

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA
Facultat de Ciències Biològiques
Departament de Microbiologia i Ecologia

**LIMNOLOGIA COMPARADA DE LAS LAGUNAS DE DOS
SISTEMAS CÁRSTICOS DE CUENCA.
BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DE LA LAGUNA DE LA
CRUZ Y LA LAGUNA ARCAS-2**

*Comparative limnology of the lakes from two karstic systems in Cuenca.
Photosynthetic bacteria from Lake La Cruz and Lake Arcas-2*

Memoria redactada para optar al grado de
doctora en la *Facultat de Ciències
Biològiques* por la *Universitat de València*,
por:

María Antonia Rodrigo Alacreu

València, 1997

UMI Number: U607697

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI U607697

Published by ProQuest LLC 2014. Copyright in the Dissertation held by the Author.
Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against
unauthorized copying under Title 17, United States Code.



ProQuest LLC
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106-1346

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA
BIBLIOTECA CIÈNCIES

Biologicas

Nº Registre 10557

DATA 25-9-97

SIGNATURA T. D. 485

Nº LIBRE: 120889343

la doctoranda,

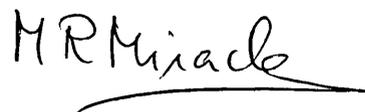


Mª Antonia Rodrigo

los directores de la Tesis,



Eduardo Vicente Pedrós
Dr. en Ciencias Biológicas y Profesor Titular
del *Departament de Microbiologia i Ecologia* de la *Facultat de Ciències Biològiques* de la *Universitat de València*



María Rosa Miracle Solé
Dra. en Ciencias Biológicas y
Catedrática de Ecología del *Departament de Microbiologia i Ecologia* de la *Facultat de Ciències Biològiques* de la *Universitat de València*

"La gran fascinación intelectual de la limnología reside en el estudio comparado de un gran número de sistemas, cada uno de los cuales tiene un cierto parecido con los demás y también muchas diferencias."

(G.E. Hutchinson, *Reconsideración del Microcosmos Lacustre en EL TEATRO ECOLÓGICO Y EL DRAMA EVOLUTIVO*. 1979).

*A la meua família,
y molt especialment, a Willi*

AGRADECIMIENTOS

En la mayoría de las tesis doctorales, el esfuerzo principal lo realiza una persona. Sin embargo, en mi opinión, estas no llegarían a su término, o al menos no de la forma en que lo hacen, sin la ayuda de un gran número de gente. Por ello, voy a tratar de expresar mi más sincero agradecimiento por toda la ayuda, que en distintas formas, me han prestado las siguientes personas:

Agradezco al Dr. Eduardo Vicente Pedrós y a la Dra. María Rosa Miracle Solé, directores de esta tesis, su apoyo, su colaboración en los muestreos, sus sugerencias y consejos durante la realización de la misma, así como el esfuerzo realizado en su corrección.

Esta tesis doctoral ha formado parte de un trabajo global sobre las lagunas de Cuenca que realizaba un equipo de personas, colaborando unos con otros, especialmente durante el trabajo de campo. Quiero expresar mi agradecimiento al equipo de muestreo de la "magna campaña" formado por Toni Camacho, Luisa Ballesteros, Juan Miguel Soria y William Colom. A Toni, compañero de trabajo durante tanto tiempo, debo agradecerle también su colaboración en el laboratorio y otras tareas. A Luisa y a Juan he de agradecerles su trabajo de laboratorio, especialmente en la "química del agua".

A Javier Armengol y Ángeles Esparcia les estoy agradecida por "compartir" los muestreos.

A Javi le expreso mi gratitud por los datos cedidos de sus campañas.

A Helena Llorens le doy las gracias por su gran ayuda tanto en el trabajo de campo, como en el de laboratorio, especialmente durante el "ciclo diario".

Agradezco a todos los estudiantes colaboradores que han pasado por nuestra línea de investigación su aportación (Isabel Pérez, M^a Loli Sendra, ...), y en especial a Isabel García. A ella, que posteriormente fue compañera de investigación y actualmente una gran amiga, le agradezco su ayuda en el laboratorio, así como los ratos que hemos pasado juntas y el ánimo ofrecido por ella.

A María José Carmona, Rafa Oltra y Carmina Tortajada por haberme alentado con sus ánimos, consejos y sugerencias.

A Karmen Rojo le agradezco la ayuda en la identificación de las diatomeas del sedimento. Manolo Serra me asesoró en algunas cuestiones estadísticas. A Rosa Aznar le agradezco su magnífica tinción de flagelos.

Al Dr. Ignacio Morell de la Universidad Jaume I de Castelló le agradezco el haberme facilitado los programas de ordenador de los equilibrios químicos, y al Dr. Paco Pérez por haberme ayudado a "descifrar" dichos programas.

Agradezco a los Drs. Carlos de Santisteban y Joaquín Bastida su ayuda sobre las cuestiones geológicas de esta tesis, así como al Dr. Ángel Buendía.

Al Dr. Carles Abellà, de la *Universitat de Girona*, por su hospitalidad y por haberme introducido en el cultivo y aislamiento de las bacterias fotosintéticas junto con el Dr. Jesús García-Gil, Dr. Ramon Brunet y Xavier Riera.

Mi gratitud para los miembros del *Departament de Microbiologia i Ecologia* de la *Facultat de Ciències Biològiques*, donde se realizó este trabajo que fue financiado con los proyectos PB85-0206 y NAT89-1124, y que de alguna forma me han brindado su ayuda.

Al *Servei de Microscopia Electrònica* de esta Facultad y a todo su personal les agradezco el haber puesto a mi disposición los medios necesarios y la ayuda prestada.

Agradezco al Ministerio de Educación y Ciencia la concesión de la beca de Formación de Personal Investigador que ha permitido, en parte, la realización de esta tesis. De igual forma agradezco a este Ministerio las becas de estancias cortas en el extranjero, puesto que han supuesto un enriquecimiento muy importante en mi formación investigadora. Aprovecho para agradecer la ayuda prestada por los miembros del *Geomicrobiology Division* de la Universidad de Oldenburg (Alemania) y muy especialmente la de Suzanne Sander y la del Dr. Wolfrang E. Krumbein. Les agradezco haberme facilitado el uso de su servicio de microscopía electrónica. Agradezco también al *Westwater Research Center*

y al *Department of Microbiology* de la Universidad de British Columbia (Canadá) su acogida durante mi estancia de tres meses en dichos centros. Muy especialmente, agradezco al Dr. Ken Hall su apoyo durante ese período.

Al *Institute of Limnology* de la Universidad de Uppsala (Suecia) debo agradecer los medios puestos a mi disposición para la búsqueda de bibliografía. A todo el personal del *Erken lab* y especialmente al Dr. Kurt Pettersson, les agradezco su colaboración y sus facilidades para que yo comenzara a escribir esta tesis en sus instalaciones. El ambiente de trabajo que había en aquel lugar era idóneo para tal fin. A la Dra. Vera Istvánovics le estoy muy agradecida por sus valiosos comentarios y críticas de este manuscrito.

Carmen Godoy me ayudó con el inglés en los últimos momentos y Sandra Figueroa me asesoró con el diseño de la portada.

Para mi familia guardo un agradecimiento especial, por su confianza en mí, por haber estado siempre a mi lado y haberme dado ánimos para seguir adelante.

También especial es el agradecimiento para William Colom, por su apoyo y comprensión en todo momento, especialmente en los "ratos difíciles", y por su colaboración en el trabajo de edición de esta tesis.

Seguramente me habré olvidado de citar personalmente a alguien, pero espero que no se ofendan por ello, porque les estoy igualmente agradecida.

A todos vosotros, gracias.

ÍNDICE

Resumen/Abstract	xix
------------------------	-----

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Las zonas lacustres en los sistemas cársticos	1
1.2. Carbonatos <i>versus</i> sulfatos	3
1.3. La estratificación de las aguas en lagos y lagunas y las bacterias fotosintéticas	4
Estructura del trabajo	9

2. ZONA DE ESTUDIO. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Zona de estudio: Lagunas de Cañada del Hoyo, lagunas de Arcas-Ballesteros y Fuentes	11
2.2. Calendario y esquema de muestreo	20
2.3. Parámetros físico-químicos <i>in situ</i>	
2.3.1. Temperatura	26
2.3.2. Penetración luminosa y transparencia del agua	26
2.3.3. Conductividad	27
2.3.4. Oxígeno disuelto: Método polarográfico	27
2.3.5. pH y potencial de oxidación-reducción	28
2.4. Análisis de las muestras en el laboratorio	
2.4.1. Análisis químico de las aguas	28
2.4.1.1. Oxígeno: Método Winkler	28
2.4.1.2. Sulhídrico	28
2.4.1.2.1. Método potenciométrico	29
2.4.1.2.2. Método colorimétrico	31
2.4.1.2.3. Método volumétrico: Yodometría	31
2.4.1.3. Cloruro	31
2.4.1.3.1. Método potenciométrico	31
2.4.1.3.2. Método volumétrico: Argentimetria	32
2.4.1.4. Sulfato: método nefelométrico	32
2.4.1.5. Alcalinidad total	33
2.4.1.6. Amonio	33
2.4.1.7. Nitrito	34
2.4.1.8. Nitrato	34
2.4.1.8.1. Método potenciométrico	35
2.4.1.8.2. Método colorimétrico previa reducción a nitrito	35
2.4.1.9. Fósforo reactivo soluble	36
2.4.1.10. Fósforo total	37
2.4.1.11. Silicato reactivo soluble	37
2.4.1.12. Hierro	38

2.4.1.13. Calcio, magnesio, sodio y potasio	39
2.4.2. Análisis del sedimento	39
2.4.2.1. Determinación del peso seco, la materia orgánica y la densidad	39
2.4.2.2. Fósforo total del sedimento	39
2.4.2.3. Extracción fraccionada del fósforo del sedimento	40
2.4.2.4. Carbono y nitrógeno del sedimento.....	41
2.5. Recuento y cálculo del volumen de los cristales de carbonato cálcico	42
2.6. Cálculo de la saturación del carbonato cálcico en el agua	42
2.7. Análisis biológico de las muestras	
2.7.1. Determinación cualitativa de los pigmentos fotosintéticos	43
2.7.1.1. Espectro de absorción <i>in vivo</i>	43
2.7.1.2. Espectro de absorción del extracto acetónico.....	43
2.7.1.3. Extracción en doble fase con solventes orgánicos	44
2.7.1.4. Extracción de carotenoides de las distintas especies de bacterias fotosintéticas.....	45
2.7.2. Formulaciones para la determinación cuantitativa de los pigmentos fotosintéticos	46
2.7.2.1. Pigmentos algales.....	46
2.7.2.2. Pigmentos bacterianos.....	47
2.7.3. Recuentos celulares: Tinción con eritrosina fenicada	48
2.7.4. Cálculo del volumen celular y estima de la biomasa	49
2.8. Aislamiento y cultivo de bacterias fotosintéticas	
2.8.1. Técnicas de aislamiento.....	50
2.8.2. Medio de cultivo	51
2.8.3. Identificación	54
2.9. Microscopía electrónica	
2.9.1. Microscopía electrónica de barrido.....	54
2.9.2. Microscopía electrónica de transmisión	55
2.10. Cálculo del balance térmico	57
2.11. Métodos estadísticos	58

PRIMERA PARTE: ESTUDIO LIMNOLÓGICO COMPARADO DE LAS LAGUNAS CÁRSTICAS DE CUENCA

3. EL SISTEMA CÁRSTICO CARBONATADO: LAS LAGUNAS DE CAÑADA DEL HOYO. EL SISTEMA CÁRSTICO SULFATADO: EL HUMEDAL DE ARCAS-BALLESTEROS Y FUENTES

3.1. Introducción	59
3.2. Régimen climático durante los años de estudio	61
3.3. Resultados	
3.3.1. El sistema carbonatado: Las lagunas de Cañada del Hoyo	69
Parámetros morfométricos	69
Mineralización de las aguas	70
Parámetros físico-químicos y estratificación de las aguas	73
Nutrientes	79

Transparencia del agua y pigmentos fotosintéticos (clorofila <i>a</i> y bacterioclorofilas	81
3.3.2. El sistema sulfatado: El humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes	84
Parámetros morfométricos	84
Mineralización de las aguas	86
Distribución vertical de la conductividad, temperatura, oxígeno y pH	91
Nutrientes	100
Transparencia del agua y clorofila <i>a</i>	102
3.4. Discusión	104

4. LA LAGUNA DE LA CRUZ

4.1. Introducción	115
4.2. Resultados	
4.2.1. Parámetros morfométricos. Balance térmico	115
4.2.2. Evolución de los parámetros limnológicos	119
4.2.2.1. Conductividad	119
4.2.2.2. Temperatura	122
4.2.2.3. Oxígeno	125
4.2.2.4. Sulfhídrico	128
4.2.2.5. pH	129
4.2.2.6. Potencial de oxidación-reducción	131
4.2.2.7. Mineralización de las aguas: alcalinidad total, sulfato, y cloruro	133
4.2.2.8. Cationes principales: magnesio, calcio, sodio y potasio	136
4.2.2.9. Hierro	143
4.2.2.10. Nutrientes: fosfato, silicato, amonio nitrato y nitrito	147
4.2.2.11. Penetración luminosa	154
4.2.2.12. Pigmentos algales	159
4.2.3. El sedimento de la laguna de La Cruz	161
4.2.3.1. Cationes: hierro, calcio, magnesio, sodio y potasio	162
4.2.3.2. Fósforo del sedimento	163
4.2.3.3. Carbono y nitrógeno	164
4.3. Discusión	166

5. EL PROCESO DE PRECIPITACIÓN DEL CARBONATO EN LA LAGUNA DE LA CRUZ

5.1. Introducción	181
5.2. Resultados	
5.2.1. Variaciones de la profundidad de visión del disco de Secchi y del coeficiente de extinción de la luz durante la precipitación de la calcita	186
5.2.2. Evolución de la temperatura	188
5.2.3. Evolución del oxígeno disuelto	189
5.2.4. Evolución de la conductividad	189
5.2.5. Evolución del pH	192

5.2.6. Evolución de los nutrientes	193
5.2.7. Distribución vertical de los organismos fotosintéticos.....	195
5.2.8. Equilibrio del sistema carbónico-carbonatos.....	197
5.2.9. Relación molar Mg:Ca	207
5.2.10. El carbonato particulado	209
5.2.11. El sedimento varvado de la laguna de La Cruz	217
5.3. Discusión	
5.3.1. Morfología y tamaño de los cristales de carbonato cálcico.....	221
5.3.2. Efectos de la precipitación de la calcita sobre las propiedades ópticas del agua de la laguna.....	227
5.3.3. Factores que influyen en la precipitación de la calcita en la laguna de La Cruz.....	229
5.3.4. Deposición del carbonato cálcico particulado en el sedimento	235
5.3.5. Consecuencias ecológicas del fenómeno de precipitación de la calcita	237

6. LA LAGUNA ARCAS-2

6.1. Introducción	241
6.2. Resultados	
6.2.1. Parámetros morfométricos. Balance térmico	241
6.2.2. Evolución de los parámetros limnológicos.....	243
6.2.2.1. Temperatura.....	243
6.2.2.2. Oxígeno	247
6.2.2.3. Sulfhídrico.....	250
6.2.2.4. pH.....	251
6.2.2.5. Potencial redox	254
6.2.2.6. Conductividad.....	255
6.2.2.7. Mineralización de las aguas: alcalinidad total, sulfato y cloruro	255
6.2.2.8. Cationes principales: calcio, magnesio, sodio y potasio	260
6.2.2.9. Nutrientes: fosfato, silicato, amonio, nitrato, nitrito,	266
6.2.2.10. Penetración luminosa.....	274
6.2.2.11. Pigmentos algales.....	278
6.3. Discusión	280

SEGUNDA PARTE: ECOLOGÍA MICROBIANA DE LAS BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DEL AZUFRE

7. LAS BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DE LA LAGUNA DE LA CRUZ

7.1. Introducción	289
7.2. Resultados	
7.2.1. Composición específica de las bacterias fotosintéticas en la laguna de La Cruz	291
7.2.2. Distribución de los pigmentos y de la densidad celular.....	297
7.2.3. Evolución de la biomasa bacteriana fotosintética	310
7.2.4. Relación entre la biomasa y la concentración de pigmentos.....	314
7.2.5. Adaptación del contenido en pigmentos a los cambios	

estacionales de la intensidad luminosa	316
7.2.6. Crecimiento poblacional de <i>Amoebobacter</i> y <i>Pelodictyon clathratiforme</i> en el laboratorio a dos intensidades luminosas	319
7.3. Discusión	321
7.3.1. Predominio de <i>P. clathratiforme</i> sobre <i>Chlorobium phaeobacteroides</i>	326
7.3.2. Coexistencia y competencia entre <i>Amoebobacter</i> y <i>Pelodictyon</i> <i>clathratiforme</i> en la laguna de La Cruz	333
7.3.3. Dinámica poblacional y evolución de la biomasa de bacterias fotosintéticas en la laguna de La Cruz	338
8. LAS BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DE LA LAGUNA ARCAS-2	
8.1. Introducción	343
8.2. Resultados	
8.2.1. La comunidad fotosintética anaeróbica: Composición en especies de bacterias fotosintéticas	344
8.2.2. Distribución de los pigmentos fotosintéticos en el hipolimnion de la laguna Arcas-2	354
8.2.3. Distribución vertical de la densidad celular	360
8.2.4. Evolución de la biomasa bacteriana fotosintética	363
8.2.5. Relación entre la biomasa y la concentración de pigmentos	367
8.2.6. Adaptación del contenido en pigmentos a los cambios estacionales de la intensidad luminosa	367
8.2.7. Cinética de crecimiento de <i>Chromatium weissei</i> en el laboratorio bajo dos intensidades luminosas	369
8.2.8. Evolución del ciclo diario de la laguna Arcas-2	371
8.2.8.1. Variaciones circadianas de los parámetros físico-químicos	371
8.2.8.2. Modificaciones en la microestratificación de los organismos fotosintéticos y migración vertical	375
8.2.9. Variaciones del biovolumen de <i>C. weissei</i>	381
8.2.10. Relaciones microbianas en la lámina de Cromatiáceas	382
8.2.10.1. Descripción del microorganismo epibionte	382
8.2.10.2. Dinámica de la población del epibionte y relación con la bacteria huésped	384
8.3. Discusión	386
8.3.1. Microestratificación de los organismos fotosintéticos	392
8.3.2. Competencia entre las Cromatiáceas	394
8.3.3. Ciclo diario de la laguna Arcas-2 y migración de los organismos fotosintéticos	395
8.3.4. El biovolumen de <i>Chromatium weissei</i>	402
8.3.5. Relaciones intermicrobianas en la lámina de Cromatiáceas	403
9. TRATAMIENTOS ESTADÍSTICOS	
9.1. Elaboración estadística conjunta: parámetros físico-químicos y bacterias fotosintéticas en la laguna de La Cruz	407
Análisis de correlación	407
Análisis de componentes principales	411
9.2. Elaboración estadística conjunta: parámetros físico-químicos	

y bacterias fotosintéticas en la laguna Arcas-2	422
Análisis de correlación	422
Análisis de componentes principales.....	426
10. CONCLUSIONES	431
CONCLUSIONS	437
11. BIBLIOGRAFIA	443
12. APÉNDICES	469
Apéndice 1: Datos fisico-químicos de las lagunas de Cañada del Hoyo.....	469
Apéndice 2: Datos fisico-químicos de las lagunas del Humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes	483
Apéndice 3: Datos fisico-químicos y biológicos de la laguna de La Cruz usados en los análisis estadísticos.....	495
Apéndice 4: Datos fisico-químicos y biológicos de la laguna Arcas-2 usados en los análisis estadísticos.....	509
Apéndice 5: Matriz de correlación de la laguna de La Cruz	517
Apéndice 6: Matriz de correlación de la laguna Arcas-2	519
Apéndice 7: Artículos publicados.....	521

INDEX

Abstract.....	xix
---------------	-----

1. GENERAL INTRODUCTION

1.1. The lacustrine areas in the karstic systems.....	1
1.2. Carbonates versus sulfates.....	3
1.3. The water stratification in lakes and phototrophic bacteria.....	4
Thesis structure.....	9

2. STUDY AREA. MATERIAL AND METHODS

2.1. Study area: Cañada del Hoyo, Arcas-Ballesteros and Fuentes lakes.....	11
--	----

2.2. Sampling schedule.....	20
-----------------------------	----

2.3. In situ physicochemical parameters

2.3.1. Temperature.....	26
2.3.2. Light penetration and water transparency.....	26
2.3.3. Conductivity.....	27
2.3.4. Dissolved oxygen.....	27
2.3.5. pH and redox potential.....	28

2.4. Sampling analysis at the laboratory

2.4.1. Water chemical analysis.....	28
2.4.1.1. Oxygen: Winkler method.....	28
2.4.1.2. Sulfide.....	28
2.4.1.2.1. Potentiometric method.....	29
2.4.1.2.2. Colourimetric method.....	31
2.4.1.2.3. Volumetric method.....	31
2.4.1.3. Chloride.....	31
2.4.1.3.1. Potentiometric method.....	31
2.4.1.3.2. Volumetric method.....	32
2.4.1.4. Sulfate.....	32
2.4.1.5. Total alkalinity.....	33
2.4.1.6. Ammonium.....	33
2.4.1.7. Nitrite.....	34
2.4.1.8. Nitrate.....	34
2.4.1.8.1. Potentiometric method.....	35
2.4.1.8.2. Colourimetric method.....	35
2.4.1.9. Soluble reactive phosphorous.....	36
2.4.1.10. Total phosphorous.....	37
2.4.1.11. Silicate.....	37
2.4.1.12. Iron.....	38
2.4.1.13. Calcium, Magnesium, Sodium and Potassium.....	39
2.4.2. Sediment analysis.....	39
2.4.2.1. Dried weight, organic matter and density.....	39
2.4.2.2. Total phosphorous.....	39

2.4.2.3. Fractionated extraction of phosphorous.....	40
2.4.2.4. Carbon and Nitrogen.....	41
2.5. Counting and volume determination of calcium carbonate crystals.....	42
2.6. Determination of calcium carbonate saturation index.....	42
2.7. Biological analysis of samples	
2.7.1. Qualitative determination of photosynthetic pigments.....	43
2.7.1.1. In vivo absorption spectra.....	43
2.7.1.2. Acetonic extract absorption spectra	43
2.7.1.3. Organic solvent double-phase pigment extraction	44
2.7.1.4. Extraction of carotenoid.....	45
2.7.2. Formula for the quantitative determination of photosynthetic pigments	46
2.7.3. Cellular counting: Staining with erithrosine	48
2.7.4. Cellular volume and biomass determinations	49
2.8. Isolation and culture of photosynthetic bacteria	
2.8.1. Isolation techniques.....	50
2.8.2. Culture media.....	51
2.8.3. Identification.....	54
2.9. Electronic microscopy	
2.9.1. Scanning electron microscopy (SEM).....	54
2.9.2. Transmission electron microscopy (TEM).....	55
2.10. Thermal budget determination	57
2.11. Statistical methods	58

