

INCIDENCIA DE LA INESTABILIDAD DE LA MEROMIXIS EN BANYOLES IV (LAGO DE BANYOLES, GIRONA) EN LA DINAMICA POBLACIONAL DE BACTERIAS FOTOTROFICAS DEL AZUFRE.

Jesús GARCIA-GIL, Ramon C. BRUNET y Carles A. ABELLA

Institut d'Ecologia Aquàtica, Col·legi Universitari de Girona.
Universitat Autònoma de Barcelona
Hospital 6, 17071 GIRONA

Palabras clave : Meromixis, bacterias fotosintéticas, dinámica poblacional, Banyoles, bacterioplancton.

SUMMARY

INCIDENCE OF THE UNSTABILITY OF MEROMIXIS IN BANYOLES IV (BANYOLES LAKE, GIRONA) ON THE DYNAMICS OF PHOTOTROPHIC BACTERIA POPULATIONS

Key words: Meromixis, phototrophic bacteria, population dynamics, Banyoles lake, bacterio plankton.

In this report, a description of physico chemical and biological characteristics of a new meromictic basin in Banyoles (Banyoles IV) lake is carried out. The oscillating behaviour of this meromixis (chemocline located at different depths during the anual cicle) has an important effect both on light quantity and quality reaching chemocline, and on total surface of production, increasing the growth rate of total biomasse measured as bacteriochlorophyll *a*. This effect is also studied in concentration terms. Finally a comparison between experimental and field growth of bacteria is used to define global parameters of bacterial population.

INTRODUCCION

El lago de Banyoles (Girona), es una masa de agua de origen cárstico formado por dintintos hundimientos que determinan las diferentes cubetas. Éstas son de profundidad variable y presentan surgencias de agua subterránea que mantiene en suspensión un material finísimo de naturaleza margosa, también llamado sedimento en suspensión (ABELLA, 1982).

Margalef realiza en 1969 la primera ecosondación hallando cuatro grandes cubetas (PLANAS, 1973). Fruto de los estudios realizados durante estos últimos 20 años en el lago de Banyoles, fue el descubrimiento, en 1978 de una meromixis estable en la cubeta III (MIRACLE 1978, GUERRERO et al. 1978). El estudio de esta cubeta reveló la presencia de bacterias fototróficas del azufre. No en vano las características de las aguas de Banyoles (mesotróficas y ricas en sulfatos) las hacen ideales para el desarrollo de estos microorganismos.

IV CONGRESO ESPAÑOL DE LIMNOLOGIA
Actas : 85-94

En 1984 se puso, por primera vez, de manifiesto el carácter meromíctico de otra cubeta en el sector norte del lago (Banyoles IV), donde se detectaron asimismo poblaciones de bacterias fototróficas. El presente trabajo además de describir la dinámica de su meromixis, intenta analizar su influencia sobre la dinámica de la población de la bacteria fototrófica (*Chlorobium phaeobacteoides*).

Una característica que hace interesante esta cubeta es la constante variación en la localización de la quimioclina. En este estudio se tienen muy en cuenta estas variaciones y se demuestra el efecto que éstas tienen sobre las características físico-químicas del agua y, por ende, sobre la dinámica del bacterioplancton. Finalmente, se compara el crecimiento de la población en el campo con el modelo de crecimiento experimental en el laboratorio, utilizando similares parámetros, todo ello a partir de los datos de concentración de pigmentos.

