

ECOLOGÍA MICROBIANA Y LIMNOLOGÍA EN LA LAGUNA CISÓ: 1976-1989

J.M. Gasol, J. Mas¹, C. Pedrós-Alió² & R. Guerrero³

Departament de Genètica i Microbiologia. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra (Barcelona).

1. Laboratorium voor Microbiologie. University of Groningen. The Netherlands.

2. Institut de Ciències del Mar, CSIC, Passeig Nacional, s.n. 08003 Barcelona.

3. Departament de Microbiologia. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, 645. 08028 Barcelona.

RESUM

En aquest treball es presenta una visió general d'allò que es coneix de la biologia de l'estanyol d'en Cisó (Banyoles) després de tretze anys d'estudis. Es resumeix el que se sap del marc físic que representa l'estanyol, dels organismes que hi viuen, i dels processos biològics en què aquests organismes participen. Finalment, es revisa també tot el que se sap de l'ecologia de les poblacions de bacteris fototròfics i del protista algal *Cryptomonas phaseolus*, especialment els cicles diari i anual de les dues poblacions, la competència per la llum entre diferents organismes, la formació i manteniment de la capa bacteriana, i l'estructuració vertical de les poblacions.

RESUMEN

En este trabajo se presenta una visión general de lo que se conoce de la biología de la laguna Cisó (Banyoles) tras trece años de estudio. Se resume todo lo que se conoce sobre el marco físico que es la laguna, los organismos que habitan en ella, y los procesos biológicos en que estos organismos están involucrados. Finalmente, se revisa todo lo que se conoce de la ecología de las poblaciones de bacterias fototróficas y del protista algal *Cryptomonas phaseolus*, especialmente los ciclos diarios y anuales de las dos poblaciones, la competencia por la luz entre distintos organismos, la formación y mantenimiento de la capa bacteriana, y la estructuración vertical de las poblaciones.

ABSTRACT

A general view of Lake Cisó ecology is given in this work after 13 years of study. All that is known about the physical environment of the Lake is reviewed, as well as the organisms inhabiting it, and the biological processes in which they are involved. Finally, the ecology of phototrophic bacterial populations and the ecology of the algal protist *Cryptomonas phaseolus* is reviewed, specifically the diel and annual cycles of both populations, light competition between organisms, the growing and maintenance of the bacterial plate, and the populations' vertical structure.

Key words. Lake Cisó, metalimnion, synecology, autecology of Chromatiaceae, autecology of *Cryptomonas*.

INTRODUCCIÓN

La laguna Cisó (también conocida como estanyol d'en Cisó) es una pequeña masa de agua situada a unos 200 metros del centro de la orilla oeste del lago de Banyoles. Protegida por una abundante vegetación y alejada de la carretera que bordea el lago principal, no es tan conocida por los visitantes de Banyoles como otras lagunas, más próximas a la carretera. Desde 1976, atraídos por la presencia en superficie de bacterias fototróficas que conferían a la laguna un color rojo, un buen número de investigadores ha escogido esta laguna como objeto de estudio. Desde esta fecha hasta la actualidad se han realizado varias tesis doctorales y tesinas sobre la laguna y se han publicado diversos artículos tanto en revistas nacionales como internacionales, basados total o parcialmente en estudios biológicos de esta masa de agua.

La característica destacable de la laguna Cisó es que durante el período de homomixis es totalmente anóxica, presentando concentraciones considerables de sulfhídrico. Durante el período de estratificación el epilimnion se oxigena, con lo cual se produce un contraste entre el epilimnion aeróbico y el hipolimnion rico en sulfhídrico. El período de oxigenación permite el crecimiento de algunos eucariontes, pero nunca llegan a detectarse metazoos más complejos que las larvas de algunos insectos. La comunidad de la laguna está dominada por microorganismos.

La laguna se ha convertido en un sistema modelo donde pueden estudiarse aquellos procesos ecológicos en los que sus protagonistas son sólo microorganismos. Sistemas con las mismas características son por ejemplo los tapetes microbianos, algunos sistemas anaeróbicos como los fermentadores, el estómago de determinados herbívoros, o sistemas con temperatura o concentraciones de sal elevadas.

En este trabajo se resumen los conocimientos adquiridos a lo largo de estos trece años y se trazan las líneas a seguir para conocer finalmente con precisión los procesos que tienen lugar en este sistema acuático, probablemente uno de los mejor estudiados del mundo en relación a su tamaño. Se pretende que sea de utilidad como actualización de nuestros conocimientos.

EL MARCO FÍSICO

La laguna Cisó pertenece al sistema cárstico del lago de Banyoles, situado a unos 15 km al oeste de la ciudad del mismo nombre, al pie de la sierra de Rocacorba. No se observa ninguna entrada de agua por la superficie, salvo por escorrentía. La alimentación proviene del subsuelo, como en todo el sistema. El agua del acuífero profundo, proveniente de la Alta Garrotxa (Sanz, 1986), disuelve una gruesa capa de yesos y anhidritas antes de aparecer en superficie, donde los materiales son margosos. El agua se ve obligada a subir debido a la presencia en profundidad de materiales no permeables en la zona de Banyoles. La acción del agua es la que provoca los hundimientos cársticos en la superficie. Los lagos y las lagunas de

Banyoles tienen forma de dolinas o de conjunto de hundimientos. Al mismo tiempo que disuelve yesos, el agua se carga de sulfatos, los cuales son utilizados como aceptores de electrones por microorganismos descomponedores de la materia orgánica en las aguas y sedimentos de los distintos lagos. Como producto de esta reducción de sulfatos aparece el sulfhídrico. Roget y Casamitjana (1987) han calculado para el lago de Banyoles unos flujos de agua variables entre 0,017 y 4,6 L·s⁻¹·m⁻². Cabe suponer unos flujos del mismo orden de magnitud para la laguna.

Los procesos cársticos de hundimientos que han originado la laguna están todavía activos. En 1982 se hundió parte del lado SW (Mas, 1982) y en 1986 otra parte del lado sur, dejando la laguna tal y como está ahora. Estos hundimientos han supuesto un aumento de la superficie y del volumen, al mismo tiempo que una reducción de la profundidad máxima (García-Gil et al., 1985). Como veremos más adelante, los hundimientos pueden ser en parte responsables de los cambios en las especies presentes en la laguna, desde los primeros trabajos de Guerrero y Abellà (1978) hasta los más recientes.

La Tabla 1 resume las características morfométricas de la laguna junto con las características físico-químicas del agua. Destaca la alta conductividad del agua (consecuencia de los sulfatos en disolución) y también la presencia del sulfhídri-

Tabla 1. Características morfológicas y físico-químicas de la laguna Cisó en los períodos de los cuales se dispone de información completa.

	1977-1980*			1984-1987**		
	EL	HL	H	EL	HL	H
Temperatura (°C)	23	12-16	> 4,5	22-24	12-14	> 4
Secchi (m)	← 0,1-1,0 →		0,25-2,25	← 1,5 - 2 →		0,4-1,0
Oxígeno (mg·L ⁻¹)	< 12	0	0	< 12	0	0
Sulfhídrico (mM)	0	8,8	0,5-1,2	0	1,8	0,2-0,4
Conductividad (mS·cm ⁻²)	← 1,9-2,1 →			2,0	1,6	1,2
pH	> 7,5	< 7	7 - 7,5	8	< 7	7 - 7,5
Reserva alcalina (meq·L ⁻¹)	5	> 7	5,5 - 6	< 5	> 7	5,5 - 6,5
Nitritos (µM)	0 - 2	0 - 1	0 - 1,8	< 5	0	> 1
Nitratos (µM)	0 - 1,3	0	< 1	< 5	0	< 1
Amonio (mM)	0 - 0,17	0,1-0,2	0,25	< 0,1	0,4 - 1	0,2 - 0,3
Fosfatos (µg P·PO ₄ ·L ⁻¹)	← 0 - 150 →			← 0 - 50 →		
Sulfatos (g·L ⁻¹)	0,9-1,0	0,3 - 1	0,3 - 1	0,9 - 1,0	1,7	0,5 - 0,6
η (m ⁻¹)		3,48-4,90 ##			1,5-5,2 #	
Z máx (m)		12	8***			
Área total (m ²)		457	598,7***			
Volumen (m ³)		430,5	578,7***			

Cuando se presenta un solo valor, representa el valor promedio para la época y zona del lago.

EL: Epilimnion. HL: Hipolimnion. H: holomixis invernal.

* Datos de Guerrero y Abellà (1978) y Abellà (1980). ** Datos de Gasol (1988). *** Datos de García-Gil et al. (1985)

Calculado entre 0 metros y la profundidad donde la intensidad de luz era 1 µE·m⁻²·s⁻¹. ## Entre 0 y 2 metros.

co. El sulfhídrico se encuentra por toda la laguna durante la época de mezcla invernal, período en el cual la temperatura y otros parámetros son uniformes en el perfil vertical, y que dura desde el mes de octubre hasta los meses de marzo o abril. La laguna es por tanto holomíctica. El sulfhídrico permanece en el hipolimnion durante la estratificación estival. El aumento de las temperaturas y la ausencia de oxígeno en el hipolimnion, aislado de la atmósfera por el epilimnion, son los responsables del aumento de la concentración de sulfhídrico, que pasa de 0,2-0,6 mM a más de 1 mM en el transcurso del verano. Entre los períodos 1977-1980 (Abellà, 1980) y 1984-1987 (Gasol, 1988) destaca la disminución en la concentración hipolimnética de sulfhídrico, debida posiblemente a la reducción de la zona de sedimento activo al quedar tapada por los hundimientos. Ylla (1981) y Abellà et al. (1986) midieron en 1979 la producción de sulfhídrico en la laguna hallando un valor de $190 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, del cual el 79% se producía en el agua anaeróbica, y el otro 21% en el sedimento. El sedimento de la laguna Cisó es el que presentó la menor reducción de sulfatos de todos los estudiados en Banyoles, seguramente debido a su elevada densidad ($1,03\text{-}1,55 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3}$), lo que reduce la difusión del sulfato y de la materia orgánica al tiempo que dificulta la colonización microbiana. Brugada y Montesinos (1987) han encontrado también un elevado porcentaje de la reducción total de sulfatos en el agua de la vecina laguna del Vilar.