FIRST PART: COMPARATIVE LIMNOLOGY OF THE KARSTIC LAKES FROM CUENCA

3. THE CARBONATE KARSTIC SYSTEM: CAÑADA DEL HOYO LAKES. THE SULFATE KARSTIC SYSTEM: ARCAS-BALLESTEROS AND FUENTES LAKES

3.1. Introduction.....	59
3.2. Climate regime.....	61
3.3. Results	
3.3.1. The carbonate system: Cañada del Hoyo lakes.....	69
Morphometrical parameters.....	69
Water mineralization	70
Physico-chemical parameters and water stratification	73
Nutrients	79
Water transparency and photosynthetic pigments (chlorophyll a and bacteriochlorophylls)	81
3.3.2. The sulfate system: Arcas-Ballesteros Fuentes lakes.....	84
Morphometrical parameters.....	84
Water mineralization	86
Vertical distribution of conductivity, temperature, oxygen and pH.....	91
Nutrients	100
Water transparency and chlorophyll a	102
3.4. Discussion.....	104

4. LAKE LA CRUZ	
4.1. Introduction	115
4.2. Results	
4.2.1. <i>Morphometrical parameters. Heat budget</i>	115
4.2.2. <i>Evolution of limnological parameters</i>	119
4.2.3. <i>The sediment</i>	161
4.3. Discussion	166
5. THE CALCIUM CARBONATE PRECIPITATION PROCESS IN LAKE LA CRUZ	
5.1. Introduction	181
5.2. Results	
5.2.1. <i>Secchi depth variations and light extinction coefficient during the calcite precipitation</i>	186
5.2.2-6. <i>Temperature, dissolved oxygen, conductivity, pH and nutrients</i>	188
5.2.7. <i>Vertical distribution of photosynthetic organisms</i>	195
5.2.8. <i>Carbonic-carbonates system</i>	197
5.2.9. <i>Mg:Ca molar ratio</i>	207
5.2.10. <i>The particled carbonate</i>	209
5.2.11. <i>The varved sediment</i>	217
5.3. Discussion	
5.3.1. <i>Morphology and size of calcium carbonate crystals</i>	221
5.3.2. <i>Effects of calcite precipitation on the optical properties</i>	227
5.3.3. <i>Factors influencing the calcite precipitation in Lake La Cruz</i>	229
5.3.4. <i>Deposition of calcium carbonate in the sediment</i>	235
5.3.5. <i>Ecological consequences of calcite precipitation phenomenon</i>	237
6. LAKE ARCAS-2	
6.1. Introduction	241
6.2. Results	
6.2.1. <i>Morphometric parameters. Heat budget</i>	241
6.2.2. <i>Limnological parameters</i>	243
6.3. Discussion	280
SECOND PART: <u>MICROBIAL ECOLOGY OF PHOTOSYNTHETIC BACTERIA</u>	
7. PHOTOSYNTHETIC BACTERIA OF LAKE LA CRUZ	
7.1. Introduction	289
7.2. Results	
7.2.1. <i>Specific composition</i>	291
7.2.2. <i>Pigment and cell density distribution</i>	297
7.2.3. <i>Photosynthetic bacterial biomass</i>	310
7.2.4. <i>Biomass and pigment concentration relationships</i>	314
7.2.5. <i>Pigment content adaptation to the seasonal changes in light intensity</i>	316
7.2.6. <i>Population growth of Amoebobacter and Pelodictyon under two light intensities in the laboratory</i>	319
7.3. Discussion	321
7.3.1. <i>Dominance of P. clathratiforme over C. phaeobacteroides</i>	326
7.3.2. <i>Coexistence and competition among Amoebobacter and Pelodictyon</i>	333
7.3.3. <i>Population dynamic and photosynthetic bacterial biomass evolution</i>	

<i>in Lake La Cruz</i>	338
8. PHOTOSYNTHETIC BACTERIA OF LAKE ARCAS-2	
8.1. Introduction	343
8.2. Results	
8.2.1. <i>The anaerobic photosynthetic community: Composition in photosynthetic bacterium species</i>	344
8.2.2. <i>Distribution of photosynthetic pigments</i>	354
8.2.3. <i>Vertical distribution of cell density</i>	360
8.2.4. <i>Photosynthetic bacterial biomass</i>	363
8.2.5. <i>Biomass and pigment concentration relationships</i>	367
8.2.6. <i>Pigment content adaptation to the seasonal changes in light intensity</i>	367
8.2.7. <i>Growth kinetic of C. weissei in the laboratory under two light intensities</i>	369
8.2.8. <i>The diel cycle in Lake Arcas-2</i>	371
8.2.8.1. <i>Daily variations of physicochemical parameters</i>	371
8.2.8.2. <i>Changes in the microstratification of photosynthetic organisms and vertical migration</i>	375
8.2.9. <i>Variations in Chromatium weissei biovolume</i>	381
8.2.10. <i>Microbial relationships in the Chromatiaceae plate</i>	382
8.2.10.1. <i>Description of an epibiontic microorganism</i>	382
8.2.10.2. <i>Dynamic of epibiontic population related to the host bacterium</i>	384
8.3. Discussion	386
8.3.1. <i>Microstratification of photosynthetic organisms</i>	392
8.3.2. <i>Competition among Chromatiaceae</i>	394
8.3.3. <i>Diel cycle and migration of photosynthetic organisms</i>	395
8.3.4. <i>The biovolume of Chromatium weissei</i>	402
8.3.5. <i>Microbial relationships in the Chromatiaceae plate</i>	403
9. STATISTICAL ANALYSIS	
9.1. Global statistical study: physicochemical parameters and photosynthetic bacteria in Lake La Cruz	407
Correlation analysis.....	407
Principal components analysis.....	411
9.2. Global statistical study: physicochemical parameters and photosynthetic bacteria in Lake Arcas-2	422
Correlation analysis.....	422
Principal components analysis.....	426
10. CONCLUSIONS	431
11. REFERENCES	437
12. APPENDIX	443
Appendix 1: <i>Physico-chemical data from Cañada del Hoyo lakes</i>	469
Appendix 2: <i>Physico-chemical data from Arcas-Ballesteros y Fuentes lakes</i>	469
Appendix 3: <i>Physico-chemical data from Lake La Cruz used in the statistical analysis</i>	483
Appendix 4: <i>Physico-chemical data from Lake Arcas-2 used in the statistical analysis</i>	495
Appendix 5: <i>Correlation matrix from Lake La Cruz</i>	517
Appendix 6: <i>Correlation matrix from Lake Arcas-2</i>	519
Appendix 7: <i>Published papers</i>	521

RESUMEN

Los objetivos principales de este trabajo han sido dos. Por un lado se han caracterizado, por primera vez, dos subsistemas cársticos de la provincia de Cuenca a través de un seguimiento limnológico. En cada subsistema se reúnen una serie de pequeñas lagunas, situadas a escasa distancia unas de otras y que sin embargo presentan características muy diferentes, las cuales constituyen un buen ejemplo de estudio limnológico comparado. En concreto, se ha estudiado con detalle dos lagunas, cada una de ellas procedente de uno de los dos subsistemas cársticos: la laguna de La Cruz y la laguna denominada Arcas-2. La primera de ellas, situada sobre un substrato calizo (dolomías cenomanenses), es de aguas carbonatadas y meromíctica debido, principalmente, a la acumulación de elevadas concentraciones de hierro soluble en las capas de agua del monimolimnion. La laguna Arcas-2, localizada sobre un substrato de margas yesosas, es de aguas sulfato-carbonatadas y presenta, al igual que la anterior, un régimen monomíctico con una marcada estratificación estival desde abril hasta octubre aproximadamente. En las dos lagunas se desarrollan densas poblaciones de bacterias fotosintéticas, constituyendo éstas el segundo objetivo del presente estudio. Dada la existencia de variadas situaciones limnológicas, es posible comparar diferentes comportamientos de estas poblaciones. En este trabajo, se ha estudiado, además, el efecto de los factores fisicoquímicos sobre la dinámica poblacional de estas

ABSTRACT

The main objectives of the present work are two. On one hand, it is the first time when two karstic lacustrine subsystems have been characterized in the Cuenca region through a year-round limnological study. In this area there is a set of small lakes located very close each other with very different features, which are very suitable for a comparative limnological survey. Two lakes have been chosen to be studied more detailed which represent two different limnological structures: Lake La Cruz and Lake Arcas-2. The first one, on a calcareous substratum (dolomites), has carbonated waters and is meromictic as a result of the accumulation of, mainly, soluble iron in the bottom layers. Lake Arcas-2, located on a gypsum substratum, has sulphate-carbonated waters and is holomictic with a sharp thermal stratification period developed from April to October, approximately. In both lakes, dense populations of phototrophic bacteria develop, whose study is the second aim of this work. Due to the different limnological situations, it is possible to compare the different behaviours of these populations. In this work, the effect of the physico-chemical parameters on their population dynamics has been studied.

In Lake La Cruz, phototrophic bacteria

bacterias.

En la laguna de La Cruz, las bacterias fotosintéticas se disponen formando dos densas láminas microbianas a partir de la interfase óxico-anóxica, más o menos separadas en el perfil vertical. Las Clorobiáceas, que constituyen la lámina más profunda, presentan la mayor concentración celular, aunque debido a su pequeño tamaño no representan la mayoría en cuanto a biomasa fotosintética, siendo *Pelodictyon clathratiforme* la especie dominante. *Amoebobacter* sp., localizada por encima de las anteriores, es la bacteria púrpura del azufre predominante. Situadas más arriba, bien estratificadas en verano, se encuentran también importantes poblaciones de la cianobacteria cocal *Synechococcus* sp.

En esta laguna, además, se da un proceso de precipitación tumultuosa del carbonato cálcico que tiene lugar todos los veranos durante un corto periodo de tiempo, habiéndose seguido en este trabajo el proceso ocurrido en julio de 1988. El efecto de dicho fenómeno sobre las propiedades ópticas de las aguas de la laguna produce una respuesta en los organismos fotosintéticos, los cuales migran hacia las capas de agua más superficiales en busca de luz, al tiempo que aumentan su contenido en carotenoides. La forma precipitada del carbonato es calcita magnesiana en forma de cristales aciculares, los cuales sedimentan hacia el fondo de la laguna originando un sedimento varvado, con alternancia de bandas claras (carbonato cálcico) y oscuras (sapropel de materia orgánica y sulfuros metálicos). Este proceso causa una decalcificación de las aguas epilimnéticas del 22 %, mientras que apenas afecta al contenido en fósforo de la laguna, por ser éste extraordinariamente bajo.

La elevada producción de sulfhídrico en el sedimento y en las aguas profundas de la laguna Arcas-2

are located forming two dense plates in the oxycline, more or less separated in the vertical profile. One plate, consisting on Chlorobiaceae represents the highest cell density, although their small size do not allow them to constitute the main phototrophic biomass; Pelodictyon clathratiforme is the dominant species. Amoebobacter sp., located above the formers, is the main purple sulfur bacteria. Located above, well stratified during summer, important populations of the coccal cyanobacterium Synechococcus are found.

A "whiting" phenomenon occurs every summer during a short period of time in Lake La Cruz and the July 1988 process has been followed in this study. The effect of such process on the optical properties of the lake causes a response of the phototrophic organisms which migrate upwards and increase their carotenoid content. The precipitated carbonate phase is formed by magnesium calcite needle-shaped crystals, which sink to the lake bottom forming varved sediments, with alternating light (carbonate) and dark (organic matter) laminae. This process causes a decalcification of the epilimnetic waters around 22 %, whereas the phosphorus content appears to be unaffected, since this is extremely low.

Lake Arcas-2 is characterized by high production of sulfide when an anoxic hypolimnion develops during the stratification period. Since light penetrates below the oxycline, a very dense community of microorganisms develops in a thin-layer just at the depth where

durante la estratificación estival permite que se establezca una densa y variada comunidad de microorganismos justo al nivel donde se encuentran los gradientes opuestos de extinción de oxígeno y sulfhídrico, puesto que la luz penetra más allá de la oxiclina. En esta interfase predominan las Cromatiáceas, con *Chromatium weissei* como microorganismo fototrófico principal (64 % de la biomasa fotosintética). *Thiocapsa* sp. y *Amoebobacter* sp. representan, respectivamente, el 0.2 y 2 % de biomasa bacteriana fototrófica. *C. weissei* ejerce un efecto de filtro biológico de la luz, impidiendo el desarrollo masivo de las bacterias verdes del azufre, las cuales están representadas por *Pelodictyon clathratiforme*, *Chlorobium limicola* y *Chlorobium phaeobacteroides*. En estrecho contacto con las poblaciones de bacterias fotosintéticas se desarrolla la criptofita *Cryptomonas erosa* en elevadas concentraciones, así como la cianobacteria *Oscillatoria* cf. *ornata*. Además, conjuntamente con estas poblaciones fototróficas, se encuentran elevadas poblaciones de ciliados aerobios, anaerobios facultativos y anaerobios estrictos en sus respectivos hábitats. Se ha observado, por otra parte, como las poblaciones de bacterias fotosintéticas adaptan la biosíntesis de pigmentos antena (carotenoides y bacterioclorofilas) a la energía luminosa ambiental, ya que ambos grupos de pigmentos aumentan siempre en relación con la disminución de la intensidad luminosa que llega a las respectivas poblaciones.

Se ha visto como la cuantificación de pigmentos fotosintéticos, por los métodos clásicos, en ambientes en los que coexisten varios tipos de microorganismos fotosintéticos requiere ser mejorada con el uso de metodología más específica (por ejemplo, HPLC). Dada también la necesidad de emplear sistemas de muestreo

the opposite gradients of extinction of oxygen, and sulfide meet. This water stratification is responsible for the development and dominance of Chromatiaceae at the interphase and the hypolimnion. The main species is Chromatium weissei (64 % of the photosynthetic biomass). Thiocapsa sp. and Amoebobacter sp. represent 0.2 and 2 % of the total photosynthetic bacterial biomass, respectively. C. weissei acts as a biological filter avoiding the development of green sulfur bacteria, which are represented by Pelodictyon clathratiforme, Chlorobium limicola and Chlorobium phaeobacteroides. The cryptophyte Cryptomonas erosa develops in large numbers close to the vicinity of phototrophic bacteria, as well as the cyanobacteria Oscillatoria cf. ornata. Moreover, together with these phototrophic populations, dense populations of aerobic, facultative and anaerobic ciliates are found in this lake.

It has been observed how the phototrophic bacteria adapt the biosynthesis of pigments to the light intensity, specially those of the antenna (carotenoids and bacteriochlorophylls) when the light intensity reaching the populations decreases.

It can be stressed from this study that the quantification of photosynthetic pigments in natural environments where several phototrophic organisms coexist using the traditional methods has to be improved by the use of more specific methodology such as HPLC. Moreover, since the use of very precise sampling systems, together with devices to sample anaerobic

muy precisos, junto con sistemas de medida en las aguas anaeróbicas, se han desarrollado algunas adecuaciones de las técnicas de muestreo y análisis que contribuyen a reflejar mejor la realidad de las situaciones de microestratificación encontrada en los lagos marcadamente estratificados.

La microestratificación de la laguna Arcas-2, se ha estudiado a una escala temporal diaria, con el fin de observar cómo las distintas poblaciones responden a las variaciones circadianas. La mayoría de los microorganismos de la interfase de esta laguna realizan migraciones verticales diarias en el rango de 30-50 cm. Éstos adaptan su profundidad a las condiciones ambientales de luz y sulfhídrico, como estrategia para nutrirse y/o evitar depredadores. También se observó durante este ciclo diario la diferencia del biovolumen celular de *C. weissei*, en profundidad, siendo las células de la parte superior de la lámina microbiana un 20 % más grandes que las del resto del hipolimnion.

Durante este estudio se ha detectado también la presencia de una bacteria epibionte específica de las células de *C. weissei*, no habiéndose observado su presencia sobre otras especies de bacterias fotosintéticas. Los porcentajes de infección son mayores en las zonas más profundas del hipolimnion, mientras que en las zonas superiores, donde se da la máxima densidad celular de *C. weissei*, se obtuvieron los valores mínimos.

Las aportaciones más importantes de este trabajo son la descripción y evaluación de las características más relevantes de dos ejemplos de ecosistemas acuáticos altamente estratificados, así como de la dinámica de algunos de los microorganismos que en ellos se desarrollan.

waters is necessary in order to get a real idea about the microstratification found in stratified lakes, some methodological arrangements have been developed and introduced.

*The microstratification in Lake Arcas-2 has been studied in a daily temporal scale to study how the different distributions of the microbial populations in relation to the diel changes. Most microorganisms living in the interphase show diel vertical migrations in the range of 30-50 cm. They adapt their depth to the environmental conditions of light and sulfide, mainly, for feeding but also as an strategy to avoid predators. During the diel cycle, it has been observed as well that the mean biovolume of *C. weissei* is different in depth, upper-plate cells being 20 % bigger than those from the hypolimnion.*

*During this study, the presence of an epibiotic bacterium has been observed exclusively on *C. weissei* cells and neither on the rest of Chromatiaceae nor green sulfur bacteria. The infection percentages are higher in the deeper part of the hypolimnion, whereas in the upper part of the plate where the maximum cell density zone is, they are the lowest.*

The most important contributions of this work are the description and evaluation of the main features characterizing two examples of sharp-stratified aquatic ecosystems, together with the dynamics of some microorganisms found in such systems.

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Las zonas lacustres en los sistemas cársticos

De todos los tipos de zonas húmedas, los lagos son los más pobremente representados en España y dentro de este grupo, la mayor parte está constituida por lagos de alta montaña, distribuidos por las cordilleras peninsulares. Los lagos grandes y profundos son muy escasos en nuestro territorio (se reducen a dos, Banyoles en Girona y Sanabria en Zamora) y no existen distritos lacustres como ocurre en otros países, por ejemplo Inglaterra; así pues, esta escasez otorga a los pocos lagos de los que disponemos un realce singular. Por otro lado, existe una serie de pequeños lagos en los macizos calizos y en los constituidos por margas yesosas de la parte Este de la península que son de gran interés debido a la marcada estratificación que en algunos de ellos presentan sus aguas (Guerrero *et al.*, 1978, 1985, 1986; Abellà *et al.*, 1980; Miracle y Vicente, 1983; Montesinos *et al.*, 1983; Pedrós-Alió *et al.*, 1984, 1986; Vicente y Miracle, 1984, 1988; etc.). Estos lagos y lagunas son de origen cárstico. El vocablo *karst* significa en yugoslavo *campo de piedras calizas* y corresponde a la composición litológica de esta zona del Adriático, una pequeña parte de los Alpes Dináricos (Llopis, 1970). El *carso* italiano equivale al *karst* yugoslavo, como la *cause* en Francia. No obstante, el nombre de *karst* o *carst* se usa en todos los idiomas para designar aquellas zonas de disolución del substrato producidas por la circulación de las aguas subterráneas o superficiales independientemente que sean rocas calizas o de otro material soluble al agua. La carstificación es un fenómeno universal que se produce en todas las masas de rocas solubles expuestas a la intemperie, sea cual sea el clima en que se encuentren. No obstante, la intensidad de la carstificación no es igual en todas las regiones y depende de los siguientes factores: (i) de la composición de la roca soluble, (ii) de la agresividad del agua, (iii) de la estructura tectónica y (iv) del clima.

Las zonas lacustres asociadas a estos sistemas cársticos se caracterizan por su peculiar morfometría (Miracle *et al.*, 1992). La mayoría de las lagunas están en cubetas perfectamente circulares con valores de profundidad relativa (relación entre la profundidad máxima y el

diámetro máximo) muy elevados. Estas características junto con la elevada mineralización de las aguas más profundas debido al carácter soluble del substrato, favorecen la estratificación de las aguas.

Sin embargo, el fenómeno de meromixis, por el cual la zona más profunda de los lagos no se mezcla con el resto de la masa de agua, es una peculiar condición encontrada solamente en pocos lagos. Muchos lagos con morfometrías y substratos similares a los de lagos meromícticos, sin embargo, no lo son. Tal es el caso de la zona cárstica de Banyoles (Girona), donde el lago principal es un polje constituido por seis cubetas principales y sólo dos de ellas (la III y la IV) son meromícticas (García-Gil, 1990). Asimismo, de las 15 pequeñas lagunas que rodean a éste, sólo una, la laguna del Vilar, es meromíctica. Otro caso peculiar lo presenta la laguna del Tobar (Vicente *et al.*, 1993), una laguna cárstica de Cuenca, que de sus dos cubetas principales sólo una de ellas es meromíctica. En este caso se trata de un limnocreno.

Además, este carácter meromíctico tampoco es una característica muy abundante en lagos del resto del mundo (Fast y Tyler, 1981). Así, solamente 43 lagos de Norteamérica han sido citados como meromícticos (Walker y Likens, 1975). De los más de 500 lagos de Wisconsin reunidos en el estudio de Juday y colaboradores (1935), solamente uno era meromíctico. Del mismo modo, únicamente se han descrito 4 lagos meromícticos en Michigan (Newcombe y Slater, 1948; Latta, 1972). La persistencia de la meromixis depende de la estabilidad y del gradiente de densidad de la quimioclina. Algunos lagos han sido meromícticos durante siglos (especialmente los de meromixis crenogénica como el lago Mahoney, en Canadá), otros en cambio, han perdido en ocasiones su condición meromíctica (Bowling y Tyler, 1984, 1986). El ser humano ha intervenido en los procesos de meromixis, convirtiendo algunos de ellos en meromícticos (Sossau y Pechlaner, 1988), y por el contrario, en algún caso se ha forzado la desestratificación experimentalmente para estudiar los procesos del restablecimiento de la misma (Fast y Tyler, 1981).

El monimolimnion de un lago meromíctico fue considerado por los primeros limnólogos como una "capa de agua permanentemente estancada" (Findenegg, 1935). Sin embargo, los trabajos limnológicos más recientes han centrado su atención en definir y cuantificar las reacciones que se dan en el monimolimnion y sus tasas, y en las descripciones sobre la advección-difusión de los procesos de transporte físicos, además de los posibles efectos de la turbulencia y movimientos de las aguas generadas por el viento. De todo ello se deduce que lo lógico es considerar que en el estado meromíctico de un lago no existe una masa de agua "estancada" sino entenderlo como un lugar donde se dan una serie de procesos dinámicos que controlan y contribuyen al fenómeno.