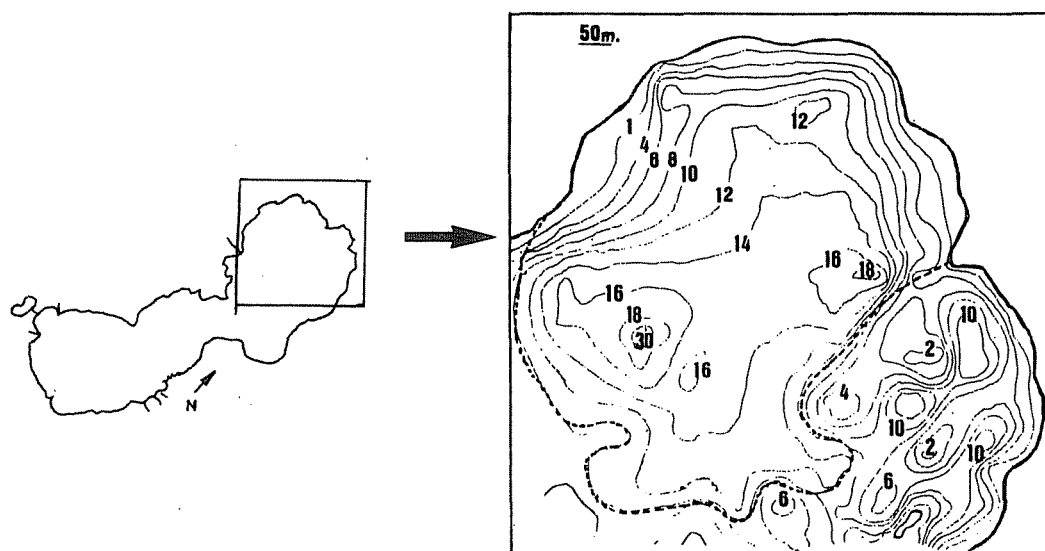


Fig. 1. Localización y batimetría de la cubeta IV. El área sombreada muestra la zona ocupada por el sedimento en suspensión. Situation and bathymetry of Banyoles IV. Shaded area represents suspended sediment.

MATERIAL Y METODOS

Las muestras de agua se tomaron en el punto de máxima profundidad de la cubeta, (ver figura 1) mediante los métodos limnológicos convencionales.

La temperatura se midió con un termistor de campo Crison modelo T-637. La concentración de oxígeno disuelto se midió con un oxímetro YSI (Yellow Springs Instruments modelo 57). La conductividad del agua se determinó con un conductímetro YSI modelo 33. La luz incidente fue medida con una célula fotoeléctrica de selenio Metrom y la energía lumínica fue estimada a partir del porcentaje de luz en cada profundidad respecto a la superficie y de los valores de radiación lumínica facilitados por la estación meteorológica de Figueres situada en la misma latitud que Banyoles. El sulfhídrico se determinó fijando la muestra inmediatamente con

un volumen igual de tampón protector (SAOB) midiéndose después la concentración del ion S^{2-} con un electrodo selectivo Orion.

Los análisis de pigmentos se realizaron siguiendo el método descrito por Montesinos (TAKAHASHI & ISHIMURA, 1968; MONTESINOS, 1982).

RESULTADOS

1. Valores morfométricos.

Las tablas 1 y 2 recogen los valores morfométricos de la cubeta IV (HUTCHINSON 1957). El área del lago de Banyoles que pertenece a la cubeta IV está representada en la figura 1. Considerando el volumen total del lago de Banyoles (unos 17 Hm^3) (PLANAS, 1978), la cubeta IV representa casi una quinta parte del total del volumen del lago mientras que el monimolimnion representa, por término medio 1/12 parte del volumen de la cubeta.

Tabla 1. Distribución de las áreas y volúmenes parciales de Banyoles IV.
Distribution of partial areas and volumes.

z (m)	Az (m ²)	Vz (m ³)
0	326954	2767968
10	226638	393830
12	167191	146931
13	126670	111017
14	95364	71002
15	46642	36197
16	25753	18696
17	11639	7813
18	3988	2853
19	1719	1246
20	774	
Volumen total:		3.557.558

Tabla 2. Parámetros morfométricos según Hutchinson (1957) de la cubeta IV del lago de Banyoles (Banyoles IV). Hutchinson's morphometrical parameters

A	326.955 m ²
V	3.557.558 m ³
z	18-20
l ^m	782 m
b	477 m
z	10,9 m
L	2278 m
D _L	1,13
z _L	3,1
D _V	1,64
z _V	12-17 m
E ^c	3,9°

2. Temperatura y conductividad.

Las figuras 2 y 3 muestran las variaciones de la temperatura y la conductividad respectivamente a lo largo de un periodo anual. En ellas se puede apreciar una situación (principios de marzo de 1986) en que la quimioclina se sitúa a 17,5 m, coincidiendo con una elevación del nivel del sedimento en suspensión y un monimolimnion con una superficie y volumen mínimos.

