 1977). En cambio, las poblaciones algales de los hábitats aeróbicos no modifican prácticamente el medio donde viven.



Las bacterias fotosintéticas son los productores primarios de los ecosistemas anaeróbicos (Kondratieva 1965, Czezug 1968a, Haynes & Hammer 1978). Su acción provoca una alimentación de los sulfatorreductores, que a su vez aportan el sulfhídrico que requieren las bacterias fotosintéticas (Sirevag 1975, Bielb & Pfennig 1978). Por lo tanto, se cierra en parte el ciclo de la materia dentro del mismo ecosistema. Las entradas de materia orgánica en este ecosistema anaeróbico proceden de la producción primaria algal, y las salidas se deben al zooplancton filtrador, a ciliados como Stentor coeruleus, a rotíferos, crustáceos, etcétera (Ruttner-Kolisko 1975, Guerrero et al. 1978).

Los datos presentados en la presente Memoria explican la evolución de estos ecosistemas anaeróbicos a lo largo del año. Se ha estudiado la dinámica de los productores primarios, es decir, de las comunidades de bacterias fotosintéticas dominantes en estos ambientes.

Estas poblaciones tienen una serie de adaptaciones muy interesantes desde el punto de vista fisiológico y ecológico que se expresan fundamentalmente en su metabolismo y en los pigmentos captadores de la luz. Normalmente existen una o dos poblaciones que se complementan en sus requerimientos, de tal modo que aunque compiten por la luz se sustituyen a lo largo del ciclo anual en función, en primer término, de la concentración cambiante de sulfhídrico. Queda demostrada la importancia ecológica de estas dos poblaciones en los ambientes estudiados. Hasta el momento, muchos autores creían que la importancia ecológica y la producción primaria, muy por debajo de la algal, de las bacterias fotosintéticas era muy limitadas. Esto es cierto solamente cuando las poblaciones son poco duraderas (otoño), pero no en lagos en los que permanecen

más tiempo, donde pueden superar con mucho la producción algal.

Así pues, el estudio integrado de los medios acuáticos no puede desestimar la importancia relativa de las poblaciones anaerobias acuáticas del sistema que se desarrollan, ya sea de forma permanente u ocasional a lo largo del año (Matsumo 1978).

Precisamente, a causa de la dinámica actual de las poblaciones de bacterias fotosintéticas, con frecuencia pasan desapercibidas, ya que algunas sólo se encuentran en concentraciones altas durante 1-2 meses. Por otra parte, y por influencia de la literatura sobre el tema, sólo se detectan las poblaciones muy densas cuando éstas confieren a las capas de agua un color intenso. Pero son mucho más frecuentes los ejemplos con escaso cambio de color, donde sólo la extracción de los pigmentos y su posterior análisis puede detectar la presencia de bacterias fotosintéticas (Fenchel & Straarup 1971, Bremmng 1974).

A lo largo de esta Memoria ha quedado demostrada la necesidad del estudio de las poblaciones de bacterias fotosintéticas para conocer mejor la dinámica general de los ecosistemas acuáticos. En consecuencia, todo estudio integral de los lagos debe tener presente la posibilidad de la existencia de estas poblaciones, al menos durante ciertos periodos del año. El quimismo y algunos parámetros físicos pueden ser afectados directamente por la acción bacteriana. Por otro lado, en los estudios tróficos debe valorarse el aporte de materia orgánica por parte de estas poblaciones a la economía general del lago, aunque se produzca en el fondo y dentro de un sistema más o menos cerrado.

## 5. CONCLUSIONES

Las principales conclusiones obtenidas a lo largo del presente trabajo son las siguientes:

1. Las masas de agua estudiadas presentan un amplio espectro de posibilidades respecto a sus características limnológicas. Se ha caracterizado a la cubeta III del lago de Banyoles y a la laguna de Vilà como meromícticas (mezcla parcial de la columna de agua). En ambos casos la meromixis se origina por la intrusión de aguas freáticas sulfatadas por el fondo. Esta estructura provee las condiciones necesarias para la génesis de anaerobiosis permanente en el monimolimnion (fondo) y permite la aparición de comunidades de bacterias fotosintéticas.

