

APROXIMACIÓN A LOS PROCESOS DE PRODUCCIÓN Y CONSUMO DE OXÍGENO Y SULFHÍDRICO EN UNA REDOXCLINA SEGÚN LA MODELACIÓN DE SUS PERFILES EN UN CICLO DIARIO

R. Massana¹, J.M. Gasol¹ & D. Jou²

1. Departament de Genètica i Microbiologia.

2. Departament de Física. Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona).

RESUM

Hem modelat els perfils d'oxigen i sulfhídric en un metalimnion, sense organismes (model físic), i amb organismes (model biològic). Hem aplicat aquests models a l'estanyol d'en Cisó en un cicle dia-nit. S'han comparat els perfils teòrics amb els perfils experimentals. A partir del model físic es pot obtenir una descripció qualitativa de l'activitat, mentre que a partir del model biològic podem relacionar les concentracions observades amb un valor determinat de l'activitat biològica o del coeficient de difusió molecular. De la comparació es dedueix que en el metalimnion hi ha d'haver microturbulència, o bé que la respiració ha de ser pràcticament equivalent a la producció primària, o bé una combinació d'ambdós factors.

RESUMEN

En este trabajo se han modelado los perfiles de oxígeno y sulfhídrico en un metalimnion, sin organismos (modelo físico), y con organismos (modelo biológico). Estos modelos se aplicaron en la laguna Cisó a lo largo de un ciclo día-noche en el cual se compararon los perfiles teóricos con los experimentales. A partir del modelo físico se puede llegar a una descripción cualitativa de la actividad. A partir del modelo biológico se pueden relacionar las concentraciones observadas con un determinado valor de la actividad biológica o del coeficiente de difusión molecular. De los resultados observados se deduce que en el metalimnion o bien existen microturbulencias o la respiración debe ser equivalente a la producción primaria, o bien una combinación de ambos factores.

ABSTRACT

Oxygen and sulfide profiles in a metalimnion have been modeled without organisms (physical model) and with organisms (biological model). These models have been tested in Lake Cisó during a diel cycle. Theoretical profiles have been compared with actual profiles. From the physical model we have obtained a qualitative description of activity. From the biological model we could relate the observed gas concentrations to a determined activity value, or to a given molecular diffusion coefficient. When comparing both profiles we must deduce metalimnetic microturbulences, respiration that is fairly high as compared to primary production, or both factors.

Key words: activity, gas diffusion, Lake Cisó, metalimnion, microturbulence, oxygen, respiration, stratification, sulfide.

INTRODUCCIÓN

La termoclina supone una barrera de densidad entre el epilimnion y el hipolimnion que impide la mezcla de las aguas. En la laguna Cisó coincide con una redoxclina, formada por una oxiclina (gradiente de la concentración de oxígeno), y una sulfidoclina (gradiente de la concentración de sulfhídrico). En el metalimnion las poblaciones se distribuyen de forma estratificada. Las actividades de producción y/o consumo de oxígeno y sulfhídrico de los organismos quedan reflejadas en los perfiles de estos dos gases, precisamente debido a esa estabilidad por la que no se mezclan las aguas. Sin estas actividades, los perfiles vendrían determinados sólo por la difusión (del oxígeno desde el epilimnion y del sulfhídrico desde el hipolimnion), y por la reacción química espontánea que se produce cuando ambos gases entran en contacto.

Hay cinco tipos principales de poblaciones cuya actividad puede modificar dichos perfiles. En la región aeróbica, organismos fototróficos oxigénicos, que producen oxígeno y organismos respiradores, que consumen oxígeno. En la región anaeróbica, organismos respiradores de sulfato, que producen sulfhídrico y organismos fototróficos anoxigénicos, que consumen sulfhídrico. En la interfase O_2 - H_2S , organismos quimiolitotróficos del azufre, que consumen ambos gases.

El objetivo de nuestro trabajo es establecer un modelo de los perfiles de oxígeno y sulfhídrico en una oxiclina y en una sulfidoclina. Lo haremos a dos niveles: considerando la ausencia de organismos (modelo físico), y considerando la presencia de organismos (modelo biológico).

Finalmente, comprobaremos si los perfiles modelados teóricamente coinciden con los obtenidos experimentalmente durante un ciclo diario en la laguna Cisó. Este estudio es viable gracias a la alta resolución de los perfiles estudiados, en los que fue posible discriminar cada 3 centímetros a lo largo de una columna de agua metalimnética de 1 metro.

El trabajo tiene un importante punto de referencia en los estudios de tapetes microbianos con microelectrodos (Jørgensen et al., 1983; Revsbech et al., 1986). Aunque ésta sea una comunidad bentónica y la de la laguna Cisó sea planctónica, la estructura de la comunidad y los procesos que se dan son análogos y comparables (Guerrero & Mas, 1989).

MATERIAL Y MÉTODOS

El modelo se ha construido a partir de los datos obtenidos en la laguna Cisó, pequeño lago sulfuroso situado en la región cárstica de Banyoles (Girona) (Guerrero et al., 1985).