1.2. Carbonatos versus sulfatos

En los ambientes lacustres el ciclo biogeoquímico del azufre tiene una importancia vital, pues dicho elemento químico, bien en forma inorgánica o como substrato orgánico, es utilizado por todos los organismos vivos. El interés del ciclo del azufre en las aguas dulces se extiende más allá de las demandas nutritivas de los seres vivos, pues tanto la descomposición de la materia orgánica como la reducción anaerobia del sulfato contribuyen a alterar las condiciones del lago, modificando el ciclo de otros nutrientes, la productividad y la distribución de los organismos. Además, en los ambientes lacustres sulfatados, el ciclo del azufre es el más importante cuantitativamente ya que confiere determinadas características al conjunto, hasta el punto de poderse definir un *sulfuretum* (Baas-Becking, 1925) como el conjunto de organismos que transforman cíclicamente el estado de oxidación de este elemento.

El ciclo del azufre puede dividirse en dos subciclos, con diferente velocidad de recambio. En uno de ellos, el azufre se incorpora en los compuestos orgánicos (como proteínas y coenzimas). Los organismos contienen en conjunto sólo 1-2 % de azufre de su peso seco. Por lo tanto, esta reducción asimilatoria tiene relativamente escasa importancia. El segundo subciclo (ciclo microbiano del azufre, reducción desasimilatoria) se presenta solamente en ambientes anaerobios, y es el resultado de la actividad de una serie de grupos de microorganismos que cambian de manera activa y cíclica el estado de oxidación del azufre pero sin incorporarlo a sus propios materiales orgánicos. La velocidad de recambio del S en este segundo ciclo es muy superior a la del primero, ya que los diferentes compuestos del azufre son utilizados como aceptores o dadores de electrones. El sulfato es reducido por las bacterias sulfato-reductoras, con la consiguiente producción de sulfhídrico (respiración anaerobia del sulfato o sulfatoreducción), el cual puede ser luego utilizado oxidativamente por dos grandes grupos bacterianos: las bacterias quimiolitotrofas del azufre, aerobias, (*Beggiatoa*, *Thiotrix*, *Thiobacillus*, etc.) y las bacterias fotosintéticas del azufre, anaerobias, (Púrpuras y Verdes del Azufre, principalmente).

Por tanto, en aquellos sistemas en los que el sulfato es el ion mayoritario, la concentración de sulfhídrico está asegurada, incluso hasta el punto de que tales concentraciones pueden resultar tóxicas para algunos organismos, incluidas ciertas especies de bacterias fotosintéticas. De las tres formas en que puede presentarse el sulfhídrico (H_2S , HS^- y S^{2-}), la forma no disociada (H_2S) es la más tóxica. HS^- y S^{2-} , estando cargadas, son tomadas a través de un transporte activo, el cual puede ser regulado, mientras que no hay manera de prevenir la difusión de la forma no disociada a través de la membrana citoplasmática (van Gemerden y De Wit, 1986). Las distintas especies de bacterias fotosintéticas tienen diferentes afinidades por el sulfhídrico. Las Clorobiáceas se

caracterizan por su mayor tolerancia al sulfhídrico con respecto a las bacterias púrpuras del azufre (van Gemerden, 1974; Pfennig, 1977; Trüper y Pfennig, 1981; van Gemerden y Beefink, 1981). A su vez, dentro de cada familia existen diferencias entre las especies. Por ejemplo, *Pelodictyon clathratiforme* es una especie de bacteria verde muy oligosulfidófila (Pfennig, 1967). Por tanto, las concentraciones de sulfhídrico que se den en un ecosistema dado serán determinantes para la dominancia de ciertas especies de bacterias fotosintéticas.

Los carst situados sobre yesos, margas yesosas u otras sales que están expuestos a la acción de las aguas en superficie, son mucho menores en extensión que los formados sobre calizas. Sin embargo, el carst interstratos de los primeros son del mismo orden de magnitud que los segundos (Llopis, 1970).

Por otra parte, en muchos sistemas carbonatados, hay una relativa escasez de sulfatos y consecuentemente la producción de sulfhídrico se ve limitada por la disponibilidad del sulfato. El sulfhídrico puede también formarse por la descomposición de la materia orgánica, sin embargo, las concentraciones que se derivan de estos procesos son bajas, de manera que en aguas dulces no suelen exceder los 0.3 mmol l^{-1} (van Gemerden y De Wit, 1986).

En los sistemas cársticos carbonatados es frecuente el proceso de precipitación del CaCO_3 (Brunskill, 1969; Schäfer y Stapf, 1972; Otsuki y Wetzel, 1974; Kelts y Hsü, 1978; Yin y Johnson, 1984) lo cual comporta consecuencias ecológicas adicionales para el ecosistema. En los casos en los que se produce una precipitación masiva del carbonato, el efecto más aparente de este proceso es la drástica disminución de la penetración luminosa, la cual afecta principalmente a los organismos fotosintéticos (Minder, 1923; Strong y Eadie, 1978; Scavia, 1979; Dasi y Miracle, 1991). Diversos estudios han centrado su atención en la formación, reacciones y procesos de sedimentación y deposición de los distintos tipos de cristales de carbonato en los lagos que comparten dicho fenómeno conocido como "blanqueado" de las aguas (Minder, 1923; Kelts y Hsü, 1978, Koschel *et al.*, 1983; etc.).

1.3. La estratificación de las aguas en lagos y lagunas y las bacterias fotosintéticas

Los hipolimnia anóxicos de los lagos estratificados y los monimolimnia de los meromícticos ricos en H_2S son fenómenos bien conocidos (Hutchinson, 1975; Sorokin, 1970; Jorgensen *et al.*, 1979a; Guerrero *et al.*, 1980, etc.). Si la luz penetra hasta las interfases óxico-anóxicas que se forman, se produce un desarrollo de poblaciones de organismos fotosintéticos secuencialmente dispuestos en capas en dicha interfase (Kuznetsov, 1977; Parkin y Brock, 1980; Montesinos y Esteve, 1984, etc.), siendo las bacterias fotosintéticas uno de los principales componentes de

estos hábitats, en los que llegan a alcanzar importantes densidades. En estas interfases se abre un gran campo de trabajo para la ecología microbiana, ciencia que estudia las relaciones de los microorganismos en su ambiente natural (Brock, 1987). Desde los orígenes de esta joven disciplina científica (hace sólo 30 años fue publicado el primer libro con ese título; Brock, 1966), ha existido un especial interés por el estudio de los ambientes extremos, sobre todo encaminado a descubrir nuevos mecanismos biológicos. Entre otros, los ecosistemas anaerobios dominados por bacterias fotosintéticas constituyen un buen ejemplo de esta tendencia.

Desde los trabajos pioneros sobre bacterias fotosintéticas (Bavendam, 1924; Utermöhl, 1925; Ruttner, 1937; van Niel, 1944; Winogradsky, 1949) hasta la actualidad, se ha pasado de describir puntualmente a las bacterias fotosintéticas (Trüper y Genovese, 1968; Takacs y Holt, 1971a y b, etc.), hasta estudios sobre su dinámica anual (Abellà, 1980; Montesinos, 1982; García-Gil, 1990; etc.), precisando su función y nicho ecológico en los ecosistemas acuáticos. También se ha estudiado el mecanismo de la fotosíntesis bacteriana (Clayton y Sistrom, 1978; Beefink y van Gemerden, 1979; Montesinos, 1982; etc.), estudios de competencia por la luz en la columna de agua (Matheron y Baulaigue, 1977; Stephanopoulos y Fredrickson, 1979; Parkin y Brock, 1980; Montesinos y Esteve, 1984, etc.), por citar algunos trabajos de interés sobre el tema. Más recientemente se iniciaron estudios sobre la genética de estas bacterias fotosintéticas (Gaju *et al.*, 1995; Pibernat, 1995).

Aunque la posición de la capa bacteriana fotosintética y sus relaciones con las condiciones fisicoquímicas tales como la intensidad luminosa, la concentración de oxígeno, sulfhídrico, etc. se han descrito en numerosas ocasiones (Northcote y Halsey, 1969; Takahasi y Ichimura, 1970; Parkin y Brock, 1981; Hammer, 1981; Steenbergen y Korthals, 1982; Guerrero *et al.*, 1985, etc.) se ha prestado poca atención, comparativamente, a los cambios temporales en la fina distribución vertical de estas bacterias. Numerosos estudios presentan a las bacterias fotosintéticas como importantes contribuyentes en el biovolumen planctónico y a los compuestos reducidos derivados de su producción primaria, como componente a ser utilizado de complemento energético de la fracción profunda de luz, y con ello poder generar nueva biomasa (Sorokin, 1965; Culver y Brunskill, 1969; Takahashi y Ichimura, 1970; Cohen *et al.*, 1977a y b; Gorlenko *et al.* 1978; Lawrence *et al.*, 1978; Parkin y Brook, 1981; Severn, 1982; Guerrero *et al.*, 1985; Overmann y Tilzer, 1989).

La contribución de estos organismos a la cadena trófica, aunque, por el momento, no se ha podido cuantificar exactamente, se sabe que es relevante en determinados casos, especialmente para la comunidad de ciliados de las aguas anaerobias (Finlay *et al.*, 1991). En numerosas ocasiones se ha citado a los organismos zooplanctónicos como ingestores potenciales de

bacterias fotosintéticas, aunque en algunos casos esta presencia de organismos no protistas debe tomarse sólo como una posibilidad en las zonas marginales o zonas sometidas a alguna perturbación y donde existen concentraciones microaerobias de oxígeno (Sorokin, 1965; Cullver y Brunskill, 1969; Northcote y Halsey, 1969; Gophen *et al.*, 1974; Walker, 1975; Miralde y Vicente, 1983; Mazumder y Dickman, 1989). Además, en algunos experimentos de laboratorio se ha demostrado la ingestión directa de bacterias fotosintéticas por organismos zooplanctónicos (Matsuyama y Shirouzu, 1978; Massana y Pedrós-Alió, 1994b).

Es bien sabido que las distintas condiciones limnológicas, así como la dinámica de los parámetros fisicoquímicos influyen de manera directa sobre el comportamiento y distribución de las bacterias fotosintéticas (Overbeck, 1977; Abellà, 1980; Eckert *et al.*, 1990) y algunos parámetros fisicoquímicos están a su vez determinados por las mismas estructuras que han ayudado a formar. De este modo, el H₂S, el pH, la conductividad y la luz, entre otros parámetros, son consecuencia, por ejemplo, de la distribución de la temperatura (Davisson, 1980), de la concentración de sales disueltas y, también en gran medida, de la distribución de comunidades de organismos fotosintéticos (Genovese, 1963). Así pues, mientras que los experimentos de laboratorio son útiles para conocer la potencialidad de su actividad metabólica, sus límites de crecimiento, etc., adolecen de una falta de enfoque ecológico general, puesto que los microorganismos en su hábitat natural están sometidos continuamente a interacciones físicas, químicas y biológicas cambiantes que con frecuencia se omiten o son difíciles de reproducir en el laboratorio.

Debido al efecto de atenuación de la luz por las sustancias disueltas y las partículas en suspensión en el agua, las longitudes de onda que llegan a la interfase óxico-anóxica son principalmente las comprendidas entre 450-550 nm (Montesinos, 1982). Las bacterias responden a esta situación adaptando su contenido en pigmentos de dos formas: (i) aumentando su contenido en carotenoides (Abellà, 1980; Montesinos, 1982; García-Gil, 1990) e (ii) incrementando su contenido específico celular de pigmentos antena (Takahashi y Ichimura, 1968; Matheron y Baulaigue, 1977; Borrego, 1996). Es, por tanto, la dinámica de los diferentes pigmentos el mejor parámetro para analizar la capacidad adaptativa de las poblaciones de bacterias fotosintéticas a su medio natural, y también una de las claves para la comprensión de su nicho ecológico (Gorlenko y Kuznetsov, 1972; van Liere *et al.*, 1979).

El hábitat de los microorganismos es extremadamente pequeño, por lo que los factores determinantes que lo constituyen son las características fisicoquímicas y los microgradientes. Las condiciones físicas y químicas del microhábitat influyen en el crecimiento, actividades, interacciones y supervivencia de los microorganismos establecidos en él. Esto ocurre también en

los hábitats de animales y plantas, pero en el caso de los microorganismos el efecto se acentúa a causa de su gran número y pequeño tamaño, que trae consigo un íntimo contacto con el medio abiótico dado que la relación superficie/volumen es muy alta. Un tipo de problemática asociada al estudio de los microorganismos en sus medios naturales radica en la necesidad de acoplar a la investigación ecológica conocimientos y técnicas de pluralidad, con las dificultades propias de los ambientes donde se desarrollan los microorganismos.

Otro aspecto importante que debe tenerse en cuenta, es que la mayor parte de los procesos de dinámica poblacional y composición en especies están determinados por fenómenos de competencia e interacciones entre los propios microorganismos. Las elevadas densidades microbianas que se alcanzan a nivel de las oxiclina y quimioclinas de este tipo de lagos, favorecen la aparición de relaciones intermicrobianas (simbiosis, predación, parasitismo, etc.). La predación bacteria-bacteria es uno de los casos de interacciones microbianas descritos en la literatura (Stolp y Petzold, 1962; Gledhill y Casida Jr., 1969; Casida Jr., 1982). Sin embargo, entre bacterias fotosintéticas pocos son los casos citados al respecto (Esteve *et al.*, 1983, 1990, 1992; Guerrero *et al.*, 1986; Gaju, 1987), aunque cada vez más aumenta la lista de organismos íntimamente relacionados con las bacterias fotosintéticas (Vicente *et al.*, 1991; Clark *et al.*, 1993; Pibernat, 1995). Aunque se ha descrito la presencia de bacteriófagos que atacan a Rodospiriláceas, bacterias púrpuras no sulfúreas, (Freund-Molberlt *et al.*, 1968; Abeliovich y Kaplan, 1974; Duchrow *et al.*, 1988) no existe ninguna cita de bacteriófagos que ataque a especie alguna de Cromatiácea o Clorobiácea. Por otra parte, estas interfases nos permiten estudiar además las relaciones entre las poblaciones bacterianas, los flagelados y los ciliados (Fenchel *et al.*, 1977; Finlay *et al.*, 1983, 1991).

Dos características de los lagos estratificados hacen que se requiera un sistema de muestreo muy sofisticado. En primer lugar, estos sistemas están abruptamente estratificados, y por otra parte, las capas más profundas son siempre anaeróbicas y ricas en sustancias reducidas tales como el sulfhídrico, amonio, etc. Las comunidades microbianas se encuentran secuencialmente dispuestas a intervalos de escasos centímetros (Croome y Tyler, 1984, 1986; Gasol, 1990; Miracle *et al.*, 1992) y además migran siguiendo los ciclos diarios (Sorokin, 1970; Kohler *et al.*, 1984; Abellà *et al.*, 1989; Pedrós-Alió y Sala, 1990; Gasol, 1990). La existencia y el desarrollo de sistemas de toma de muestras cada día más perfeccionados es una herramienta indispensable para el limnólogo actual. Dichos sistemas permiten realizar un estudio de poblaciones bacterianas microestratificadas muy detallado y con ello se pueden obtener nuevas relaciones intermicrobianas así como nuevas ideas sobre el comportamiento de los microorganismos en relación con los gradientes del medio. La posesión de aparatos de medida,

al igual muy precisos y perfeccionados, permite seguir la evolución de los parámetros a escala milimétrica, relacionándolos con los cambios y el comportamiento de las poblaciones microbianas (van Gemerden *et al.*, 1989; Miracle *et al.*, 1992).

El trabajo que reúne esta memoria tiene dos objetivos principales y combina dos áreas de conocimiento: el primero de ellos es un enfoque limnológico, en el que se describen las características limnológicas de un sistema lacustre cárstico que engloba a su vez dos subsistemas de diferente composición geológica: carbonatada y sulfatada. El uso y sobre todo el abuso creciente de los recursos finitos que suponen las aguas dulces exige un esfuerzo para aumentar nuestros conocimientos sobre el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. Por otro lado, este trabajo posee un enfoque de ecología microbiana, en el que el objetivo principal son las poblaciones de bacterias fotosintéticas del azufre que se desarrollan en algunas de las lagunas del sistema cárstico citado con anterioridad. Como hemos visto previamente, existen muchos trabajos sobre bacterias fotosintéticas que tratan diversos aspectos, sin embargo, esta memoria aporta resultados que permiten comparar simultáneamente ambientes cercanos sometidos a las mismas condiciones climáticas, pero con diversidad de situaciones limnológicas para las poblaciones de bacterias fotosintéticas allí existentes.

Estructura del trabajo

A continuación se hace una breve reseña de la estructura de este trabajo. Después de la presente INTRODUCCIÓN GENERAL (**Capítulo 1**), en la que se ha planteado el fundamento de este estudio, se pasará a especificar la gran variedad de métodos, tanto de campo como de laboratorio, utilizados durante la realización de dicho trabajo, en un capítulo general de ZONA DE ESTUDIO. MATERIAL Y MÉTODOS (**Capítulo 2**). También, se describen algunos aparatos de campo y laboratorio diseñados y contruidos específicamente para este trabajo. En este mismo capítulo se describe la situación geográfica de los ecosistemas acuáticos estudiados, así como una breve descripción geomorfológica (ZONA DE ESTUDIO).

En una **PRIMERA PARTE**, los aspectos limnológicos de las lagunas pertenecientes a los sistemas cársticos carbonatado y sulfatado han sido tratados en el **Capítulo 3** (EL SISTEMA CÁRSTICO CARBONATADO: LAS LAGUNAS DE CAÑADA DEL HOYO. EL SISTEMA CÁRSTICO SULFATADO: EL HUMEDAL DE ARCAS-BALLESTEROS Y FUENTES). Éste consta de una sucinta introducción, en la que se explica lo que se va a tratar en él, seguido de un apartado dedicado al régimen climático de la zona de estudio; se sigue con un apartado destinado a expresar los resultados obtenidos y otro en el que se aborda la discusión de los mismos.

El **Capítulo 4** se dedica íntegramente al estudio de la LAGUNA DE LA CRUZ, laguna meromíctica de la zona de Cañada del Hoyo y el fenómeno de PRECIPITACIÓN DEL CARBONATO CÁLCICO que tuvo lugar durante julio de 1988 en la laguna de La Cruz, ha sido tratado en el **Capítulo 5** de esta memoria. Este capítulo consta, además de la introducción, de un apartado de resultados donde se describen los parámetros fisicoquímicos y biológicos durante dicho proceso, y también se sugieren las causas que originan dicho fenómeno y sus consecuencias ecológicas (apartado de discusión).

En el **Capítulo 6** se aborda el estudio limnológico detallado de la laguna, denominada por nosotros, ARCAS-2 (Los Cedazos), del humedal de Arcas-Ballesteros, laguna holomíctica que alberga importantes poblaciones de bacterias fotosintéticas durante la época de estratificación. Al final del capítulo se comparan ambas lagunas.

Además, en una **SEGUNDA PARTE**, se presenta el estudio detallado de las poblaciones de BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS que se desarrollan de manera permanente en la laguna de La Cruz y estacionalmente durante la estratificación de la laguna Arcas-2, a las que se les han dedicado los **Capítulos 7 y 8** respectivamente.

En el siguiente capítulo se presentan los TRATAMIENTOS ESTADÍSTICOS realizados sobre

las variables fisico-químicas y biológicas estudiadas en ambas lagunas. El **capítulo 10** está dedicado a las CONCLUSIONES de este trabajo. Esta memoria finaliza con las REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS citadas a lo largo del trabajo y una sección de APÉNDICES en la que se incluyen los valores de las variables fisicoquímicas y biológicas estudiadas utilizadas en los análisis estadísticos y donde también aparecen las hemimatrices de correlación de los parámetros limnológicos, así como dos trabajos publicados a partir de la realización de esta tesis.

ZONA DE ESTUDIO. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. ZONA DE ESTUDIO: LAGUNAS DE CAÑADA DEL HOYO, LAGUNAS DE ARCAS-BALLESTEROS Y FUENTES

El presente trabajo se ha realizado en los ecosistemas acuáticos de una amplia zona cárstica situada en la provincia de Cuenca (Castilla - La Mancha). Esta zona cárstica se emplaza en la rama castellana de la Cordillera Ibérica, en la parte sur de la Serranía de Cuenca y al oeste de los Montes Universales. Dentro de esta zona, se ha centrado la atención en dos subzonas de carstificación, en los márgenes de la Serranía de Cuenca.

En la primera subzona aparecen dos agrupaciones de dolinas, las torcas de Palancares y las torcas de Cañada del Hoyo (UTM30SWK9627), siendo estas últimas las que se han estudiado. Esta última agrupación se localiza en el municipio del mismo nombre y está compuesta de 34 torcas distribuidas en dos conjuntos situados a ambas márgenes del río Guadazaón, quedando 12 de ellas en la margen izquierda y 22 en la derecha, con la particularidad de que en este último conjunto 7 de ellas presentan permanentemente agua en su interior y por lo menos 3 más la presentan temporalmente. Estas lagunas se encuentran a una altitud de 960-1000 m.

Se supone que ambos conjuntos pertenecieron quizás a una única agrupación inicial, cuya parte central ha desaparecido capturada por expansión lateral del polje que hoy en día atraviesa el río Guadazaón, proceso que viene avalado por los restos de hemitorcos que se observan en sus márgenes en número superior a diez. Estas torcas son el resultado de una carstificación profunda en los materiales fundamentalmente cretácicos como preparación del hundimiento por colapso previo descalce (Eraso *et al.*, 1979). El drenaje cárstico en esta zona se produce principalmente en las direcciones de los pliegues en los materiales cretácicos (posiblemente charnelas de anticlinales).