En la figura 2 puede apreciarse una dicotermia (YOSHIMURA, 1937) que se manifiesta desde el inicio de la primavera hasta finales del verano. Como consecuencia del rápido calentamiento de las aguas más superficiales, se forma una masa de agua más fría confinada entre las anteriores y las del monimolimnion más cálido. Esta dicotermia puede apreciarse en los perfiles estacionales de la figura 4 (b y c).

La alta conductividad que presentan las aguas del lago de Banyoles es debida esencialmente a la elevada concentración de sulfatos ($> 1 \text{ g.L}^{-1}$) que poseen sus aguas que, subterráneamente, alimentan el lago de Banyoles. La conductividad está sujeta a cambios temporales debidos en gran parte a las variaciones en el flujo de entrada de agua subterránea y en la cantidad

de agua aportada por los tributarios superficiales que recogen el agua de lluvia caída en la cuenca de recepción del lago (DUTRAS et al. 1986).

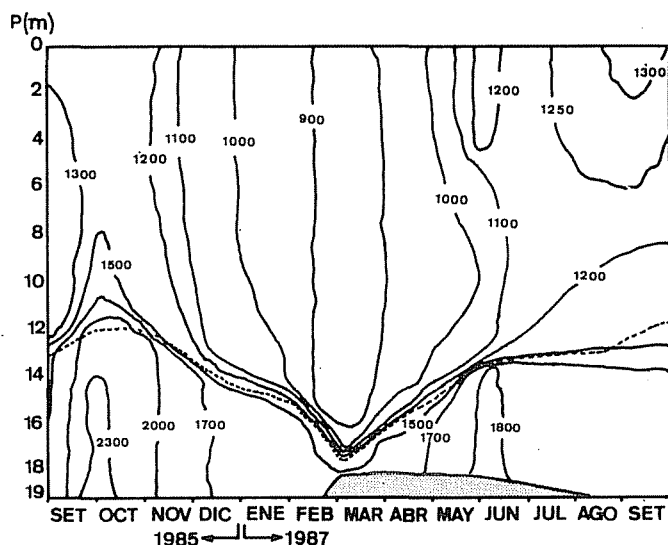


Fig. 2. Distribución espacio-temporal de la conductividad en la cubeta IV. Los valores se expresan en $\mu\text{S.cm}^{-1}$. La zona sombreada corresponde al sedimento en suspensión. La línea de puntos indica la profundidad de la quimioclina. Conductivity ($\mu\text{S.cm}^{-1}$) isopleths in Banyoles IV. Shaded area and dashed line represent respectively, suspended sediment and depth where chemocline was found.

Así pues, los valores pueden oscilar de 800 a 1500 $\mu\text{S cm}^{-1}$ en el mixolimnion y de 1500 a 2300 $\mu\text{S cm}^{-1}$ en el monimolimnion. Además el gradiente químico (quimioclina) que separa el mixo- del monimolimnion sufre grandes variaciones de nivel a lo largo del tiempo respecto a su profundidad pasando de los 12 m en octubre a los 17 m en marzo con claras implicaciones en las poblaciones de bacterias fototróficas que allí se desarrollan.

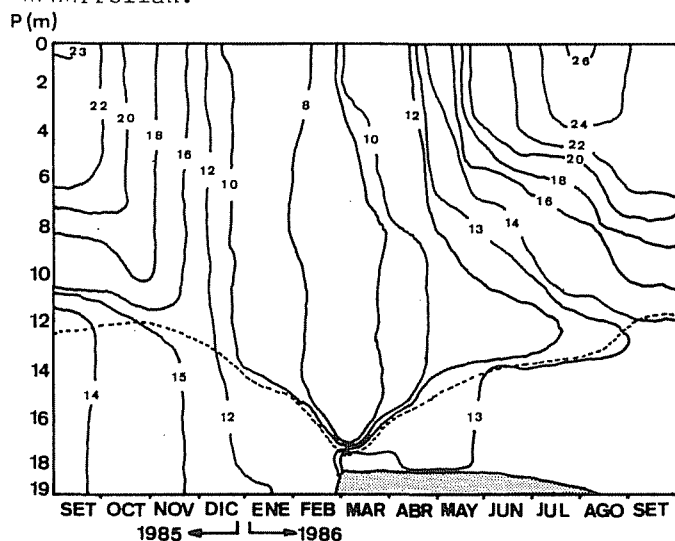


Fig. 3. Distribución espacio-temporal de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en la cubeta IV. La zona sombreada corresponde al sedimento en suspensión. La línea de puntos indica la profundidad de la quimioclina. Temperature ($^{\circ}\text{C}$) isopleths in Banyoles IV. Shaded area and dashed line represent suspended sediment and depth where chemocline was respectively found.