Durante el experimento se siguieron los perfiles de oxígeno y sulfhídrico a lo largo de un ciclo día-noche realizado entre los días 28 y 29 de julio de 1987. Una vez determinada la profundidad del metalimnion según el perfil térmico, se tomaron muestras con un muestreador laminar fino entre las profundidades de 110 y

210 cm, cada 4 horas, para determinar la concentración de oxígeno y sulfhídrico (Gasol et al., en prep.). Se tomaron 33 muestras cada vez, con una separación de 3 cm entre ellas.

La temperatura se midió con el termosensor del conductivímetro YSI, 33 STC (Yellow Springs Instruments). El oxígeno se midió según el método Winkler. El sulfhídrico se midió como ión sulfuro, según el potencial eléctrico de la disolución medido con un electrodo de plata y otro de referencia unido a un milivoltímetro digital CED-VERST.

Los organismos procarióticos se contaron por epifluorescencia a partir de muestras fijadas previamente con formol, siguiendo el método de Zimmermann y Meyer-Reil (1974). Los recuentos de organismos eucarióticos se realizaron con microscopio invertido a partir de muestras fijadas con lugol según el método clásico de Utermöhl (1958). Los métodos se han descrito ampliamente con anterioridad en Guerrero et al. (1985) y Pedrós-Alió et al. (1987).

Los valores de fijación de ^{14}C se han extraído de García-Cantizano et al., (1986), García-Cantizano (1988) y Pedrós-Alió et al. (en prep.).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Resultados de campo

La Fig. 1a muestra los perfiles de temperatura a las diferentes horas de muestreo. La temperatura del epilimnion varía un poco durante el ciclo: se calienta la parte superficial en las horas de luz, y vuelve al valor original durante la noche. En el metalimnion la temperatura permanece constante. La termoclina se establece entre 1 y 3 metros, con un gradiente térmico muy potente de $4^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$. La Fig. 1b presenta los perfiles de oxígeno y sulfhídrico entre 110 y 210 cm a las diferentes horas de muestreo. Los valores de oxígeno epilimnéticos son bajos, bastante lejos de la saturación. La mezcla epilimnética en la laguna Cisó debe ser reducida debido a su pequeño tamaño, a estar bien protegida del viento por una espesa cobertura vegetal y también debido a que durante las horas del mediodía se forma una termoclina secundaria.

Los recuentos celulares revelan que el metalimnion contiene las poblaciones descritas en años anteriores (Gasol et al., en prep.). En la Fig. 2 mostramos el perfil de los principales organismos a las 18:20h del 28 de julio (perfil que analizaremos con más detalle). Comparando las Fig. 1b y 2 puede observarse la marcada estratificación de las distintas poblaciones en relación a los gradientes de oxígeno y sulfhídrico.

Modelo físico

En este apartado se obtendrán los perfiles de oxígeno y sulfhídrico que se darían en un metalimnion sin actividad biológica.