La disminución en la concentración de sulfhídrico en la laguna Cisó entre 1980 y 1988 debe explicarse por otros factores si la mayor parte de la producción de sulfhídrico tiene lugar en el agua y no en el sedimento. El sulfhídrico acumulado durante la estratificación se reparte por toda la laguna con la mezcla invernal. En este momento entra en contacto con la atmósfera y va oxidándose a medida que avanza el período de mezcla en el que, además, las bajas temperaturas impiden que la producción de sulfhídrico sea alta. Quizás el aumento de la oxigenación invernal, al aumentar la superficie total de la laguna y disminuir la cobertura de los árboles con los hundimientos, sea otro de los factores responsables de la disminución de la concentración de sulfhídrico en estos períodos. De hecho, en los años en los que el período de estratificación dura hasta mediados o finales de octubre, la concentración de sulfhídrico en el hipolimnion puede llegar hasta casi 2 mM (Gasol, 1988). La Figura 1 muestra la evolución de la temperatura del agua a 1 metro, a lo largo del período 1984-1987. Se observa cómo, a pesar de que la temperatura invernal es siempre la misma, la temperatura máxima estival aumenta de un año para otro. Probablemente esto es debido a un aumento del período de estratificación en aquellos años en los que las temperaturas otoñales fueron particularmente suaves.

La Tabla 1 presenta también las concentraciones de algunos nutrientes. Destacan las elevadas concentraciones de amonio (hasta 0,3 mM), las considerablemente altas de nitrito y nitrato (hasta $5 \mu\text{M}$) y de fosfato (hasta $50\text{-}150 \mu\text{g P} \cdot \text{PO}_4 \cdot \text{L}^{-1}$). Mientras que las elevadas concentraciones de compuestos del nitrógeno están asociadas a la presencia o ausencia de oxígeno, el fosfato aparece de forma bastante irregular tanto en el período 1977-1980 como en el período 1984-1987. Destaca también la baja transparencia del agua, con unos valores del coeficiente

de extinción (η) entre 1,5 y 5,2 m⁻¹, que suponen una intensa absorción de la luz aunque el epilimnion esté casi desprovisto de organismos.

Durante grandes períodos del año, la laguna Cisó aparece cubierta de materia orgánica vegetal: hojas de árboles y arbustos caducifolios en otoño (*Cornus* y *Populus* que rodean la orilla), inflorescencias y polen en primavera, ramas y troncos durante todo el año. Su pequeña superficie es la responsable de esta gran influencia litoral que puede traducirse en la presencia en las aguas de gran cantidad de moléculas biológicamente recalitrantes (ácidos húmicos y fúlvicos) que son los responsables del color de las aguas y de la reducción de la transparencia. Este fenómeno es muy típico de lagos pequeños y profundos en algunas zonas boscosas de Finlandia, donde determinados flagelados fototróficos (*Cryptomonas*, etc.) también dominan la biocenosis algal (Ilmavirta, 1988).

LOS ORGANISMOS

La Tabla 2 recoge una lista taxonómica de todos los organismos identificados en la laguna Cisó. Algunos de ellos (como algunos de los ciliados citados en Dyer et al., 1985) fueron encontrados en cultivo de enriquecimiento, y otros sólo se encontraron cuando se trabajó con métodos de concentración, como las piezas de poliuretano (Turet, 1981).

Los organismos con importancia en cuanto a biomasa son realmente pocos. Entre los organismos procarióticos todavía no se han identificado las bacterias no fototróficas, que siempre se han contado como un grupo homogéneo. Alcanzan concentraciones totales de 10⁶-10⁷ céls.mL⁻¹.

Durante el período 1977-1980 las bacterias fototróficas dominantes en la laguna fueron *Chromatium* (aparentemente *C. minus*) y *Chlorobium* (*C. limicola* y *C. phaeobacteroides*, Guerrero & Abellà 1978, Montesinos et al., 1983). Durante 1977 *Chromatium* se encontraba durante el invierno y la primavera en concentraciones de 1-2·10⁶ céls.mL⁻¹. *Chromatium* era también dominante (hasta 10⁷ céls.mL⁻¹) justo por debajo de la oxiclina en los últimos meses de verano. *Chlorobium*, en cambio, aparecía por debajo de este máximo de *Chromatium* con 1-2·10⁷ céls.mL⁻¹ y dominaba en toda la laguna al producirse la mezcla invernal. Guerrero y Abellà (1978) interpretaron esta dominancia como consecuencia de la concentración de sulfhídrico, que en aquel año llegó a ser de 6 mM. Cuando las concentraciones de sulfhídrico estaban por encima de 1,5 mM era *Chlorobium* quien dominaba, mientras que *Chromatium* lo hacía cuando las concentraciones eran menores.

En todo caso, en el período de intensa estratificación *Chromatium* formaba un máximo de abundancia justo por debajo de la interfase oxígeno/sulfhídrico. Por otra parte, *Chlorobium* crecía por debajo de la capa de *Chromatium*, adaptando sus contenidos específicos de pigmentos (de 3 hasta 90 µg bacterioclorofila d-mg PF⁻¹) para poder captar más eficientemente la luz empobrecida que le llegaba (Guerrero et al., 1980).

A partir de 1982 la dominancia de la biomasa de las bacterias fototróficas se

Tabla 2. Lista taxonómica de los organismos identificados en la laguna Cisó.

Organismo	Localización	Abundancia	Referencia	
Procaryotae				
Anoxyphotobacteria	<i>Chromatium minus</i>	H, T	1	A, E
	<i>Chromatium vinosum</i>	H, T	5	E
	<i>Amoebobacter</i> M3	H, T	1	E
	<i>Chlorobium limicola</i>	H, T	2	E
	<i>Chlorobium phaeobacteroides</i>	H, T	5	E
Otras bacterias	T	1	A	
Protistas				
Ciliophora				
	<i>Paramecium</i> spp. (calkinskii, trichium...)	E, M	3	A, C
	<i>Coleps hirtus</i>	M	1	A, C
	F. Cyclidiidae (<i>Cyclidium</i> sp.)	M	4	A
	<i>Didinium</i> sp.	E, M	4	A
	<i>Plagyopila</i> sp.	M, H	3	A, C
	F. Oxytrichidae (<i>Stylonichia</i> sp.)	M, H	4	A
	F. Oxytrichidae (<i>Onychodromus</i> sp.)	M, H	4	A
	<i>Strombidium</i> sp.	M, H	3	A
	P20	M	4	A
	<i>Vorticella</i> spp. (campanula, microstoma)	E, M	2	A, C, D
	SO. Tetrahymenina (P3 - <i>Glaucoma</i> sp.)	E, M	3	A
	<i>Metopus</i> es	M, H	3	A, C
	P11	M, H	3	A
	<i>Colpoda</i> sp.	M, H	4	A
	SO. Odontostomatida (P13)	E	5	C
	<i>Stentor coeruleus</i>	E	5	D
	<i>Euplotes</i> (patella, eurytomus)		5	D
	<i>Chilodonella</i> (cucullulus, uncinata)		5	D
	<i>Tetrahymena</i> (vorax, pyriformis)		5	D
	<i>Colpidium</i> (colpoda, campylum)		5	D
	<i>Bursaria truncatella</i>		5	D
	<i>Spirostomus</i> (teres, ambiguum)		5	D
Rhizopoda	<i>Amoeba radiosa</i>		5	D
Cloroprotista				
	<i>Selenastrum capricornutum</i>	E, M	2	A
	<i>Carteria</i> sp.	E	4	A
	<i>Chlorella vulgaris</i>	E, M	4	A
	<i>Hyaloraphidium contortum</i>	E, M	3	A
	<i>Crucigenia tetrapedia</i>	E	4	A
	<i>Scenedesmus</i> spp.	E	4	A
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	E	5	D

Organismo		Localización	Abundancia	Referencia
Dinomastigota	<i>Peridinium</i> spp.	E	4	A
Bacillaroprotista		T	2	A
Cryptoprotista	<i>Cryptomonas phaseolus</i>	M, T	1	A
	<i>Cryptomonas</i> sp.	E	4	A
Euglenida	<i>Peranema</i> sp.	T	4	A, D
	<i>Distigma proteus</i>		5	D
	<i>Euglena</i> spp. (pisciformes, phacus...)	T	5	D
Animalia				
Crustacea	<i>Simocephalus vetulus</i>	E	4	A
	<i>Thermocyclops dybowski</i>	E	3	A, D
	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	E	5	B
Rotifera	<i>Polyarthra</i> sp. (vulgaris, dolichoptera...)	E	4	A, B
	<i>Brachyonus</i> sp.	E	4	A
	<i>Hexarthra mira</i>	E	4	A
	<i>Anuraeopsis fissa</i>	M	2	A
	<i>Cephalodella</i> sp. (gibba)	E	4	A
	<i>Keratella quadrata</i>	E	3	A
	<i>Keratella cochlearis</i>	E	5	B
	<i>Filinia (terminalis)</i>	E	3	A
	<i>Filinia longiseta</i>	E	5	B
	<i>Euchlamys</i> sp. (incisa)	E	4	A
	<i>Colurella salina</i>	T	4	B, A
	<i>Lepadella</i> sp. (patella)	E	4	A
	<i>Notholca</i> sp.	E	4	A
	<i>Lophocharis salpina</i>	E	5	B
	<i>Kellicotia longispira</i>	H	5	B
	<i>Mytilina crassipes</i>	T	5	B
	<i>Mytilina compressa</i>	H	5	B
<i>Colurella uncinata</i>	E	5	B	
<i>Lecane</i> (clasterocerca, stichaeta)	E	5	B	
<i>Trichocerca</i> (bicristata, similis)	E	5	B	
Otros	<i>Chaoborus flavicans</i>	T	4	A

E = Epilimnion, M = Metalimnion, H = Hipolimnion, T = Todo el lago.