3. Oxígeno y sulfhídrico

La figura 5 muestra la distribución espacio-temporal de la concentración de oxígeno y sulfhídrico disuelto. Los valores máximos de oxígeno se localizan, durante la mezcla invernal, coincidiendo con el momento en que el nivel de la quimioclina es mínimo (10 mg.L^{-1} de oxígeno desde 0-17 m). El monimolimnion permanece anóxico durante todo el año. Los

valores del H_2S son especialmente bajos a lo largo de todo el ciclo anual (raramente sobrepasan $0,1 \text{ mM}$), si comparamos con los valores detectados en la cubeta III (Banyoles III), (ABELLA, 1980). A ello también contribuyen tanto las características morfométricas, como la naturaleza ferrosa de las aguas que alimentan esta cubeta.

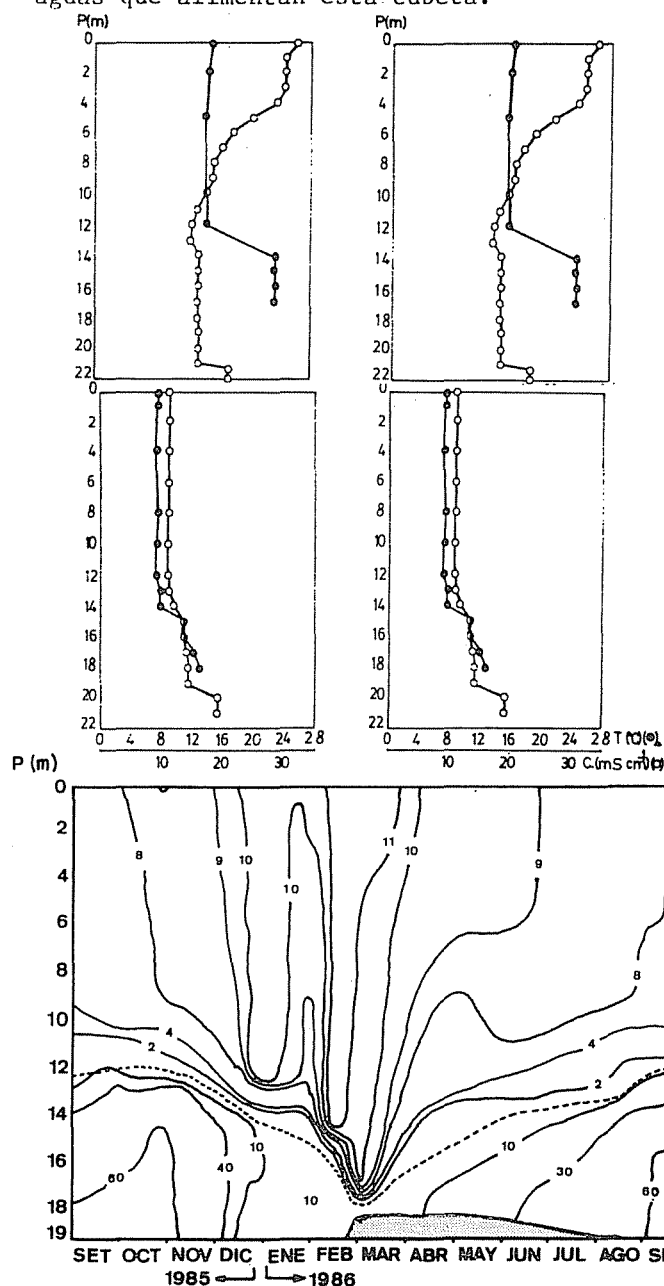


Fig. 4. Perfiles verticales de conductividad y temperatura en la cubeta IV. (a): 24 julio 1985; (b): 23 octubre 1985; (c): 22 enero 1986 y (d): 6 mayo 1986. Vertical profiles for conductivity and temperature in Banyoles IV. (a): 24-07-1985; (b): 23-10-1985; (c): 22-01-1986 and (d): 6-05-1986.