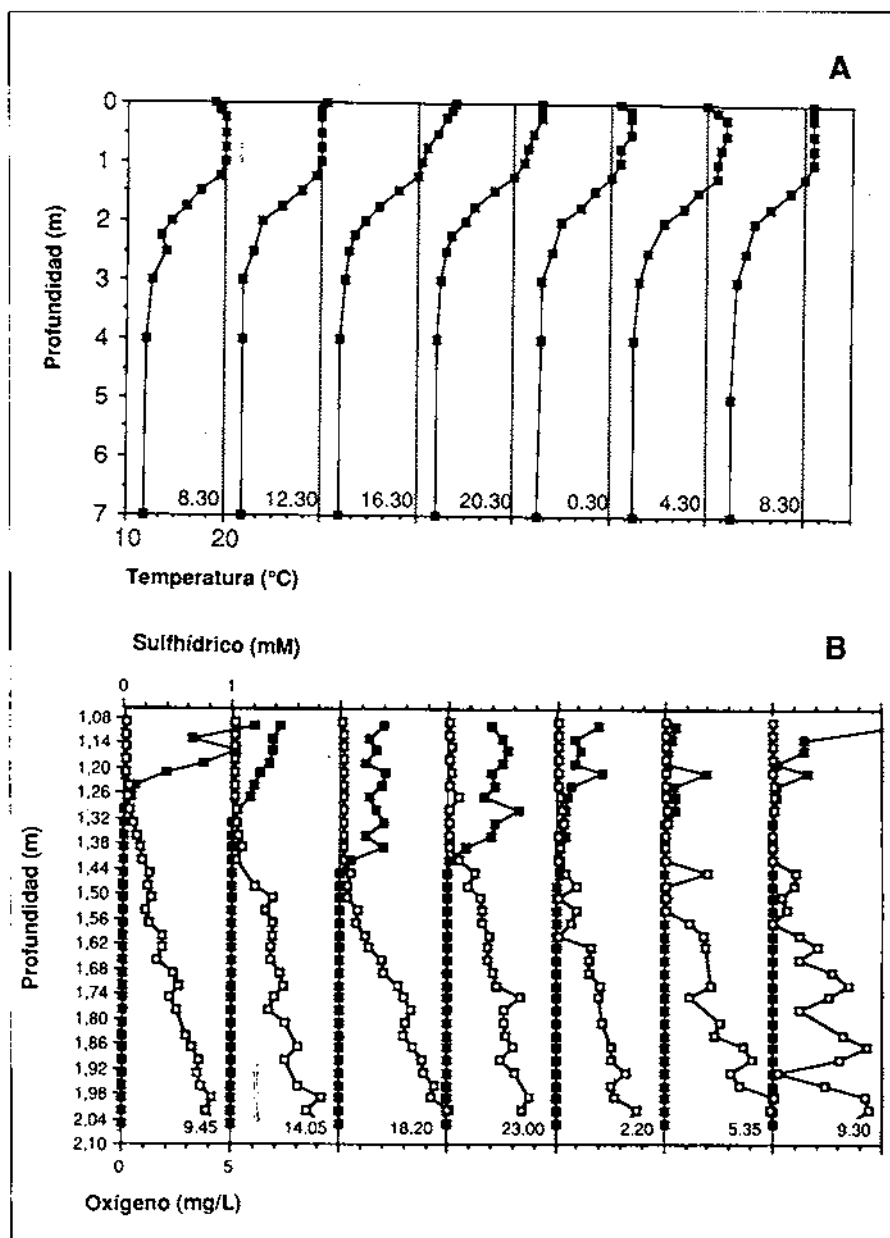


Figura 1. A) Evolución del perfil térmico a lo largo del ciclo día noche del 28-29 de julio del 1987. B) Evolución de los perfiles de oxígeno (símbolos negros) y sulfhídrico (símbolos blancos) entre 1.10 y 2.10 metros de profundidad a lo largo del ciclo día noche del 28-29 de julio del 1987. Se indica la hora en que se tomaron las muestras (hora solar más dos horas).

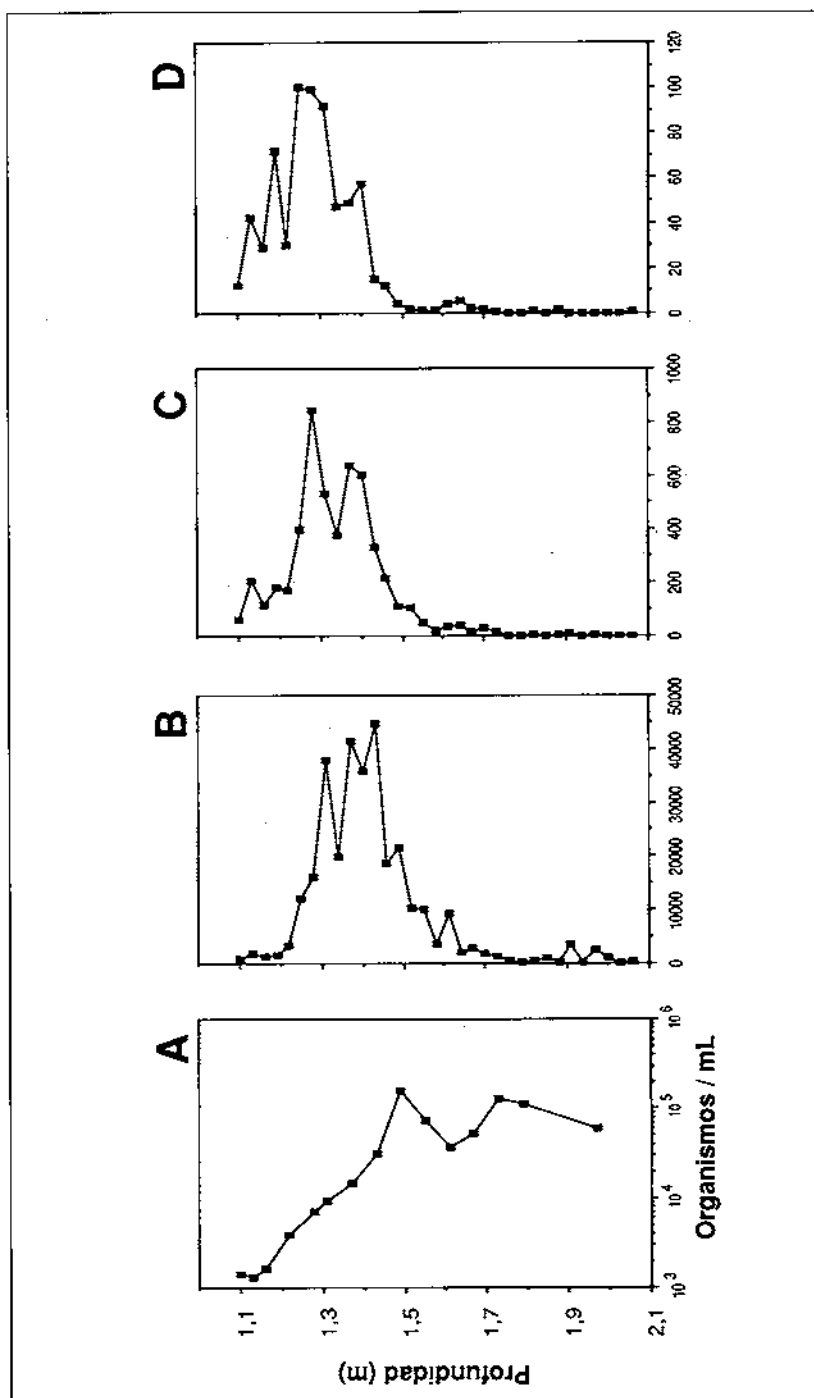
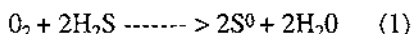


Figura 2. Distribución entre 1.10 y 2.10 metros de profundidad de los principales organismos en el muestreo de las 18:20h del 28 de julio. A. *Chromatium*, B. *Cryptomonas phaseolus*, C. *Coleps hirrus*, D. *Anuraeopsis fissa*.