1 = Muy abundante, 2 = Relativamente abundante, 3 = Aparece en bajas concentraciones pero bastante a menudo, 4 = Raro, 5 = No encontrado entre 1984 y 1987.

A. Gasol, 1988; B. Alfonso y Miracle, 1985, Alfonso et al., 1987; C. Dyer et al., 1986; D. Turret, 1981; E. Guerrero et al., 1985a.

reparte entre dos cromatiáceas, *Chromatium* y *Amoebobacter* M3; esta última, probablemente una nueva especie, llamada provisionalmente en otros trabajos *Thyocystis* (Mas, 1982) o *Lamprocystis* M3 (Guerrero et al., 1987a). *Amoebobacter* M3 tiene vesículas de gas, bacterioclorofila *a* y es inmóvil. También está presente *Chlorobium* en concentraciones de hasta 10^5 céls·mL⁻¹ (Guerrero et al., 1985a), pero sin llegar a dominar en ningún período del año. Probablemente la disminución en la cantidad de sulfhídrico en la laguna es la responsable de la disminución en la importancia de *Chlorobium*. Actualmente (Gasol, 1988), *Chromatium* domina en los inviernos con concentraciones de sulfhídrico de 0,2-0,3 mM y mantiene poblaciones de 10^5 céls·mL⁻¹. En el verano forma también un máximo (10^6 céls·mL⁻¹) pero por debajo del máximo pueden encontrarse concentraciones de 10^5 céls·mL⁻¹. *Amoebobacter* mantiene concentraciones de 10^6 céls·mL⁻¹ por debajo del máximo de *Chromatium* y en los inviernos con concentraciones de sulfhídrico de 0,4-0,5 mM, y concentraciones de 10^5 en los inviernos con menor concentración de sulfhídrico, cuando domina *Chromatium*. Así, actualmente *Amoebobacter* se comporta ecológicamente como lo hacía *Chlorobium* tiempo atrás. Seguramente su tolerancia al sulfhídrico es intermedia entre la de *Chromatium* y la de *Chlorobium*, tanto en lo referente a su tolerancia al sulfhídrico como a su capacidad de moverse. *Amoebobacter* es inmóvil, como *Chlorobium*, pero posee vacuolas de gas y envuelta mucosa, que pueden conferirle cierta movilidad vertical y reducir su sedimentación.

La Fig. 2a muestra las concentraciones de bacterioclorofila (Bchl *a*) (pertenciente a Cromatiáceas) entre 1981 y 1987. Se observa un patrón repetitivo con una bajada en invierno que se recupera en verano. Otros mínimos pueden interpretarse como esporádicos debidos a los hundimientos, lo que comporta un período en el que la laguna se llena de tierra y se reduce la cantidad de luz que llega a las células. El patrón anual parece ser repetitivo y la biomasa máxima constante.

Los ciliados de la laguna Cisó fueron primeramente estudiados por Turet (1981) mediante muestras concentradas en bloques de poliuretano, que proporcionaron gran cantidad de especies. Dyer et al. (1985) utilizaron cultivos de enriquecimiento, y más recientemente se han encontrado las mismas especies en las muestras de plánton intactas (Gasol, Peters, García-Cantizano, Massana, Guerrero y Pedrós-Alió, en revisión). En estos últimos estudios destaca la presencia de ciliados anaeróbicos, que habitan la parte inferior del metalimnion y superior del hipolimnion (*Plagyopila*, *Metopus* es, etc.). Estos ciliados crecen en aguas donde la concentración de sulfhídrico puede llegar a 0,7 mM y se ha descrito en la literatura que algunos de ellos carecen de mitocondrias y poseen en cambio bacterias simbiotas (Fenchel et al., 1977). Otros ciliados se encuentran en la parte aeróbica del epilimnion como *Strombidium* y *Vorticella*, que forma máximos superficiales asociados a la entrada de materia particulada (Alfonso & Miracle, 1985; Gasol, 1988). El ciliado más abundante, *Coleps hirtus*, se encuentra en la interfase oxígeno/sulfhídrico en concentraciones de hasta 10^4 céls·mL⁻¹. Esta concentración es al menos diez veces mayor que cualquiera de las encontradas en el agua dulce para ciliados (Porter et al., 1985). Cuando se encuentran concentraciones tan ele-

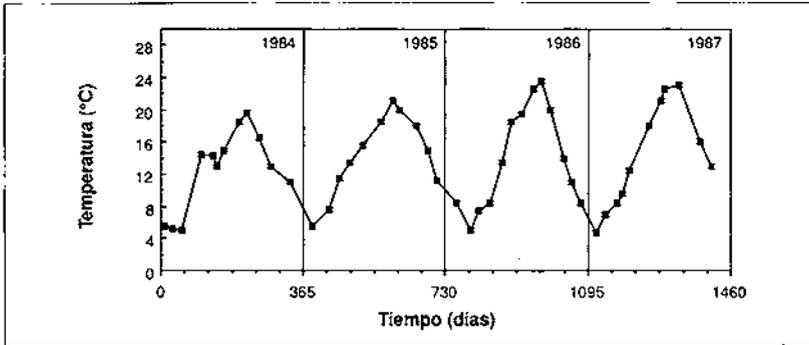


Figura 1. Evolución de la temperatura del agua (°C) a 1 metro de profundidad en la laguna Cisó entre 1984 y 1987.

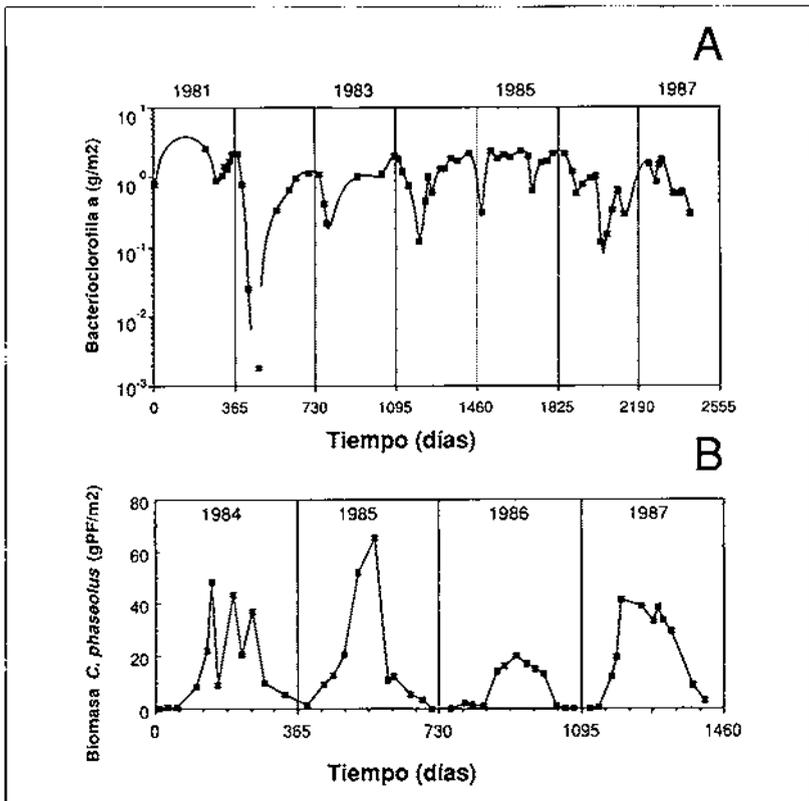


Figura 2. a) Evolución de la concentración integrada de Bacterioclórofila a ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) entre 1981 y 1987. b) Evolución de la biomasa integrada de *Cryptomonas phaseolus* ($\text{g PF}\cdot\text{m}^{-2}$) entre 1984 y 1987.

vadas de ciliados normalmente estos organismos llevan consigo simbiontes algales (Hecky & Kling, 1981). En efecto, *Coleps*, en la laguna Cisó, tiene en su interior un simbionte algal; *Chlorella vulgaris*, en un número aproximado de 30-50 células algales por ciliado (Esteve et al., 1989).

Diversas diatomeas pennadas (10^4 céls.mL⁻¹) y *Cryptomonas phaseolus* son los eucariontes fototróficos más abundantes. *Cryptomonas* es una especie tiofílica que forma un máximo en el metalimnion durante el período de estratificación. En la literatura es frecuente encontrar máximos metalimnéticos, algunos de ellos en presencia de bacterias fototróficas, y muchos de ellos protagonizados por *Cryptomonas*. *C. phaseolus* alcanza en Cisó concentraciones de hasta 10^5 céls.mL⁻¹ (Pedrós-Alió et al., 1987). Durante algunos años *C. phaseolus* mantuvo una concentración de 10^2 céls.mL⁻¹ en invierno, pese a la anoxia completa. En el epilimnion pueden encontrarse otros protistas fototróficos aparte de *Cryptomonas*. Algunas especies, como *Carteria*, *Hyaloraphidium* y *Crucigenia* se han descrito como características de las primeras etapas de la sucesión en ambientes inestables, mientras que *Peridinium* es una especie ubícuca en ambientes de agua dulce. La diversidad del fitoplancton de la laguna es baja, seguramente debido a la anoxia invernal. *Hyaloraphidium* y *Crucigenia* se encuentran a menudo acumuladas en el metalimnion, junto al máximo de *Cryptomonas*, mientras que *Peridinium* y *Carteria* se encuentran siempre cerca de la superficie. La figura 2b muestra las concentraciones de *C. phaseolus* entre 1984 y 1987. El patrón de crecimiento se repite cada año, aunque la biomasa final varía de un año a otro. El crecimiento se da sobre todo cuando se establece la estratificación.

