

# EFFECTE D'UNA MESCLA ESTIVAL EPISÒDICA EN LA DINÀMICA I L'ESTRUCTURA DE LA COMUNITAT DE MICROORGANISMES FOTOSINTÈTICS PLANCTÒNICS A L'ESTANYOL D'EN SISÓ

N. Verdú, I. Triola, C.M. Borrego & L.J. Garcia-Gil

Institut d'Ecologia Aquàtica. Universitat de Girona. Hospital 6, E-17071 Girona

## RESUM

S'ha estudiat la dinàmica espaciotemporal de la comunitat microbiana fotosintètica de l'estanyol d'en Sisó durant el període d'estratificació de 1992. La distribució de les diferents poblacions microbianes es va associar als gradients fisicoquímics de la columna d'aigua, concretament a la interfase oxigen-sulfídric. Dins d'aquesta estreta franja de gradient (-1 metre d'amplada), les poblacions fotosintètiques es van distribuir segons els seus requeriments de llum i sulfídric. Durant la primera fase del període estudiat (juny-juliol), la comunitat microbiana estava dominada per *Cryptomonas phaseolus*, que va assolir màxims de  $1000 \mu\text{g l}^{-1}$  de Cl *a* al metalimnion (0,5-1 metres). Durant aquest període, la comunitat bacteriana estava limitada a causa de l'efecte de filtre sobre la llum que tenia la comunitat algal ( $3 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 0,5 m). Un episodi de precipitacions al mes de juliol va desestabilitzar la columna d'aigua i va provocar la desaparició de la població de *Cryptomonas*. L'evolució de l'estanyol cap a condicions extremadament reductores i la desaparició del filtre algal va permetre el desenvolupament de la comunitat bacteriana, representada per bacteris vermells (*Chromatium minus*) i verds (*Chlorobium limicola*) del sofre. Ambdues poblacions van ser presents a l'hipolimnion durant tot el període d'estudi, tot i que només assoliren màxims destacats quan *Cryptomonas* va desaparèixer ( $200$  i  $300 \mu\text{g l}^{-1}$  de bacterioclorigila *a* i *c* per *Chromatium* i *Chlorobium*, respectivament). En aquest article es discuteix l'efecte que va tenir la mescla transitòria de la columna d'aigua tant en el marc fisicoquímic de l'estanyol com en la dinàmica i l'estructura de la comunitat fotosintètica microbiana que s'hi va desenvolupar.

## RESUMEN

Se ha estudiado la dinámica espacio-temporal de la comunidad microbiana fotosintética de la laguna de Sisó durante el período de estratificación de 1992. La distribución de las diferentes poblaciones microbianas estuvo asociada a los gradientes fisicoquímicos de la columna de agua, concretamente a la interfase oxígeno-sulfídrico. En esta estrecha franja de gradiente, las poblaciones fotosintéticas se distribuyeron a partir de sus requerimientos específicos de luz y sulfídrico. Durante la primera fase del estudio (junio-julio), la comunidad microbiana estuvo dominada por *Cryptomonas phaseolus* que constituyó máximos de  $1000 \mu\text{g l}^{-1}$  de Cl *a* en el metalimnion (0,5-1 metros). Durante este período, la comunidad bacteriana estuvo limitada debido al efecto de filtro de la comunidad algal sobre la intensidad lumínica ( $3 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 0,5 m). Un episodio de precipitaciones durante el mes de Julio desestabilizó la columna de agua y provocó la desaparición de la población de *Cryptomonas*. La posterior evolución de la laguna hacia condiciones extremadamente reductoras y la desaparición del filtro algal permitieron a su vez el desarrollo de una comunidad bacteriana, representada por bacterias rojas (*Chromatium minus*) y verdes (*Chlorobium limicola*) del azufre. Aunque ambas poblaciones estuvieron presentes en el hipolimnion durante todo el período estudiado, sólo se registraron máximos poblacionales una vez *Cryptomonas* hubo desaparecido ( $200$  y  $300 \mu\text{g l}^{-1}$  de bacterioclorigila *a* y *c* para *Chromatium* y *Chlorobium*, respectivamente). En el presente artículo

se discute el efecto de la mezcla transitoria de la columna de agua tanto en el marco fisicoquímico de la laguna como en la dinámica y estructura de la comunidad fotosintética microbiana desarrollada.

#### ABSTRACT

The spatial and temporal dynamics of the photosynthetic microbial community in Lake Siso (Girona, Spain) has been studied during the summer stratification period of 1992. The distribution of the different algal and bacterial microbial populations along the water column was found to be related with the physico-chemical gradients, mainly with the oxic-anoxic boundary. Within this narrow interphase (1 m width), photosynthetic populations were distributed according to their requirements of light and sulfide. *Cryptomonas phaseolus* was the main species of the algal community during the first part of the study period, forming a dense population at the metalimnion ( $1000 \mu\text{g l}^{-1}$  de Chl *a*). During this period the phototrophic bacterial community was severely light-limited due to the algal shading. At 0.5 m depth the available photosynthetic light (PAR) was only  $3 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A short heavy rainy period during late July caused an episodic mixing of the water column and the downfall of the *Cryptomonas* community. As a consequence, light intensity reaching the sulfide-containing waters increased. Phototrophic bacteria were then able to grow, forming dense populations of purple (*Chromatium minus*) and in particular, green (*Chlorobium limicola*) sulfur bacteria. Although both bacteria were present in the hypolimnion during all study period, they did not form significant maxima until *Cryptomonas* population disappeared ( $200$  i  $300 \mu\text{g l}^{-1}$  of bacteriochlorophyll *a* and *c* for *Chromatium* and *Chlorobium*, respectively). The effect of the episodic mixing of the water column on both the dynamics and the structure of the photosynthetic community of the Lake Siso is discussed.

**Keywords:** *Chlorobium*, *Chromatium*, *Cryptomonas phaseolus*, holomixis, lake Siso, photosynthetic sulfur bacteria, population dynamics.