Partimos de un metalimnion totalmente estable y sin organismos. Hay una entrada constante de oxígeno a través del plano superior y una entrada también constante de sulfhídrico a través del plano inferior. Ambos gases difunden hasta que reaccionan espontáneamente cuando se encuentran (esta situación está esquematizada en la Fig. 3). El sulfhídrico se oxida hasta azufre elemental:



La variación de la concentración de oxígeno dependerá de la difusión (según la segunda ley de Fick) y de la reacción espontánea con el sulfhídrico:

$$\nabla F(\delta_{\text{O}_2}, \delta t) = D_0 \nabla F(\delta^2 \text{O}_2, \delta z^2) - K \text{O}_z \text{S}_z^2 \quad (2)$$

Donde t es el tiempo, z es la profundidad ($z=0$ en el plano superior del metalimnion), O_z es la concentración de oxígeno, S_z es la concentración de sulfhídrico, D_0 el coeficiente de difusión del oxígeno y K la constante cinética de la reacción (1).

En el modelo físico asumiremos que nos encontramos en el estado estacionario: no hay variación de la concentración respecto al tiempo. En la realidad se puede detectar coexistencia, aunque siempre en una zona muy estrecha. Sin embargo, simplificaremos asumiendo que la oxidación química del sulfhídrico es

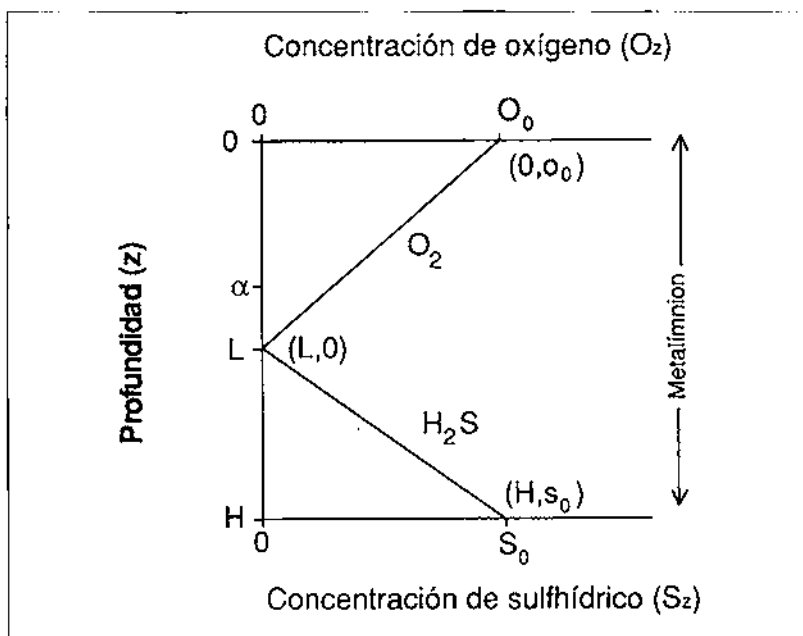


Figura 3. Nomenclatura de los parámetros del metalimnion según los que basamos el desarrollo matemático.

instantánea. Esto implica que no hay coexistencia entre los dos gases, y que toda la reacción se da en un solo plano, a profundidad L , en el cual se cumple: para $z > L$, $o_z = 0$; para $z < L$, $s_z = 0$; y para $z = L$, $o_z = s_z = 0$.

Con estas simplificaciones, la fórmula (2) se reduce a:

$$D_o \nabla^2 (\delta^2 o_z, \delta z^2) = 0 \quad (3)$$

Integrando:

$$o_z = o_0 - \nabla^2 (o_0, L) z \quad (4)$$

donde o_0 es la concentración (constante) de oxígeno en el plano superior del metalimnion.

Podemos hacer el mismo proceso para el sulfhídrico:

$$s_z = s_0 - \nabla^2 (s_0, H-L) (H-z) \quad (5)$$

donde s_0 es la concentración (constante) de sulfhídrico en el plano inferior del metalimnion, y H es la anchura del metalimnion.

Para aplicar las ecuaciones (4 y 5) y determinar el perfil de la concentración debemos encontrar la profundidad de la interfase (L). Según la estequiometría de la reacción química, en la profundidad L , el flujo de sulfhídrico será el doble del de oxígeno:

$$2.J_{o(L)} = -J_{s(L)} \quad (6)$$

Los flujos se determinan por la primera ley de Fick:

$$J_{o(L)} = D_o \nabla^2 (o_0, L) \quad (7)$$

$$J_{s(L)} = -D_s \nabla^2 (s_0, H-L) \quad (8)$$

Sustituyendo los flujos hallados en (7 y 8) en la ecuación (6) y despejando L :

$$L = \nabla^2 (H o_0, \nabla^2 (D_s, 2D_o) s_0 + o_0) \quad (9)$$

donde D_s es el coeficiente de difusión del sulfhídrico.