Se ha caracterizado a la laguna de Sisó como un caso especial de holomixis anaerobia en el que la mezcla total implica la distribución del sulfhídrico por toda la columna. Por último, se han caracterizado a las lagunas de Coromines y Negre 1 como holomícticas clásicas con mezcla invernal y oxigenación de la columna de agua. Durante la estratificación estival se presenta un hipolimnion anaerobio.

2. La dinámica general de las poblaciones de bacterias fotosintéticas presentes en los lagos depende en último término de la evolución de los procesos limnológicos que estructuran la columna de agua; es decir de la existencia e intensidad de la termoclina (gradiente de temperatura) y en su caso del ascenso y descenso de la quemoclina (gradiente de sustancias en disolución). Ambos comportan estratificación que puede generar condiciones anaerobias.

3. La luz, fuente de energía para las poblaciones de sulfobacterias rojas y verdes puede actuar como factor limitante de su desarrollo. La penetración de la luz en el agua está regulada principalmente por la concentración de organismos fotosintéticos. En las masas de agua con poblaciones de bacterias fotosintéticas en el fondo la penetración de la luz presenta dos pendientes distintas, una, en la zona aerobia, con bajo coeficiente de extinción y otra, en la zona anaerobia en presencia de bacterias fotosintéticas, con un coeficiente de extinción elevado ( 5-10 veces superior). Esta absorción refleja el efecto de estas poblaciones sobre la intensidad de luz. Es de destacar que la absorción de la luz por parte del fitoplancton es, en general en las masas de agua estudiadas, mayor en verano que en invierno con lo cual, los periodos de máxima irradiación no se corresponden con los de máxima penetración de la luz. Por consiguiente, es más decisivo sobre la penetración de la luz el efecto de filtrado biológico que las oscilaciones estacionales de la irradiación.

4. La concentración de sulfato existente en los diferentes niveles de la columna de agua de los ecosistemas anaerobios es la resultante del aporte a través de la entrada de agua y de la acción biológica de dos grupos de microorganismos. Un grupo es la población de microorganismos sulfatorreductores del agua y sedimento que disminuyen la concentración de sulfato. Otro grupo corresponde a las sulfobacterias rojas (*Chromatiaceae*), que oxidan al sulfhídrico disuelto hasta sulfato. Tanto el descenso como el aumento biológico de la concentración de sulfato son muy difíciles de evaluar en ambientes naturales y tan sólo son apreciables en estudios periódicos de la columna de agua.

El sulfato en ambientes anaerobios cataliza la aparición de un "sulfuretum" o conjunto de organismos que cambian cíclicamente el estado de oxidación del azufre. En los hábitats estudiados se presenta de forma permanente en Banyoles III, Vilà y Sisó y parcialmente en Coromines y Negre 1.

5. El sulfhídrico, presente en todos los ecosistemas anaerobios estudiados es exclusivamente de origen biológico formado como producto de excreción en la fermentación de proteínas o bien originado en la utilización del sulfato como aceptor terminal de electrones en el proceso de respiración anaerobia. La concentración de sulfhídrico presente en la columna de agua, es la resultante entre el consumo por parte de las bacterias fotosintéticas y el aporte por los microorganismos sulfatorreductores. Además está afectada por la presencia de termoclina y en su caso de quemoclina. Ambos procesos regulan la difusión del oxígeno y en último término la oxidación química del sulfhídrico. La concentración de sulfhídrico es uno de los principales agentes selectivos de las poblaciones de bacterias fotosintéticas que prevalecerán en un hábitat y momento determinado.