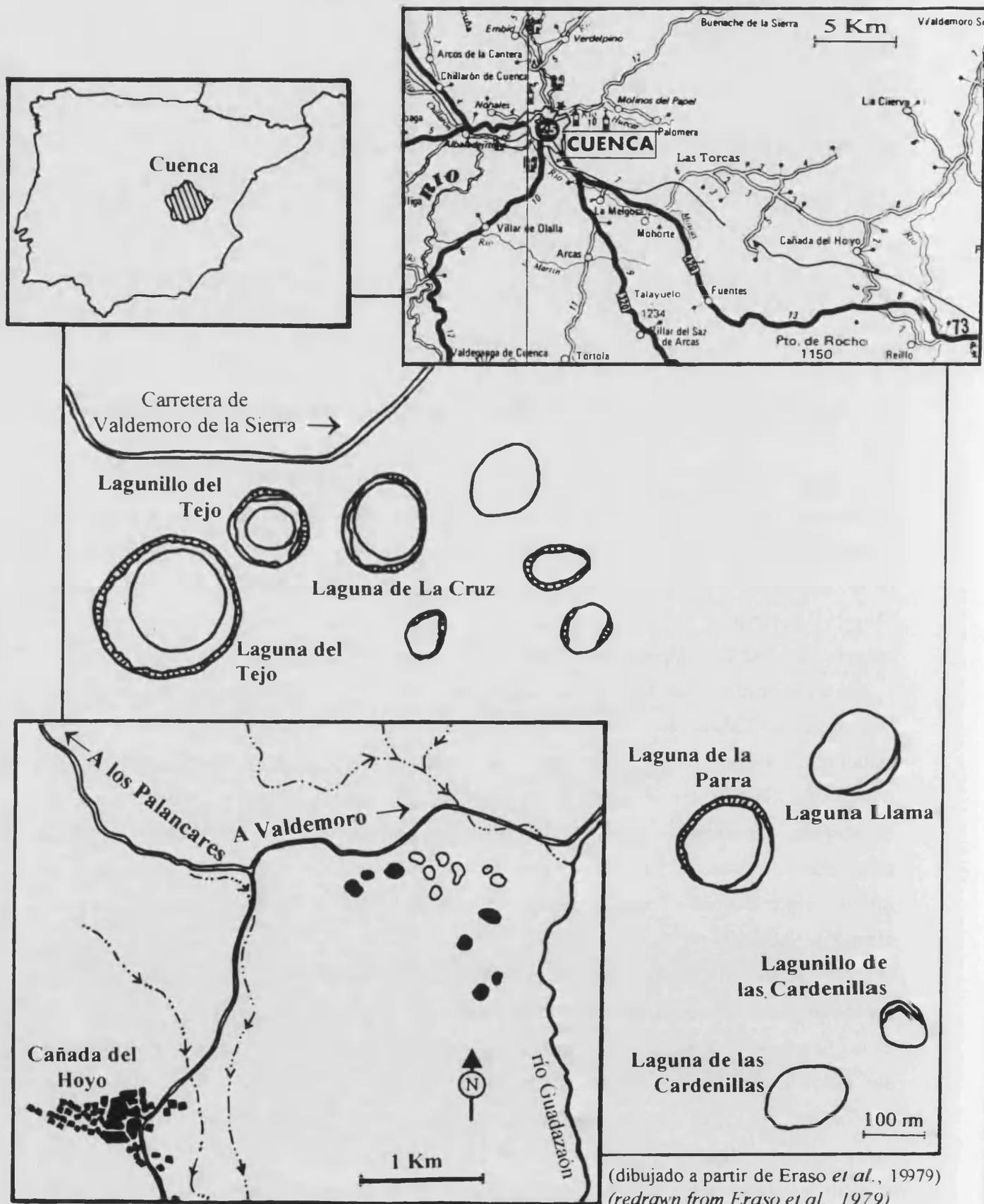


Figura 2.1. Localización geográfica de las lagunas estudiadas en la zona de Cañada del Hoyo

Figure 2.1. Geographic location of the lakes studied in the Cañada del Hoyo area.

La ubicación geológica es de carácter diferencial con respecto a los conjuntos de ambas márgenes del río; el de la izquierda se sitúa en su totalidad en el piso Turonense (Cretácico Superior). Las unidades calcáreas del Turonense de esta zona están prácticamente horizontales y los procesos cársticos profundizan hasta el Cenomanense arcilloso-margoso, constituido por la Formación Margas de Chera, que hace de nivel impermeable, donde prácticamente se detiene la disolución. Su potencia es variable, oscilando entre 20 y 80 m (IGME, 1979). El conjunto de la margen derecha del río Guadazaón (figura 2.1) se encuentra emplazado en el piso Cenomanense Medio-Superior, a excepción de la torca de la laguna Seca. El Cenomanense calcáreo (permeable) está formado por la Formación Dolomías de Alatoz y por la Formación Dolomías de Villa de Ves, ambas permeables. Están compuestas por una alternancia de arcillas verdes grisáceas, frecuentemente arenosas, dolomías y calizas dolomíticas, pardo grisáceas, en bancos de hasta medio metro de potencia. Las dolomías son cristalinas, arcillosas, haciéndose margosas hacia el techo, donde ya aparecen auténticas calizas. La potencia de todo el Cenomanense, bastante regular, oscila entre 90 y 130 m. Obviamente, al igual que en caso anterior, la zona de carstificación acaba en las margas impermeables de la Formación Margas de Chera, que suele coincidir con la zona profunda de las lagunas y que a ellas se debe la capacidad de retención de agua por estas dolinas-lagunas.

Entre las torcas que presentan agua, se pueden distinguir dos tipos, las que tienen un fondo más o menos tronco-cónico y de mayor profundidad, como la laguna de La Cruz y la del Tejo, que alcanzaron 25 y 32 m, y las de fondo sensiblemente plano, en general de menor profundidad que las anteriormente citadas. Entre estas últimas se encuentran el lagunillo de las Cardenillas y la laguna Llana.

Algunas de estas lagunas presentan una notable penetración bajo el nivel freático del acuífero cárstico discreto existente, poco relacionado con el acuífero regional de la zona. Son de destacar las extraordinarias circunstancias que concurren en la torca de la laguna de las Cardenillas, abierta en el contacto entre las series del Utrillas y las arcillas verdes cenomanenses, es decir, en materiales no carstificables, ya que la disolución ha eliminado las calizas donde se originó el proceso de formación (Santisteban, 1994).

Lámina 2.1. (Página siguiente) Fotografías de las lagunas estudiadas de la zona de Cañada del Hoyo. **A:** Vista aérea del complejo lagunar formado por las 7 lagunas permanentes y algunas torcas secas o de aguas temporales. **B:** Vista parcial del complejo lagunar formado por la laguna de La Cruz (a la izquierda), el lagunillo del Tejo (en el centro) y la laguna del Tejo (a la derecha). Nótese que la laguna del Tejo presenta el fenómeno de blanqueado por precipitación masiva de carbonato.

Plate 2.1. (Next page). Photographs of the lakes studied in the *Cañada del Hoyo* area. **A:** Aerial view of the 7 lake complex and some temporal small lakes. **B:** Partial view of Lake La Cruz (left), small Lake El Tejo (centre) and Lake El Tejo (right).



A



B



En las torcas que presentan agua, tiene lugar una apreciable fluctuación de sus niveles, que ha alcanzado una amplitud de 5 m a lo largo de las últimas décadas.

La laguna de la Cruz o de la Cruz Galena (lámina 2.1.B), también conocida por el nombre de laguna de la Gitana, fue elegida por sus especiales características limnológicas como centro de este estudio. En ella se desarrolla una meromixis biogénica mantenida por la presencia de elevadas concentraciones de hierro soluble, entre otras sustancias, en sus aguas más profundas (Vicente y Miracle, 1988), que permite el desarrollo de bacterias fotosintéticas durante todo el año. Además, un proceso tumultuoso de precipitación de carbonatos tiene lugar en sus aguas cada año durante la estación cálida. Esta laguna, cuya profundidad máxima en el periodo estudiado fue de 23.4 m, se encuentra muy protegida del viento por las paredes casi verticales que la rodean, con una altura entre 18 y 25 m dependiendo del lugar. La laguna presenta escasa vegetación subacuática, principalmente *Myriophyllum spicatum* y *Potamogeton lucens* con pequeñas manchas de *Chara* entre los bloques de dolomías y situados en la zona perimetral. En las orillas se encuentran pequeños crecimientos de *Scirpus lacustris* en zonas reducidas (Cirujano, 1995).

El clima de la zona es de tipo mediterráneo continental y la vegetación es la correspondiente al dominio bioclimático del bosque supra-mediterráneo seco superior continental, consistente en un bosque mixto de pinos (*Pinus nigra* ssp. *salzmannii*) y sabinas (*Juniperus thuriferae*) con algunas encinas dispersas, actualmente degradado a causa de su explotación (Peinado-Lorca y Martínez-Parras, 1985).

La segunda zona cárstica objeto de estudio (figura 2.2.A y lámina 2.2) se encuentra situada en un valle entre los municipios de Arcas y Ballesteros (UTM 30SWK732276) y a tan solo 18 Km, en línea recta, de la zona de Cañada del Hoyo (y a 10 Km de la de Fuentes). Esta zona, cercana al río San Martín, presenta un gran número de pequeñas dolinas las cuales se encuentran sobre margas y arcillas versicolores de tonos claros entre los que se intercalan yesos blancos, masivos, con delgados lentejones de calizas dolomíticas del Paleoceno (Terciario) de la formación margas, arcillas y yesos de Villalba de la Sierra. Son dolinas en embudo generadas por la carstificación subterránea de los niveles lenticulares de yesos y posterior hundimiento de los materiales arcillosos suprayacentes (dolinas aluviales). La potencia media de la unidad es de 70 m. Se estima que hay más de 20 de estas dolinas, la mayoría de las cuales constituyen lagunas permanentes. El proceso de carstificación está activo actualmente, y la última aparición de una nueva dolina fue en 1978, a poco más de 1 km de la laguna Arcas-2. Todo este valle tendría vegetación palustre que en la actualidad está prácticamente eliminada debido a la existencia de drenajes para su dedicación al cultivo extensivo del girasol y cereales.

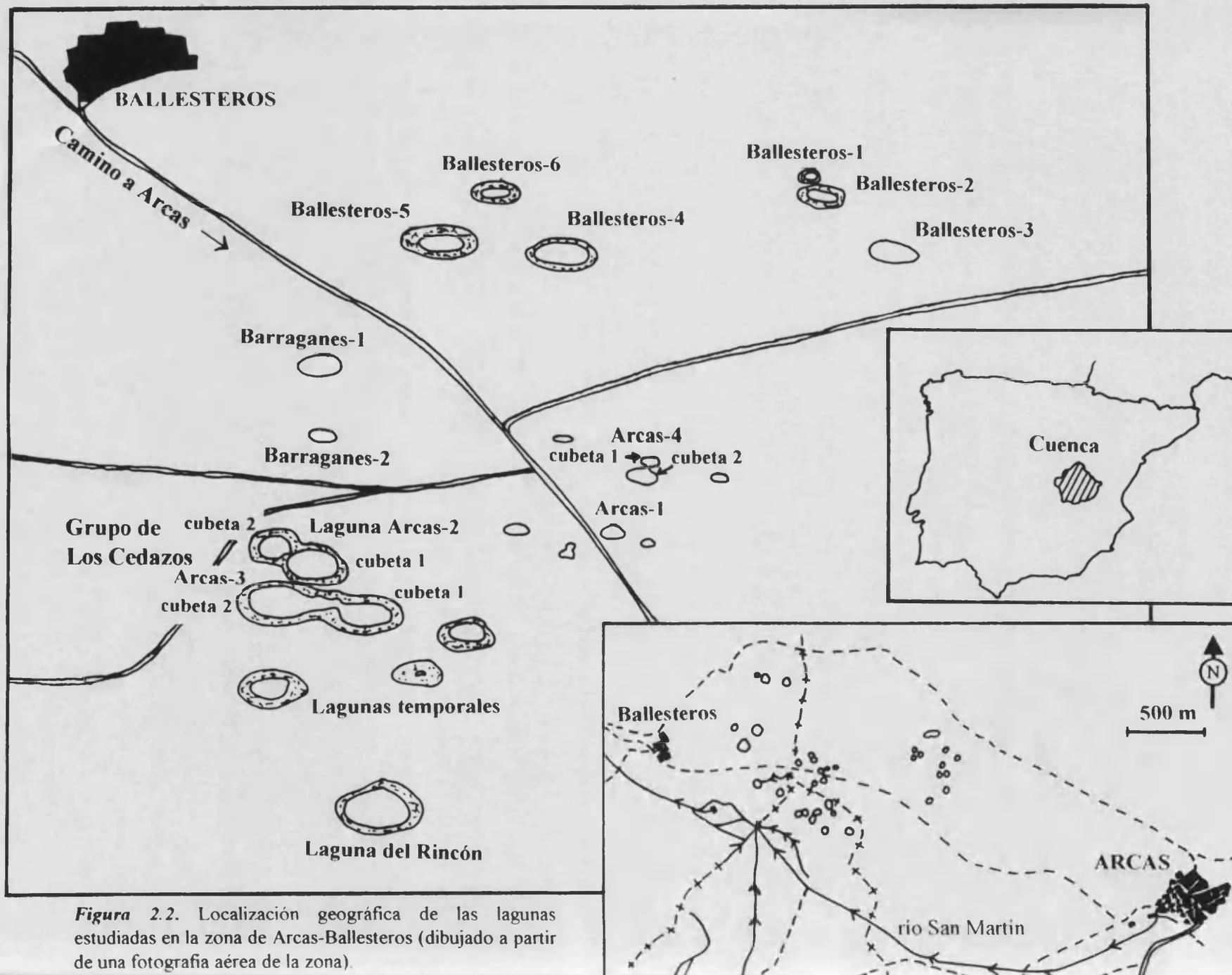
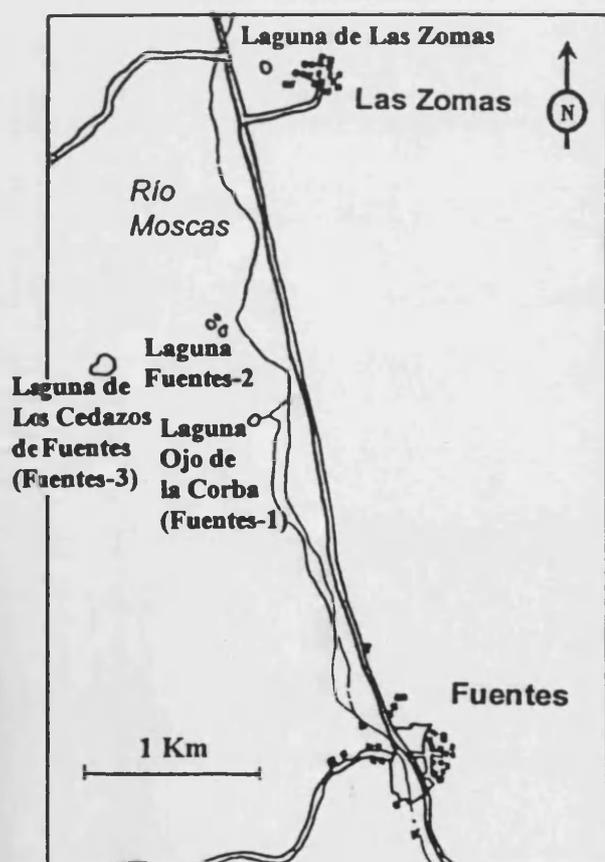


Figura 2.2. Localización geográfica de las lagunas estudiadas en la zona de Arcas-Ballesteros (dibujado a partir de una fotografía aérea de la zona).

La mayoría de estas lagunas no presentan ninguna entrada de agua superficial que las alimente, con la excepción, claro está, del agua de escorrentía superficial y subsuperficial, manteniéndose los niveles por alimentación subterránea compensada por una pequeña e irregular salida de agua que a veces llega a ser nula. Una tercera subzona, la de **Fuentes**, cercana y similar geológicamente a la de Arcas-Ballesteros, alberga varias lagunas permanentes (Ojo de la Corba o Fuentes-1, Fuentes-2, y Los Cedazos de Fuentes o Fuentes-3,), las cuales han sido también incluidas en este trabajo (figura 2.2.B). Próxima a ellas se encuentra la laguna de Las Zomas.

Muchas de las lagunas de este gran área presentan abundante vegetación subacuática. En la zona de Fuentes, la laguna Fuentes-3 posee *Myriophyllum*, mientras que la laguna Arcas-2 presentó una extraordinaria pradera de *Chara* recubriendo la zona de conexión de sus dos cubetas. Del mismo modo, Arcas-3 presenta el fondo recubierto por carófitos. Las lagunas de la zona de Ballesteros se caracterizan por poseer anillos de carófitos secos rodeándolas, indicando grandes variaciones en el nivel de las aguas. Así por ejemplo, las lagunas BII-4 y BII-5, mostraron sendos anillos de *Chara* seca de unos 10 m. El fondo de ambas lagunas estaba también recubierto por carófitos.



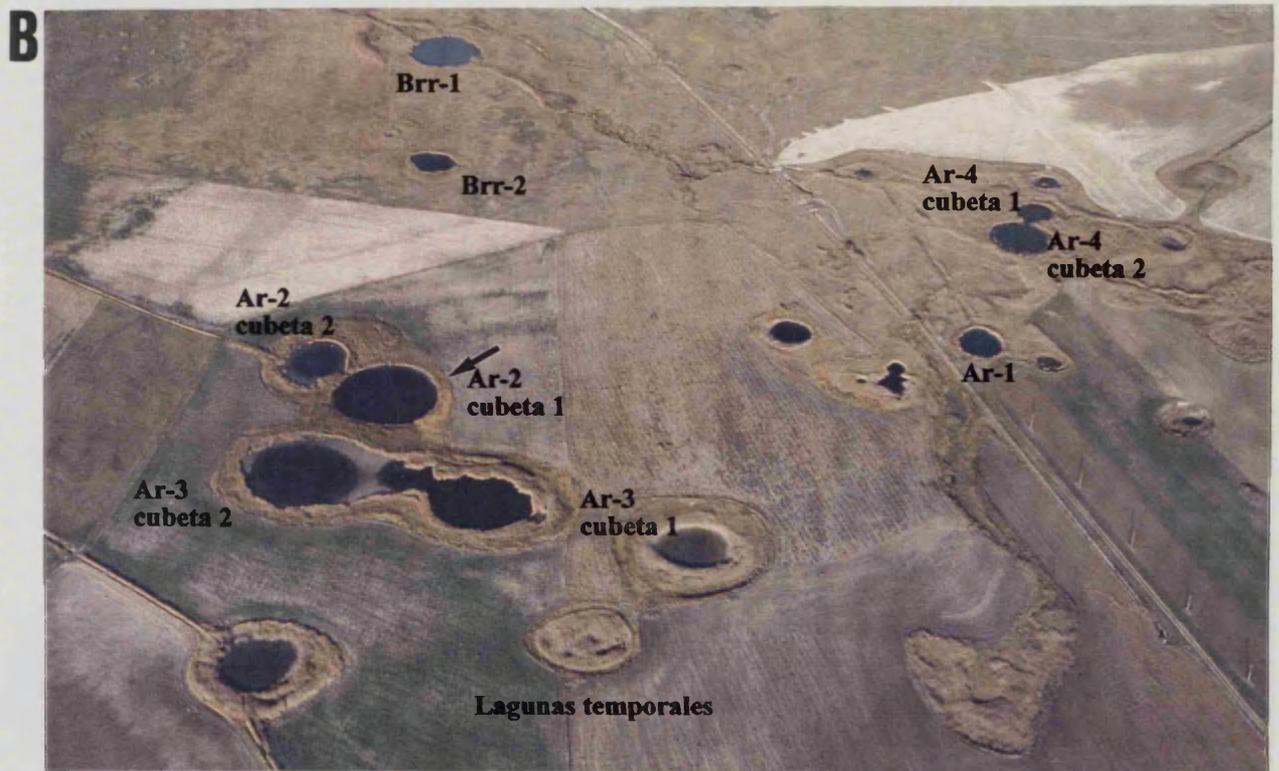
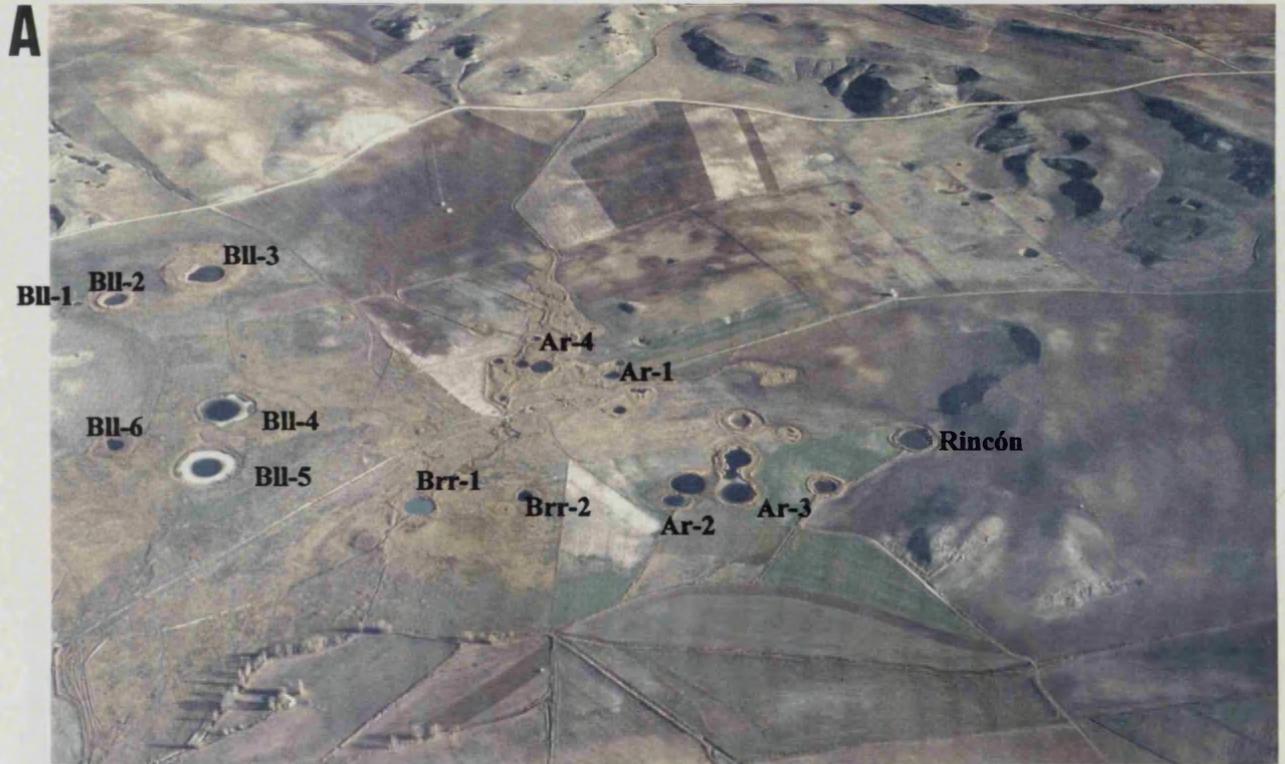
Una de estas lagunas, denominada por nosotros Arcas-2 (lámina 2.2) y perteneciente al grupo conocido como los Cedazos de Arcas, ha sido seleccionada para su estudio debido a la marcada estratificación estival de sus aguas. El vaso está formado por dos depresiones de hundimiento y la profundidad media de la cubeta mayor es de unos 11 m, con la excepción de la zona central en la que aparece un pequeño hoyo donde se alcanzan los 14 m. La cubeta de menor tamaño tiene una profundidad máxima de 4 m. El régimen térmico de Arcas-2 es monomítico, con una sola época de estratificación que va desde la primavera hasta el otoño seguida de una época de mezcla completa de la columna de agua durante la estación fría.