De las ecuaciones (4 y 5) se deduce que, en un metalimnion sin vida, la concentración de oxígeno decrece proporcionalmente desde la concentración o_0 (en el plano superior) hasta la interfase, donde aparece el sulfhídrico, el cual aumenta proporcionalmente hasta la concentración s_0 (en el plano inferior) (Fig. 4A). Nelson et al. (1986) reprodujeron artificialmente estos perfiles en un tubo con agar blando y obtuvieron dos rectas, salvo en la estrecha zona de coexistencia.

Modelo biológico

En la ecuación (2) se puede introducir un término de actividad biológica, $A_{(z,t)}$: variación de la concentración por unidad de tiempo. En la región aeróbica, para el oxígeno, A_o es el resultado de la producción fotosintética menos el consumo por respiración. En la región anaeróbica, para el sulfhídrico, A_s se debe a la produc-

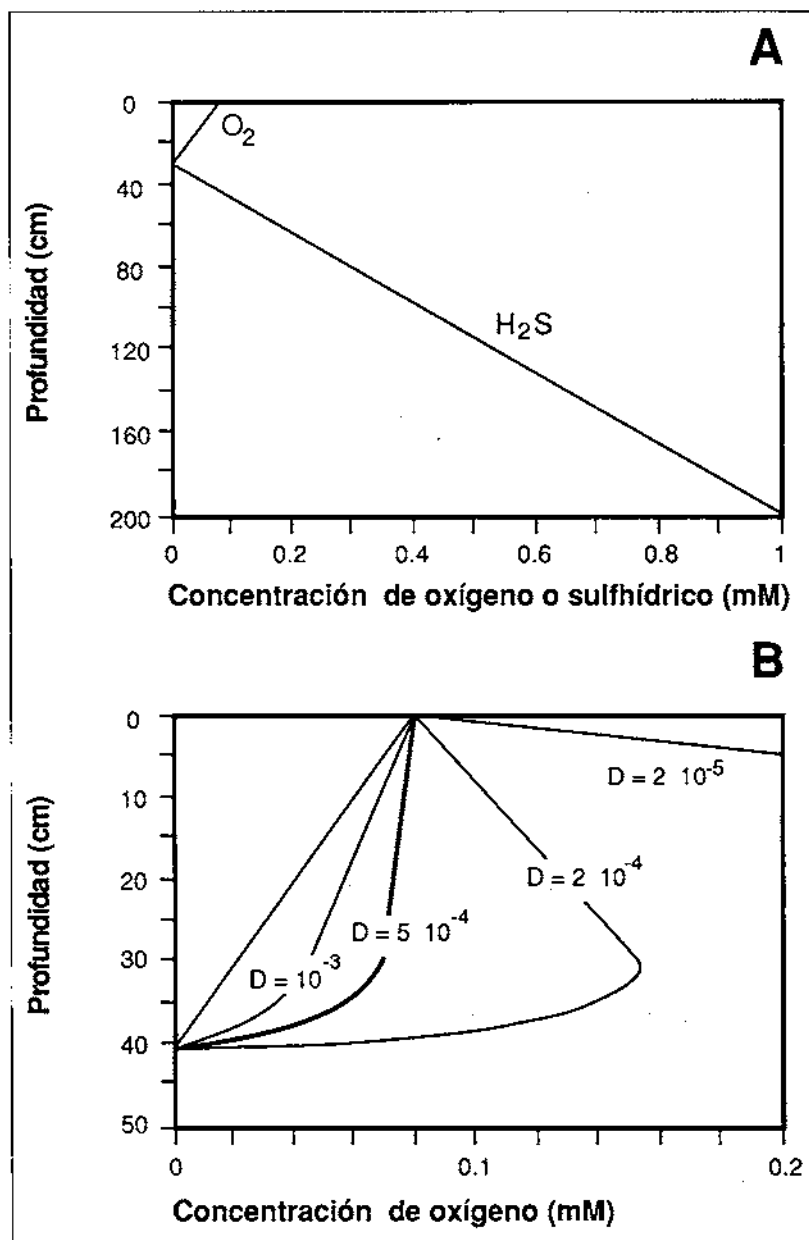


Figura 4. A) Perfiles de oxígeno y sulfhídrico en el metalimnion (0-200 cm) deducidos a partir del modelo físico, en base al muestreo de las 18:20h del 28 de julio. b) Perfiles de oxígeno en la región aeróbica del metalimnion (0-41 cm) deducidos a partir del modelo biológico considerando diferentes valores para D, en base al muestreo de las 18:20h del 28 de julio.

ción por respiración anaeróbica de sulfato menos el consumo fotosintético. La quinta población que considerábamos, las bacterias quimiolitotróficas, quedan relegadas a la interfase debido al requerimiento simultáneo de los dos gases. Su actividad no altera la forma de los perfiles, sino que contribuye a la disminución de la amplitud real de la zona de coexistencia de los gases que venía determinada por la reacción química (Nelson et al., 1986).