Varios metazoos habitan la laguna Cisó. Destacan algunos rotíferos de carácter bentónico como *Colurella* y *Mytilina* (Alfonso & Miracle, 1985), así como otros colonizadores de primavera (*Lecane*, *Polyarthra*). Algunas especies aparecen sólo algunos años (*Kellicottia*, Alfonso et al., 1986) pero otras aparecen más regularmente. Las concentraciones más elevadas de rotíferos se alcanzan con el crecimiento metalimnético de *Anuraeopsis fissa* (hasta 10^4 org.L⁻¹). *Keratella quadrata* y el copépodo *Thermocyclops dybowskii* (hasta 10^3 org.L⁻¹ en el epilimnion) son también abundantes en algunas ocasiones. También aparecen con bastante abundancia larvas de *Chaoborus flavicans*.

La combinación de *Coleps hirtus* y *Cryptomonas phaseolus* en el metalimnion, con cromatiáceas creciendo en el hipolimnion, parece ser la comunidad característica de lagos cársticos con sulfhídrico. Esta misma comunidad se ha encontrado también en la laguna del Vilar (Banyoles), y en el lago grande de Estanya (Baixa Ribagorça) (Pedrós-Alió et al., 1986). Las comunidades epilimnéticas de estos dos lagos son, por el contrario, totalmente distintas a las del Cisó.

LA ESTRUCTURA DEL SISTEMA

Para analizar la estructura del sistema, y los factores que la controlan, Pedrós-Alió et al. (1986) y Gasol (1988) realizaron un análisis de agrupaciones (cluster)

con los datos de abundancias de los distintos organismos. El análisis de agrupaciones separó la comunidad planctónica epilimnética de la meta- e hipolimnética. Este resultado es consistente con la aparición de los mismos organismos en el meta- e hipolimnion, aunque en concentraciones distintas. La comunidad hipolimnética y la invernal son sistemas no estructurados ni organizados, bajos en diversidad, con pocos organismos y de pequeño tamaño. Sólo se encuentran microorganismos que pueden resistir el sulfhídrico (usando reservas energéticas, o bien en fase de resistencia) o microorganismos adaptados metabólicamente a él (bacterias y ciliados). El sistema epilimnético es aparentemente oligotrófico, casi sin organismos en algunas épocas, o con crecimientos espectaculares de protistas, fototróficos (*Carteria*) o no (*Vorticella*), como respuesta a determinadas entradas de materia orgánica alóctona. De hecho, se trata de un sistema distrófico, según la cantidad de materia no degradada, el color, la η , la producción, y la clorofila presente (Wetzel, 1975). El sistema metalimnético se comporta como un ecotono entre dos hábitats, es por eso por lo que aquí se desarrollan organismos con mayor diversidad.

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para comprobar cuál era el principal componente de la variabilidad de la comunidad, cuál era el principal factor estructurador. El PCA extrajo un factor que explicaba el 26% de la variación y que ordenaba los organismos fototróficos en función de la profundidad, quedando en un extremo los epilimnéticos, y en el otro extremo los hipolimnéticos. En el segundo factor (18% de la varianza) se ordenaban los organismos en función de su grado de acumulación en el metalimnion. Estos datos, junto con otros obtenidos en lagos cársticos de características más o menos similares, permiten establecer la hipótesis de que al aumentar el grado de estabilidad térmica de un lago (debido a la morfología y a la vegetación) y al aparecer anoxia hipolimnética, el principal factor de estructuración de las comunidades pasa de ser la variación estacional a ser la variación en profundidad. Así pues, la comunidad de organismos de la laguna Cisó se organiza en un eje vertical (cenoclina profundidad) y un eje temporal. La variación en profundidad, mucho más importante, estratifica fuertemente las poblaciones como respuesta a los gradientes superpuestos de oxígeno, luz y sulfhídrico, de manera que los máximos de acumulación de *A. fissa*, *Coleps*, *Cryptomonas* y *Chromatium* se separan sólo unos centímetros en el eje vertical (Gasol, 1988). Por otro lado, las variaciones estacionales suponen sobre todo la alternancia mezcla-estratificación, que implican la evolución de la comunidad durante un período de estratificación desde la formación física de este nuevo ambiente con oxígeno, hasta el establecimiento de una comunidad compleja, con organismos de todo tipo (de tamaño, nivel trófico y clase taxonómica). La estratificación de los organismos en el metalimnion recuerda la estratificación que puede hallarse en un tapete microbiano o en un bosque, a una escala diferente (Guerrero & Mas, 1989). Igual que en un tapete, se encuentran organismos fototróficos anoxigénicos en la parte más profunda (*Chromatium*, *Chlorobium*, *Amoebobacter*), organismos adaptados a bajas intensidades de luz y con pigmentos particulares (ficobilinas) por encima (cianobacterias, *Cryptomonas*), y en la parte

superior organismos fototróficos oxigénicos no adaptados al sulfhídrico (*Peridinium*, diatomeas).

Por otra parte, en invierno la mayor parte de la biomasa es procariótica. En verano, esta relación baja al 25-60% en función del año. La biomasa fototrófica oscila entre el 70% del total en invierno al 50% en verano. *Cryptomonas*, diatomeas y *Peridinium* son los únicos eucariontes fototróficos que aportan biomasa de forma significativa. La biomasa no fototrófica es bacteriana durante el invierno, pero en verano se diversifica mucho (Gasol; Peters; Guerrero & Pedrós-Alió, no publicado).

Durante el período 1985-1987 se ha seguido la variación del espectro de biomasa en la laguna (Gasol; Guerrero & Pedrós-Alió, en preparación). El espectro de biomasa refleja como ésta se reparte en partículas de diferente tamaño. Los picos principales corresponden a las bacterias (0,5 μm ESD —diámetro de una esfera de igual volumen—), bacterias fototróficas (4-5 μm ESD) y *Cryptomonas* (15 μm ESD). En primavera estos picos aumentan y aparecen nuevos picos correspondientes a ciliados (14 μm ESD) y a rotíferos (32-200 μm ESD). A finales del verano los picos de 0,5 y 4 μm disminuyen, al mismo tiempo que aumentan los picos correspondientes a tamaños mayores de 32 μm , lo cual indica transferencia de biomasa de picos de tamaños inferiores hacia picos de mayor tamaño. Además, la comunidad pasa de ser claramente dominada por las bacterias durante la época de mezcla, a ser compartida por procariontes y eucariontes durante la estratificación. El espectro de biomasa presenta, por tanto, un amplio margen de valores de microbialidad, y esto permite desarrollar un método de linearización del espectro de biomasa que constituya un indicador de dicha microbialidad. La linearización del espectro con el método desarrollado por Gasol et al. (Gasol; Guerrero & Pedrós-Alió, en preparación) permite expresar con un solo valor el grado de microbialidad del sistema.

ECOLOGÍA FUNCIONAL

La producción

Los organismos fototróficos incorporan carbono inorgánico en presencia de luz y lo transforman en compuestos orgánicos. Para las bacterias fototróficas en la laguna Cisó hay publicadas varias estimas puntuales de producción: los valores oscilan entre los 99 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (Guerrero et al., 1985a) a los 70 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (calculado a partir de los datos de Montesinos, 1987). Pedrós-Alió et al. (Pedrós-Alió; García-Cantizano; Gasol & Guerrero, en preparación) presentan valores que oscilan entre 1 y 100 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$. La máxima fijación por parte de las bacterias tiene lugar en la superficie en invierno y por debajo de la oxiclina en verano. En 1982 el máximo de actividad específica fotosintetizadora y de oxidación de sulfhídrico se encontraban entre 1,75 y 2 m (2,7 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mgPF}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ y 13,3 $\mu\text{mol H}_2\text{S}\cdot\text{mgPF}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$). Para considerar toda la fijación de carbono de la laguna deben considerarse también los organismos fototróficos oxigénicos (sobre todo *Cryptomonas*) y

los organismos quimiolitotoautótrofos —que oxidan sulfhídrico sin luz— (García-Cantizano et al., 1986). Pedrós-Alió et al., han observado que la fijación quimiolitotoautotrófica explica aproximadamente el 60% de la fijación durante la holomixis, y el 50% durante la estratificación. Este último valor significa una incorporación máxima de $50 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, sin que se observe un patrón vertical claro. En cambio la fijación oxigénica representa aproximadamente el 1% del total en invierno, y el 20% en verano (con un máximo de $60 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ en la zona de acumulación de *Cryptomonas*). En verano, *Cryptomonas* puede aportar el 63% de la fijación total de carbono en la laguna, aunque sus valores oscilan entre el 20 y el 40% (García-Cantizano, 1988; Gasol, 1988). La fijación por parte de las bacterias fototróficas representa el 33% de la fijación total en invierno, y el 21% de la fijación en verano. De todos los valores se deduce para la laguna una incorporación anual de $204 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$, 35% del cual se da en la holomixis, y el 65% restante durante la estratificación. Este valor es cercano al calculado por Montesinos y Esteve (1984), 250 gC , para otras fechas (1977-1979).