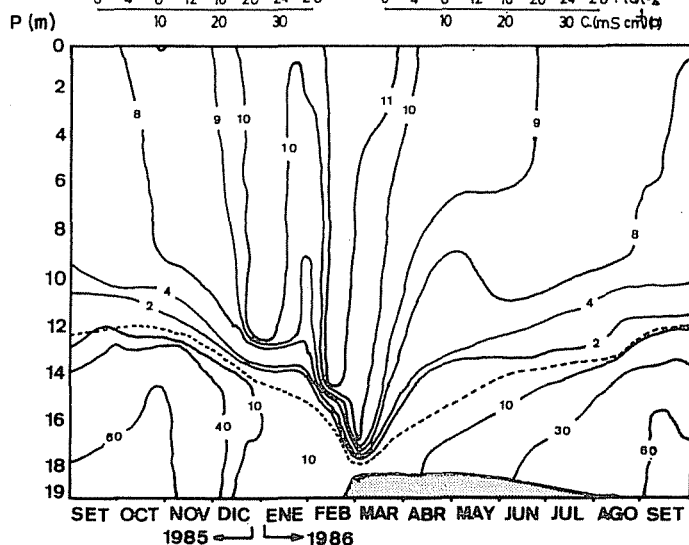


Fig. 5. Distribución espacio-temporal de las concentraciones de oxígeno (mg.L^{-1}) y de sulfhídrico (μM) en la cubeta IV. La línea de puntos representa la profundidad de la quimioclina. Oxygen (mg.L^{-1}) and sulfide (μM) isopleths in Banyoles IV. Dashed line represents chemocline depth.

4. Incidencia de la luz y energía lumínica

En la figura 6 se muestra la distribución espacio temporal de la radiación solar en Banyoles IV, medida en $\text{calorias-gramo cm}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$. A partir de la quimioclina la luz se extingue rápidamente en los $0,5$ ó 1 m

siguientes, debido a la alta turbidez del agua producida por las poblaciones de bacterias fototróficas.

Puede apreciarse que la mínima radiación en superficie no coincide en el tiempo con la radiación mínima en la quimioclina (febrero y marzo respectivamente). Ello se explica por dos factores: por una parte la alta turbiedad del mixolimnion, como consecuencia de aportes pluviales con material arcilloso en suspensión y, por otra, la mayor profundidad (17,5 m) a que se halla la quimioclina en marzo.

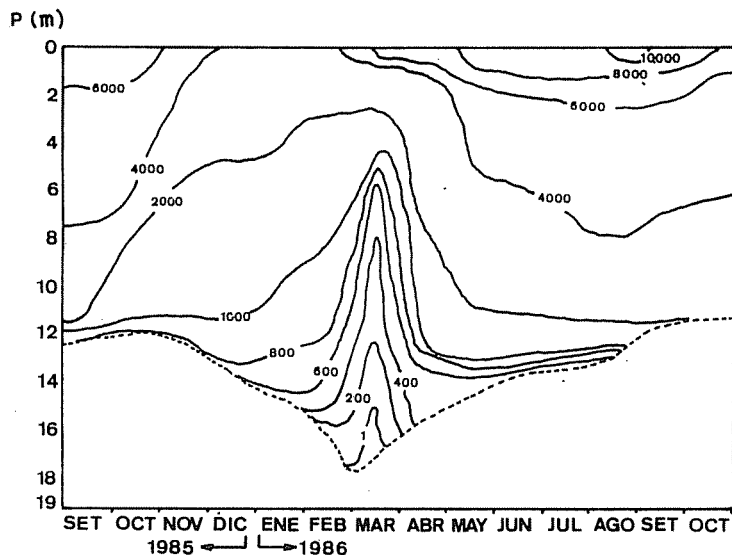


Fig. 6. Distribución espacio-temporal de la energía lumínica ($\text{calorias} \cdot \text{gramo}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$) en la cubeta IV justo hasta la superficie del monimolimnion. La línea de puntos indica la profundidad del monimolimnion. Light energy isopleths ($\text{cal} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$). Dashed line represents depth where chemocline was found.