Ilustraremos el modelo para el oxígeno, pero el mismo razonamiento es aplicable para el sulfhídrico.

$$\nabla(\delta_{O_2}, \delta t) = D_o \nabla(\delta^2_{O_2}, \delta z^2) - K_{O_2} S_2^2 + A_{o(z,t)} \quad (10)$$

Para resolver esta ecuación haremos tres simplificaciones:

a. Asumiremos que en cada muestreo nos encontramos en un estado estacionario. A diferencia del modelo físico esto no es correcto para el modelo biológico, pues la actividad es función del tiempo. Sin embargo, estudiaremos siempre el perfil en pleno día o en plena noche. Es decir, en períodos en los que la actividad es constante y en los que suponemos que no habrá variación de la concentración respecto al tiempo.

b. La reacción química entre ambos gases se produce en un solo plano.

c. Suponemos el caso más sencillo en que la actividad es constante en todo el metalimnion aeróbico.

Con estas simplificaciones la ecuación (10) se reduce a:

$$D_o \nabla(\delta^2_{O_2}, \delta z^2) + A_o = 0 \quad (11)$$

De donde:

$$O_z = O_0 - \nabla(A_o, 2D_o) z^2 + \nabla(A_o, 2D_o) L z \quad (12)$$

Restando las ecuaciones (12)- (4) obtenemos la desviación de la concentración: diferencia entre el valor hallado en el campo y el esperado según el perfil recto del modelo físico.

$$(Desviación)_{z=} = \nabla(A_o, 2D_o) z^2 + \nabla(A_o, 2D_o) z L \quad (13)$$

Podemos relacionar la desviación en cualquier punto L/β del transecto de 0 a L con la actividad o el coeficiente de difusión, según la expresión:

$$(Desviación)_{(L/\beta)} = \nabla(A_o, 2D_o) (\nabla(1, \beta^2) - \nabla(1, \beta^2)) \nabla(A_o, 2D_o) L^2 \quad (14)$$

La desviación será función directa de **A** e inversa de **D**. La desviación será mayor cuando aumente **A**. Por el contrario, será menor al crecer **D**, o sea a medida que el transporte vertical deje de ser exclusivamente por difusión molecular y aparezcan fenómenos de microturbulencia. Como ya esperábamos, si el valor de concentración observado es superior al del modelo físico significa que hay una producción neta de oxígeno (**A** positiva), y viceversa.

Modelo biológico modificado

En el apartado anterior hemos considerado que la actividad biológica se daba en toda la región aeróbica del metalimnion. Esto puede significar una sobreestimación importante, ya que es habitual que la población productora forme un máximo de una anchura determinada. En nuestro caso, *Cryptomonas* se acumula próximo a la interfase (Fig. 2). Consideraremos, por lo tanto, la actividad constante sólo en el transecto de α (profundidad donde empieza la actividad), hasta L. El perfil que obtendremos vendrá determinado por dos funciones: una recta entre las profundidades 0 a α , y una parábola entre las profundidades α a L.

Buscaremos primero la ecuación de la semiparábola de α a L. Integrando la ecuación (11) obtendremos:

$$o_z = \sqrt{F(-A_o, 2D_o)} z^2 + k_1 z + k_2 \quad (15)$$

A partir de dos puntos de la parábola podremos determinar las constantes k_1 y k_2 . Por un lado, en la interfase (L), la concentración es 0:

$$k_2 = \sqrt{F(A_o, 2D_o)} L^2 - k_1 L \quad (16)$$

Por otro, en la profundidad donde empieza la actividad (α), la concentración es k_3 . Este valor de concentración nos es desconocido, y evidentemente es inferior al que obtendríamos al considerar A_o constante en todo el transecto aeróbico. Para encontrar k_3 , consideraremos que hay continuidad entre las dos funciones: la pendiente de la recta es la derivada de la parábola en punto α (la recta es tangente a la curva en este punto).

$$\text{pendiente} = \frac{d(o_z, dz)}{dz} \Big|_{\alpha} = \sqrt{F(-A_o, D_o)} \alpha + k_1 \quad (17)$$

Aplicando la ecuación de la recta entre dos puntos:

$$(o_0 - k_3) = \sqrt{F(-A_o, D_o)} \alpha + k_1 (0 - \alpha) \quad (18)$$

$$k_3 = \sqrt{F(-A_o, D_o)} \alpha^2 + k_1 \alpha + o_0 \quad (19)$$

Una vez conocido el punto (α , k_3), susituyéndolo en las ecuaciones (15) y (16) obtendremos k_1 :

$$k_1 = \sqrt{F(A_o, 2D_o)} \sqrt{F(\alpha^2, L)} + \sqrt{F(A_o, 2D_o)} L - \sqrt{F(o_0, L)} \quad (20)$$

Finalmente, la ecuación de la semiparábola será:

$$o_z = \sqrt{F(-A_o, 2D_o)} z^2 + k_1 z + \sqrt{F(A_o, 2D_o)} L^2 - k_1 L \quad (21)$$

La ecuación de la recta de 0 a α será:

$$o_z = \sqrt{F(-A_o, D_o)} \alpha + k_1 z + o_0 \quad (22)$$

A partir de las ecuaciones (21 y 22), podremos obtener perfiles de oxígeno que se ajusten más a la realidad que los obtenidos con la ecuación (12) (Fig. 4b).

Aplicación del modelo a la laguna Cisó

El modelo físico desarrollado es la referencia con la que compararemos los perfiles observados, ya que aquél nos describe los perfiles y la profundidad de la interfase en un metalimnion sin vida. La actividad biológica determinará una profundidad diferente de la interfase y un perfil distinto al de una recta.