La actividad fototrófica de todos estos organismos tiene como consecuencia la oxidación biológica del sulfhídrico hipolimnético en un porcentaje muy elevado. Abellà (1980) estimó, a partir de los resultados de los experimentos de incorporación de carbono, una tasa de oxidación de $432 \text{ mmol H}_2\text{S}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Guerrero et al. (1985a) mediante medidas indirectas estimaron un valor de 276 mmols. Brugada y Montesinos (1986) por otra parte, estudiaron con detalle la laguna del Vilar, donde obtuvieron unos valores parecidos (421 mmols). En este último trabajo se estimó que un 57% de la oxidación era producto de la actividad fotosintética de *Cryptomonas* (por la producción de oxígeno que reacciona con el sulfhídrico), mientras que un 47% lo era de la actividad de *Chromatium* (utilización directa de sulfhídrico como fuente de poder reductor). El 4% restante era consecuencia de la actividad no fototrófica. Si bien cabe suponer unos valores de oxidación de sulfhídrico parecidos para la laguna Cisó, sorprende la baja contribución de las bacterias quimiolitotoautotróficas, que en Cisó contribuyen considerablemente a la fijación de carbono.

Los procesos de oxidación o producción de oxígeno y sulfhídrico en la termoclina se reflejan en los perfiles verticales de ambos gases, de modo que a lo largo de un ciclo diario puede estimarse la actividad y la tasa de respiración según sean estos perfiles, y según se halle la interfase entre ambos gases. Massana et al. (este volumen) han modelado el comportamiento de los dos gases y han llegado a algunas conclusiones sobre los procesos físicos de difusión de los gases. Asimismo estos autores han estimado una tasa de respiración elevada para las poblaciones metalimnéticas.

Depredación

De los procesos de transferencia de materia entre distintas poblaciones (depredación) no tenemos prácticamente datos. Pedrós-Alió et al. (1987) han estimado el efecto potencial de *Coleps* y de *Anuraeopsis* sobre *Cryptomonas*, a partir de datos

bibliográficos, y han encontrado valores que sugieren un impacto poco importante sobre el protista. En todo caso una acumulación tan grande de organismos fototróficos (cromatiáceas y *Cryptomonas*) debe tener asociada algún depredador que la explote. *Coleps* es conocido como depredador algal y los rotíferos son depredadores de *Cryptomonas* y de bacterias fototróficas. Por otro lado algunos flagelados metalimnéticos se alimentan de bacterias y simultáneamente mantienen un metabolismo fototrófico. Para discernir estos aspectos de la biología de la laguna son necesarios experimentos de autoradiografía y de incorporación de partículas marcadas.

Mención aparte merece el descubrimiento de varias bacterias depredadoras de cromatiáceas en la laguna Cisó: *Vampirococcus* y *Daptobacter* (Esteve et al., 1983; Guerrero et al., 1986, 1987b). *Vampirococcus* es un organismo no aislado hasta el momento en cultivo puro y que depreda *Chromatium* uniéndose a su membrana externa y «absorbiendo» su contenido. Fue detectado en 1980 en muestras de *Chromatium* analizadas por microscopía electrónica (Esteve et al., 1983). En el Cisó se siguieron el número de células adheridas a *Chromatium* y se pudo comprobar que aumentaban a medida que disminuía el número de *Chromatium* (10^2 céls.mL⁻¹ en junio, 10^4 en diciembre y 10^5 en febrero de 1979). *Daptobacter* se descubrió hacia 1985 en muestras de *Chromatium* sedimentadas. En ellas se detectaban unas calvas que resultaron ser obra de un bacilo que penetraba las células de *Chromatium* y las degradaba (Guerrero et al., 1986). *Daptobacter* es un organismo facultativo que puede crecer como depredador o como osmotrofo.

El número de depredadores en la laguna se ha seguido mediante dos técnicas: recuento total de las células adheridas a *Chromatium* tal y como se observan por SEM (microscopía electrónica de barrido) o por epifluorescencia (técnicas en las que resulta imposible diferenciar ambos depredadores y además se puede considerar predador cualquier célula en contacto con una cromatiácea), y recuento de viables: recuento de calvas que aparecen en un filtrado de un cultivo de una cromatiácea y de la muestra (Gaju, 1987).

En 1982, y por epifluorescencia, se encontraron entre un 2 y un 45% de células infectadas con 1.4-3.26 células adheridas por cromatiácea (Guerrero et al., 1986). En el período 1985-1986, por SEM, se encontraron entre un 60 y un 95% de las células de *Chromatium* atacadas, con un número de células adheridas por cromatiácea variable entre 1 y 2.5, y con un máximo por debajo del pico de bacterias fototróficas. El recuento de viables da valores muy por debajo, ya que se obtienen entre 100 y 4800 unidades formadoras de calvas por litro, con un máximo a las mismas profundidades.

El impacto de estos depredadores sobre las cromatiáceas no puede ser evaluado todavía con los datos de que se dispone. Es necesario desarrollar otros métodos de análisis para poder interpretar el significado ecológico de las poblaciones del depredador.

LAS POBLACIONES DE CROMATIÁCEAS

La organización vertical y el ciclo diario en las bacterias fototróficas

Cuando las bacterias fototróficas están creciendo en un gradiente de luz y sulfhídrico forman una capa que puede dividirse en diferentes zonas en función del metabolismo y del estado de las células: la parte superior, con la mayor presencia posible de luz y donde se encuentra la máxima actividad específica (cima o «top»); otra parte donde se encuentra la máxima concentración celular (máximo o «peak»); y una última, compuesta por todas las células que se encuentran por debajo (fondo o «bottom»), células mayoritariamente inactivas. En la laguna Cisó se han encontrado distintos aspectos que varían en función de cuál sea la parte de la capa de que se trate. Así, las células en la cima están limitadas por el sulfhídrico (Guerrero et al., 1985a). Estas células tienen la máxima actividad fotosintética específica y también los contenidos máximos de bacterioclorofila, azufre y glucógeno. Asimismo son las células con mayor viabilidad (van Gemerden et al., 1985) y también las que presentan un mayor volumen (Montesinos, 1987; Gaju et al., 1989). Cuando estas células se observan por microscopía electrónica de transmisión (TEM) se puede observar gran cantidad de gránulos de azufre y pocas inclusiones de PHB (poli- β -hidroxibutirato) (Esteve, 1981; Esteve et al., 1980; Esteve, Montesinos; Mitchell & Guerrero, en preparación). Son también las células que se dividen activamente (van Gemerden et al., 1985). Las células en el máximo tienen todavía una viabilidad máxima, pero aparecen limitadas por la luz. En mitad del día, ni el sulfhídrico, ni el fosfato, ni el acetato parecen limitar su actividad fotosintética. Los contenidos específicos de sustancias disminuyen con la profundidad, así como el volumen celular. Las células empiezan a acumular PHB y se observan menos inclusiones de azufre. Su tasa de crecimiento es mucho menor que la observada en la cima. Las células de la parte inferior (fondo) poseen mucha menor viabilidad, menores contenidos específicos de polímeros y mucha menor actividad, dado que no les llega ni el 0,01% de la luz incidente. Tienen menor volumen y su crecimiento es nulo. En su ultraestructura desaparecen los gránulos de azufre y en su lugar aparecen gran cantidad de gránulos de PHB, que no pueden ser metabolizados durante el día (van Gemerden et al., 1985). Asimismo, las vesículas fotosintéticas desaparecen, y en su lugar aparecen estructuras tubulares (Esteve, 1981). Los depredadores bacterianos se han encontrado en mayor concentración a medida que aumenta la profundidad (Gaju, 1987). Se interpreta que deben ser considerados como unos organismos oportunistas, que aprovechan las células metabólicamente deterioradas, más que unos depredadores activos sobre bacterias intactas. Seguramente son sólo ecológicamente importantes cuando las condiciones ambientales no son adecuadas para *Chromatium*.

Durante el día se ha observado que las células acumulan azufre y glucógeno como producto de la fotosíntesis. Por la noche estos productos son metabolizados y se produce sulfhídrico y PHB (van Gemerden et al., 1985). Si bien las tasas específicas de fijación de carbono y oxidación de sulfhídrico son mayores en la

cima, en valor absoluto y debido a la mayor concentración de células son mayores en el máximo. Todo ello significa un fuerte crecimiento en la cima, y una tasa mucho menor en el máximo.

Se ha propuesto un modelo dinámico para explicar el desarrollo de las capas de bacterias fototróficas a partir de estos datos (Guerrero et al., 1985a; Montesinos 1987). Durante el desarrollo de *Chromatium*, las células del *top* se cargan con azufre y glucógeno ya que fotosintetizan activamente. Al aumentar su densidad con la acumulación de azufre y glucógeno (Guerrero et al., 1985b) las células sedimentarían lentamente. Al ir las células sedimentando iría disminuyendo la luz de la que disponen, e iría aumentando la concentración de sulfhídrico, con lo cual deberían metabolizar sus reservas energéticas y pasar el glucógeno a PHB. En ausencia de luz y con elevadas concentraciones de sulfhídrico a estas profundidades, el azufre no puede ser oxidado. Esto resulta como una trampa para las bacterias fototróficas que disminuyen su viabilidad y no pueden recuperarse, sedimentando hasta el fondo de la laguna. Al avanzar la primavera y el verano, cada vez más y más células son atrapadas por debajo de la capa de crecimiento, y esto hace que cada vez se encuentren más *Chromatium* (inactivos) en el hipolimnion.

La sedimentación de las células ha sido estudiada mediante trampas de sedimentación, y se ha observado que sólo tiene lugar de forma significativa en determinadas épocas del año. Durante los períodos de mezcla no hay sedimentación, mientras que sí la hay en algunos momentos de los períodos de estratificación. Cuando sedimentan, las bacterias fototróficas lo hacen de acuerdo a lo esperado según la ley de Stokes para una partícula inerte (Pedrós-Alió et al., 1989; Mas; Pedrós-Alió & Guerrero, en preparación).