## INTRODUCCIÓ

La presència de poblacions de bacteris fotosintètics del sofre en l'hipolimnion de llacs estratificats ha estat estudiada intensament (Pfennig, 1967; 1989; Guerrero et al., 1987; Montesinos i Van Gemerden, 1986; Garcia-Gil et al., 1993). La distribució dins la columna d'aigua d'aquestes poblacions està relacionada directament amb els gradients fisicoquímics (oxigen, llum i sulfhídric) (Takahashi i Ichimura, 1970; Montesinos, 1980; Guerrero et al., 1985). D'altra banda, la llum (tant quantitativament com qualitativa) determina la composició de les comunitats bacterianes (Borrego et al., 1993; Vila, 1992; Vila i Abella, 1994).

L'estanyol d'en Sisó és un estanyol holomíctic, anaeròbic bona part de l'any i amb elevades concentracions de sulfhídric. Aquestes característiques fan que sigui corrent el desenvolupament de denses poblacions de bacteris fotosintètics del sofre en les seves aigües. A més, la seva morfometria i localització afavoreixen que l'estanyol es mantingui anòxic durant la mescla hivernal (Garcia-Gil et al., 1988), fet que provoca que les poblacions de bacteris fotosintètics arribin a la superfície de l'aigua. Gràcies a aquestes característiques particulars, el Sisó ha estat considerat un ecosistema tipus per a l'estudi de l'ecofisiologia d'aquests bacteris (Abella et al., 1980; Guerrero et al., 1980; 1985; Van Gemerden et al., 1985; Pedrós-Alió et al., 1986; Gasol, 1988).

En aquest estudi es descriu la dinàmica i l'estructura de la comunitat fotosintètica desenvolupada a l'estanyol d'en Sisó durant el període d'estratificació estival de 1992 i l'efecte que hi va tenir la mescla transitòria de la columna d'aigua deguda a un perí-

ode de precipitacions enregistrat durant el mes de juliol. Així mateix, es destaca la importància del sistema de mostreig fi en la zona de gradient de la columna d'aigua com a eina indispensable d'estudi de la delicada estratificació de les poblacions microbianes en aquestes zones.

## MATERIAL I MÈTODES

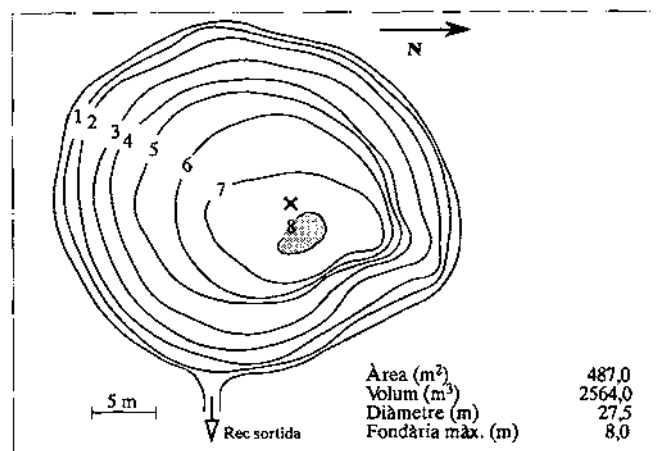
### Zona d'estudi

L'estanyol d'en Sisó es troba localitzat a 200 m de la ribera oest de l'estany de Banyoles, a  $42^{\circ}07'35''$  nord i  $2^{\circ}45'05''$  est dins el sistema lacustre de Banyoles. L'estanyol està format per una cubeta d'enfonsament en forma de con invertit d'aproximadament 8 m de fondària i uns 27,5 m de diàmetre mitjà, amb una superfície de 487 m<sup>2</sup> (fig. 1) (Garcia-Gil et al., 1988).

El règim tèrmic de l'estanyol és holomíctic, amb barreja de tota la columna d'aigua durant l'època hivernal i un únic període d'estratificació tèrmica des de principi d'abril fins al final d'octubre.

### Mostreig

El mostreig es va realitzar durant els mesos de juny a setembre de 1992, coincidint amb el període d'estratificació tèrmica estival. Les mostres es prenen setmanalment, a la mateixa hora i en el punt de màxima fondària (fig. 1). La presa de les mostres es realitzava amb un sistema de bombeig de doble con (Jorgensen, 1979) connectat a una bateria de 12 V. Aquest sistema assegura que l'extracció de l'aigua segueixi un flux laminar, la qual cosa evita la destrucció de l'estratificació de les comunitats microbianes que es desenvolupen en aquestes zones. Les mostres d'aigua es guardaven en ampolles d'un litre de capacitat hermèticament tancades. Per tal d'evitar al màxim l'alteració de les mostres, les anàlisis químiques es realitzaven al laboratori abans que passessin vint-i-quatre hores des del moment de la recollida.



**Figura 1.** Batimetria actual i principals característiques morfomètriques de l'estanyol d'en Sisó (segons Garcia-Gil et al., 1988).

### Anàlisis fisicoquímiques

La temperatura, la conductivitat i l'oxigen dissolt es mesuraven in situ amb un conductímetre WTW LF model 191 i un oxímetre Yelow Spring Instruments (YSI) model 58, respectivament. La penetració de la llum es va mesurar amb un quantòmetre de tipus esfèric Biospherical Instruments QSP-170, amb una esfera de tefló d'1,9 cm de diàmetre. Aquest aparell detecta la radiació fotosintèticament activa, localitzada entre els 400 i 700 nm de longitud d'ona, o PAR (acrònim de Photosynthetic Active Radiation). Les mesures de radiació incident són donades en  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Per a l'anàlisi química, les mostres de l'epilímnion s'agafaven cada 50 cm, i en l'hipolímnion, cada metre. En la recollida de mostres es posava una atenció especial a la zona de gradient, el metalímnion, on les poblacions microbianes es disposen en làmines denses de pocs centímetres de gruix. En aquestes zones, l'interval de mostreig es reduïa a 25 cm a causa de les fortes variacions verticals, tant fisicoquímiques com biològiques, que s'hi donen.