6. El compuesto nitrogenado más abundante en los ecosistemas anaerobios es el amonio, que es la fuente de nitrógeno de la mayor parte de bacterias fotosintéticas. En cambio prácticamente son inexistentes el nitrato y el nitrito ya que son previamente utilizados por los microorganismos respiradores facultativos.

La concentración de fosfato es alta en los ambientes anaerobios eutróficos como en las lagunas de Coromines y Negre 1, pero también se presenta esporádicamente en Sisó coincidiendo con cambios en la comunidad de bacterias fotosintéticas, ya sea por redistribución o sustitución de unas poblaciones por otras.

7. Las comunidades de bacterias fotosintéticas presentan en sus hábitats naturales muy baja diversidad debido a las condiciones fuertemente limitantes que se manifiestan en la competencia por la luz y en la selección por la concentración de sulfhídrico. En todos los hábitats estudiados aparecen una o dos poblaciones separadas en la columna de agua. Estas poblaciones corresponden a la familia Chromatiaceae con Chromatium minus aislado de Banyoles III, Sisó y Vilà, Thiopedia rosea y Thiocystis violacea detectadas en Negre 1; y a la familia Chlorobiaceae con Chlorobium phaeobacteroides aislado de Banyoles III, Sisó y Vilà y Chlorobium limicola, aislado de Coromines y Negre 1.

8. El recuento del número total permite diferenciar la contribución de la biomasa de las distintas especies de bacterias fotosintéticas. La distribución del número de bacterias en la columna a lo largo del tiempo permite estudiar la evolución de la población y relacionarla con los parámetros físicos, químicos y biológicos que inciden sobre ella.

Los números máximos detectados de Chromatium minus, en los ambientes estudiados están por debajo de  $4 \times 10^6$  cél/ml. El fenómeno de aguas rojas se presenta por encima de las  $10^6$  cél/ml. Los números máximos detectados para Chlorobium phaeobacteroides y Chlorobium limicola están por debajo de  $2 \times 10^7$  cél/ml.

La integración del número de bacterias presentes por unidad de superficie en la columna de agua permite seguir las distintas fases del crecimiento poblacional a lo largo del ciclo anual. Los tiempos de generación calculados para las diferentes especies, no difieren de los detectados en el laboratorio bajo parecidas intensidades de luz.

9. Los pigmentos (bacterioclorofilas y carotenoides) de las diferentes especies de bacterias fotosintéticas pueden cuantificarse separadamente utilizando los máximos de absorbanza específicos, ya que las diferentes especies dominantes poseen distintas bacterioclorofilas y carotenoides (Bclor a y okenona en Chromatium minus; Bclor e e isorrenierateno en Chlorobium phaeobacteroides y Bclor d y clorobacteno en Chlorobium limicola).

Las concentraciones absolutas de pigmentos son muy variables pero siempre muy superiores a las algales. Dada la gran capacidad de variación del contenido específico, los pigmentos no pueden tomarse como indicadores de la biomasa. La integración de la Bclor por unidad de superficie ( $\text{mg/m}^2$ ) alcanza en Sisó valores máximos de  $1940 \text{ mg/m}^2$  de Bclor a y  $1290 \text{ mg/m}^2$  de Bclor e muy superiores a los máximos citados en la literatura. Esto se debe probablemente a la integración en Sisó de una columna con una potencia de 10 m de agua anaerobia hasta la superficie.

10. El estudio comparado del contenido específico de los pigmentos fotosintéticos de las poblaciones de bacterias fotosintéticas permite conocer la capacidad de adaptación a las diferentes condiciones lumínicas presentes en los distintos hábitats o bien dentro del mismo hábitat a lo largo del ciclo anual. Tanto el contenido específico de las bacterioclorofilas como de los carotenoides aumenta siempre en relación con un descenso, biológico o estacional, de la intensidad de la luz. La población de Chlorobium tiene, en todos los ambientes estudiados, mayor contenido específico de pigmentos y mayor intervalo entre el mínimo y máximo detectado que la población de Chromatium. Esto indica que Chlorobium está sometido a intensidades de luz bajas y variables.