Formación y desarrollo de la capa bacteriana

A partir de medidas puntuales de incorporación de carbono se han calculado diversos valores para el tiempo de duplicación de las bacterias fototróficas en la laguna Cisó (por ejemplo $0,074 \text{ h}^{-1}$, para las células de la cima en 1981, Montesinos, 1987). Por otra parte, y durante gran parte del año, los cambios de biomasa netos observables son casi nulos, lo cual lleva a la conclusión de que o bien gran parte de la producción se pierde en forma de sedimentación, descomposición, lavado con el flujo de salida, predación, etc. sin que se produzca un crecimiento neto apreciable de la población, o bien el crecimiento bruto de la población en estos períodos es también muy pequeño. Existen datos mencionados anteriormente que apoyan la primera posibilidad. Montesinos (1982) afirma también que el crecimiento neto es sólo el 2% del crecimiento bruto. La Figura 2a muestra cómo los valores totales de bacterioclorofila *a* sólo aumentan en determinadas épocas del año. Cuando se llega a un determinado valor la población se mantiene sin crecer ni decrecer en valor absoluto. Mas et al. (Mas; Pedrós-Alió & Guerrero, en preparación) han calculado las tasas exponenciales de crecimiento neto (cambios de biomasa) y bruto (neto más pérdidas) para las poblaciones de bacterias fototrófi-

cas. Los valores de crecimiento bruto hallados (tasas 0 - 0,06 d⁻¹ para *Chromatium* y 0,001-0,037 para *Amoebobacter*) son comparables a las encontradas mediante las técnicas de incorporación de carbono. Cuando estos valores se corrigen para el fotoperíodo, la temperatura, y el hecho de que sólo una porción de la población está realmente creciendo, las tasas son de 2 a 5 veces inferiores a las tasas máximas halladas en el laboratorio para *Chromatium*, seguramente debido a la limitación por la luz. En conjunto, las bacterias fototróficas en la laguna Cisó parecen mantener una gran biomasa con crecimiento muy lento, sólo apreciable en la cima, gracias a unas tasas de pérdidas lentas durante la estratificación. Durante la holomixis la situación es más dinámica. En ausencia de algas, mucha más luz puede llegar a las bacterias y al ser el flujo de salida del agua elevado, hay una mayor renovación de la biomasa bacteriana. Los valores máximos de tasa de crecimiento (0,5 - 0,8 d⁻¹) se encuentran en esta época del año.

Competencia entre distintas poblaciones

Dado que distintas poblaciones de bacterias fototróficas coexisten en la laguna Cisó, debe establecerse algún tipo de relación negativa entre ellas, pero sin que sea tan fuerte que elimine alguna población. Para crecer necesitan sulfhídrico y luz. Durante el verano, Abellà et al. (1980) demostraron que *Chromatium* se situaba por encima de *Chlorobium* en el gradiente vertical creado por los perfiles de sulfhídrico y luz, gracias a su movilidad y a su capacidad de crecer a bajas concentraciones de sulfhídrico. Por el contrario, *Chlorobium*, adaptado a concentraciones de sulfhídrico mayores, crecía por debajo del pico de *Chromatium* gracias también a que podía adaptar su contenido específico de bacterioclorofila *d* y pigmentos accesorios (isorenierateno y clorobacteno), que absorben a una longitud de onda no filtrada por los *Chromatium*. Además, *Chlorobium* tiene más eficiencia en capturar la luz al tener las vesículas fotosintéticas dispuestas en el exterior de la célula, y tiene también una tasa de mantenimiento energético menor que *Chromatium*. Los contenidos específicos de pigmentos pasaban de 3 a 90 µg Bchl *d*-mgPF⁻¹ y de 0,3 a 30 Unidades Arbitrarias de carotenos-mgPF⁻¹ (Guerrero et al., 1980). Sin embargo, la biomasa de *Chlorobium* estuvo durante 1978 inversamente correlacionada con la de *Chromatium* (Pedrós-Alió et al., 1983), lo cual demuestra que hubo una verdadera competencia por la luz entre estos organismos. Por otro lado, siendo la sensibilidad al sulfhídrico distinta en los dos organismos, en la época de mezcla invernal dominaba uno u otro en función de la cantidad de sulfhídrico existente en el medio (Guerrero & Abellà, 1978).

La calidad de la luz es un factor importante a la hora de determinar qué grupo de clorobiáceas acompaña a *Chromatium* en el Cisó (Montesinos et al., 1983). Dependiendo de la composición de la luz se seleccionan unos u otros organismos según su dotación pigmentaria. Así, en capas profundas de lagos meromícticos dominan los *Chlorobium* marrones gracias a sus pigmentos accesorios que usan eficientemente la luz a esas profundidades. Mientras, los *Chlorobium* verdes dominan en capas más próximas a la superficie. En el Cisó, donde se podía encon-

trar una especie de *Chlorobium* marrón (*C. phaeobacteroides*) y otra verde (*C. limicola*), este último era dominante en verano, cuando la biomasa de *Chromatium* era máxima, siendo sustituido por el marrón en invierno, coincidiendo con la reducción de la biomasa de *Chromatium*. En 1978 el proceso de sustitución entre clorobiáceas empezó en julio, cuando *Chromatium* ya había alcanzado su máxima concentración, y el total de clorobiáceas estaba en el mínimo (Montesinos et al., 1983). Por otra parte, cuanto mayor es la concentración de sulfhídrico, mayor selección hacia los *Chlorobium* marrones, que dominan sobre los verdes, más sensibles al sulfhídrico (Montesinos, 1982).

La presencia de protistas eucarióticos por encima de la capa de crecimiento bacteriano ejerce también un factor de limitación de la producción bacteriana por filtración de la luz, como se observa al comparar la producción en distintos lagos respecto a la presencia por encima de capas algales (Montesinos & Esteve, 1984). Además, la presencia de algas elimina las clorobiáceas verdes y selecciona las marrones por superposición de sus espectros (Montesinos, 1982). Quizá la explicación de la reducción de clorobiáceas observada en la laguna desde 1984 se deba a la cada vez más importante presencia algal (sobre todo *Cryptomonas*) que seleccionan negativamente las clorobiáceas verdes, mientras que el crecimiento de *Chromatium* impediría también el crecimiento de las clorobiáceas marrones. Será necesario conocer el espectro de absorción in vivo de *Cryptomonas* para corroborar esta hipótesis.

Pedrós-Alió et al. (1983, 1984) analizaron los factores determinantes de la presencia de pigmentos y de su selección y biomasa. Estos autores comprobaron que la radiación solar, la temperatura y la biomasa de *Chromatium* eran los factores más importantes para determinar los pigmentos presentes en la laguna Cisó. Así, es curioso observar cómo la biomasa de *Chlorobium* no determina la cantidad de pigmentos presentes, sino que es la biomasa de *Chromatium* la que, como ya hemos visto, determina la cantidad de pigmentos de *Chlorobium*. Temperatura y radiación determinan la biomasa de *Chromatium*, y ésta la biomasa de *Chlorobium*. No hay relación entre concentración de sulfhídrico y biomasa de *Chlorobium*. Pedrós-Alió et al. (1984) consideraron que *Chromatium* seguía una estrategia esteoica, es decir, era un organismo que crecía cuando había poco flujo de salida de la laguna, con concentraciones de sulfhídrico limitadas, pero capaz de moverse hacia la zona donde las concentraciones eran óptimas. Creciendo así, ensombrecía y competía con *Chlorobium* que se adaptaba pasivamente a la luz y al sulfhídrico y se mantenía por debajo de *Chromatium* en concentraciones bajas. Pero cuando alguno de los límites de tolerancia de *Chromatium* era superado (aumento del flujo de salida, aumento de la concentración de sulfhídrico, disminución de la intensidad de luz), *Chlorobium* era capaz de crecer y mantenerse como el organismo dominante de la comunidad de bacterias fototróficas.

LA POBLACIÓN DE *CRYPTOMONAS*Evolución de la capa de *Cryptomonas*

La capa de *Cryptomonas* se forma por encima de la capa bacteriana, donde la concentración de oxígeno es prácticamente cero y hay bajas concentraciones de sulfhídrico. El pico se forma por crecimiento activo de las células en el metalimnion, por crecimiento in situ. Experimentos de laboratorio han determinado que la luz no es el principal factor limitante para *Cryptomonas*, puesto que parece haber una adaptación a intensidades de luz cada vez más bajas a medida que avanza el período de estratificación. En todo caso, la fijación de carbono por *Cryptomonas* está ya saturada a intensidades de luz en torno a $75\text{-}100 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Gasol; Guerrero & Pedrós-Alió, no publicado). En los períodos en los cuales la luz no es limitante, *Cryptomonas* crece muy bien, pero durante una parte del período de estratificación *Cryptomonas* se mantiene en la termoclina a pesar de tener limitación por la luz a estas profundidades. Al añadir fósforo disuelto al medio éste desaparece exponencialmente, cosa que no sucede con el amonio, nitrato o nitrito. Esto demuestra que no hay limitación por nitrógeno en la comunidad metalimnética, y que sí la hay por el fósforo. Sin embargo, el fósforo no es más abundante en el epilimnion o metalimnion que en el epilimnion, sino que aparece a veces en concentraciones elevadas y otras veces es indetectable. Sea el nutriente limitante que sea, parece que para *Cryptomonas* la limitación por este nutriente es más importante que la posible limitación por la luz, dado que aún pudiendo nadar hacia profundidades con más luz, *Cryptomonas* se mantiene en el metalimnion. Durante la noche, *Cryptomonas* se sumerge en la parte inferior del metalimnion y superior del hipolimnion, con concentraciones de sulfhídrico de hasta 0,5 mM (Gasol, 1988; Gasol, Peters, García-Cantizano, Massana, Guerrero & Pedrós-Alió, en preparación).