El pH i el potencial d'oxidoreducció es mesuraven al laboratori amb un elèctrode de pH INGOLD model U-455-S7 i un elèctrode de platí CRISON model 52-61, respectivament, connectats ambdós a un tèster CRISON model 506. Les mostres per a les anàlisis de sulfhídric es fixaven al camp afegint NaOH 1M i acetat de zinc 1M (1% v/v) a 10 ml de mostra en tubs roscats de vidre. La concentració de sulfhídric es determinava segons el mètode colorimètric de Pachmayr, d'acord amb Brock et al. (1971).

### Paràmetres bioquímics

Els pigments fotosintètics es quantificaren al laboratori segons la seva absorció a diferents longituds d'ona (350-850 nm) utilitzant un espectrofotòmetre Milton Roy Spectronic-3000.

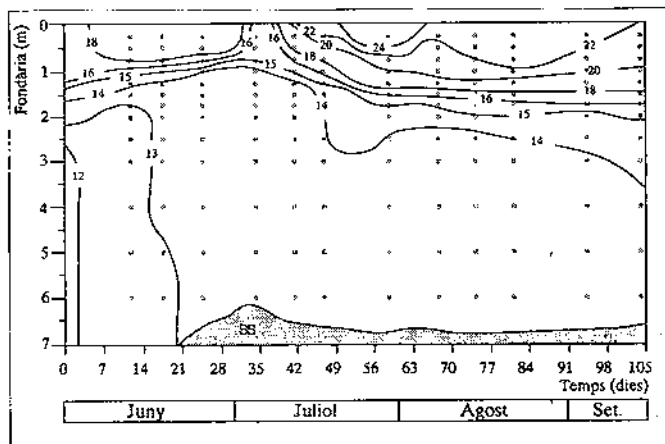
Per a les anàlisis es filtraven 500 ml de la mostra a través d'un filtre de nitrat de cel·lulosa de 0,45  $\mu\text{m}$  de la mida del porus i 47 mm de diàmetre (Supor-450, Gelman Sciences). El filtre es cobria prèviament amb una fina capa de carbonat magnèsic al 2,5%. La utilització del carbonat evitava el ràpid col·lapse dels filtres i la degradació àcida dels pigments durant el procés d'extracció (Humprey i Wooton, 1966; Montesinos, 1982). La capa de carbonat magnèsic que contenia les cèl·lules es resuspensia en 5 ml d'acetona al 100% en un tub de vidre roscat i preservat de la llum. Els tubs es guardaven 24 hores a una temperatura de  $-20^{\circ}\text{C}$  per assegurar la total extracció dels pigments. Passat aquest període, els extractes se centrifugaven a 3.500 rpm i el sobrenedant s'utilitzava per a l'anàlisi espectrofotomètrica.

Per a la quantificació dels pigments fotosintètics, algals i bacterians, s'utilitzaven els coeficients específics d'absorció i les fórmules de càlcul descrites per Smith i Benítez (1955), Takahashi i Ichimura (1970) i Montesinos (1982). Les concentracions dels diferents pigments són expressades en  $\mu\text{g l}^{-1}$ .

## RESULTATS

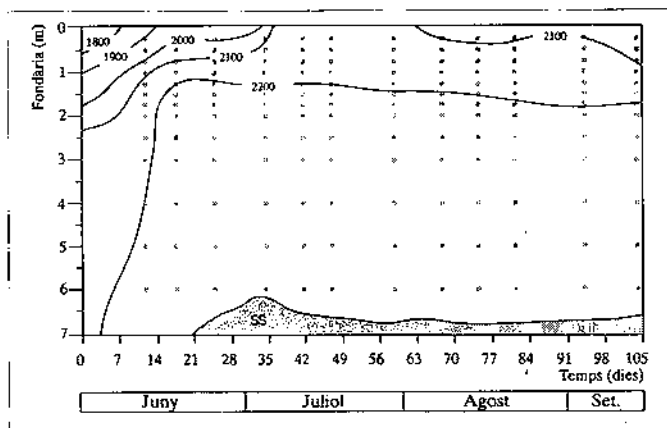
L'estratificació tèrmica era present a l'estanyol des del principi de l'estudi. A la figura 2 es mostra la distribució espacial i temporal de la temperatura durant el període

estudiat. La temperatura a l'hipolímnion es va mantenir força constant, oscil·lant entre els 13-14 °C. A l'epilímnion, la temperatura era sensiblement superior, i va assolir valors màxims de 24 °C en superfície durant els mesos de juliol-agost. La termoclina es va establir a una fondària entre els 0,5 i 1 m durant els mesos de juny i juliol. A mesura que avançava el període d'estratificació i s'incrementava l'escalament de l'aigua epilimnètica, la termoclina es va anar desplaçant fins a localitzar-se a 1,5 m de fondària (setembre). El gradient de temperatura en aquesta zona era de 4,8 °C m<sup>-2</sup>.



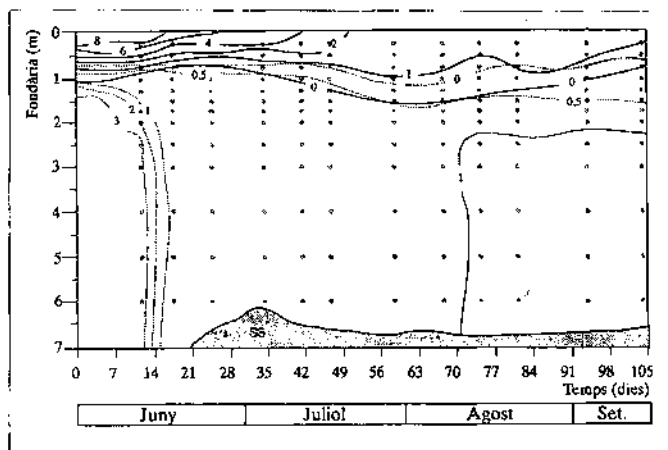
**Figura 2.** Distribució espaciotemporal de la temperatura (en °C) a l'estanyol d'en Sisó durant el període estudiat (juny-setembre 1992). Els punts grisos representen les fondàries mostrejades.