5. Pigmentos y población bacteriana. Dinámica.

Generalmente, (figura 6) la luz que llega a la parte superior del monimolimnion es suficiente para que se desarrollen poblaciones de bacterias fototróficas del azufre. Los espectros de absorción realizados a partir de los extractos acetónicos (figura 7) muestran en todos los casos un pico para 648-650 nm correspondiente al máximo de absorción de la Bcl e propia de las bacterias fototróficas pertenecientes a la familia de las Chlorobiaceae, concretamente a especies que en cultivo puro, son de color marrón. La identificación al microscopio óptico y el aislamiento en cultivo puro condujeron a la determinación de Chlorobium phaeobacteroides como el componente mayoritario de las poblaciones de bacterias fototróficas. No obstante también se han detectado enriquecimientos de bacterias fototróficas púrpuras, pertenecientes a la especie Chromatium minus (de la familia de las Chromatiaceae) aunque, por su bajo número, su aportación a la biomasa bacteriana total es ínfima.

DISCUSION

1. Profundidad de la quimioclina y parámetros físicos

A partir de los datos expuestos en el apartado de resultados la primera cuestión que se plantea es acerca de la naturaleza oscilante de la meromixis en la Banyoles IV, entendiendo por oscilación la variación que, a lo largo del tiempo, sufre la quimioclina en cuanto a la profundidad en que se encuentra. El nivel de oscilación de la quimioclina en los lagos depende de la profundidad de éstos. Así el lago Salsvatn, en Noruega tiene su quimioclina siempre situada en torno a los 410 m y prácticamente no sufre variaciones en su nivel (BOYUM, 1973). En cambio, lagunas como la del Vilar, en Banyoles poseen gradientes químicos que pueden llegar a desaparecer durante algunas semanas ante condiciones invernales con frío intenso.

Banyoles IV se encuentra entre los dos ejemplos citados, es decir tiene la suficiente profundidad como para no perder la meromixis, pero no para evitar que la mezcla invernal y los vientos reduzcan al mínimo el monimolimnion. Se trata, pues de una continua dinámica estacional de "pérdida" y recuperación del espesor del monimolimnion.

Banyoles IV mantiene su meromixis durante todo el ciclo anual, pero a diferencia de la otra cubeta meromítica del lago de Banyoles (cubeta III) el gradiente químico va cambiando su posición a lo largo del ciclo anual.

2. Variación en la profundidad de la quimioclina. efectos biológicos

La oscilación estacional del nivel de la quimioclina, y por ende, el espesor del monimolimnion determinan en gran manera la dinámica de desarrollo de las poblaciones de bacterias fototróficas. La tabla 3 pone de manifiesto los fuertes cambios que estas oscilaciones producen en algunos de los factores que determinan el crecimiento de las poblaciones microbianas.

Puede apreciarse que la variación máxima de la profundidad de la quimioclina, es de 5 metros. ello determina que la cantidad de energía lumínica que recibe la capa más iluminada de la población bacteriana varía entre menos de una caloría-gramo $\text{cm}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$ hasta 2270 calorías-gramo $\text{cm}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$ (tabla 3). Por otra parte la superficie de producción (o "prado") se multiplica por 19. Conjuntamente estos factores tienen un efecto sinérgico sobre el desarrollo de estas poblaciones que se manifiesta en el incremento de la biomasa total.

La integración de la concentración de Bclor $\bar{e}$ para toda la columna, desde la parte superior del monimolimnion hasta el fondo, medida en mg de Bclor $\bar{e}$ por m^2 , puede ser una buena estima de la población total integrada para todo el volumen que en aquel momento ocupa el monimolimnion.

La figura 7 muestra la variación de la cantidad total de Bclor $\bar{e}$ durante un ciclo anual. Esta se puede relacionar con la variación de nivel de la quimioclina. Es importante tener en cuenta que el volumen total del monimolimnion también sufre fuertes oscilaciones.