Utilizando los datos disponibles hasta el momento, puede deducirse el siguiente ciclo anual para la población de *Cryptomonas*: durante el período de mezcla, una pequeña población, estática, permanece viva en la laguna, gracias en parte a su tolerancia a las bajas concentraciones de sulfhídrico. Las células crecen con tiempos de duplicación lentos (20-55 d). La mezcla de las aguas proporciona nutrientes y luz suficiente. La productividad es baja, y la descomposición es el principal factor de pérdida. En primavera, cuando empieza la estratificación, la biomasa aumenta exponencialmente ($T_d = 6\text{-}7$ d) y es entonces cuando las células sedimentan, con una velocidad igual a la teórica según la ley de Stokes. La sedimentación explica entre un 40 y un 60% de las pérdidas en esta época del año. Cuando la estratificación está bien establecida, la velocidad de crecimiento de la población disminuye, y se establece un equilibrio dinámico que se mantiene durante todo el verano. Sólo el 1-2% de la luz que incide en la superficie llega a la capa de *Cryptomonas*. La producción celular se compensa con las pérdidas y los aumentos o disminuciones en biomasa dependen de un balance delicado entre la cantidad de luz que llega a la capa y pérdidas ocasionalmente importantes como

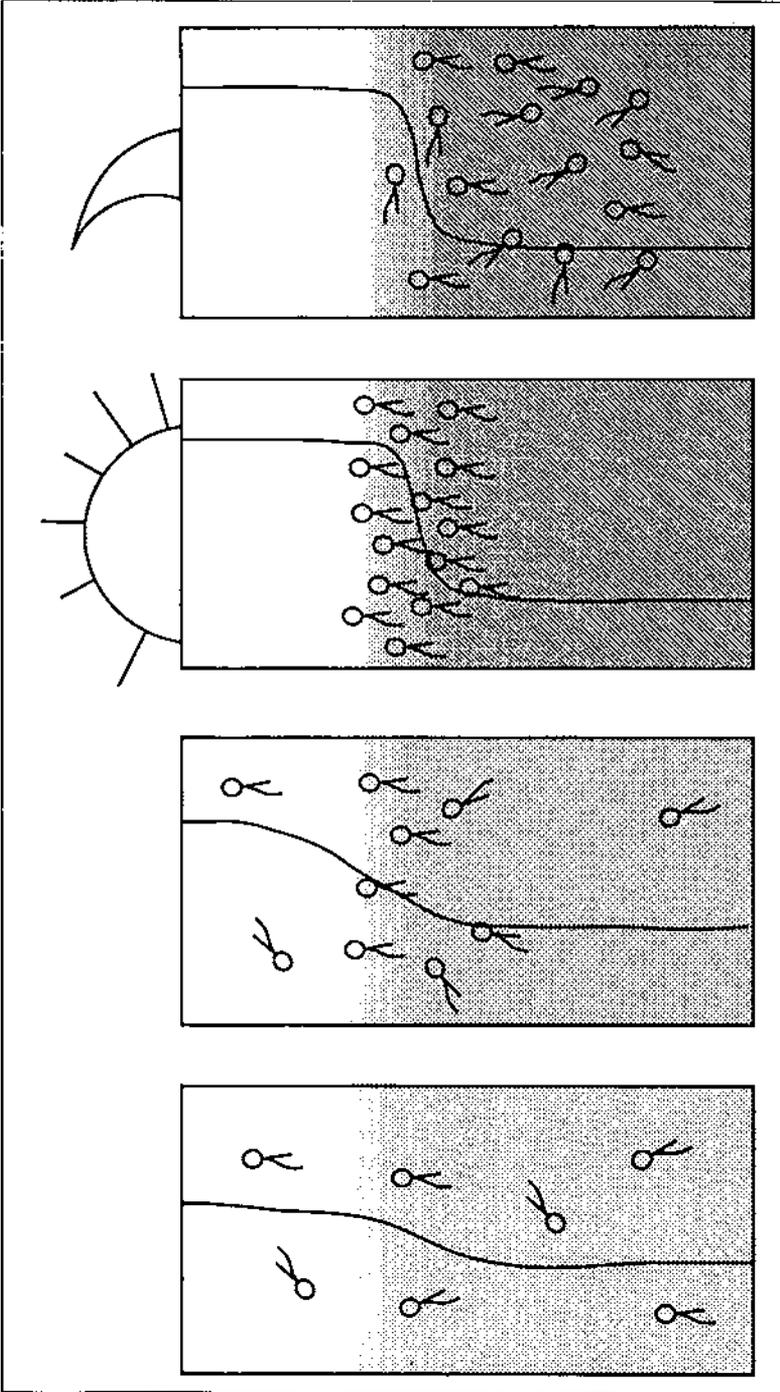


Figura 3. Modelo de la formación del máximo metalimnético de *Cryptomonas phaseolus*, y de su evolución a lo largo de un ciclo diario. La formación del pico es por crecimiento in situ. En el ciclo diario, durante los momentos de insolación *Cryptomonas* se encuentra concentrada en el metalimnion. Por la noche *Cryptomonas* nada hacia la parte superior del hipolimnion.

la depredación. La descomposición continúa a una velocidad constante. Cuando llega la mezcla de otoño, la población vuelve a las condiciones invernales (Pedrós-Alió et al., 1987). Los tiempos de duplicación que se calculan a partir de los cambios de biomasa y de los valores totales de las pérdidas, son del mismo orden de magnitud que los calculados a partir de los datos de incorporación de carbono, aunque un poco inferiores (Pedrós-Alió et al., en preparación).

Ciclo diario de *Cryptomonas*

En experimentos realizados durante 1987 y 1988 se ha observado que prácticamente todos los organismos metalimnéticos de la laguna realizan migraciones verticales de unos 20 cm durante el ciclo diario. La mayor parte de los organismos siguen los movimientos de *Cryptomonas* por encima, excepto por la noche, cuando *Cryptomonas* nada activamente (velocidad de natación: 50-90 $\mu\text{m s}^{-1}$, Mitchell, datos no publicados) por la parte superior del hipolimnion e inferior del metalimnion, zona con concentraciones de sulfhídrico de hasta 0,5 mM. *Cryptomonas* migra unos 40 cm siguiendo el siguiente patrón: unas horas antes de que salga el sol, las células se van acumulando en la parte superior del metalimnion. Cuando el sol sale, se sitúan muy concentradas (Fig. 3) en las profundidades donde la intensidad de luz les resulta idónea. Durante el día las células se están moviendo (velocidad de natación: 115 $\mu\text{m s}^{-1}$) pero la población se mantiene concentrada moviéndose sólo para ajustar su posición respecto a la luz disponible. Al ir poniéndose el sol, *Cryptomonas* se va dispersando hacia la parte inferior del metalimnion, donde se mantiene hasta unas horas antes de que amanezca, cuando empieza otra vez a subir. La Figura 3 ilustra estos movimientos, junto con los procesos de formación del pico que hemos señalado anteriormente. Durante las horas de máxima fotosíntesis *Cryptomonas* acumula almidón, que es consumido durante la noche, mientras se encuentra en aguas anaeróbicas y con sulfhídrico (Gasol, Peters, García-Cantizano, Massana, Guerrero & Pedrós-Alió, en preparación).

CONCLUSIÓN Y PERSPECTIVAS

Durante estos años se ha conseguido recoger abundante información sobre los organismos que habitan la laguna y sobre los procesos en los que se encuentran involucrados. Es necesario cuantificar todos los flujos tróficos entre poblaciones, especialmente las metalimnéticas. Asimismo, se debe dilucidar el papel de los aportes de materia orgánica y nutrientes alóctonos en la dinámica de crecimiento de las distintas poblaciones de organismos fototróficos. Por último sería conveniente estudiar las adaptaciones de los ciliados con bacterias simbiotes y completar la taxonomía de los grupos menos conocidos, especialmente las bacterias no fototróficas. Pero empezamos a tener suficientes conocimientos como para poder analizar las variaciones a largo plazo o la respuesta de la comunidad frente a las perturbaciones. Todos los conocimientos obtenidos hasta el momento constituyen

una sólida base para la adquisición de nueva información. En todo caso, las preguntas a contestar son suficientemente importantes como para que se pueda suponer que el estudio de la laguna Cisó no ha terminado.

Agradecimientos

Este trabajo está dedicado a todos aquéllos que han participado momentánea o regularmente en el estudio de la laguna Cisó, ya que es el resumen de su trabajo a lo largo de todo este tiempo. Debe agradecerse su colaboración no sólo a los que aparecen citados en la bibliografía, sino también a todos aquéllos, amigos, estudiantes e investigadores de otros centros, que han participado en los muestreos. Un agradecimiento especial a Núria Gaju, Josefina García-Cantizano y Francesc Peters por la revisión del trabajo.