La figura 3 mostra la distribució espaciotemporal de la conductivitat durant el període estudiat. Contràriament a molts dels estanyols de la zona lacustre de Banyoles, l'estanyol d'en Sisó no presenta estratificació química. La conductivitat de l'aigua es va mantenir pràcticament constant durant tot el període estudiat, oscil·lant entre els 1.800-2.200  $\mu\text{S cm}^{-1}$ , sense que es detectés una zona de gradient, o quimioclina, clarament establerta.



**Figura 3.** Distribució espaciotemporal de la conductivitat (en  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) a l'estanyol d'en Sisó durant el període estudiat.

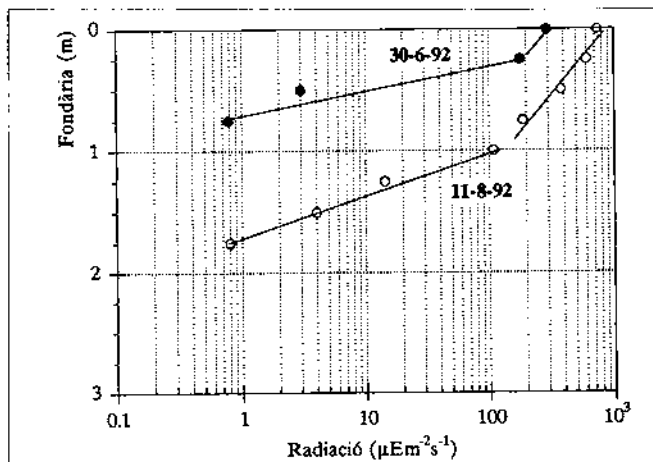
L'oxigen dissolt és un dels paràmetres més importants en l'estudi limnològic d'una massa d'aigua, ja que és un reflex dels processos que hi tenen lloc i condiciona el tipus de metabolisme a les diferents zones de la columna d'aigua. L'oxigen dissolt ocupava les capes més superficials de l'estanyol, i s'esgotava ràpidament en el primer metre (fig. 4). Durant el mes de juny es va mesurar un màxim d'oxigen destacat ( $8 \text{ mg l}^{-1}$  als primers 0,5 m de fondària) a causa de la intensa activitat fotosintètica de la comunitat fitoplanctònica acumulada en aquesta zona. Per sota d'aquesta fondària, l'oxigen s'esgotava ràpidament amb un gradient que es va calcular de l'ordre de  $5,84 \text{ mg l}^{-1} \text{ m}^{-2}$ . Aquesta ràpida desaparició de l'oxigen dissolt es va relacionar amb la difusió de sulfhídric des del sediment. La presència d'aquest compost a l'hipolimnion és un reflex de la prevalença de processos metabòlics anaeròbics, tant fermentatius com respiradors, a una gran part de la columna d'aigua i del sediment. A partir del mes de juliol les concentracions d'oxigen a l'epilimnion no van arribar mai a superar els  $2 \text{ mg l}^{-1}$ , i es va arribar a establir una anòxia quasi total de la columna d'aigua durant el mes de setembre.



**Figura 4.** Distribució espaciotemporal de l'oxigen (en  $\text{mg l}^{-1}$ ) i el sulfhídric (en  $\text{mmol l}^{-1}$ , línia grisa) de l'estanyol d'en Sisó durant el període estudiat.

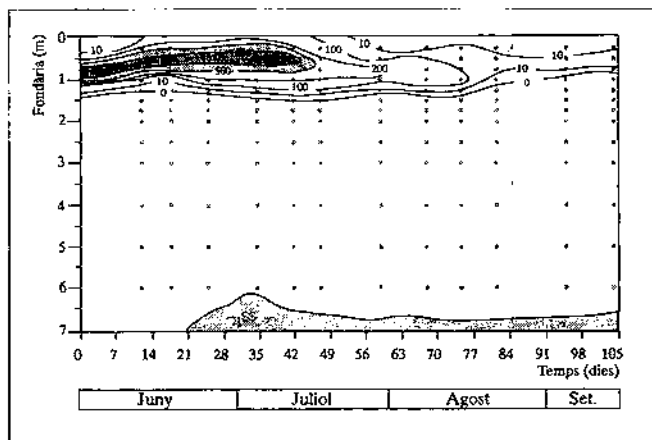
La figura 4 mostra també la distribució espaciotemporal de la concentració de sulfhídric ( $\text{H}_2\text{S}$ ). D'una manera similar a allò descrit prèviament per l'oxigen dissolt, les concentracions més altes es mesuraren al començament del període d'estudi i van experimentar una davallada encara més sobtada que l'oxigen, ja que van passar de 3 a  $1 \text{ mmol l}^{-1}$  en poc més d'una setmana. Aquest darrer valor es va mantenir pràcticament constant durant la resta del període d'estudi. Les concentracions d'oxigen i sulfhídric eren mínimes tot coincidint amb el gradient de densitat (termoclina). Aquesta zona seria, doncs, un lloc de consum actiu d'ambdues substàncies. A més, aquesta interfase òxica/anòxica constitueix la zona més interessant des del punt de vista biològic a causa de la coexistència, en aquesta fina làmina, de diverses poblacions microbianes fotosintètiques (tant algals com bacterianes). A mesura que avança el període d'estratificació, la interfase  $\text{O}_2/\text{H}_2\text{S}$  va enregistrar un moviment descendent i va passar de 0,5 m al mes de juny a localitzar-se a 1 m al setembre. Aquest moviment descendent va coincidir i, de fet, es provocat pel mateix descens de la termoclina durant aquesta època.

L'acumulació de material particulat (inert o biològic) a la zona de transició entre l'epilímnion i l'hipolímnion queda manifesta a partir de l'anàlisi de la penetració de la llum a la columna d'aigua (fig. 5). Es pot observar que al final del mes de juny la radiació incident arribava només als 0,5 m de fondària, amb valors de  $3 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Al mes d'agost, en canvi, la radiació incident va ser molt superior ( $300 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  a 0,5 m). A més, la disminució de la densitat de les comunitats epilimnètiques va permetre també que la llum penetrés a capes més profundes ( $4 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  a 1,5 m).