En la figura 4a se representan los perfiles físicos obtenidos según los datos del muestreo de las 18: 20h (hora solar, 16: 20h) del 28 de julio. Nos basamos en los siguientes valores:

$$o_0 = 0.08 \text{ mM.}$$

Normalmente, el epilimnion de las aguas dulces está mezclado y presenta una concentración de oxígeno cercana a la saturación (0.27 mM). En nuestro caso el valor fue más bajo, puesto que se trata de un lago pequeño y bien protegido del viento.

$s_0 = 1 \text{ mM}$. La concentración hipolimnética de sulfhídrico depende de la tasa de producción en el sedimento y en el agua, y en esta época era de 1 mM.

$H = 200 \text{ cm}$. El perfil térmico marca una termoclina muy potente entre 1 y 3 metros.

$$D_0 = 1,98 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}; D_s = 1,77 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ (Hutchinson, 1957).}$$

Según el modelo físico (ecuación 9), la interfase O_2 - H_2S se situaría en $z=30,2 \text{ cm}$ (profundidad 130,2 cm). Con los datos experimentales vemos que al empezar el día es cuando la interfase está más arriba (126 cm), bajando hasta 141 cm a las 18: 20h. Esto indicaría que durante el día existe producción neta de oxígeno y/o consumo neto de sulfhídrico, procesos relacionados con la fotosíntesis, tanto la oxigénica (producción de oxígeno), como la anoxigénica (consumo de sulfhídrico). Durante la noche la interfase sube hasta la profundidad inicial (más arriba de la interfase física), debido a la ausencia de actividad fotosintética, al consumo de oxígeno por respiración, y a la reducción de sulfato a sulfhídrico.

La observación de la concavidad de los perfiles (Fig. 1B) corrobora estas suposiciones. A primera hora de la mañana la concentración de oxígeno en el epilimnion es alta, cercana a la saturación (debido a la mezcla nocturna). En el perfil de las 14: 05h comienza a observarse una ligera curvatura, sobre todo cerca de la interfase, que se acentúa en los dos perfiles siguientes. Esto indica una producción neta de oxígeno en la región cóncava. En los perfiles nocturnos, además de subir la profundidad de la interfase, se observa que los valores de concentración de oxígeno son en general más bajos, de lo que se deduce una actividad neta de consumo.

Los perfiles de sulfhídrico son menos claros al ser la curvatura menos exagerada. Sólo los cuatro primeros son fiables, puesto que los otros no fueron analizados inmediatamente. El primer perfil es casi recto. En los dos siguientes se observa una ligera tendencia a la curvatura, pero contraria a la del oxígeno (lo cual indica consumo) y limitada sólo a la región vecina de la interfase (20-30 cm).

Los procesos de producción y consumo deducidos a partir de los perfiles concuerdan con los datos experimentales, tanto de la actividad como de la distribu-

ción de las poblaciones. La Fig. 2 nos muestra las poblaciones del metalimnion en pleno día (18: 20h). Por encima de la interfase, *Cryptomonas* forma un máximo de 10-15 cm de espesor, donde fotosintetiza activamente y produce oxígeno (Gasol, 1988). Por debajo de la interfase se sitúan las bacterias fototróficas anoxigénicas: *Chromatium* y *Amoebobacter*, las cuales consumen sulfhídrico. Finalmente, la región aeróbica del metalimnion está ocupada por diferentes poblaciones de organismos respiradores, entre las que destacan la del ciliado *Coleps hirtus* y la del rotífero *Anuraeopsis fissa*.

Según las ecuaciones deducidas del modelo biológico (21 y 22), los valores de concentración dependen de la actividad (A) y del coeficiente de difusión (D). Todos los estudios realizados hasta el momento en los que se analizan los perfiles de oxígeno y sulfhídrico comienzan estimando D, ya que su valor depende de la estabilidad del medio. D aumenta cuando hay otro transporte vertical aparte del molecular. Algunos autores han encontrado valores de $1,4 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ para el oxígeno en tapetes microbianos (Rebsvech et al., 1986), y $1,39 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ para el sulfhídrico en un microgradiente abiótico artificial mantenido en agar blando dentro de un tubo (Nelson et al., 1986). Ambos son ligeramente superiores al D molecular anteriormente mencionado ($1,98 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ y $1,77 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$).

En el presente trabajo no se ha estimado D. A partir de los datos experimentales es posible deducir un valor de A para el oxígeno. A partir de la fijación de carbono inorgánico, podemos tener una estima de la actividad fotosintética oxigénica: $7,5 \cdot 10^{-7} \text{ mM de C s}^{-1}$ (Gasol, 1988). Por la ecuación global de la fotosíntesis, la relación CO_2 fijado respecto a O_2 producido es de 1 a 1. Por lo tanto, la producción de oxígeno será también de $7,5 \cdot 10^{-7} \text{ mM de O}_2 \text{ s}^{-1}$. Para obtener la actividad neta, tendremos que restarle la tasa de respiración. Como desconocemos este valor, se utilizan los resultados obtenidos en un tapete microbiano en el que la respiración equivalía al 20% de la producción en la zona productiva (Revsbech et al., 1986). Como resultado tenemos $A_0 = 6 \cdot 10^{-7} \text{ mM s}^{-1}$.