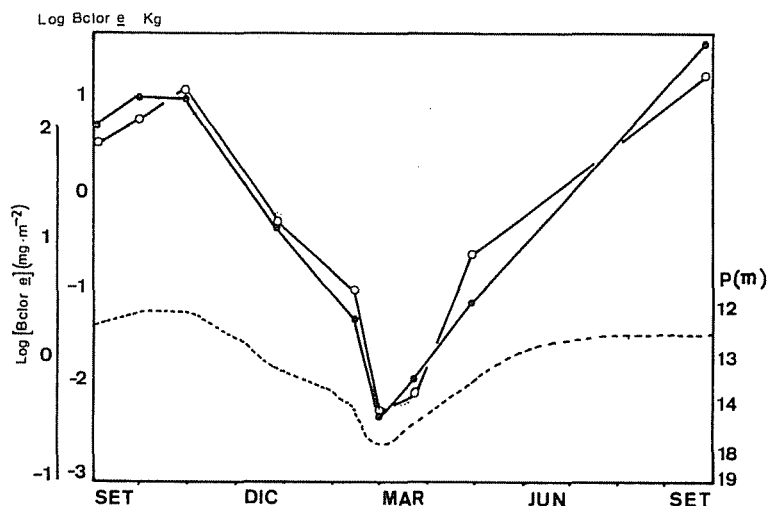


Fig. 7. Variación temporal del logaritmo del contenido total de pigmentos. (O): Integración para una columna de 1 m^2 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$); (●): Integración para todo el monimolimnion (Kg). Desde setiembre de 1985 hasta setiembre de 1986. Temporal variation of logarithm of total content of pigments. (O): Integration for a water column of 1 m^2 in the deepest point of Banyoles IV ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$); (●): Integration for the whole of monimo limnion (Kg). (From sept.1985 to sept.1986).

La representación del logaritmo de la cantidad de Bclor e a lo largo del tiempo ofrece una visión más lineal del desarrollo de la población, dado que el crecimiento bacteriano sigue también en Banyoles IV una dinámica exponencial. En la figura 8 se aprecia como las variaciones en la concentración de pigmentos (mg por m^3 de Bclor e) son mucho más suaves que las variaciones que experimenta la cantidad total de pigmentos.

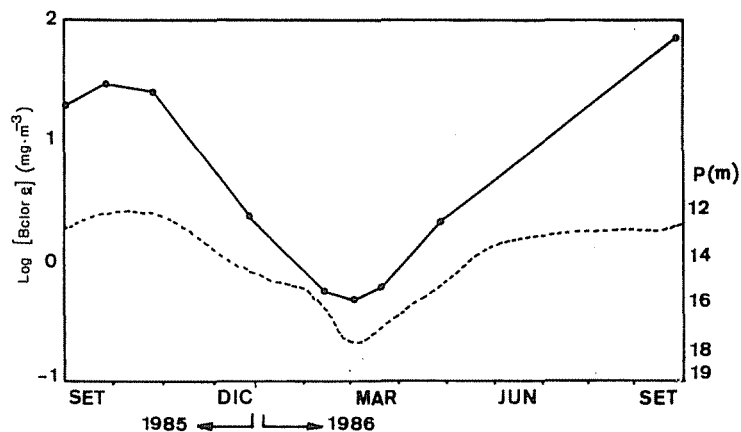


Fig. 8. Variación temporal del logaritmo de la concentración de pigmentos en la cubeta IV ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$). Desde setiembre de 1985 hasta setiembre 1986. Temporal variation of logarithm of pigment concentration in Banyoles IV ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$). From September 1985 to September 1986.

Tabla 3 . Efecto del nivel de la quimioclina sobre algunos parámetros ecológicos en Banyoles IV. Effect of chemocline level on several ecological parameters in Banyoles IV.

	MAR 86	SET 86
Nivel quimiocl.	17,5 m	12,5 m
Energía lum.	$< 1 \text{ cal-gramo cm}^{-2} \text{ mes}^{-1}$	2270
Superf. de Prod.	7813 m^2	146931 m^2
Bclor <u>e</u> total	0,008 Kg_{-3}	20,7 Kg
Bclor <u>e</u>	0,7 mg.m^{-3}	71,63 mg.m^{-3}

3. Desarrollo de las poblaciones fototróficas en la columna de agua de Banyoles IV.

El desarrollo de poblaciones naturales puede ser interpretado con los mismos parámetros que intervienen en los crecimientos experimentales de microorganismos en cultivos puros, es decir, velocidad de crecimiento, tiempo de generación, fase de latencia, fase exponencial, fase estacionaria y fase de muerte. Si nos atenemos a este modelo se pueden definir dos "tiempos de generación"; uno a partir de la variación de la concentración y otro a partir de la cantidad total de pigmentos, entendiendo como tiempo de generación el que tardan en duplicarse los valores respectivos. Los tiempos de duplicación obtenidos dan unos valores de 16,12 días a partir de la evolución de la concentración total de pigmentos y de 31,5 días a partir de la variación temporal de los valores de la concentración.