Bibliografía

- ABELLÀ, C. (1980). Dinámica poblacional comparada de bacterias fotosintéticas planctónicas. Tesis Doctoral. UAB, 395 pp.
- ABELLÀ, C.; MONTESINOS, E. & GUERRERO, R. (1980). Field studies on the competition between purple and green sulfur bacteria for available light. pp. 173-181. En: M. Dokulil, H. Metz y D. Jewson (eds.) Shallow lakes. Contribution to their limnology. Developments in Hydrobiology, vol 3. Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague.
- ABELLÀ, C.; YLLA, J. & MONTESINOS, E. (1986) Dissimilatory sulfate-reducing activity in lakes of Banyoles karstic area (Girona). *Scient. Gerund.*, 12: 49-57
- ALFONSO, M. T. & MIRACLE, R. M. (1985). Variación temporal de las poblaciones zooplánctónicas de la laguna anóxica del Cisó (Girona). Resúmenes del 3^{er} Congreso de la Asociación Española de Limnología: 85-86.
- ALFONSO, M. T.; MIRACLE, M. R. & SERRA, M. (1987). Análisis estadístico de las comunidades zooplánctónicas de una cubeta meromítica y de una laguna anóxica del sistema cárstico de Banyoles. Act. IV Cong. Esp. Limnol. (Sevilla): 116-122.
- BRUGADA, D. & MONTESINOS, E. (1987). Función detoxificadora de sulfhídrico de la comunidad fototrófica de la laguna del Vilar (Banyoles). Actas IV Cong. Esp. Limnol. (Sevilla): 95-104.
- DYER, B. D.; GAJU, N.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; ESTEVE, I. & GUERRERO, R. (1986). Ciliates from a freshwater sulfuretum. *BioSystems*, 19: 127-135.
- ESTEVE, I. (1981). Influencia del gradiente de luz en la fisiología de las bacterias fototróficas del azufre. Respuesta ultraestructural. Actas del primer Congreso Español de Limnología, pp. 139-146.
- ESTEVE, I.; GUERRERO, R.; MONTESINOS, E. & ABELLÀ, C. (1983). Electron microscopy study of the interaction of epibiontic bacteria with *Chromatium minus* in natural habitats. *Microb. Ecol.*, 9: 57-64
- ESTEVE, I.; MIR, J.; GAJU, N.; MCKHANN, H. & MARGULIS, L. (1989). Green endosymbiont of *Coleps* from Lake Cisó identified as *Chlorella vulgaris*. Symbiosis, en prensa.
- FENCHEL, T.; PERRY, T. & THANE, A. (1977). Anaerobiosis and symbiosis with bacteria in free-living ciliates. *J. Protozool.*, 24: 154-163.
- GAJU, N. (1987). Estudios ecológicos de microorganismos depredadores de Chromatiaceae. Caracterización morfológica y fisiológica de *Daptobacter*. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 242 pp.

- GAJU, N.; GUERRERO, R. & PEDRÓS-ALIÓ, C. (en prensa). Measurement of cell volumes of phototrophic bacteria in pure cultures and natural samples: phase contrast, epifluorescence and particle sizing. *FEMS Microbiol. Ecol.*
- GARCIA-CANTIZANO, J. (1988). Fraccionamiento de la productividad primaria en un ecosistema microbiano: fotosíntesis oxigénica, fotosíntesis anoxigénica y fijación a oscuras. Trabajo de 3^{er} ciclo. Dpto. Genética y Microbiología. UAB.
- GARCÍA-CANTIZANO, J.; GASOL, J. M. & PEDRÓS-ALIÓ, C. (1987). Producción primaria por fototrofia y por quimiotrofia en la laguna de Cisó. *Actas IV Cong. Esp. Limnología (Sevilla)*: 75-84.
- GARCÍA-GIL, J.; BRUNET, R.C.; MONTESINOS, E. & ABELLÀ, C.A. (1985). Estudi comparatiu de l'evolució de la morfometria dels estanyols de la Riera Castellana (Banyoles): Estanyol Nou, Cisó i brollador. *Scient. Gerund.*, 11: 81-90.
- GASOL, J. M. (1988). Ecologia microbiana a l'Estanyol d'en Cisó. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 282 pp.
- GUERRERO, R. & ABELLÀ, C. (1978). Dinámica espacio-temporal de las poblaciones bacterianas fotosintéticas en una laguna anaerobia de aguas sulfurosas. *Oecol. Aquat.*, 3: 193-205.
- GUERRERO, R.; MONTESINOS, E.; ESTEVE, I. & ABELLÀ, C. (1980). Physiological adaptation and growth of purple and green sulphur bacteria in a meromictic lake (Vilà) as compared to a holomictic lake (Cisó). En: M. Dokulil, H. Metz y D. Jewson (eds.). *Shallow Lakes. Contribution to their limnology. Developmentals in Hydrobiology*, 3: 161-171. Dr. W. Junk by Publishers, The Hague.
- GUERRERO, R.; MONTESINOS, E.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; ESTEVE, I.; MAS, J.; VAN GEMERDEN, H.; HOPMAN, P.A.G. & BAKKER, J. F. (1985a). Phototrophic sulfur bacteria in two Spanish lakes: Vertical distribution and limiting factors. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 919-931.
- GUERRERO, R.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; SCHMIDT, T. M. & MAS, J. (1985b). A survey of buoyant density of microorganisms in pure culture and natural samples. *Microbiologia SEM*, 1: 53-65.
- GUERRERO, R.; ESTEVE, I.; MAS, J.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; CHASE, D. & MARGULIS, L. (1986). Predatory prokaryotes: Predation and primary consumption evolved in bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 83: 2138-2142.
- GUERRERO, R.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; ESTEVE, I. & MAS, J. (1987a). Communities of phototrophic sulfur bacteria in lakes of the Spanish Mediterranean region. *Acta Acad. Aboensis Ser. B*, 47: 125-151.
- GUERRERO, R.; ESTEVE, I.; PEDRÓS-ALIÓ, C. & GAJU, N. (1987b). Predatory bacteria in prokaryotic communities. The earliest trophic relationships. *Ann. New York Acad. Sci.*, 503: 238-250.
- GUERRERO, R. & MAS, J. (1989). Multilayered microbial communities in aquatic ecosystems: growth and loss factors. En: Y. Cohen y E. Rosenberg (eds.). *Microbial Mats: Physiological ecology of benthic microbial communities*. ASM, Washington D. C. pp. 37-51.
- HECKY, R. E. & KLING, H.J. (1981). The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika. Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 548-564.
- ILMAVIRTA, V. (1988). Phytoflagellates and their ecology in Finnish brown-water lakes. *Hydrobiologia*, 161: 255-270.
- MAS, J. (1982). Sucesión de bacterias planctónicas en un sistema anaeróbico de baja diversidad. Tesina de Licenciatura. UAB. 115 pp.
- MASSANA, R.; GASOL, J. M. & JOU, D. Aproximación a los procesos de producción y con-

- sumo de oxígeno y sulfhídrico en una redoxclina según la modelación de sus perfiles en un ciclo diario (este volumen).
- MONTESINOS, E. (1982). *Ecofisiología de la fotosíntesis bacteriana*. Tesis Doctoral. UAB. 295 pp.
- MONTESINOS, E. (1987). Change in size of *Chromatium minus* cells in relation to growth rate, sulfur content, and photosynthetic activity: A comparison of pure cultures and field populations. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 864-871.
- MONTESINOS, E. & ESTEVE, I. (1984). Effect of algal shading on the net growth and production of phototrophic sulfur bacteria in lakes of the Banyoles karstic area. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1102-1105.
- MONTESINOS, E.; GUERRERO, R.; ABELLÀ, C. & ESTEVE, I. (1983). Ecology and physiology of the competition for light between *Chlorobium limicola* and *Chlorobium phaeobacteroides* in natural habitats. *Appl. Environ. Microbiol.*, 46: 1007-1016.
- PEDRÓS-ALIÓ, C.; MONTESINOS, E. & GUERRERO, R. (1983). Factors determining annual changes in bacterial photosynthetic pigments in holomictic Lake Cisó, Spain. *Appl. Environ. Microbiol.*, 46: 999-1006.
- PEDRÓS-ALIÓ, C.; ABELLÀ, C. & GUERRERO, R. (1984). Influence of solar radiation, water flux and competition on biomass of phototrophic bacteria in Lake Cisó, Spain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1097-1101.
- PEDRÓS-ALIÓ, C.; GASOL, J. M. & GUERRERO, R. (1986). Microbial ecology of sulfurous lake Cisó, pp. 638-643. En: F. Megusar y M. Gantar (eds). *Perspectives in Microbial Ecology*. Slovenian Soc. Microbiol, Ljubjana, Yugoslavia.
- PEDRÓS-ALIÓ, C.; GASOL, J. M. & GUERRERO, R. (1987). On the ecology of a *Cryptomonas phaseolus* population forming a metalimnetic bloom in Lake Cisó, Spain: Annual distribution and loss factors. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 285-298.
- PEDRÓS-ALIÓ, C.; MAS, J.; GASOL, J. M. & GUERRERO, R. (en prensa). Sinking speeds of free-living phototrophic bacteria determined with covered and uncovered traps. *J. Plank. Res.*
- PORTER, K.G.; SHERR, E.B.; SHERR, B.F.; PACE, M.L. & SANDERS, R.W. (1985). Protozoa in planktonic food webs. *J. Protozool.*, 32: 409.
- ROGET, E. & CASAMITJANA, X. (1987) Cálculo de los caudales de entrada de agua por las cubetas del lago de Banyoles. *Actas IV Congr. Esp. Limnol.* (Sevilla): 39-46.
- SANZ, M. (1986). Origen i funcionament de les aigües freàtiques de la comarca de Banyoles. *Prim. Jorn. Estany Banyoles*: 21-26.
- TURET, J. (1981). Colonització i dinàmica poblacional de bacteris fotosintètics en un estanyol de nova formació a la zona càrstica de Banyoles. Tesina de Llicenciatura. UAB, 139 pp.
- VAN GEMERDEN, H.; MONTESINOS, E.; MAS, J. & GUERRERO, R. (1985). Diel cycle of metabolism of phototrophic sulfur bacteria in Lake Cisó (Spain). *Limnol. Oceanogr.*, 30: 932-943
- WETZEL, R. G. (1975). *Limnology*. W. B. Sanders & Co. Philadelphia.
- YLLA, J. (1981). Activitat reductora de sulfat en els sediments anaeròbics de la zona càrstica de Banyoles. Tesina de Llicenciatura. Universitat Autònoma de Barcelona. 194 pp.