**Figura 5.** Perfils verticals de la penetració de la llum a la columna d'aigua durant dos moments del període estudiat. Al final del mes de juny la radiació incident arribava només als 0,5 m de fondària ( $3 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). En canvi, al mes d'agost la radiació incident va ser molt superior ( $300 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  a 0,5 m).

Pel que fa a les comunitats biològiques, la presència gairebé permanent de condicions d'estress òxic fa que només les poblacions microbianes puguin desenvolupar-se. En aquest estudi s'han seguit les comunitats fotosintètiques situades al llarg de la columna d'aigua. A l'epilímnion va proliferar de manera activa una comunitat d'algues planctòniques dominades per *Cryptomonas phaseolus*. Coe-

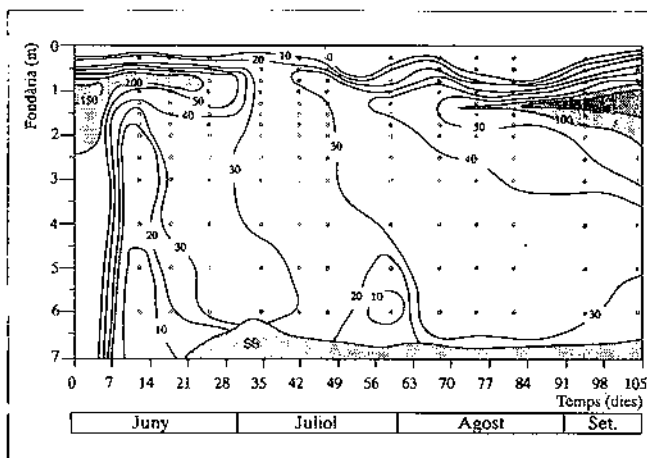


**Figura 6.** Distribució espaciotemporal de la concentració de Cl a (en  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) associada a la població de *Cryptomonas phaseolus*.

xistent amb la població de *Cryptomonas*, es van identificar també diatomees del gènere *Cyclotella*. Els màxims de *Cryptomonas* es van assolir a l'epilímnion durant els mesos de juny i juliol, i van arribar a concentracions de fins a  $1000 \mu\text{g l}^{-1}$  de clorofil·la *a* (Cl *a*) (fig. 6). Aquesta comunitat algal va començar a desaparèixer a mitjan juliol. A principi d'agost s'observà una recuperació dels valors de Cl *a* fins a  $200 \mu\text{g l}^{-1}$  però que no fou estable. A partir de la desaparició de la comunitat, les concentracions de Cl *a* a l'epilímnion mai no superaren els  $10 \mu\text{g l}^{-1}$ . D'altra banda, per sota de la interfase oxigen-sulfídric no es va detectar la presència de Cl *a* en concentracions significatives. Les traces de Cl *a* detectades en les capes anòxiques corresponien a cèl·lules algals sedimentades des de l'epilímnion.

La presència de sulfídric en estrats d'aigua prou superficials (0,5 a 1 m) per ser il·luminats va determinar la presència d'una conspícua comunitat de bacteris fototròfics del sofre. Les espècies identificades foren bàsicament dues, *Chromatium sp.*, pertanyent al grup de les cromatiàcies o bacteris vermells del sofre, i *Chlorobium limicola*, del grup dels bacteris verds del sofre. La comunitat bacteriana es va distribuir verticalment de manera estratificada. La població de *Chromatium sp.* es trobava a la part superior de l'hipolímnion, mentre que la població de *C. limicola* ocupava posicions inferiors.

A la figura 7 es mostra la distribució espaciotemporal de la concentració de bacterioclorofil·la *a* (BCl *a*) durant el període estudiat. *Chromatium* va tenir una presència gairebé constant a l'estanyol, i va desenvolupar màxims al metalímnion sempre per sota dels màxims algals (1-1,5 m). La màxima abundància es va registrar a principi de juny, amb concentracions de fins a  $100 \mu\text{g l}^{-1}$  de BCl *a*, i durant el mes de setembre amb valors de  $200 \mu\text{g l}^{-1}$ . Entre ambdós màxims, es va registrar un mínim poblacional (juliol i la primera meitat d'agost) on les concentracions de BCl *a* no superaven els  $30 \mu\text{g l}^{-1}$ . A partir de la segona meitat del mes d'agost es va observar el restabliment de població, que va perdurar fins al final de l'estudi, amb concentracions de l'ordre de dues vegades superiors a les mesurades durant el mes de juny.

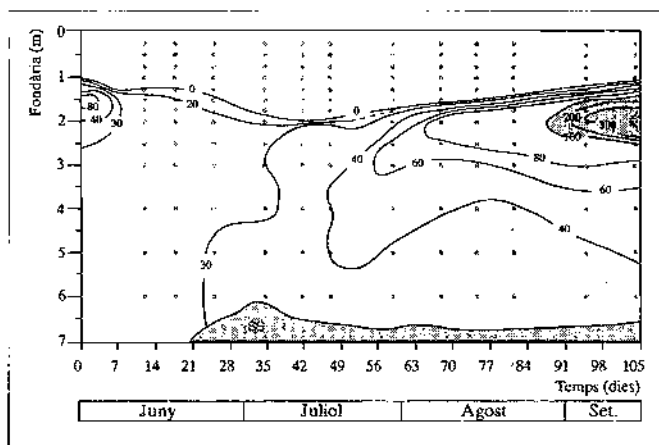


**Figura 7.**  
Distribució espaciotemporal de la concentració de BCl *a* (en  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) associada a la població de *Chromatium minus*.



Pei que fa als bacteris verds del sofre, *Chlorobium* fou present a l'hipolimnion durant tot el període d'estudi, tot i que les concentracions de bacteriocol·lorifil·la c (BCI c) no van superar les de BCI a fins ben avançat el període d'estratificació (agost-setembre). Els màxims de BCI c foren de  $80 \mu\text{g l}^{-1}$  durant el mes de juny i de  $300 \mu\text{g l}^{-1}$  al setembre (fig. 8). Aquesta població es va localitzar sempre just per sota dels màxims de cromatiàcies (1.5-2 m).