Figura 2.2.B. Localización geográfica de las lagunas estudiadas en la zona de Fuentes. Modificado a partir de Armengol (1997).

Figure 2.2.B. Geographic location of the lakes studied in Fuentes area. Modified from Armengol (1997).



Fotografías: E. Vicente



Fotografías: E. Vicente



Lámina 2.2. Fotografías de las lagunas estudiadas de la zona de Arcas-Ballesteros-Fuentes. **A:** Vista aérea general del amplio complejo lagunar de Arcas-Ballesteros. **B:** Vista parcial del complejo lagunar donde se ubica la laguna Arcas-2 (señalada con la flecha). **C:** Detalle de las dos cubetas de las lagunas Arcas-2 (la flecha indica la cubeta estudiada con detalle) y Arcas-3 (conocidas como Los Cedazos) y al fondo tres lagunas temporales. **D-E:** Vista aérea de las lagunas Ojo de la Corba (**D**, Fuentes-1) y Fuentes-2 (**E**) de la zona de Fuentes.

Plate 2.2. Photographs of the lakes studied in the *Arcas-Ballesteros-Fuentes* areas. **A:** Aerial general view of the large lake complex. **B:** Partial view of lake complex where Lake Arcas-2 is located (arrow). **C:** Detail of the two basins of lakes Arcas-2 and Arcas-3 (*Los Cedazos*) and in the background three temporary lakes. **D-E:** Aerial view of lakes Ojo de la Corba (**D**, Fuentes-1) and Fuentes-2 (**E**) in Fuentes.

2.2. CALENDARIO Y ESQUEMA DE MUESTREO

Se realizaron dos tipos de muestreos: (i) muestreos conjuntos simultáneos de todas las lagunas de ambas zonas, realizados en octubre-noviembre de 1986, agosto de 1987, mayo de 1992 y octubre de 1992, en los que se realizaron perfiles verticales de los parámetros físico-químicos y se tomaron muestras representativas de las distintas zonas de las lagunas durante el período de estratificación, (ii) muestreos detallados de la laguna de La Cruz y la laguna Arcas-2. Estos últimos muestreos se realizaron mensualmente durante dos períodos de estratificación y bimensualmente durante un período de mezcla según se detalla en la tabla 2.1. La distancia (más de 240 Km) que separaba las lagunas del *Departament de Microbiologia i Ecologia de la Universitat de València* fue el motivo de que muchos de los análisis debieran procesarse *in situ*, puesto que hasta que se llegaba al laboratorio transcurrían demasiadas horas. Así pues, tuvimos que improvisar un laboratorio de campo en un remolque caravana que guardábamos en la vecina localidad de Cañada del Hoyo. El resto de las muestras encaminadas a la determinación de parámetros más estables eran almacenadas a baja temperatura, preservadas de la luz y, en su caso, adicionadas de conservantes, hasta el momento de su análisis en el laboratorio.

Las muestras se tomaron siguiendo el perfil vertical situado sobre el punto de máxima profundidad en las distintas lagunas. La estabilidad de la barca, imprescindible para la precisión del muestreo, se conseguía amarrándola por proa y popa a tres puntos de anclaje en el cruce de dos cables de acero colocados perpendicularmente siguiendo dos diámetros de la laguna. De esta manera no era necesario anclar la barca al fondo de la laguna y así, se lograba una posición de muestreo fija y sin producir ninguna alteración de la estratificación.

Para el muestreo se utilizó una bomba peristáltica alimentada por un acumulador de 12 voltios y conectada, por un tubo flexible, a un dispositivo diseñado para minimizar la alteración de los gradientes verticales y que permitía una toma de muestras muy precisa (láminas de agua de pocos centímetros de espesor). Este dispositivo consiste en un doble cono cuyos elementos están separados entre si dejando una ranura de 1 cm (figura 2.3).

Figura 2.3. (Página siguiente) **A:** Esquema del dispositivo de doble cono utilizado en la toma de muestras conectado al final de un tubo flexible a cuyo otro extremo actúa una bomba peristáltica. **B:** Sistema utilizado para el registro simultáneo *in situ* de la temperatura, el pH y el redox, con una derivación para la toma de muestras.

Figure 2.3. (Next page) **A:** Fine-layer sampler used for sampling sharply stratified water. The sampler pumps water directly to the system (**B**) for simultaneous *in situ* recording of temperature, pH and redox potential. A by-pass lets take samples at the same time.

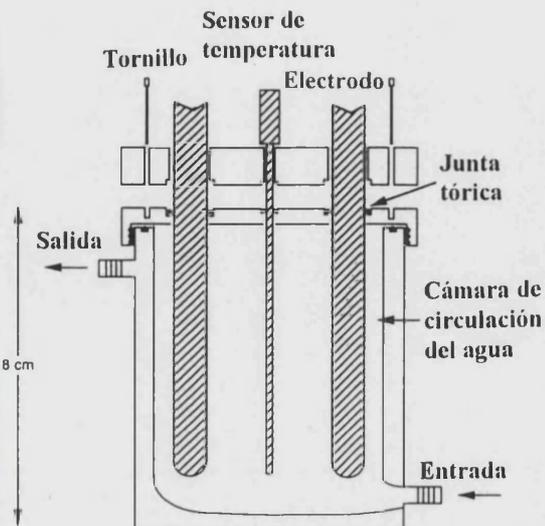
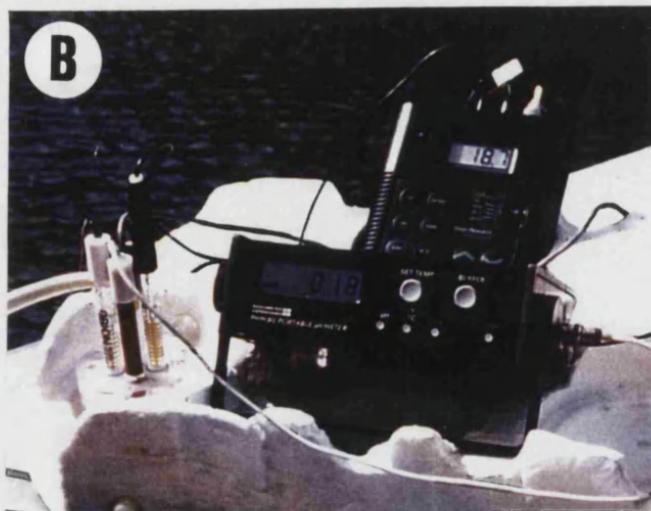
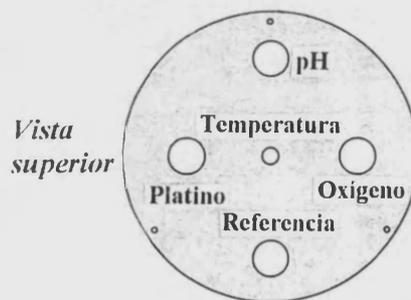
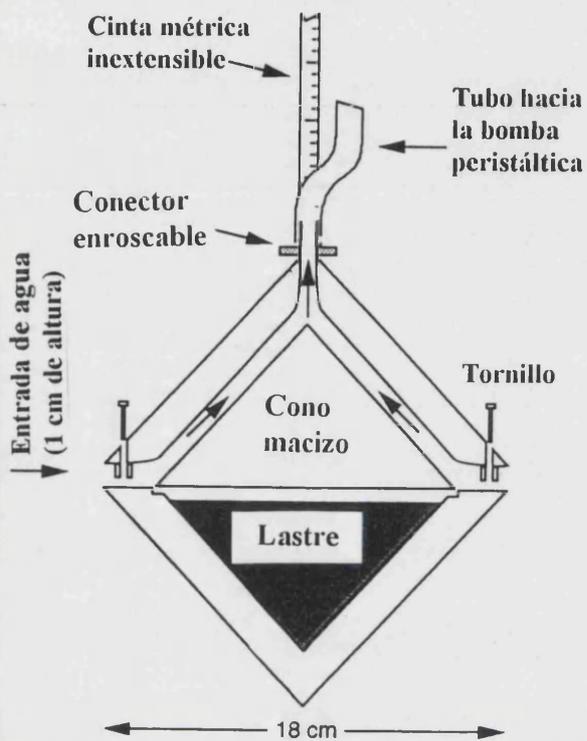
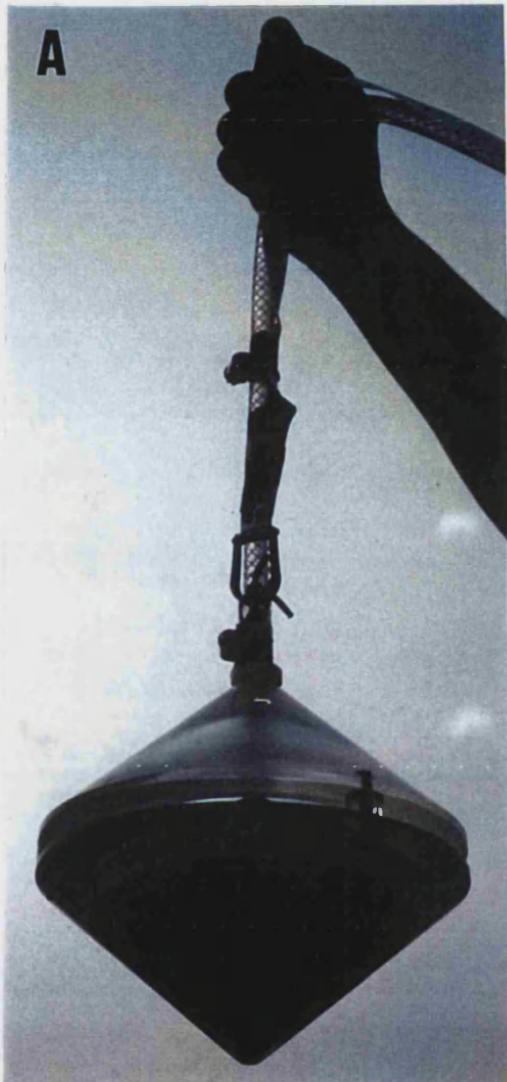


Tabla 2.1. Fechas y profundidades de los muestreos realizados en la laguna Arcas-2 (A) y la laguna de La Cruz (B).

Table 2.1. Sampling dates and depths in Lake Arcas-2 (A) and Lake La Cruz (B).

A

AÑO	1987	1987	1987	1987	1987	1988	1988	1988	1988	1989					
MES	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	FEB	ABR	JUN	OCT	SEP					
DÍA	17	15	28	27	30	22	16	6	12	20	21	21	21	21	
HORA										23	6	10	15	19	
PROF.															
epilim.	0.5	0.5	0.5		0.5	0.5	0.5	0.5	0.5						
				1								1	1	1	
	3														
metalim		4			4	4	4	3.5	4						
			5	5						5	5	5	5	5	
	6	6				6	6							epil.	
		7	7	7				6.5	7	7	7	7	7	7	
				7.6										metal.	
	8	8	8	7.8	8	8	8	8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	
		8.2	8.2	8.2				8.2	8	8	8	8	8	8	
		8.3								8.3	8.3	8.3	8.3	8.3	
		8.4	8.4	8.4											
		8.5								8.5	8.5				
interfas. óxico-anóxica		8.6	8.6						8.6						
				8.7						8.7					
		8.8	8.8						8.8	8.8				interf. óxico-anóxi.	
				8.9					8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	
	9	9	9	9					9	9					
				9.1						9.1	9.1	9.1	9.1	9.1	
			9.2							9.2	9.2	9.2	9.2	9.2	
				9.3						9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	
										9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	
		9.5	9.5	9.5					9.5	9.5	9.5	9.5	9.5	9.5	
									9.7						
	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	
									10.2						
									10.3						
									10.4						
									10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	
									10.8						
	11	11	11	11					11	11	11	11	11	11	
									11.5					11.5	
		12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	
										12.5	12.5	12.5	12.5	12.5	
	13			13					13	13	13	13	13	13	
			13.5							13.5	13.5	13.5	13.5	13.5	
	14	14	14	14	14	14			14				14	14	
									14.3						

El cono inferior va lastrado con bolas de plomo que facilitan su descenso vertical y su estabilidad en el punto de muestreo, y el superior está ahuecado interiormente en sus lados a la manera de un embudo invertido cuyo vértice presenta un orificio por el que el agua fluye hacia el tubo flexible.

Se determinaba la situación de la termoclina, quimioclina (cuando existían) y zona de extinción de la luz a partir de las mediciones *in situ* de los correspondientes parámetros, las cuales se realizaban a intervalos de 25 cm. a excepción de la interfase óxico-anóxica en la que se realizaba cada 10 cm. A la vista de los resultados obtenidos se programaban adecuadamente las profundidades de muestreo, de manera que incluyeran un suficiente número de muestras en estas zonas (tabla 2.1.A y B). De cada profundidad seleccionada se recogían diferentes alícuotas de agua en recipientes distintos según el análisis a realizar (véase tabla 2.2).

Durante la holomixis en la laguna Arcas-2 se utilizó también como sistema de muestreo, una botella hidrográfica de Ruttner de 2.6 l de capacidad con termómetro incorporado.

En una ocasión (octubre de 1991) se recogieron muestras de sedimento de la laguna de La Cruz las cuales se extrajeron con una draga Ekman en un punto aproximadamente central de la laguna. Esta draga permite apreciar la estructura del sedimento superficial (15-20 cm) y seccionar la muestra en láminas de 2 cm. de grosor. Se recogieron las 3 láminas más superficiales para efectuar los correspondientes análisis en el laboratorio.

Tabla 2.2. Métodos de preservación y recipientes utilizados en la recogida de las distintas alicuotas de agua según el análisis a realizar.

Table 2.2. Preservation methods and type of bottles used for different water samples depending on the analysis to be performed.

ANÁLISIS	TIPO BOTELLA	VOLUMEN (ml)	TRATAMIENTO PREVIO	ADICIÓN CONSERVANTES
Fósforo soluble	Polietileno	50	Filtración GF/F <i>in situ</i>	Gotas de cloroformo
Fósforo total	Vidrio	50	-----	0.3 ml H ₂ SO ₄ 1:2
Silicato	Polietileno	50	Filtración GF/F <i>in situ</i>	Gotas de cloroformo
Amonio	Vidrio	100	-----	0.8 ml HCl 6 N
Nitrito	Polietileno	50	Filtración GF/F <i>in situ</i>	0.5 ml sulfanilamida
Nitrato	Polietileno	125	Filtración GF/F <i>in situ</i>	1 ml ácido bórico
Hierro:				
Total	Vidrio topacio tapón esmerilado	125	Renovar tres veces volumen	0.25 ml H ₂ SO ₄ 1:2
Particulado	Tubos vidrio (filtro)	13	Filtración GF/F <i>in situ</i>	10 µl H ₂ SO ₄ 1:2
Soluble	Vidrio (filtrado)	50	Filtración GF/F <i>in situ</i>	50 µl H ₂ SO ₄ 1:2
Sulfhídrico¹	Tubos vidrio	50	-----	25 ml de SAOB II
Sulfhídrico²	Vidrio topacio tapón esmerilado	125	Renovar tres veces volumen	0.5 ml NaOH 10 N + 0.5 ml CdCl
Oxígeno³	Vidrio topacio tapón esmerilado	125	Renovar tres veces volumen	1 ml de MnSO ₄ 1 ml KOH y KI
Alcalinidad	Vidrio	50	Volumen exacto	HCl valorado
Cloruro	Polietileno	*	Filtración GF/F	Cloroformo
Sulfato	Polietileno	*	Filtración GF/F	Cloroformo
Pigmentos	Polietileno	*	Filtración GF/G	Ninguna
Recuento de microorg. fototrofos	Tubos vidrio estériles	13-25	-----	Formol en algunas ocasiones

1: Para análisis mediante método potenciométrico

2: Para análisis mediante método colorimétrico/yodometría

3: Determinación por método de Winkler

*: Volumen variable

2.3. PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS *IN SITU*

2.3.1. Temperatura

Las medidas de temperatura a lo largo del perfil vertical del punto de muestreo se tomaron por medio de termopares (ATC) instalados tanto en el medidor de oxígeno como en el de conductividad y que serán descritos en los apartados correspondientes. También se medía mediante el termopar insertado en una célula de medida simultánea de pH y redox (apartado 2.3.5) pero en este caso sólo para la corrección de estos valores a la temperatura estándar. El número de medidas tomadas a lo largo del perfil vertical se ajustaba en función del gradiente térmico en cada zona, de forma que en sectores de fuerte gradiente se efectuaba una medida cada 10-20 cm., mientras que en las zonas de temperatura homogénea se hacía cada metro de profundidad.

2.3.2. Penetración luminosa y transparencia del agua

La penetración luminosa se medía con un radiómetro Crump. Sci. Ins. mod. 550, provisto de una célula fotovoltaica dotada de filtros para integrar la energía luminosa en una banda comprendida entre 400-800 nm. Los valores obtenidos se expresan en $\mu\text{E m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. La luz que alcanzaba cada profundidad era expresada en valor absoluto y también como tanto por cien en relación a la luz incidente en la superficie del agua. El coeficiente de extinción para las diferentes zonas de la columna de agua se calculó según la siguiente expresión:

$$\eta = (\ln I_1 - \ln I_2)/(z_2 - z_1)$$

donde I_1 e I_2 son las intensidades luminosas a las profundidades z_1 y z_2 .

El disco de Secchi se utilizó como medida auxiliar para caracterizar de forma sencilla las propiedades ópticas del agua en las lagunas. El disco utilizado era de PVC pintado blanco, de 20 cm. de diámetro y dotado de un contrapeso de plomo, atornillado en su base, para facilitar su hundimiento. La profundidad a la cual deja de verse el disco, expresada en metros, es el valor de este parámetro y está en función de la luz reflejada por éste que llega a nuestros ojos y ello es función, a su vez, de la turbidez del agua. Existe una relación entre el coeficiente de extinción global (η) para la columna de agua comprendida entre la superficie y la profundidad de visión

del disco de Secchi (D) y dicho valor. La relación se expresa según la siguiente expresión (Wollenweider, 1974; Wetzel y Likens, 1979):

$$\eta \cdot D = N$$

siendo N una constante.

2.3.3. Conductividad

La conductividad se midió análogamente a lo largo del perfil vertical y directamente en el mismo punto de muestreo. Se utilizó para ello un conductímetro WTW modelo LF 91 y los valores se expresan como sus correspondientes a 25 °C.

2.3.4. Oxígeno disuelto: Método polarográfico

La concentración de oxígeno disuelto se midió en primer lugar mediante polarografía utilizando un electrodo de plata-oro del tipo Clark conectado a un medidor WTW modelo OXI 92. El aparato se dejaba polarizar durante media hora antes de calibrarlo al aire en atmósfera saturada de vapor de agua, considerando la temperatura y la presión atmosférica en el momento de la calibración. Las variaciones de intensidad de corriente entre ánodo y cátodo del electrodo son proporcionales a la concentración de oxígeno en la cámara interna del electrodo y ésta a su vez es función de la concentración de oxígeno en el agua situada al otro lado de la membrana gas-permeable de teflon. Las medidas se realizaron a lo largo de toda la columna de agua a intervalos de 25-50 cm. excepto en la interfase óxico-anóxica (cuando ésta existía) que se medía cada 10 cm. Se realizaban lecturas tanto de concentración de oxígeno como de porcentaje de saturación.

Para determinar exactamente la zona de extinción del O₂ y debido a la lenta respuesta del electrodo a bajas concentraciones de oxígeno, se tomaron medidas tanto al descender el electrodo como al ascenderlo lentamente después de haber estado unos minutos en completa anoxia.

Estas medidas polarográficas fueron contrastadas con los datos obtenidos a partir del análisis de la concentración de oxígeno por el método de Winkler.

2.3.5. pH y potencial de oxidación-reducción

El pH y el potencial de oxidación-reducción se midieron *in situ* y simultáneamente en cada profundidad donde se tomaba una muestra de agua mediante un pHmetro portátil Orion SA 250 y un Radiometer 80 dotados respectivamente de un electrodo de pH combinado Orion 80-05 y un electrodo de platino para la medición del potencial de oxidación-reducción combinado con un electrodo de referencia de doble cuerpo Orion 90-02. Posteriormente los valores del redox se transformaron para referirlos al potencial del electrodo estándar de hidrógeno (Eh).

Las medidas de pH y redox se realizaron en una célula de medida de flujo continuo la cual está esquematizada en la figura 2.3. El sistema consiste en un recipiente de metacrilato que dispone de un orificio de entrada de agua conectado por un tubo a la bomba peristáltica que sube el agua desde la profundidad deseada, y de un orificio de salida. En la parte superior hay cuatro orificios donde se insertan los electrodos que quedan ajustados por medio de juntas tóricas. Mediante una bifurcación mandada por llaves, se dirige el flujo a la célula de medida o al tubo de toma de muestras. De este modo se evitan los problemas de exposición al oxígeno atmosférico (sobre todo en muestras anaerobias) y a la vez la muestra de agua se recoge sin que haya tenido contacto con la célula de medida. Primero se hace pasar un flujo continuo de agua para efectuar las medidas de pH y redox hasta conseguir un valor estable, luego se procede a la toma de muestras. El tiempo de renovación de la tubería se calculó a partir del volumen muerto del sistema y del flujo conseguido por el sistema de bombeo peristáltico. Este tiempo era distinto en cada laguna ya que se usaban tubos de diferente longitud acordeamente con la profundidad de las mismas. Asimismo, al usar diferentes tubos se evitaban contaminaciones en las muestras. El tiempo de renovación, considerando dos recambios del volumen de agua, era de 1-2 minutos según los casos.

2.4. ANÁLISIS DE LAS MUESTRAS EN EL LABORATORIO

2.4.1. Análisis químico de las aguas

2.4.1.1. Oxígeno: Método Winkler (Golterman *et al.*, 1978)

El sulfato manganoso añadido a la muestra, al pH fuertemente básico debido a la adición de la solución alcalina de yoduro, se transforma en hidróxido manganoso que, en presencia del

oxígeno disuelto en el agua, pasa cuantitativamente a óxido mangánico básico de color marrón. El ácido sulfúrico, añadido en el momento de realizar la valoración, disuelve el precipitado, formándose óxido mangánico que a su vez reacciona inmediatamente con el yoduro potásico, liberándose yodo, el cual es valorado con tiosulfato.