La concentración de pigmentos (mg.m^{-3}) tarda casi el doble de tiempo en duplicarse que la cantidad total de pigmentos integrada para todo el monimolimnion de Banyoles IV. En cambio, en la cubeta III existe una buena interrelación entre la cantidad de pigmentos total y la concentración (ABELLA, 1980) debido, entre otros factores, a que el volumen de monimolimnion (determinado por la profundidad a que se encuentra la quimioclina) permanece prácticamente constante a lo largo de todo el ciclo anual.

En Banyoles IV el hecho de que la quimioclina ascienda un metro en la columna de agua significa un aumento de la superficie iluminada del monimolimnion es decir, su superficie productiva (MONTESINOS & VAN GEMERDEN, 1987). A este hecho se le suma también un aumento de la cantidad de luz recibida, y consecuentemente en una mayor producción. El aumento de producción incide positivamente tanto sobre la concentración como sobre la cantidad total de pigmentos. No obstante, de los resultados se desprende que la cantidad total y la concentración de pigmentos no siguen la misma dinámica. Se ha de tener en cuenta el aumento de volumen que resulta de la oscilación de la quimioclina.

Este aumento de volumen va en detrimento de la concentración, explicando las diferencias entre los parámetros de crecimiento de la cantidad total y los de la concentración (figuras 7 y 8).

Los efectos de la oscilación de la quimioclina actúan de forma sinérgica sobre el crecimiento de las poblaciones naturales de bacterias fototróficas. Al diseñar modelos de crecimiento para estas poblaciones se tienen que conocer tanto los valores de concentración como los absolutos en todo el volumen ocupado por ellas.

BIBLIOGRAFIA

- ABELLA, C.A. 1980. **Dinámica poblacional comparada de bacterias fotosintéticas planctónicas**. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.
- BOYUM, A. 1973. Salsvatn, a lake with old sea water. **Revue Suisse d'Hidrobiol.** 35: 262-277.
- DUTRAS, A., ABELLA, C.A. y BRUNET, R. 1986. Determinació del sistema de corrents a l'Estany de Banyoles en condicions de calma meteorològica estival. En: **Primeres Jornades sobre l'Estany de Banyoles. Ponències i Comunicacions**. Diputació de Girona.
- GUERRERO, R., ABELLA, C.A. & MIRACLE, M.R. 1978. Spatial and temporal distribution of bacteria in a meromictic lake basin: relationships with physicochemical parameters and zooplankton. **Verh. Internat. Verein. Limnol.** 20 : 2264-2271.
- HAMMER, U.T. & HAYNES, R.C. 1978. The saline lakes of Saskatchewan. II. locale, hidrography and other physical aspects. **Int. Revue ges. Hidrobiol.** 63: 179-203.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. **A treatise on limnology. I. Geography, physics and chemistry of lakes**. J. Wiley & Sons. New York.
- JULIA, R. 1980. **La conca lacustre de Banyoles-Besalú**. Monografies del Centre d'Estudis Comarcals de Banyoles.
- MIRACLE, M.R. 1978. **Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies de zooplancton del lago de Banyoles**. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- MONTESINOS, E. 1982. **Ecofisiología de la fotosíntesis bacteriana**. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.
- MONTESINOS, E. & VAN GEMERDEN, H.V. 1987. Distribution and metabolism of planktonic phototrophic bacteria. **Proceedings of the 4 th International Symposium on Microbial Ecology**. Ljubljana (Yugoslavia). En prensa.
- PLANAS, M.D. 1973. Composición, ciclo y productividad del fitoplancton del lago de Banyoles. **Oecol. Aquat.** 1: 3-106.
- TAKAHASHI, M. & ICHIMURA, S. 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. **Limnol. Oceanogr.** 13: 644-655.
- YOSHIMURA, S. 1937. Abnormal thermal stratifications on inland seas. **Proc. Imp. Acad. Japan.** 13 : 316-319.