Quant a la dinàmica de les poblacions de bacteris fototròfics, s'ha de tenir en compte el fet que durant la part central de l'estudi (juliol i part d'agost) les concentracions de BCI a i BCI c mesurades varen disminuir significativament. La causa d'aquest descens, que va coincidir amb la disminució de les concentracions hipolimnètiques de sulfhídric, podria buscar-se en l'efecte de dilució que van tenir les precipitacions caigudes durant aquest interval de temps.



**Figura 8.** Distribució espaciotemporal de la concentració de BCI c (en  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) associada a la població de *Chlorobium limicola*.

## DISCUSSIÓ

La distribució vertical de poblacions de bacteris fototròfics en un ecosistema aquàtic ve determinada per la disponibilitat de llum necessària per a la fotosíntesi anaeròbia i per la presència de sulfhídric (Parkin & Brock, 1980a; Montesinos & Van Gemerden, 1986; Guerrero et al., 1985). A més, la composició de la comunitat bacteriana és funció tant de la intensitat de la llum incident (Borrego et al., 1993) com de la qualitat de llum que arriba a les aigües anòxiques (Parkin & Brock, 1980b; Vila & Abellà, 1994).

A l'estanyol d'en Sisó acostumen a desenvolupar-se denses poblacions de bacteris fototròfics del sofre dels gèneres *Cromatium* i *Chlorobium* durant pràcticament tot l'any. La distribució temporal de les diferents poblacions segueix normes difícils de predir i que sovint estan relacionades tant amb factors externs, com la meteorologia local, com interns, com ara la presència de comunitats algals. Els primers determinen episodis d'alteració dràstica de les poblacions. Prova d'això va ser la davallada en la densitat d'aquestes comunitats durant juliol-agost a causa de l'efecte de

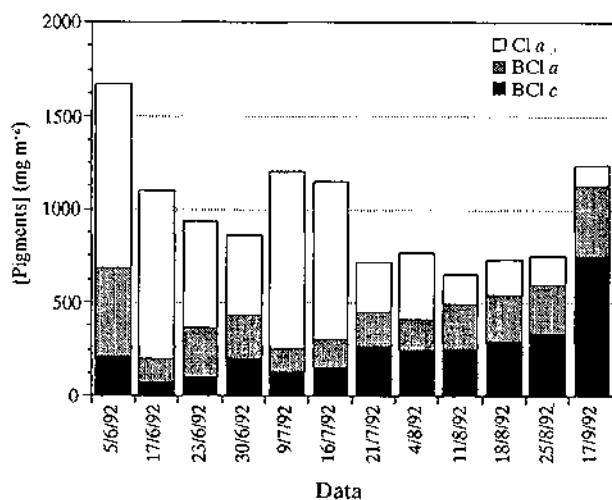
dilució provocat les precipitacions caigudes durant aquest període.

Durant tot el període estudiat, la comunitat fotosintètica va estar confinada majoritàriament a la zona delimitada per la termoclina i la interfase oxigen/sulfhídric. Aquesta estreta franja de gradient representa una zona d'intensa activitat fotosintètica, ja sigui algal o bacteriana. La dominància de *Cryptomonas phaseolus* dins la comunitat algal s'explica per la relativa tolerància d'aquesta espècie al sulfhídric i per la seva alta adaptació a intensitats de llum baixes (Gasol, 1988). Aquestes característiques fan que *Cryptomonas* tendeixi a constituir poblacions de fons just en el límit superior de l'hipolímnion anaerobi. Poblacions d'aquest tipus s'han descrit a l'estanyol del Vilar (Bañeras, 1993) i a la cubeta IV de l'estany de Banyoles (Garcia-Gil et al., 1993).

El fet més interessant que s'ha d'estudiar des del punt de vista biològic és la dinàmica espaciotemporal de les diferents poblacions microbianes fotosintètiques. Dins la comunitat, la disponibilitat de llum i la presència de sulfhídric comporten una microestratificació de les poblacions en la seva distribució vertical. Això fa que s'estableixi una competència en la captació de la llum entre poblacions que tenen composicions pigmentàries amb propietats d'absorció similars a altres de situades més amunt (Abellà et al., 1980; Parkin i Brock, 1980b; Montesinos et al., 1983; Vila, 1992). A l'estanyol d'en Sisó, aquesta interferència es va produir entre les poblacions d'algues i bacteris verds del sofre. La primera té una incidència negativa sobre la segona, ja que, a més de l'efecte d'ombrejat derivat de la seva naturalesa particulada (que dispersa la llum), s'hi ha d'afegir l'absorció selectiva dels seus pigments. Com a conseqüència, la població de *C. limicola* situada a sota queda afectada doblement: primer, per la davallada de la intensitat de la llum causada per la densitat de la població algal situada més amunt, i segon, per un empobriment en la intensitat d'aquelles longituds d'ona que són específicament absorbides pels seus pigments (Montesinos i Esteve, 1984; Vila i Abellà, 1994). La població de *Cryptomonas* va actuar, doncs, com a filtre biològic de la llum disponible pels bacteris fototròfics, tot i que el seu efecte sobre els bacteris vermells i verds es pot considerar diferent. Durant el mes de juny i la primera quinzena de juliol, les concentracions de Cl *a* mesurades en l'epilímnion van ser extremadament altes ( $\approx 1000 \mu\text{g l}^{-1}$ ), cosa que va provocar una dràstica extinció de la llum en el primer metre (fig. 5). Sota aquestes condicions, les poblacions més afectades són les de bacteris fototròfics verds, ja que el seu espectre d'absorció és similar al de les algues (Vila, 1992; Vila i Abellà, 1994). En canvi, la major amplitud dels espectres d'absorció dels bacteris fototròfics vermells (amb absorció selectiva als 370 i 800 nm per part de la BCl *a*) els permet utilitzar part de la llum que deixen passar les algues (absorció a 460 i 670 nm) i, per tant, desenvolupar denses poblacions sota les comunitats algals. A més, el fet que els màxims poblacionals es localitzessin prop de la superfície va permetre que la finestra de llum disponible per *Chromatium* estigués enriquida en longituds d'ona llargues perquè l'absorció per part de l'aigua era encara baixa (Vila, 1992).