Los reactivos utilizados fueron:

- | |
|--|
| A) Sulfato Manganoso ($MnSO_4$, al 36.5 % p/v) |
| B) Hidróxido potásico (KOH) al 53.6 % (p/v) y KI al 31.5 % (p/v) |
| C) Ácido sulfúrico al 98% (H_2SO_4) |
| D) Tiosulfato sódico (NaS_2O_3) al 0.1 N |
| E) Solución de almidón al 10% (p/v) |

El precipitado formado tras la adición *in situ* de 2 ml de cada una de las soluciones A y B a 250 ml de muestra contenida en botellas aforadas de boca esmerilada, se solubiliza una vez en el laboratorio al añadir 1 ml de ácido sulfúrico (C) y seguidamente el yodo liberado se valora con la solución de tiosulfato (D) utilizando como indicador del punto final la solución de almidón (E).

2.4.1.2. Sulfhídrico

2.4.1.2.1. Método potenciométrico

La determinación del sulfhídrico se realizaba por potenciometría utilizando un electrodo selectivo de Ag^+ / Ag_2S Orion modelo 94-16 y un electrodo de referencia de doble cuerpo Orion modelo 90-02, conectados a un medidor de diferencia de potencial Orion EA 920-Ionalyzer.

El electrodo selectivo está compuesto por una membrana sólida de sulfuro de plata y una solución interna con una concentración constante de plata (Orion Res. Inc., 1980). El sulfhídrico de la muestra genera un potencial dependiente de su concentración, cuyo valor es comparado con el del electrodo de referencia (Baumann, 1974).

Para ajustar la fuerza iónica y proteger la muestra se utilizó un tampón estabilizante antioxidante (SAOB II, acrónimo de *Stabilizant AntiOxidant Buffer*) que se preparaba el día anterior del muestreo y cuya composición es la siguiente:

•NaOH 10 M	200 ml
•Ácido ascórbico	35 g
•EDTA disódico	67 g
•H ₂ O destilada libre de oxígeno	600 ml

Este tampón se almacenaba en botellas de vidrio totalmente llenas y perfectamente cerradas. El ácido ascórbico reduce el potencial redox, previniendo la oxidación del sulfuro y actúa a la vez como indicador, puesto que el cambio de tonalidad indica el estado en que se encuentra el tampón (pasa de un color amarillo pálido cuando está en perfectas condiciones a marrón oscuro cuando está oxidado). El elevado pH (superior a 10) proporcionado por el NaOH favorece el desplazamiento del equilibrio iónico del sulfhídrico hacia la forma más ionizada que es la más estable. El ácido etilen diamino tetracético sal disódica, con su acción quelante impide la formación de complejos a partir de S^{2-} y metales (Fe, Mn, etc.) que pudieran existir disueltos en el agua y que alterarían la medida potenciométrica.

Para la curva de calibrado se preparaba un patrón primario a partir de Na_2S (cristales lavados). Debido al estado de hidratación variable en el que se encuentra el sulfuro sódico, es imprescindible valorar el patrón en el momento de usarlo, bien con perclorato de plomo 0.1 M o por yodometría. En la figura 2.4 aparece la típica curva de valoración del patrón primario de S^{2-} con $Pb(ClO_4)_2$ 0.1 M cuando se registra la variación de la diferencia de potencial, entre la pareja formada por el electrodo selectivo de S^{2-} y el de referencia, durante la adición del perclorato. Una vez conocida la concentración exacta del patrón primario, se preparaban el resto de los patrones diluyendo con SAOB I (solución 1:1 de SAOB II y agua destilada libre de oxígeno). Este mismo tratamiento (mezcla *in situ* a partes iguales de la muestra de agua y el SAOB II) se aplicaba a las muestras. Los valores en mV obtenidos para las muestras se compararon con la curva de calibrado que cubría un rango de concentración de sulfuro similar al encontrado en las muestras.

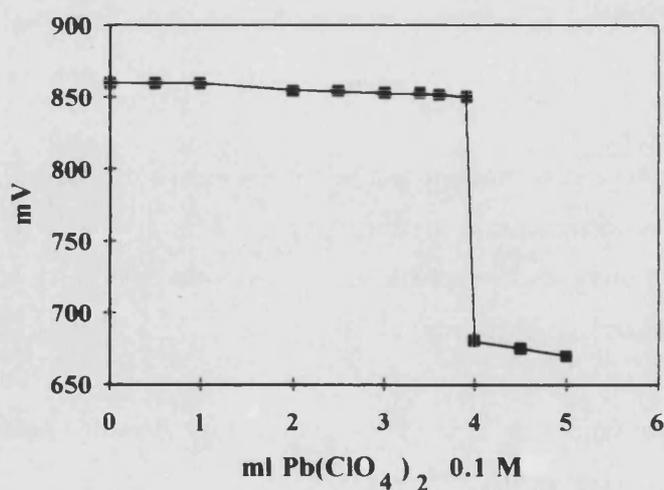


Figura 2.4. Curva típica de valoración con perclorato de plomo 0.1 M de una solución patrón de sulfhídrico 0.043 M.

Figure 2.4. Typical titration curve of 20 ml 0.043 M sulphide standard with 0.1 M lead perchlorate.

2.4.1.2.2. Método colorimétrico

El sulfhídrico reacciona cuantitativamente con la N-N-dimetil-p-fenilendiamida en medio ácido y en presencia de cloruro férrico para dar azul de metileno.

Reactivos empleados:

- A) Solución de cloruro de cadmio 1 N.
- B) Solución de NaOH 1 N.
- C) Solución de amida: 25 g de N-N-dimetil-p-fenilendiamida en 100 ml de ácido sulfúrico diluido en agua destilada (1:1).
- D) Solución de cloruro férrico: 50 g de $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ en 50 ml de agua destilada.
- E) Solución de iodo 0.025 N.
- F) Solución 4 M de ácido clorhídrico.
- G) Solución 0.025 N de tiosulfato sódico.
- H) Solución de almidón al 1%.
- I) Solución de Na_2S preparado como se describe en el apartado 2.4.1.2.1.

Se toma una alícuota (50 ml) de las muestras fijadas *in situ* por adición de 1 ml de cada uno de los reactivos A y B y se le adicionan 5 ml de la solución de amida diluida (a partir de la dilución 2.5/100 de la amida concentrada) y 0.3 ml de cloruro férrico. Transcurrida 1 h de reacción, se determina la absorbancia a 750 nm. Tanto en éste como en todos los métodos absorciométricos descritos a continuación se utilizó un espectrofotómetro Beckman DU-7.

2.4.1.2.3. Método volumétrico: Yodometría

Cuando la concentración de sulfhídrico es elevada, puede determinarse valorando directamente la muestra por yodometría. Se añade a la muestra (de volumen conocido) un volumen también conocido de la solución valorada de iodo y se valora el exceso de iodo con tiosulfato sódico en presencia de almidón como indicador.

2.4.1.3. Cloruro

2.4.1.3.1. Método potenciométrico

En este procedimiento se utilizaba un electrodo selectivo Orion modelo 94-17B y electrodo de referencia de doble cuerpo Orion 90-02, estando ambos electrodos conectados al milivoltímetro Orion EA920. Cuando la membrana del electrodo entra en contacto con la muestra, se crea una

diferencia de potencial la cual depende del nivel del ion cloruro libre en disolución (Orion Res. Inc., 1984). Este potencial se compara con el del electrodo de referencia.

Se utilizó NaNO_3 5 M para ajustar la fuerza iónica a una concentración final del 2 %. Las lecturas en mV se comparaban con una curva de calibrado que cubría el rango de concentración de cloruro semejante al de las muestras.

2.4.1.3.2. Método volumétrico: argentimetría

La concentración de cloruros se evaluó por método volumétrico con nitrato de plata de normalidad conocida, utilizando cromato potásico como indicador, ya que el cloruro de plata formado por la reacción de los cloruros del agua con el nitrato potásico induce a un cambio en la coloración del indicador (Strickland y Parsons, 1972).

Los reactivos empleados son:

- | |
|--|
| <p>A) Solución valorada de nitrato de plata (AgNO_3).</p> <p>B) Solución de cromato potásico al 10% (p/v).</p> |
|--|

Un volumen conocido de muestra (previamente filtrada), a la que se le han añadido tres gotas de indicador (solución B) se valora añadiendo la solución valorada de nitrato de plata con una bureta. Se produce un viraje de color amarillo limón a anaranjado. La valoración se realiza en permanente agitación de la muestra (p.e. utilizando un agitador magnético).

2.4.1.4. Sulfato: Método nefelométrico

Los sulfatos presentes en el agua se precipitan como sulfato de bario en medio ácido (para prevenir la precipitación de los carbonatos). El precipitado coloidal que se obtiene se estabiliza con ayuda de una solución de polivinil-pirrolidona. La turbidez de las suspensiones homogéneas se mide en un espectrofotómetro a la longitud de onda de 650 nm (Rodier, 1984).

Reactivos empleados:

- | |
|---|
| <p>A) Solución de HCl 1/10.</p> <p>B) Solución de polivinil-pirrolidona (PVP) al 25%.</p> <p>C) Solución de cloruro de bario estabilizada, preparada disolviendo 10 g de BaCl_2 y 5 ml de la solución de PVP al 25 % (B) aforados hasta 100 ml con agua destilada (preparación de uso inmediato).</p> |
|---|

Las muestras de agua eran previamente filtradas para evitar que las partículas en suspensión puedan interferir en la lectura turbidimétrica. A 39 ml de la muestra de agua previamente diluida si es necesario (las muestras procedentes de la zona de Arcas-Ballesteros

fueron diluidas 1/50) se añade 1 ml de HCl 1/10 (A) y 5 ml de la solución de BaCl₂ con PVP (C). Se agita enérgicamente y se deja reposar 15 minutos, al cabo de ese tiempo se agita de nuevo y se realizan inmediatamente las lecturas a 650 nm.

2.4.1.5. Alcalinidad total

La alcalinidad o reserva alcalina del agua se define como la cantidad de bases fuertes libres ligadas a ácidos débiles y se debe fundamentalmente a los bicarbonatos, carbonatos e hidróxidos y en menor grado a boratos, fosfatos y silicatos. El ácido añadido a la muestra desplaza todos los carbonatos a CO₂. Tras desprenderlo de la muestra por ebullición, el exceso de ácido es valorado con un álcali (Golterman *et al.* 1978).

Se emplearon los siguientes reactivos:

- A) Ácido clorhídrico 0.1 N (valorado).
- B) Solución de hidróxido sódico 0.1 N (valorado).
- C) Indicador mixto, preparado con 0.02 g de rojo de metilo y 0.1 g de verde de bromocresol en 100 ml de etanol. El viraje se produce a pH 4.5.
- D) Biftalato potásico, patrón primario de valoración.

En primer lugar se calculaba exactamente la normalidad de la sosa valorando 0.5 g de biftalato potásico seco disuelto y aforado a 10 ml con agua. Seguidamente se utilizaba la sosa para valorar el ácido clorhídrico. A 50 ó 100 ml de muestra exactamente medidos, se adiciona en el campo una cantidad medida de HCl de normalidad conocida (A) suficiente para obtener un pH ácido (aprox. pH = 2). Una vez en el laboratorio y tras comprobar por adición de una gota de indicador (C) que las muestras se encuentran a pH ácido (coloración rosada) se procede a hervirlas. Después de enfriadas, se valora el exceso de ácido con la solución de hidróxido sódico (B) hasta que el indicador vira a un tono gris-azulado. La alcalinidad se calculó mediante la siguiente expresión (volúmenes de los reactivos en mililitros y de la muestra en litros):

$$\text{meq}\cdot\text{l}^{-1} = ((V_{\text{HCl}} \times N_{\text{HCl}}) - (V_{\text{NaOH}} \times N_{\text{NaOH}})) \times 1.000/\text{Vol}_{\text{muestra}}$$

2.4.1.6. Amonio

La determinación del amonio se realiza por medio de un electrodo selectivo Orion modelo 95-12, conectado al medidor de diferencia de potencial Orion EA 920. El amonio del agua pasa a

amoníaco al añadir a la muestra un 1% de NaOH 10 N. El amoníaco formado atraviesa en forma de gas la membrana hidrofóbica y gas-permeable hasta que la presión de amoníaco es la misma a ambas partes de la membrana, siendo la presión parcial de amoníaco proporcional a su concentración en el agua (Orion Res. Inc., 1983). La entrada de éste provoca una variación de pH en la cámara interna del electrodo que es detectada mediante un electrodo interno de pH.

Reactivos:

A) NaOH 10 N

A 50 ml de muestra colocada en un vaso de precipitados y provista de un agitador se añaden 0.5 ml de NaOH 10 N (A). El electrodo se sumerge oblicuamente para evitar la formación de burbujas en la membrana, tomándose la lectura en mV cuando se alcanza un valor estable. Los valores obtenidos en mV se comparan con una curva de calibrado preparada con patrones de amoníaco en análogo rango al de las muestras, diluidos a partir de un patrón primario y tratados igual que éstas.

2.4.1.7. Nitrito

La determinación de la concentración de nitrito se realizó mediante la reacción de Griess. Ésta se basa en la transformación en medio ácido del nitrito de la muestra en ácido nitroso, el cual en presencia de una amina aromática (sulfanilamida) forma una sal diazónica estable que reacciona cuantitativamente con la naftiletildiamida (NNED), dando una coloración rosada cuya concentración se mide al espectrofotómetro a 543 nm.

Reactivos empleados:

A) Sulfanilamida al 1%. Se disuelven 5 g de sulfanilamida en una mezcla de 50 ml de HCl concentrado y 300 ml de agua destilada, y aforando a 500 ml. Esta solución es estable durante un mes en nevera.

B) (1-naftil)-etilendiamina, dihidrocloruro (NNED) al 0.1 % (p/v). Esta solución se ha de guardar en frasco oscuro y sólo es estable unos pocos días en nevera.

A 25 ml de muestra filtrada, como lo exige cualquier ensayo colorimétrico, se le añadieron en el campo 0.5 ml de sulfanilamida-HCl a fin de estabilizar el nitrito presente. Una vez en el laboratorio y a ser posible, en las 24 h siguientes, se añadían 0.5 ml de NNED. La lectura en el espectrofotómetro se efectuaba al cabo de unos 15 minutos.

2.4.1.8. Nitrato

2.4.1.8.1. Método potenciométrico

Para muestras con un contenido medio o alto en nitratos puede utilizarse un electrodo selectivo Orion. En este electrodo, cuando el ion nitrato atraviesa la membrana, se crea una diferencia de potencial dependiente de la concentración de nitrato en la muestra, la cual se compara con el electrodo de referencia de doble cuerpo Orion 90-02 (Orion Res. Inc., 1986). Las lecturas deben efectuarse en muestras tratadas en la proporción 1:1 con un tampón supresor de interferencias preparado con:

- Sulfato de aluminio: 6.6 g
 - Sulfato de plata: 3.12 g
 - Ácido bórico: 1.24 g
 - Ácido sulfámico: 1.31 g
- todo ello disuelto en 1 l de agua destilada.

Con patrones tratados análogamente a las muestras, se construye una curva de calibrado, procurando que sea de rango de concentración comparable al de las muestras.

2.4.1.8.2. Método colorimétrico previa reducción a nitrito

El nitrato puede ser reducido a nitrito de manera cuantitativa al atravesar una columna de cadmio cuperizado, estando en solución alcalina tamponada a pH 8. El nitrito resultante se estima como tal por el método de Griess.

Los reactivos utilizados fueron:

- A) Solución tampón concentrada de cloruro amónico: disolver 100 g de NH_4Cl en agua destilada a la que se le añaden 20 g de tetraborato sódico y 1 g de la sal disódica del ácido etilendiamino tetracético (EDTA), completando hasta 500 ml. Se conserva durante meses a temperatura ambiente.
- B) Solución tampón diluida de cloruro amónico. Se prepara diluyendo 10 ml de la solución anterior en agua destilada hasta completar 400 ml.
- C) Solución de sulfato de cobre, preparada disolviendo 5 g de $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ en 250 ml de agua destilada.
- D) Limaduras de Cadmio: Cantidad suficiente para rellenar una columna de vidrio de unos 30-35 cm. de longitud y 10 mm. de diámetro.

• Preparación de la columna de Cadmio:

Se añaden 10 ml de la solución de sulfato de cobre por cada 5 g de limaduras de cadmio. Con este preparado se empaquetan las columnas reductoras procurando que no queden atrapadas burbujas de aire. Cuando la columna ha perdido poder reductor, es necesario recuperar las limaduras de cadmio y tratarlas con ácido clorhídrico al 5 %. Posteriormente

se lavan con agua destilada hasta que no quede ácido y se tratan de nuevo, de la manera descrita anteriormente, con sulfato de cobre.

A 100 ml de muestra se le añadía 1 ml de la solución de cloruro amónico concentrado (tampón) y se hacía pasar por la columna reductora. Los primeros 20-30 ml se desechaban, recogiendo los 50 ml restantes. Los patrones de nitrato y el blanco se procesaban de la misma forma. A todos ellos se les añadía inmediatamente la sulfanilamida para estabilizar el NO_2^- y se mantenían en obscuridad para evitar la reoxidación del nitrito, procediéndose seguidamente a la determinación de éste (reacción de Griess) como en el apartado 2.4.1.7. A los valores obtenidos se les restaba la concentración de nitrito determinada previamente, con lo que se obtenía entonces la concentración real de nitrato en la muestra.

2.4.1.9. Fósforo reactivo soluble

Los iones fosfato en medio ácido reaccionan con el molibdato para dar fosfomolibdato de color amarillo, los cuales por la acción de agentes reductores apropiados, se convierten en compuestos de color azul (azul de molibdeno). La formación del color depende de las condiciones experimentales que se eligen para tener la mínima interferencia con los silicatos (Murphy y Riley, 1965).

Se usaron los siguientes reactivos:

- | |
|---|
| <p>A) Solución de piromolibdato amónico, preparada disolviendo 15 g de $\text{Mo}_7(\text{NH}_4)_6 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ en 500 ml de agua destilada.</p> <p>B) Ácido sulfúrico diluido, disolviendo 140 ml de H_2SO_4 concentrado en 900 ml de agua destilada.</p> <p>C) Solución de tartrato de antimonio y potasio, preparada con 0.34 g de $(\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_6)_2\text{SbK}$ disueltos en 250 ml de agua.</p> <p>D) Solución de ácido ascórbico. Se prepara disolviendo 3.86 g de $\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_6$ en 100 ml de agua destilada. Debe prepararse diariamente y mantenerse en nevera.</p> <p>E) Reactivo mixto: Se prepara mezclando en el orden indicado y en la proporción siguiente, 100 ml de la solución de molibdato amónico, 250 ml de la de sulfúrico y 50 ml de la de tartrato. La mezcla es estable en nevera durante varios de meses.</p> |
|---|

En el momento del análisis se mezcla el reactivo mixto con la solución de ácido ascórbico (D) en la proporción 8:2 respectivamente. Este nuevo reactivo (F) es estable sólo unas horas.

A 25 ml de muestra previamente filtrada y preservada con cloroformo, se le añadieron 5 ml del reactivo F recién preparado. Después de 15 min y antes de 2 h se midió la absorbancia a 882 nm. El blanco y los patrones se procesaron de la misma manera. Todo el material de vidrio

destinado a este análisis debe limpiarse cuidadosamente con sulfúrico y utilizarse únicamente en la determinación del fósforo a fin de evitar contaminaciones.

2.4.1.10. Fósforo total

Se ha usado el método de la hidrólisis ácido-persulfática en caliente (Golterman *et al.*, 1978). Durante esta digestión, todos los polifosfatos y fosfatos ligados a moléculas orgánicas se transforman en ortofosfato, el cual es analizado seguidamente por el método del azul de molibdeno (ver apartado anterior).

Digestión de la muestra: a las muestras que habían sido tratadas previamente en el campo con ácido sulfúrico, se les adicionaba un 1% (p/v) de persulfato potásico y se colocaban en el autoclave durante 2h a 135 °C. Los patrones y el blanco se procesaban de la misma forma.

Para la determinación del ortofosfato formado se utilizaban los mismos reactivos que para el fósforo soluble que se añaden, previa neutralización de la muestra para evitar el exceso de ácido en la reacción.

2.4.1.11. Silicato reactivo soluble

El silicato reacciona con el molibdato en medio ácido para dar compuestos que se pueden reducir en condiciones apropiadas a azul de molibdeno, cuya concentración se mide por colorimetría a 810 nm. Las condiciones de reducción deben obviar la interferencia del fosfato.

Los reactivos utilizados fueron:

- A)** Solución de molibdato, preparada disolviendo 4 g de piromolibdato amónico $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ en agua destilada. Se adicionan 12 ml de HCl concentrado y se afora a 300 ml. Se conserva varios meses en nevera.
- B)** Solución de metolsulfito. Se disuelven 6 g de sulfito sódico anhidro en agua destilada, se añaden 10 g de metol (sulfato de p-metilaminofenol) y se afora a 500 ml.
- C)** Solución de ácido oxálico. Se prepara disolviendo 50 g de ácido oxálico $(\text{COOH})_2\cdot 2\text{H}_2\text{O}$ y se afora a 500 ml. Se prepara en el momento del uso.
- D)** Ácido sulfúrico diluido al 50 %.
- E)** Reactivo reductor de uso inmediato: Se prepara con 100 ml de la solución de metolsulfito (B), 60 ml de ácido oxálico (C), 60 ml de ácido sulfúrico (D) y agua destilada hasta alcanzar un volumen final de 300 ml.

A 10 ml de la solución de molibdato amónico colocado en un cilindro graduado se le añaden 15 ml de muestra previamente filtrada. Se espera unos minutos y se añaden 15 ml del

reactivo reductor. Después de agitar las muestras se espera unas dos horas y se mide la intensidad del color en el espectrofotómetro a 810 nm.

2.4.1.12. Hierro

El hierro en su forma reducida reacciona con la 1,10-fenantrolina (ortofenantrolina) formando un compuesto coloreado de intensidad proporcional a la concentración de Fe^{2+} (Rodier, 1984). Este compuesto presenta un máximo de absorbancia a 510 nm.