Para representar los perfiles necesitamos también determinar α y L:

Según la distribución de *Cryptomonas* (Figura 2), la principal población productora de oxígeno, consideraremos que sólo hay actividad en el intervalo de $z=30 \text{ cm}$ hasta la interfase. Por lo tanto, $\alpha=30 \text{ cm}$.

Utilizamos la profundidad experimental de la interfase: $L=41 \text{ cm}$.

Para que el perfil obtenido gráficamente se ajuste al experimental, necesitamos modificar D. La Figura 4b muestra diferentes perfiles según el valor de D, siendo el más apropiado $5 \cdot 10^{-4} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (véase Fig. 1b, muestreo de las 18: 20h). Este valor, 25 veces superior al molecular, indica microturbulencias. En el lago Cisó, aparte de las microturbulencias de tipo físico (convección), puede existir transporte vertical del agua ligado a las migraciones verticales de las densas poblaciones metalimnéticas (J. Mitchell, com. per.).

Aunque es normal un aumento de D en lagos grandes, en la laguna Cisó este aumento es sorprendente, ya que al ser muy pequeña y estar bien protegida del viento, existen evidencias de una alta estabilidad en sus aguas (Pedrós-Alió et al., en prensa). Si consideramos que el valor de D es estrictamente el molecular, para

obtener el mismo perfil la actividad debe disminuir 25 veces ($A_0 = 2.4 \cdot 10^{-8} \text{ mM s}^{-1}$). Este valor de actividad se explicaría por una mayor importancia de la respiración, que en este caso sería el 96,8 % de la producción primaria. Según Pick (1984), en un máximo metalimnético de *Chrysothrix longispina* en Jacks Lake, la respiración está prácticamente en balance con la producción, incluso en días soleados. Se sabe, también, que las poblaciones de bacterias fototróficas se mantienen en la laguna Cisó en un equilibrio dinámico, donde las pérdidas totales son casi tan altas como la producción bruta, siendo por tanto la producción neta muy baja, excepto a principios de primavera (Mas et al., en prep.). Además, la respiración por organismos heterotróficos debe ser particularmente importante en la laguna Cisó debido al elevado aporte de materia orgánica externa que recibe.

La realidad debe encontrarse en una combinación de ambos factores (aumento de D y descenso de A), aunque el bajo contenido de oxígeno en el epilimnion indica que la respiración debe ser el factor más determinante.

CONCLUSIÓN

El desarrollo del modelo permite plantear la existencia de microturbulencias en el metalimnion, e indica que las tasas de respiración en el metalimnion pueden ser más altas de lo esperado. Los resultados presentados sirven de base a partir de la cual plantear experimentos de medida de la respiración y del coeficiente de difusión, para así perfeccionar el modelo, y en un futuro poder estimar la actividad y la respiración a partir de los perfiles de oxígeno y sulfhídrico a lo largo de un ciclo día-noche.

Agradecimientos

El trabajo de campo y análisis de las muestras fue realizado por un numeroso equipo: Josefina García Cantizano, Joan Mir, Maira Martínez, Vicki Pavón, Jordi Mas, Francesc Peters y Miguel Molina. Agradecemos la ayuda de Jim Mitchell y Carlos Pedrós-Alió en la discusión, y la de Josefina García-Cantizano en la corrección. Finalmente, R.M. agradece a sus hermanos Jordi y Eulàlia la colaboración en el trabajo matemático.

Bibliografía

- GARCÍA-CANTIZANO, J. (1988). Fraccionamiento de la productividad primaria en un ecosistema microbiano: fotosíntesis oxigénica, fotosíntesis anoxigénica y fijación a oscuras. Trabajo de 3r ciclo. Dpt. Genètica i Microbiologia. 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.
- GASOL, J. M. (1988). Ecología microbiana a l'Estanyol d'en Cisó. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 282 pp.

- 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. & MAS, J. (1989). Multilayered microbial communities in aquatic ecosystems: growth and loss factors. En: Y. Cohen y E. Rosenberg (ed) *Microbial Mats: Physiological Ecology of benthic microbial communities*. ASM, Washington D. C. pp. 37-51.
- HUTCHINSON, G.E. (1957). *A treatise on limnology*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- JØRGENSEN, B.B.; REVSBECH, N.P. & COHEN, Y. (1983). Photosynthesis and structure of benthic microbial mats: microelectrode and SEM studies of four cyanobacterial communities. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 1075-1093.
- NELSON, D.C.; JØRGENSEN, B.B. & REVSBECH, N.P. (1986). Growth Pattern and Yield of Chemoautotrophic *Beggiatoa* sp. in Oxygen-Sulfide Microgradients. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52: 225-233.
- 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.*
- PICK, F.R. (1984). Photosynthesis and respiration of a metalimnetic chrysophyte population. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 326-331.
- REVSBECH, N.P.; MADSEN, B & JØRGENSEN, B.B. (1986). Oxygen production and consumption in sediments determined at high spatial resolution by computer simulation of oxygen microelectrode data. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 293-304.
- UTERMÖHL, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Int. Verein. Limnol.*, 9: 1-38.
- ZIMMERMANN, R. & MEYER-REIL, L.A. (1974). A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters. *Kieler Meeresforsch.*, 30: 24-27.