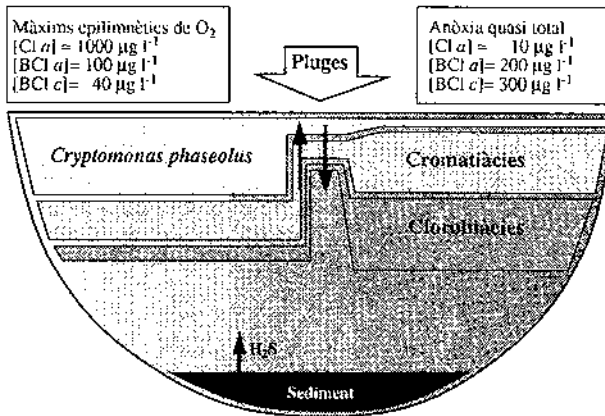
La dràstica reducció de la densitat de la comunitat algal a partir de la segona quinzena de juliol va afavorir que penetrés més llum a les capes d'aigua inferiors (vegeu fig. 5). Lliures de l'efecte de filtre biològic que representaven les algues, les poblacions de *Chromatium*, i sobretot la de *Chlorobium*, van començar a desenvolupar-se, i van passar a dominar la comunitat fotosintètica a partir d'aquest moment

(fig. 9). Dins d'aquesta nova situació on la comunitat bacteriana va dominar la columna d'aigua, es va establir una nova competència entre bacteris vermells i verds del sofre. Les bases d'aquesta competència han estat estudiades en detall tant al Sisó (Abellà et al., 1980) com en altres ecosistemes de la zona lacustre de Banyoles (Vila i Abella, 1994), i cal buscar-les en la motilitat pròpia de *Chromatium* i l'adaptació pigmentària selectiva d'ambdues espècies. Això deriva en una estratificació de la població bacteriana on *Chromatium* ocupa les zones superiors amb més llum, mentre que *Chlorobium* ocupa les zones inferiors, menys il·luminades i més riques en sulfhídric.



**Figura 9.** Evolució de les concentracions integrades de Cl a, BCl a i BCl c (en mg m<sup>-2</sup>) a l'estanyol d'en Sisó durant el període estudiat.

La dinàmica de la comunitat fotosintètica microbiana va ser un reflex de l'evolució d'un ecosistema dominat per una comunitat algal (màxims d'oxigen metàl·lmètics i elevada producció primària) a un ecosistema amb condicions altament reductores, en el qual la producció primària és quasi exclusivament procariota. Aquesta evolució de la comunitat fotosintètica canviant progressivament cap a condicions anòxiques es representa esquemàticament a la figura 10. Situacions similars han estat descrites anteriorment en altres ecosistemes aquàtics del sistema lacustre de Banyoles (Borrego i Garcia-Gil, 1994). Altres estudis en el temps realitzats al Sisó (Abella, 1980; Gasol, 1988) demostren que la mescla vertical de la columna d'aigua durant l'estratificació estival és poc freqüent. Les dades aportades per aquest estudi mostren que i) la pèrdua de l'estratificació no és un fenomen exclusiu de l'època hivernal i ii) que, igual que passa a l'hivern quan la mescla vertical es produeix, la producció primària passa a ser procariota. Tot i aquests punts en comú, també hi ha certes diferències entre els dos períodes de mescla (taula 1), bàsicament relacionats tant amb el caràcter transitori de la mescla estival com amb la diferència entre el règim lumínic entre estiu i hivern, degudes tant a la vegetació que envolta l'estanyol com a les diferències en la irradiació solar d'ambdós períodes.



**Figura 10.** Representació esquemàtica de l'evolució de la comunitat fotosintètica en la columna d'aigua de l'estanyol d'en Sisó. La comunitat, dominada inicialment per *Cryptomonas*, va anar canviant progressivament cap a un ecosistema amb condicions altament reductores, en el qual la producció primària era quasi exclusivament procariota.

Finalment, cal destacar la importància del sistema de mostreig fi en les zones de gradient on es desenvolupen les comunitats objecte de l'estudi. El delicat balanç de condicions fisicoquímiques que permeten el creixement de les diferents poblacions i la seva evolució al llarg del temps, fa obligada la utilització de sistemes precisos en la recollida de mostres per tal d'impedir turbulències no desitjades de la columna d'aigua i respectar al màxim l'estratificació natural de poblacions.

**Taula 1.** Principals característiques fisicoquímiques i biològiques de l'estanyol d'en Sisó durant el període de mescla hivernal (Abella, 1980; Gasol, 1988) i l'episodi de desestabilització enregistrat durant aquest estudi.

	MESCLA	
	Hivernal	Estival
Temperatura (°C)	8	15-18
Conductivitat ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	1200	2200
(O <sub>2</sub> ) (mg l <sup>-1</sup> )	0	<1
(H <sub>2</sub> S) ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	400	1000
(Cl a) (mg m <sup>-2</sup> )	<10	300
(B Cl a) (mg m <sup>-2</sup> )	405	139
(B Cl c) (mg m <sup>-2</sup> )	600	210
Durada (dies)	=140	=7

## AGRAÏMENTS

Volem expressar el nostre reconeixement a L. Bañeras pel seu suport durant la campanya de mostreig. A més, els autors volen agrair a l'Ajuntament de Banyoles la cessió de les instal·lacions del Laboratori Municipal de Limnologia, situat a can Sisó.