Se usaron los siguientes reactivos:

- | |
|---|
| <p>A) Solución de ortofenantrolina al 0.1%, preparada disolviendo 0.1 g de 1,10-fenantrolina ($C_{12}H_8N_2 \cdot H_2O$) en 100 ml de agua destilada. Se conserva varios meses en nevera.</p> <p>B) Solución tampón de acetato amónico. Se prepara disolviendo 250 g de acetato amónico en 150 ml de agua destilada; a esta disolución se le añaden 700 ml de ácido acético glacial. Se puede conservar algunos meses en nevera.</p> <p>C) Solución de ácido ascórbico: 3.86 g en 100 ml de agua destilada. Se preparaba extemporáneamente.</p> |
|---|

El hierro total presente en el agua de la laguna se determinaba en forma de hierro reducido (Fe^{2+}), añadiendo directamente a 12.5 ml de muestra, 2.5 ml de tampón acetato, 1 ml de ácido ascórbico y 2.5 ml de la solución de ortofenantrolina y aforando a 25 ml. Se esperaban unos 15-20 min. a que se desarrollara completamente el color antes de ser medido en el espectrofotómetro.

Se distinguieron además las fracciones de hierro soluble y hierro particulado cuyo fraccionamiento se hacía por filtrado *in situ* del agua a través de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/F. La filtración se realizaba acoplado un filtrador tipo *swinex* (\varnothing 47 mm.) directamente al tubo de salida de la bomba peristáltica. Una vez filtrado un volumen de agua apropiado, se eliminaba el agua contenida en el filtrador insuflando aire con una jeringa. El volumen total de agua filtrada era medido y el filtro se introducía en un tubo de tapón de rosca que contenía ácido sulfúrico al 1%, para disolver los compuestos particulados del hierro retenidos en el filtro. El agua filtrada se utilizaba para determinar el Fe soluble.

Los patrones se preparaban a partir de un volumen medido de una solución patrón de sulfato férrico amónico, al que se añadía 1 ml de ácido ascórbico (C) (reductor) más 1 ml del tampón acetato amónico al 25 % (p/v) (B) y finalmente 10 ml de ortofenantrolina (A) y aforando a 100 ml.

2.4.1.13. Calcio, Magnesio, Sodio y Potasio

Los iones metálicos Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ y K^+ fueron determinados mediante espectrofotometría de absorción atómica. Las muestras de agua filtrada eran estabilizadas hasta el momento del análisis por adición de ácido nítrico a una concentración del 1%. El calcio y el magnesio fueron determinados por absorción a la longitud de onda adecuada y como corrector de interferencias fue añadido cloruro de lantano 0.2 M (2 ml a 25 ml de muestra), mientras que el sodio y el potasio lo fueron por emisión, todos ellos en un espectrómetro Varian A. Para evitar las interferencias existentes entre el Na y el K, se añadieron $1000 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de sodio en la determinación del potasio, tanto a las muestras como a los patrones, y $1000 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de potasio en la determinación del sodio.

2.4.2. Análisis del sedimento

2.4.2.1. Determinación del peso seco, la materia orgánica y la densidad

El peso seco se determinó pesando 1-2 g de sedimento (peso fresco), el cual fue posteriormente desecado a $105 \text{ }^\circ\text{C}$ en un horno con aireación forzada durante 16 h (Verdouw y Dekkers, 1980). Este sedimento desecado sirvió para calcular el contenido en materia orgánica tras incineración en un horno de alta temperatura a $460 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 12 h. Con esta temperatura se evita que las arcillas se deshidraten y que su pérdida de peso sea contabilizada como porcentaje de materia orgánica. Las pesadas se realizaron con una precisión de 10^{-5} g.

La densidad de las muestras de sedimento se calculó por pesada de 5 ml de sedimento exactamente medidos.

2.4.2.2. Fósforo total del sedimento

Una alícuota homogeneizada del sedimento después de desecada a $105 \text{ }^\circ\text{C}$ y pesada fue digerida con 1 g de persulfato potásico y 0.5 ml de ácido sulfúrico concentrado. El resto del análisis se procedió como en el apartado 2.4.1.10.

2.4.2.3. Extracción fraccionada del fósforo del sedimento

De entre los muchos esquemas de fraccionamiento propuestos por los diferentes autores en la bibliografía, hemos seguido el procedimiento descrito por Hieltjes y Lijklema (1980), con ligeras modificaciones. El esquema de extracción empleado aparece esquematizado en la figura 2.5. Se analizaron por duplicado alícuotas de sedimento homogeneizadas de 0.5 g (peso fresco) cada una de ellas. El fósforo de estos 0.5 g de sedimento fue extraído sucesivamente en 50 ml de las diferentes soluciones de extracción.

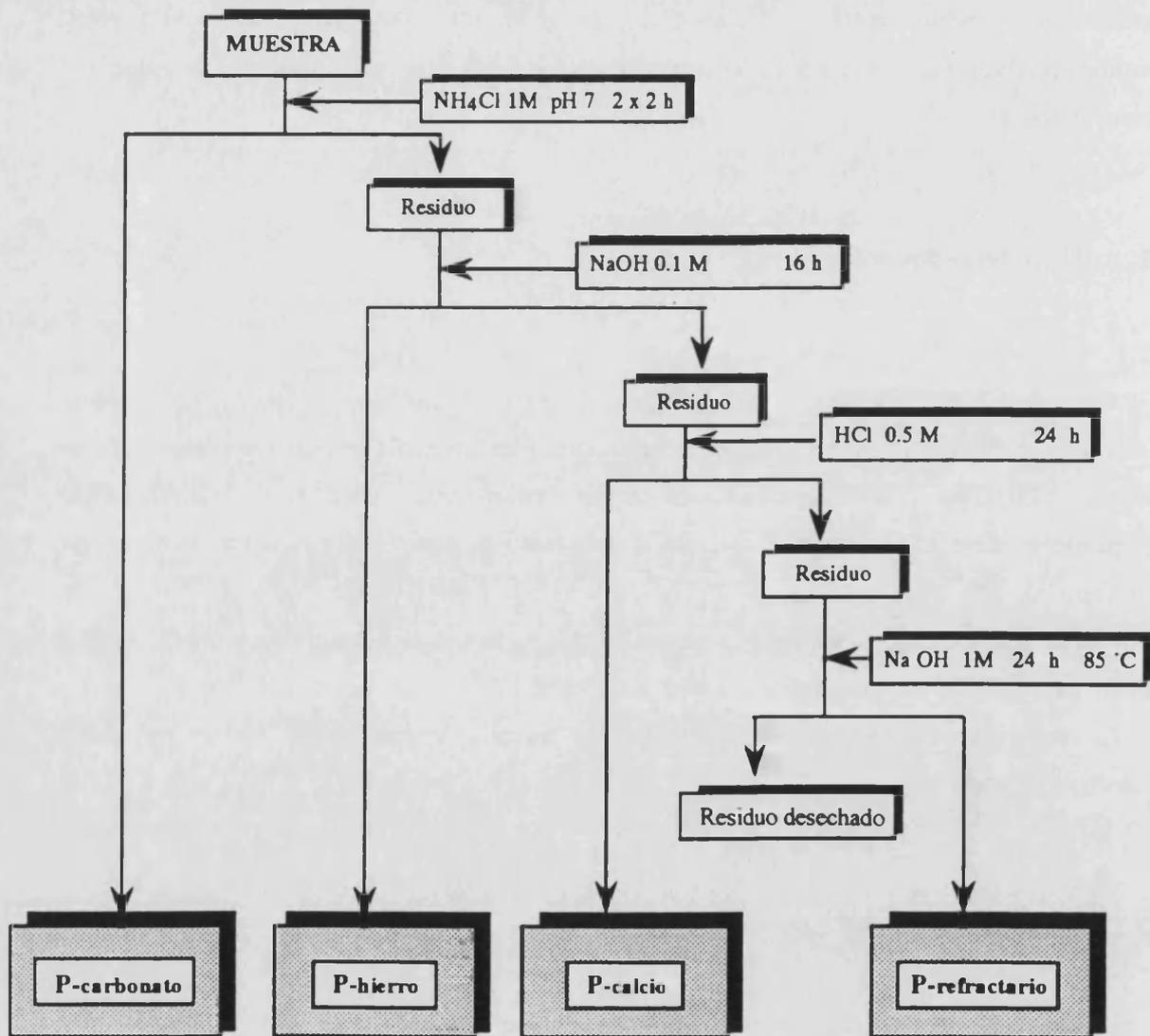


Figura 2.5. Esquema de los procedimientos analíticos usados para determinar las distintas fracciones del fósforo en las muestras de sedimento.

Figure 2.5. Outline of the analytical procedures to determine the different phosphorus fractions from the sediment samples.

En primer lugar se utilizó NH_4Cl 1 M y $\text{pH} = 7$ para extraer el fósforo ligado a carbonatos. Se realizó la extracción del fósforo del sedimento contenido en tubos de centrifuga de polietileno con tapón manteniéndolos durante 2 h en agitación continua. Después de este período de tiempo, se centrifugaron los tubos a 3500 r.p.m. durante 10 min. En el sobrenadante se determinó la concentración de fósforo según el método descrito en el apartado 2.4.1.9 previa neutralización. La extracción se repitió nuevamente con NH_4Cl en las mismas condiciones.

Para extraer el fósforo unido al hierro y al aluminio, se usó NaOH 0.1 M durante un período de extracción de 16 h también en agitación. El sobrenadante obtenido después de la correspondiente centrifugación fue neutralizado previamente a la determinación del fósforo como en el caso anterior.

Seguidamente se realizó una nueva extracción con HCl 0.5 M durante 24 h en agitación con el fin de obtener la fracción de fósforo ligada al calcio. El fósforo obtenido en el sobrenadante se determinó análogamente.

La modificación efectuada en este trabajo sobre el esquema propuesto por los autores antes citados, consistió en realizar una última extracción con NaOH 1 M durante 24 h en un baño a 85 °C. El sobrenadante fue análogamente neutralizado y su contenido en P analizado. Mediante este procedimiento se consigue extraer la fracción de fósforo refractario. Este es el último paso del método propuesto por Psenner *et al.* (1985) que nosotros enlazamos con el protocolo de Hieltjes y Lijklema (1980). La suma de las fracciones obtenidas fue contrastada con las medidas del contenido en P-total de otra alícuota del mismo homogeneizado del sedimento.

2.4.2.4. Carbono y Nitrógeno del sedimento

Las muestras se pesaban en contenedores de estaño (alrededor de 5 mg. exactamente pesados) y se añadía V_2O_5 como coadyuvante de la oxidación. Las muestras así preparadas se analizaron con un Analizador Elemental Carlo Erba NA 1500. De esta forma se obtenía el Carbono y Nitrógeno totales.

Para la obtención del carbono orgánico, otra alícuota de muestra fue pesada en el mismo tipo de contenedores y se le adicionaron 100 μl de HCl 2 N. Tras dejarla reaccionar durante 1 hora, la muestra se secó al vacío sobre NaOH durante una noche. A continuación, las muestras se analizaron de la forma descrita anteriormente. La diferencia de este valor con el del Carbono total nos da el Carbono orgánico presente en la muestra.

2.5. RECUENTO Y CÁLCULO DEL VOLUMEN DE LOS CRISTALES DE CARBONATO CÁLCICO

Las muestras de agua de la laguna de La Cruz que contenían los cristales suspendidos de carbonato cálcico formados durante el proceso de blanqueado de las aguas se filtraron, mediante vacío, a través de filtros de policarbonato Nucleopore de 0.2 μm de diámetro medio de poro. Los cristales retenidos en dichos filtros se observaron mediante un microscopio petrográfico con luz polarizada, así como con un fotomicroscopio Zeiss III. En ambos casos, se colocaba una porción del filtro sobre un portaobjetos con una gota de aceite de inmersión entre éste y el cubreobjetos. Los recuentos se realizaron en dos porciones procedentes de partes opuestas del filtro con el fin de asegurarse de que había habido una distribución homogénea de los cristales sobre el filtro en el momento de la filtración. Los filtros se observaron también mediante microscopía electrónica de barrido después de recubrir los filtros con oro. Mediante la ayuda de un analizador de imagen KeveX, directamente conectado con el microscopio electrónico de barrido, se procedió al recuento de los cristales. Por otro lado, se empleó la técnica de microanálisis de rayos-X por dispersión de energías (Lawes, 1987), acoplado al MEB para determinar la composición catiónica de los cristales. Para ello, se utilizó un portaobjetos de carbono y se analizaron las muestras recubiertas con oro y sin recubrirlas. Aunque el oro es detectado por el microanalizador, no interfiere con los cationes (Mg, Ca, etc.) que se pretendía determinar y la respuesta obtenida era de mejor calidad (menor ruido de fondo). El programa de interpretación utilizado fue el Quantex.

El volumen de los cristales fue calculado asumiendo una forma geométrica de prisma con las medidas de longitud y anchura de los cristales obtenidas a partir de imágenes del MEB.

2.6. CÁLCULO DE LA SATURACIÓN DEL CARBONATO CÁLCICO EN EL AGUA

El equilibrio de saturación para el CaCO_3 se ha calculado mediante el programa de ordenador WATEQB (Truesdele y Jones, 1979). Cuando el producto de la actividad iónica del Ca y del carbonato excede la constante de solubilidad, el sistema está supersaturado y la precipitación puede tener lugar.

2.7. ANÁLISIS BIOLÓGICO DE LAS MUESTRAS

2.7.1. Determinación cualitativa de los pigmentos fotosintéticos

2.7.1.1. Espectro de absorción *in vivo* (Trüper y Yentsch, 1967)

El espectro de absorción *in vivo* de las muestras de agua procedentes de las lagunas y de los cultivos puros de bacterias fotosintéticas se llevó a cabo mediante dos métodos descritos seguidamente, según la concentración de células presente en la muestra.

El primero de ellos, utilizado para aguas de bajo contenido en células (ej. agua del lago), consistía en concentrar las células mediante filtración sobre un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/F (0.6-0.7 μm de diámetro de poro) en cantidad suficiente para colorear el filtro, el cual era adherido a un portaobjetos estableciendo su espectro de absorción mediante un espectrofotómetro Beckman DU-7. Como blanco se utilizó el mismo tipo de filtro humedecido con agua destilada sobre el cual estaba la misma muestra después de haberle extraído los pigmentos con acetona. El barrido se efectuaba entre 900 y 350 nm y la resolución del espectro era de 0.5 nm. El conjunto de los valores era almacenado en un microprocesador conectado al espectrofotómetro mediante el programa *Data-capture* (Beckman), lo que permitía la elaboración posterior de los datos.

El segundo método, para muestras de cultivos puros, consistía en colocar el cultivo o una suspensión celular del mismo con sacarosa al 10% directamente en la cubeta del espectrofotómetro, habiendo obtenido un blanco previamente con la suspensión de sacarosa en medio de cultivo sin inocular o en agua destilada.

2.7.1.2. Espectro de absorción del extracto acetónico

Para el análisis de los pigmentos se filtraba un volumen determinado de agua que variaba en función de la concentración celular a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F. El filtro se introducía en un tubo de vidrio de tapón de rosca que contenía 5 ml de acetona al 90% (v/v). La extracción se realizaba en un congelador a -20 °C durante 24-48 horas en oscuridad. Transcurrido ese tiempo, los tubos se centrifugaban a 3500 r.p.m. durante 10 min a 4 °C. Posteriormente se tomaba el sobrenadante con una pipeta Pasteur y se establecía el espectro de absorción de los pigmentos extraídos en el espectrofotómetro entre 850 y 350 nm,

cuantificándose la absorbancia de los máximos correspondientes a los diferentes pigmentos (véase apartado 2.7.2)

2.7.1.3. Extracción en doble fase con solventes orgánicos (Stal *et al.*, 1984)

En las muestras procedentes de la interfase aeróbico-anaeróbica de las lagunas, donde coexisten varios grupos de microorganismos, se empleó un método basado en la extracción en doble fase con solventes orgánicos cuya representación esquemática aparece en la figura 2.6.

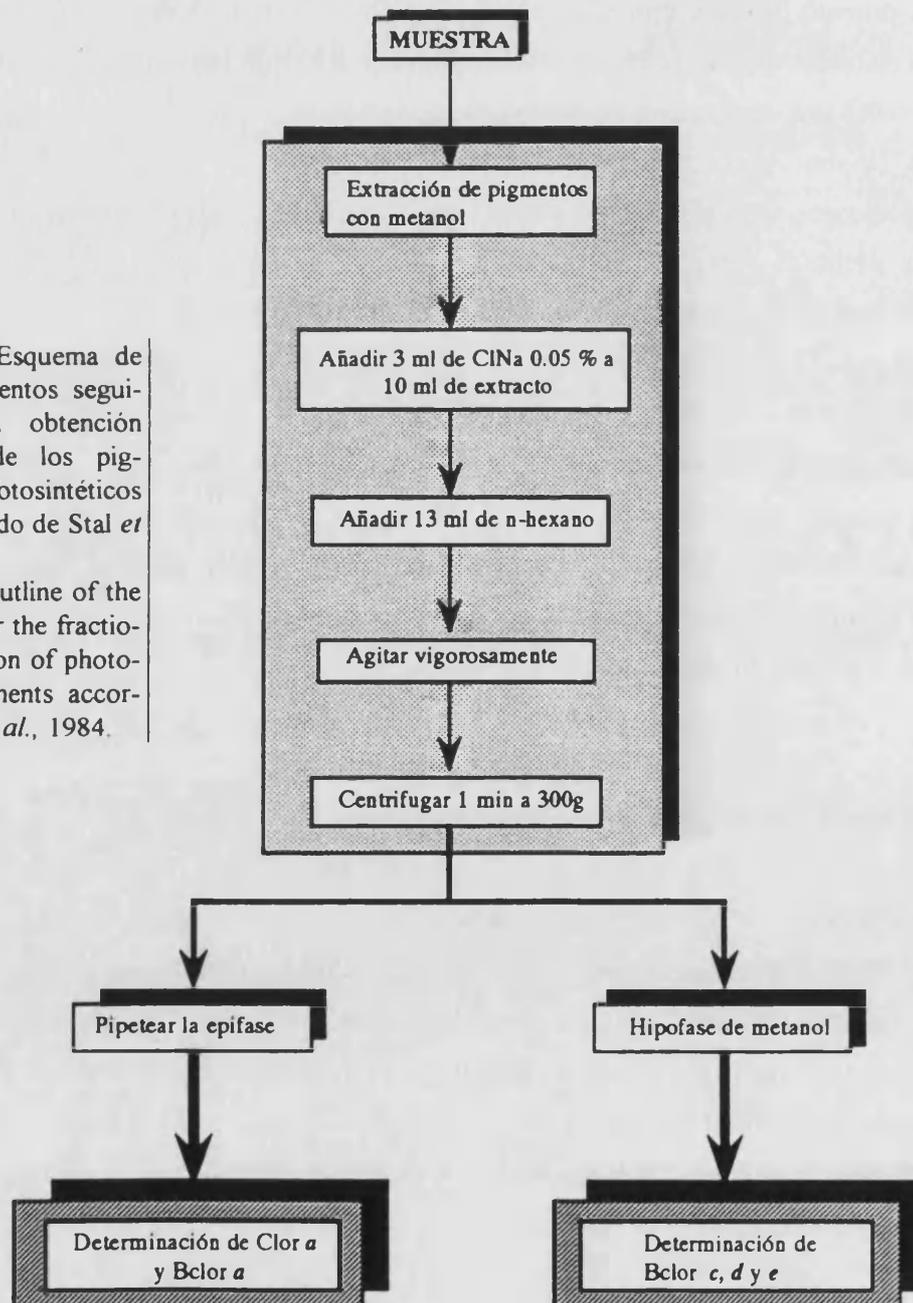


Figura 2.6. Esquema de los procedimientos seguidos para la obtención fraccionada de los pigmentos fotosintéticos según el método de Stal *et al.*, 1984.

Figure 2.6. Outline of the procedures for the fractionated extraction of photosynthetic pigments according to Stal *et al.*, 1984.

Consiste en la extracción de los pigmentos con metanol y el extracto de pigmentos se mezcla con n-hexano, pasando la clorofila *a* (90%) y la bacterioclorofila *a* (62%) a la fase hexano, mientras que la mayor parte de los pigmentos de las bacterias verdes del azufre (Bclor *c*, *d* y *e*) quedan en el metanol (53, 66 y 79 % respectivamente). Con las distintas fases se realizaban espectros de absorción y se cuantificaba la absorbancia de los máximos correspondientes a cada pigmento. Se identificaban los máximos de absorción según la tabla 2.3.

Tabla 2.3. Máximos de absorción de los pigmentos fotosintéticos en diferentes solventes. Los coeficientes de absorción se indican entre paréntesis.

Table 2.3. Absorption maxima of photosynthetic pigments in different solvents. Absorption coefficients are indicated in brackets.

PIGMENTO	SOLVENTE			REFERENCIA
	METANOL	METANOL/CINa	HEXANO	
Clor <i>a</i>	665(74.5)	665(89.4)	660(119.9)	McKinney, 1941
Bclor <i>a</i>	770(84.1)	770(88.1)	768(149.5)	Clayton, 1963
Bclor <i>c</i>	668(86.0)	670(90.2)	664(51.2)	Stanier y Smith, 1960
Bclor <i>d</i>	657(82.3)	658(86.4)	650(89.9)	Stanier y Smith, 1960
Bclor <i>e</i>	659(82.3)	659(94.8)	645(76.3)	van Gernerden y Beefink, 1978

2.7.1.4. Extracción de carotenoides de las distintas especies de bacterias fotosintéticas

Los pigmentos fotosintéticos de los cultivos puros de las distintas especies de bacterias fotosintéticas fueron extraídos con acetona-metanol 7:2 (v/v). Los extractos pigmentarios fueron seguidamente saponificados con KOH-Metanol al 20% p/v (5% concentración final). Al cabo de 30 min. se añadía éter de petróleo y se agitaba enérgicamente. Tras 2 h de reposo a temperatura ambiente, la fracción de éter de petróleo, que contenía los carotenoides, era recogida y se le practicaba un barrido mediante el espectrofotómetro entre 350 y 600 nm (Montesinos *et al.* 1983).