11. La coexistencia de dos poblaciones distintas de bacterias fotosintéticas en la columna de agua de ecosistemas anaerobios acuáticos sólo es posible (en el caso de que la luz sea el factor limitante) si ambas poblaciones utilizan diferencialmente las distintas longitudes de onda disponibles. Así, las adaptaciones respecto al espectro de luz se manifiestan por la existencia de carotenoides especiales, (okenona, isorrenierateno y clorobacteno) que tienen sus máximos a diferentes longitudes de onda y, por el aumento relativo del cociente carotenoides/Bclor en situaciones de fuerte competencia por la luz.

12. La presencia simultánea en la columna de agua de poblaciones de sulfobacterias rojas y verdes conlleva que sus dinámicas poblacionales a lo largo del ciclo anual sean claramente complementarias sobre todo respecto a los óptimos poblacionales (número máximo). Las estrategias de adaptación a las condiciones del medio son diferentes en Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides. El primero se encuentra normalmente en la parte superior de las capas anóxicas (alta intensidad de luz) y relacionado con la presencia de la termoclina que produce un gradiente de sulfhídrico permitiendo a Chromatium minus encontrar la concentración óptima de sulfhídrico (<60 mg/l). Chlorobium phaeobacteroides es inmóvil y tolera un mayor intervalo de sulfhídrico (óptimo a 150 mg/l) y está adaptado a bajas intensidades de luz. A pesar de estas adaptaciones ambas poblaciones alcanzan su número máximo en diferentes momentos del año cuando alguno de los dos factores es excesivamente adverso para el desarrollo óptimo de una de las dos especies. Con ello ambas poblaciones se sustituyen a lo largo del año sin llegar a eliminarse.



13. En el monimolimnion de Banyoles III la única población dominante es la de Chlorobium phaeobacteroides que aparece a partir de la quemoclina (18 m) y oscila tanto en número total como en su contenido específico de pigmentos. Este último varía en función del desarrollo de la población algal del mixolimnion, que es máxima durante la primavera-verano, por lo que la población de bacterias fotosintéticas tiene su óptimo lumínico en invierno. Durante 1-3 meses en otoño suele presentarse una población de Chromatium minus en el hipolimnion, justo por debajo de la termoclina que desaparece durante la mezcla invernal del mixolimnion. Esta población tiene escaso efecto de filtro si se compara con las algas.

Esta dinámica es muy frecuente en los lagos meromícticos profundos y ambas poblaciones suelen presentarse aunque las condiciones generales sean oligotróficas, ya que la evolución de la anaerobiosis en el fondo es independiente del aporte por parte del mixolimnion.

14. En la laguna holomíctica anaerobia de Sisó, se presentan dos poblaciones de bacterias fotosintéticas: Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides. La primera actúa de filtro biológico sobre la luz que llega a la segunda, sobre todo en los momentos de estratificación de la columna y gradiente de sulfhídrico favorable a Chromatium minus. En condiciones de mezcla la concentración de sulfhídrico se iguala en toda la columna y, con frecuencia, se presentan valores por encima del óptimo de Chromatium minus. En este momento, predomina Chlorobium phaeobacteroides que pasa a ser la población mayoritaria durante el periodo de mezcla.

El fenómeno de aguas rojas por Chromatium (números superiores a  $10^6$  cél/ml, se presenta en condiciones de bajas concentraciones de sulfhídrico ya sea en toda la columna o bien cerca de la superficie

Las lagunas de este tipo constituyen un hábitat ideal para el estudio de la evolución de poblaciones de bacterias fotosintéticas en condiciones naturales.