## REFERÈNCIES

- ABELLA, C. A. 1980. *Dinàmica poblacional comparada de las bacterias fotosintéticas del azufre*. Tesi doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- ABELLA, C. A., MONTESINOS, E. & GUERRERO, R. 1980. Field studies on the competition between purple and green sulfur bacteria for available light (lake Sisó, Spain). Dins: *Shallow lakes. Contribution to their limnology*. M. Dokulil, H. Metz and D. Jewson (ed.), vol. 3: 173-181. Dr. W. Junk bv publ., The Hague.
- BAÑERAS, L. 1993. *Bacteris fototròfics i cicle del fòsfor a l'estanyol del Vilar*. Tesina de Llicenciatura. Universitat de Girona.
- BORREGO, C. M. 1992. *Estudis sobre el creixement de bacteris fototròfics del sofre a l'estany de Banyoles*. Tesina de Llicenciatura. Universitat de Girona.
- BORREGO, C. M., GARCIA-GIL, L. J., BAÑERAS, L. & BRUNET, R. C. 1993. Changes in the composition of phototrophic sulphur bacterial communities in three basins of lake Banyoles (Spain). *Vehr. Int. Verein. Limnol.* 25: 720-725.
- BORREGO, C. M. & L. J. GARCIA-GIL. 1994. Caracterización limnológica de la Coromina (Sant Miquel de Campmajor, Girona), una laguna hipereutròfica del sistema lacustre de Banyoles. *Limnetica*, 10 (1): 43-51
- BROCK, T. D., BROCK, M. L., BOTT, T. L. & EDWARDS, M. R. 1971. Microbial life at 90 °C: the sulfur bacteria of Boulder Spring. *J. Bacteriol.* 107: 303-314.
- GARCIA-GIL, L. J., BRUNET, R. C., MONTESINOS, E. & ABELLA, C. A. 1988. Estudi comparatiu de l'evolució de la morfometria dels estanyols de la Riera Castellana (Banyoles): Estanyol Nou, Sisó i Brollador. *SCIENTIA gerundensis* 11: 81-90.
- GARCIA-GIL, L. J., BORREGO, C. M., BAÑERAS, L. & ABELLA, C. A. 1993. Dynamics of phototrophic microbial populations in the chemocline of a meromictic basin of lake Banyoles. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 78(2): 283-294.
- GASOL, J. M. 1988. *Ecologia microbiana a l'estanyol d'en Sisó*. Tesi doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- GUERRERO, R., MONTESINOS, E., ESTEVE, I. & ABELLA, C. A. 1980. Physiological adaptation and growth of purple and green sulfur bacteria in a meromictic lake (Vilar) as compared to an holomictic lake (Sisó). Dins: *Developments on Hydrobiology*. M. Dokulil, H. Metz and D. Jewson (ed.), vol. 3: 161-171. Dr. W. Junk bv publ., The Hague.
- GUERRERO, R., MONTESINOS, E., PEDRÓS-ALIÓ, C., ESTEVE, I., MAS, J., VAN GEMERDEN, H., HOFMAN, G. & BAKKER, J. F. 1985. Phototrophic sulfur bacteria in two spanish lakes: vertical distribution and limiting factors. *Limnol. Oceanogr.* 30: 919-391.

- GUERRERO, R., PEDRÓS-ALIÓ, C., ESTEVE, I. & MAS, J. 1987. Communities of phototrophic bacteria in lakes of the Spanish Mediterranean region. Dins: Lindholm, T. (ed.), *Ecology of photosynthetic prokaryotes*, vol. 47, pàg. 125-151. Acta Academiae Aboensis.
- HUMPHREY, G. F. & WOOTON, M. 1966. Comparison techniques used in the determination of phytoplankton pigments. *Reports SCOR-UNESCO*.
- JORGENSEN, B. B., KUENEN, J. G. & COHEN, Y. 1979. Microbial transformations of sulfur compounds in stratified lake (Solar lake, Sinai). *Limnol. Oceanogr.* 24: 799-822.
- MONTESINOS, E. 1982. *Ecofisiologia de la fotosíntesis bacteriana*. Tesi doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- MONTESINOS, E., GUERRERO, R., ABELLA, C. A. & 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.
- MONTESINOS, E. & VAN GEMERDEN, H. 1986. The distribution and metabolism of planktonic phototrophic bacteria. Dins: Megusar, F., Gantar, M., (ed.), *Proceedings of the IV ISME*, pàg. 349-359. Slovene Society for Microbiology, Ljubljana.
- 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.
- PARKIN, T. B. & BROCK, T. D. 1980a. Photosynthetic bacteria in lakes: the effect of light intensity. *Limnol. Oceanogr.* 25(4): 711-718.
- PARKIN, T. B. & BROCK, T. D. 1980b. The effect of light quality on the growth of phototrophic bacteria in lakes. *Arch. Microbiol.* 125: 19-25.
- PEDRÓS-ALIÓ, C., GASOL, J. M. & GUERRERO, R. 1986. Microbial ecology in a sulfurous lake Sisó. A: Megusar, F., Gantar, M., (ed.), *Proceedings of the IV ISME*, pàg. 638-643. Slovene Society for Microbiology, Ljubljana.
- PFENNIG, N. 1989. Ecology of phototrophic purple and green sulfur bacteria. Dins: Schlegel, H. G., Bowien, B. (ed.), *Autotrophic bacteria*, pàg. 97-116. Springer & Verlag, Nova York.
- SMITH, J. H. & BENÍTEZ, A. 1955. Chlorophylls. Analysis in plant materials. Dins: *Modern methods in plant analysis*. VH Springer-Verlag.
- TAKAHASHI, M. & ICHIMURA, S. 1970. Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 15: 929-944.
- VAN GEMERDEN, H., MONTESINOS, E. MAS J. & GUERRERO, R. 1985. Diel cycle of metabolism of phototrophic purple sulfur bacteria in lake Sisó (Spain). *Limnol. Oceanogr.* 30(5): 932-943.
- VILA, X. 1992. *Microorganismes planctònics fotosintètics i composició espectral de la llum a la zona lacustre de Banyoles*. Tesina de Llicenciatura. Universitat de Girona.
- VILA, X. & ABELLA, C. A. 1994. Effects of light quality on the physiology and the ecology of planktonic green sulfur bacteria in lakes. *Photosynth. Res.* 41: 53-65.