15. En el monimolimnion de la laguna meromíctica de Vilà se presentan dos especies mayoritarias, Chromatium minus y Chlorobium phaeobacteroides. Las condiciones generales son intermedias entre las de Banyoles III y Sisó. La dinámica de las dos poblaciones sigue pautas parecidas a las mismas especies en Sisó, con la diferencia de estar ambas sometidas a un efecto de filtrado intenso por parte de la población algal del mixolimnion. La laguna de Vilà es un ejemplo de laguna eutrófica meromíctica donde las poblaciones de bacterias fotosintéticas están sometidas a un intenso filtrado que afecta a las dos especies principales, por lo cual su aportación en cuanto a producción es baja respecto a la total de la columna de agua.

16. La laguna de Coromines es eutrófica y contiene una población mayoritaria de Chlorobium limicola en su hipolimnion anaerobio. La mayor limitación de la luz procede de la población algal epilimnética. La concentración de sulfhídrico suele ser bastante alta (80 mg/l) y la estabilidad de la población depende exclusivamente de la presencia de la termoclina.

La laguna Negre I tiene características limnológicas similares a la anterior pero con menor concentración de sulfhídrico (< 10 mg/l). Este hecho permite una mayor diversidad de especies en la comunidad de bacterias fotosintéticas. Al igual que en Coromines la estabilidad de las condiciones anaerobias dependen de la termoclina.

Ambas lagunas son claros ejemplos de lagunas eutróficas con mezcla invernal por lo que las poblaciones de bacterias fotosintéticas no son permanentes. Esta situación es la más frecuente y la mejor estudiada desde el punto de vista limnológico. Al presentarse las poblaciones de bacterias fotosintéticas durante periodos cortos

han pasado desapercibidas en muchos estudios limnológicos.

17. La producción primaria de las poblaciones de bacterias fotosintéticas alcanza valores inferiores a  $35 \text{ mgC/m}^3/\text{día}$  en Banyoles III (12-15% del total de la columna de agua). En la laguna de Sisó, la máxima producción era superior,  $850 \text{ mgC/m}^3/\text{día}$ , que corresponde prácticamente en todo el ciclo anual al 100% de la total. En cambio en Vilà la producción máxima fue de  $345 \text{ mgC/m}^3/\text{día}$  pero representa el 70% de la total. Tanto en Sisó como en Vilà la producción máxima se detectó en invierno. La producción primaria de la población de la laguna de Coromines fue inferior, con  $107 \text{ mgC/m}^3/\text{día}$  y la de Negre 1 de  $95 \text{ mgC/m}^3/\text{día}$  que representa en ambos casos tan sólo un 17-19% de la total. La aportación de las bacterias fotosintéticas a la producción primaria varía en función del espesor de la zona anaeróbica donde se encuentran y de la distancia que las separa de la superficie.

18. La concentración de sustancias excretadas al medio por parte de las muestras naturales con bacterias fotosintéticas es elevada, sobre todo si se compara con la escasa excreción algal en las mismas masas de agua. Las bacterias fotosintéticas pueden excretar entre el 30-80% del total de productos fijados (las algas tan sólo un 5-12%). La producción primaria extrapolada e integrada a lo largo del año alcanza los valores máximos en Sisó con  $250 \text{ gC/m}^2$  y los mínimos en Banyoles III con  $20 \text{ gC/m}^2$ .

19. El estudio comparado de ambientes parecidos en cuanto a las condiciones anaeróbicas con sulfhídrico permite tener una idea exacta de la dinámica de las poblaciones naturales de bacterias fotosintéticas. No es válido efectuar estudios de la columna de agua aislados en el tiempo y tratar de inferir una dinámica general. Se ha demostrado la necesidad de efectuar muestreos estratificados continuados para

poder efectuar modelos que no desvirtuen la dinámica de las poblaciones de bacterias fotosintéticas.

20. La aparición de poblaciones de bacterias fotosintéticas es un fenómeno corriente en los ecosistemas anaerobios acuáticos y no una rareza excepcional de grupos relictos y sin importancia ecológica. Cuando se generan las condiciones ambientales necesarias, estos grupos tienen un papel importante como productores primarios en los ecosistemas acuáticos.