2.7.2. Formulaciones para la determinación cuantitativa de los pigmentos fotosintéticos

2.7.2.1. Pigmentos algales

A partir de los valores de absorbancia de los máximos de absorción de cada pigmento fotosintético y mediante sus correspondientes coeficientes de extinción, se pueden calcular sus concentraciones. Muchas son las formulaciones y los solventes utilizados que para ello aparecen en la bibliografía (Lorenzen, 1967; Iwamura *et al.*, 1970; Strikland y Parsons, 1972; Jeffrey y Humphrey, 1975). De entre las relaciones propuestas para la determinación de las clorofilas algales se utilizó la fórmula tricromática propuesta por Humphrey y Jeffrey (1975) especialmente adaptada para evaluar las clorofilas del fitoplancton de aguas dulces, que permite calcular no sólo clorofila *a* sino también clorofila *b* y *c*. Los resultados se obtienen en $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$.

$$\text{Clorofila } a = (11.85 A_{665} - 1.54 A_{645} - 0.08 A_{630}) \cdot v/V \cdot z$$

$$\text{Clorofila } b = (21.03 A_{645} - 5.43 A_{665} - 2.66 A_{630}) \cdot v/V \cdot z$$

$$\text{Clorofila } c = (24.52 A_{630} - 1.67 A_{665} - 7.60 A_{645}) \cdot v/V \cdot z$$

donde *A* es la absorbancia a la longitud de onda especificada corregida para la turbidez por substracción del valor de la absorbancia de la muestra a 750 nm. Cuando las muestras procedían de zonas de las lagunas susceptibles de albergar bacterias fotosintéticas, se tomaba la absorbancia de la turbidez a 830 nm, puesto que la bacterioclorofila *a* presenta un máximo específico de absorción entre 772 y 775 nm que interfería con la lectura a 750 nm.

v es el volumen del solvente empleado para la extracción expresado en mililitros,

V es el volumen filtrado de la muestra expresado en litros,

y *z* es el paso óptico de la cubeta expresado en centímetros. En todas las ocasiones se emplearon cubetas de 1 cm.

Se calculó, además, el índice de Margalef que es la relación entre la zona del espectro donde absorben todos los pigmentos y aquella donde únicamente absorbe la clorofila *a*:

$$\text{IM} = A_{433}/A_{665}$$

A la absorbancia a 433 y 665 nm se le restó el valor de la absorbancia a 750 ó 830 nm según los casos.

2.7.2.2 Pigmentos bacterianos

En las interfases de los lagos estudiados coexisten varios tipos de microorganismos fotosintéticos con diferentes clorofilas y bacterioclorofilas, cuyos máximos, a veces próximos entre sí se interfieren, haciendo complicada la cuantificación de cada pigmento. De entre las formulaciones que aparecen en la bibliografía para pigmentos bacterianos (Takahashi y Ichimura, 1968; Parkin y Brock, 1981; Korthals y Steenbergen, 1985; Caraco y Puccoon, 1986) y para solventar este problema, se ensayaron varias formulaciones que tratan de alguna manera de corregir las interferencias entre pigmentos.

Las bacterioclorofilas se cuantificaron en primer lugar según las fórmulas clásicas propuestas por Takahashi e Ichimura (1970). Los resultados se obtenían en $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$.

$$\begin{aligned} \text{Bacterioclorofila } a &= 25.2 \cdot A_{772} \cdot v/V.z \\ \text{Bacterioclorofila } c &= 10.8 \cdot A_{662} \cdot v/V.z \\ \text{Bacterioclorofila } d &= 10.2 \cdot A_{654} \cdot v/V.z \\ \text{Bacterioclorofila } e &= 10.2 \cdot A_{654} \cdot v/V.z \end{aligned}$$

siendo A la absorbancia a las distintas longitudes de onda especificadas menos la absorbancia a 830 nm; v , el volumen de solvente en ml y V , el volumen de muestra filtrada en litros.

También se han empleado las fórmulas propuestas por Parkin y Brock (1981) cuando había mezclas de clorofilas algales y bacterianas:

$$\begin{aligned} \text{Clor } a &= 11.9 A_{663} [((A_{663}/A_{654}) \cdot 0.93) - 0.33] \cdot v/V.z \\ \text{Bclor } d &= 11.2 A_{654} [((A_{663}/A_{654}) \cdot 0.99) + 1.55] \cdot v/V.z \end{aligned}$$

Las fórmulas citadas en Caraco y Puccoon (1986) fueron también utilizadas en los extractos con varias clorofilas presentes:

$$\begin{aligned} \text{Clor } a &= 7.5 A_{663} [((A_{663}/A_{658}) - 0.77) \cdot v/V.z \\ \text{Bclor } d &= 9.07 A_{658} [((A_{658}/A_{663}) - 0.81) \cdot v/V.z \end{aligned}$$

Asimismo, se han empleado las fórmulas propuestas por Steenbergen y Korthals (1982) en las que se adopta un valor del coeficiente de $92.3 \text{ ml}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ obtenido después de recalcular el coeficiente previo de $82.3 \text{ ml}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ para la acetona/metanol tras comparación

directa de la absorción de la Bclor α en acetona/metanol y acetona. Para la Bclor d , estos autores proponen un coeficiente de extinción de $98.0 \text{ ml}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ encontrado por Stanier y Smith (1960).

Y finalmente las citadas en Overmann (1987):

$$\begin{aligned} \text{Bclor } (d+e) &= (1.315 \cdot A_{651} - 0.643 \cdot A_{663} + 0.005) \cdot v \cdot 10^3 / (V \cdot d \cdot \epsilon_{\text{Bclor } d}) \\ \text{Clor } \alpha &= (1.315 \cdot A_{663} - 0.643 \cdot A_{651} + 0.005) \cdot v \cdot 10^3 / (V \cdot d \cdot \epsilon_{\text{Clor } \alpha}) \end{aligned}$$

donde ϵ es el coeficiente de absorción, para la bacterioclorofila d : $98.0 \text{ ml}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ y para la clorofila α : $84.0 \text{ ml}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$.

La concentración de carotenoides bacterianos, okenona y clorobacteno, se calculó como unidades arbitrarias por litro puesto que hasta el momento no se dispone de formulaciones como en el caso de las bacterioclorofilas. Las expresiones utilizadas fueron las siguientes:

$$\begin{aligned} \text{Okenona} &= (A_{520} - 0.040 \cdot A_{654} - 0.046 \cdot A_{775}) \cdot v / V \cdot z \\ \text{Clorobacteno} &= (A_{470} - 0.04 \cdot A_{654} - 0.046 \cdot A_{775} - 1 \cdot A_{520}) \cdot v / V \cdot z \end{aligned}$$

2.7.3. Recuentos celulares: tinción con eritrosina fenicada

Se ha utilizado la técnica de filtración sobre filtros de membrana de acetato de celulosa de $0.2 \mu\text{m}$ de diámetro de poro, que consiste en retener las bacterias contenidas en la muestra.

Normalmente las muestras eran filtradas el mismo día en que eran recogidas. Sin embargo, en algunas ocasiones tuvieron que ser fijadas con formol al 4 %, y previamente se comprobó que no existía alteración de la forma y el tamaño de las células. Se utilizó una torreta de filtración Sartorius de 25 mm de diámetro y el vacío aplicado menor o igual que 200 mm de Hg. El volumen de muestra a filtrar se diluía en la misma torreta de filtración con agua destilada previamente filtrada (para evitar contaminación), con el fin de obtener una distribución homogénea de las células sobre el filtro. Los filtros que contenían las bacterias se depositaban entonces sobre un disco de papel Whatman nº 1 colocado en el interior de una placa Petri e impregnado con el colorante, eritrosina al 3% (disuelta en una solución acuosa de fenol al 5%) y se mantenían tiñéndose durante 12 horas en la obscuridad y con las placas tapadas para evitar la desecación. Al cabo de ese tiempo, se procedía al desteñido de los filtros; para ello se transferían análogamente a lo anterior sobre un papel Whatman nº 1 empapado, esta vez con agua destilada. Esta operación se repetía varias veces más hasta conseguir un adecuado desteñido (Jones, 1979). Una vez secos los filtros, se almacenaban en un lugar seco y en obscuridad hasta el momento del recuento. Para la observación y recuento de los organismos,

una porción del filtro se colocaba sobre un portaobjetos y se conseguía su transparencia tratándolo con una gota de aceite de inmersión. Tras colocarle un cubreobjetos, quedaba listo para la observación microscópica, para la cual se utilizó un fotomicroscopio Zeiss III haciendo las observaciones en contraste de fases con un objetivo planapocromático Zeiss ph 100x A.N.

1.3. Las bacterias aparecen de color rosado sobre un fondo rosa-azulado o rosa muy pálido si se observaba en campo claro.

El número total de microorganismos por mililitro se estimó utilizando la siguiente fórmula basada en la relación entre la superficie de filtración, la superficie del campo microscópico recontado y el volumen filtrado de la muestra:

$$n = X \cdot S/a \cdot 1/v$$

donde n es el número de microorganismos por mililitro,

X es la media de los recuentos realizados,

S es el área de la superficie de filtración en μm^2 ,

a es el área observada a 1250 aumentos,

y v es el volumen de muestra filtrado en mililitros.

Para facilitar el recuento, se utilizó una cuadrícula ocular. El área del campo observado es decir, el área de la cuadrícula, se calculó con la ayuda de un micrómetro objetivo.

2.7.4. Cálculo del volumen celular y estima de la biomasa

Las muestras para la determinación del volumen celular eran fijadas con formol (concentración final 4 %), después de comprobar que no existen diferencias significativas de tamaño y forma en relación con determinaciones a partir de muestras no fijadas. Las medidas de las células se realizaban a 2000 x utilizando campos al azar y descartando aquellas células que mostraban síntomas de inicio de división.

En la tabla 2.4 aparece un resumen de las fórmulas usadas para el cálculo del biovolumen de cada microorganismo, así como las figuras geométricas (o composición entre varias) a las que han sido asemejados.

La biomasa se ha calculado a partir de la concentración de cada organismo y su biovolumen medio (Sorokin y Kadota, 1972), teniendo en cuenta la densidad celular (tabla 2.5):

$$\text{mg}\cdot\text{l}^{-1} \text{ de Peso Fresco} = d \cdot V \cdot n \cdot 10^{-6}$$

siendo d la densidad celular en $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$,
 V el volumen celular en μm^3 y
 n la concentración celular en $\text{cel}\cdot\text{ml}^{-1}$.

Para la transformación de peso fresco a valores de peso seco se utilizó un factor de 0.4 para las bacterias (Bratback y Dundas, 1984). Para el resto de los organismos se ha empleado un factor de 0.2. La transformación de peso fresco en carbono se realizó utilizando una relación peso fresco/carbono de 10 (Schnoor y Ditors, 1980).

Tabla 2.4. Figura geométrica a la que han sido asemejados los distintos organismos procedentes de las lagunas y fórmula para calcular dicho volumen. Los valores de densidad utilizados para el cálculo de la biomasa aparecen también en la tabla.

Table 2.4. Volumes of the different organisms isolated from Lake La Cruz and Lake Arcas-2 were calculated with approximation to geometric bodies. Formula of the volumes and density values used in the calculations of biomass are also given.

ORGANISMO	FIGURA	FORMULA	DENSIDAD $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$	REFERENCIA
<u>LAGUNA DE LA CRUZ</u>				
<i>Amoebobacter</i>	esfera	$(\pi/6)\cdot a^3$	1.07	Montesinos (1987)
<i>P. clathratiforme</i>	cilindro y dos medias esferas	$a^2(L/4-a/L2)$	1.07	Montesinos (1987)
<u>LAGUNA ARCAS-2</u>				
<i>C. weissei</i>	Cilindro y dos medias esferas	$\pi a^2(L/4-a/L2)$	1.10	Montesinos (1987)
<i>Amoebobacter</i> sp.	esfera	$(\pi/6)\cdot a^3$	1.07	Montesinos (1987)
<i>Thiocapsa</i> sp.	esfera	$(\pi/6)\cdot a^3$	1.07	Montesinos (1987)
<i>P. clathratiforme</i>	cilindro	$\pi a^3\cdot L$	1.07	Montesinos (1987)
<i>Cryptomonas</i>	cóno y media esfera	$(\pi/12)\cdot a^2\cdot(L+a/2)$	1.10	Guerrero <i>et al.</i> (1985)

a: anchura (diámetro en el caso de la esfera)/width; L: longitud/length.

2.8. AISLAMIENTO Y CULTIVO DE BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS

2.8.1. Técnicas de aislamiento

Las especies mayoritarias se aislaban directamente, y en el caso de las minoritarias, antes de realizar el aislamiento, las muestras procedentes de la oxiclina e hipolimnion de las lagunas eran enriquecidas bajo diferentes intensidades luminosas y concentraciones de sulfhídrico. En algunas ocasiones se utilizaron filtros coloreados para seleccionar una determinada zona del espectro. Esta técnica permite el aislamiento a partir de una muestra heterogénea de especies que se encuentran en bajas concentraciones celulares y que de otra forma quedarían enmascaradas

por las especies dominantes. La incubación se realizaba en una cámara termostatzada a 25 °C dotada de iluminación.

La técnica de aislamiento utilizada consistía en inocular tubos con una mezcla de medio de cultivo líquido cuya composición se describe a continuación, atemperado a 38 °C y de agar al 3% estéril fundido. A partir del tubo con el inóculo se hicieron 5 o 6 diluciones con el fin de obtener colonias aisladas. Toda la serie de tubos se colocó en un baño de agua fría e inmediatamente después de solidificar el agar se añadieron 2-3 ml de parafina estéril fundida a cada tubo para sellar la entrada de O₂. Los tubos se obturaron con un tapón de goma y la cámara de aire que quedó en cada tubo fue sustituida por nitrógeno gas. Estos tubos, que permanecieron una noche en la oscuridad para que las células se recuperaran del estrés térmico al que habían sido sometidas, se expusieron a la luz al día siguiente. Los cultivos se incubaron en la cámara acondicionada a 25 °C y con una intensidad luminosa variable dependiendo del microorganismo a aislar, empleándose luces fluorescentes incandescentes Sylvania F20 T12 1F. Otras combinaciones de lámparas incandescentes y distintos tipos de tubos fluorescentes fueron también ensayados.

Cuando se apreciaba la aparición de colonias coloreadas y tras retirar la parafina con la llama de un mechero Bunsen, se recuperaban las microcolonias por succión mediante pipetas Pasteur cuyo extremo más fino era transformado en capilar. Se utilizó una lupa binocular para facilitar la extracción. Las colonias aisladas se sembraron en medio líquido contenido en tubos de 10 ml. Es necesario aportar periódicamente a los cultivos la fuente de electrones para la fotosíntesis, por ello, los cultivos son realimentados con una solución *stock* neutralizada de sulfuro sódico. Cuando el cultivo está suficientemente crecido, se realiza otra siembra en medio semisólido hasta alcanzar el máximo grado de pureza.

Los cultivos puros obtenidos se mantenían en medio líquido mediante resiembra periódica (cada tres meses). Además, se utilizó un método de congelación con glicerol a una concentración final del 10 %. Los tubos se congelaban con nitrógeno líquido durante 20 segundos y se almacenaban en un congelador a -20 °C.

2.8.2. Medio de cultivo

El medio de cultivo empleado tanto para el aislamiento como posterior cultivo de bacterias fotosintéticas ha sido el medio Pfennig (1965) con las modificaciones de van Gemerden y Beeftink (1981). La composición es la siguiente:

Solución básica de sales (SL0):

KH ₂ PO ₄	0.34 g
NH ₄ Cl.....	0.40 g
KCl.....	0.34 g
MgCl ₂ ·6H ₂ O.....	0.42 g
CaCl ₂	0.22 g
H ₂ O destilada.....	1000 ml
●Autoclavado a 121 °C 20'	

Solución de oligoelementos I (SLI) :

HCl concentrado.....	4.3 ml
FeCl ₂ ·4H ₂ O.....	1.49 g
H ₃ BO ₃	62 mg
ZnCl ₂	68 mg
MnCl ₂ ·4H ₂ O.....	90 mg
CuCl ₂ ·H ₂ O.....	17 mg
CoCl ₂ ·6H ₂ O.....	240 mg
NiCl ₂ ·6H ₂ O.....	24 mg
H ₂ O.....	hasta 1000 ml
●Autoclavado a 121 °C 20'	

Solución de oligoelementos II (SLII):

NaOH.....	4 g
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O.....	48 mg
H ₂ O.....	hasta 1000 ml
●Autoclavado a 121 °C 20'	

Solución de vitamina B₁₂ (SLIII):

Vitamina B ₁₂	12 µg
H ₂ O destilada.....	hasta 1000 ml
●Esta solución se esteriliza por filtración debido al carácter termolábil de esta vitamina.	

Solución de bicarbonato (SLIV):

NaHCO ₃	3 g
H ₂ O destilada.....	35 ml
●Autoclavado a 121 °C 20'	

Solución stock de sulfuro (SLV):

Na ₂ S·9H ₂ O.....	7.38 g
Na ₂ CO ₃	2.79 g
H ₂ O destilada y desaireada.....	300 ml
●Esta solución se neutraliza y se envasa bajo atmósfera de nitrógeno, de acuerdo con las necesidades de preparación o realimentación de los cultivos, en tubos de vidrio con el volumen adecuado.	

Durante la preparación del medio de cultivo es necesario crear un ambiente anaerobio, como en el que viven las bacterias fotosintéticas. Para ello, se ha utilizado el procedimiento que viene esquematizado en la figura 2.7. Las sales se disuelven en el recipiente de dos bocas, que es esterilizado en el autoclave junto con las gomas y la campana de envasado. Recién esterilizada la disolución, se insufla N_2 para impedir la disolución del O_2 atmosférico durante el enfriado del medio, al mismo tiempo que se pone en funcionamiento el sistema de refrigeración. Cuando el medio ha alcanzado la temperatura ambiente, se añaden el resto de los componentes del medio:

SL I.....	1 ml
SL II	1 ml
Vitamina B ₁₂ (SLII).....	1 ml
NaHCO ₃ (SLIV).....	18 ml
Na ₂ S.9H ₂ O (SLV).....	10 ml

Se ajusta el medio a diferentes pH (de 6.7 a 7.2, según el tipo de bacteria a cultivar) utilizando HCl y/o NaCO₃ 1N estériles. El medio así preparado se envasa bajo presión positiva de nitrógeno en botellas de 100 ml y tubos de 10 ml estériles.

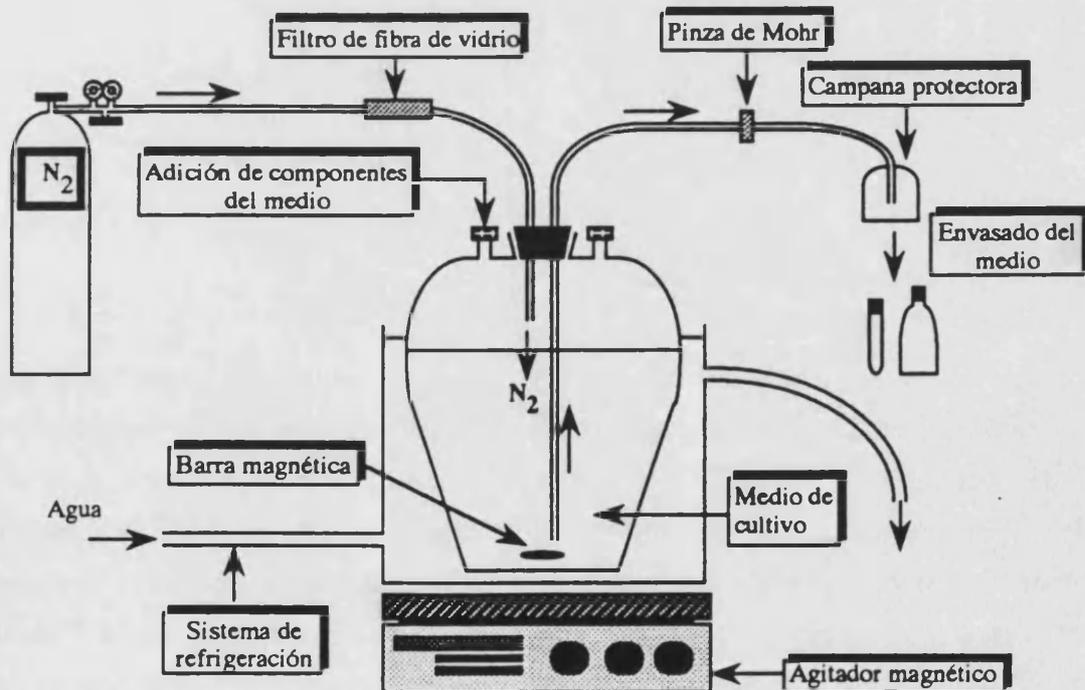


Figura 2.7. Sistema empleado en la preparación del medio de cultivo anaerobio para bacterias fotosintéticas

Figure 2.7. Closed system used in the preparation of anaerobic culture medium for phototrophic bacteria

2.8.3. Identificación

Una primera identificación de las especies de bacterias fotosintéticas se realizó a partir de las características morfológicas que presentaban al ser observadas al microscopio óptico, así como a partir de la composición pigmentaria (bacterioclorofilas y carotenoides). El estudio de la ultraestructura también fue utilizado para la determinación de las especies.

La movilidad era observada en preparaciones en fresco y la posesión de flagelos fue estudiada mediante la técnica de tinción de Ryu (Heimbrook *et al.*, 1989). El tamaño celular se determinó colocando una gota de cultivo sobre un portaobjetos recubierto por una capa fina y seca de agar al 2 %, así las bacterias pierden su movimiento al quedar la suspensión embebida en el agar.

El estudio de la composición cualitativa de los pigmentos fotosintéticos se llevó a cabo a partir de cultivos puros mediante la realización de espectros *in vivo* (apartado 2.7.1.1) y por el procedimiento de extracción en acetona descrito en el apartado 2.7.1.2. Para una mejor caracterización de los carotenoides, se realizó una extracción según lo descrito en el apartado 2.7.1.4.

2.9. MICROSCOPIA ELECTRÓNICA

2.9.1. Microscopía electrónica de barrido

Las muestras se fijaron con glutaraldehído al 5 % en tampón cacodilato 0.2 M pH 7.2 durante dos horas. Seguidamente, tras eliminar el aldehído por lavados sucesivos, fueron postfijadas con tetróxido de osmio al 1 % durante 2-4 h. Después de eliminar el exceso de osmio, se llevó a cabo la deshidratación mediante pases sucesivos con acetona de concentración creciente hasta la acetona absoluta, obtenida por adición de sulfato de cobre anhidro (figura 2.8). Entre un paso y otro, las muestras eran centrifugadas y el sobrenadante aspirado con una pipeta Pasteur. Posteriormente la muestra era transferida a acetato de amilo y se procedía a su desecación. Finalmente las muestras eran recubiertas de oro para su observación en el M.E.B.

2.9.2. Microscopía electrónica de transmisión

Para la observación de la ultraestructura se utilizaron secciones ultrafinas de las muestras de campo y de los cultivos bacterianos. Para ello, las muestras fueron fijadas con glutaraldehído al 5 % en tampón fosfato 0.1 M al pH de las muestras (6.7 y 7.2, dependiendo del tipo de cultivo). El tiempo de fijación fue de 90-120 min a 4 °C (figura 2.9). Previamente se midió la osmolaridad de las muestras, la cual ha de ser lo más próxima posible a la del tampón. Con posterioridad, las muestras se lavaron con el tampón fosfato 0.1 M varias veces para eliminar el glutaraldehído.

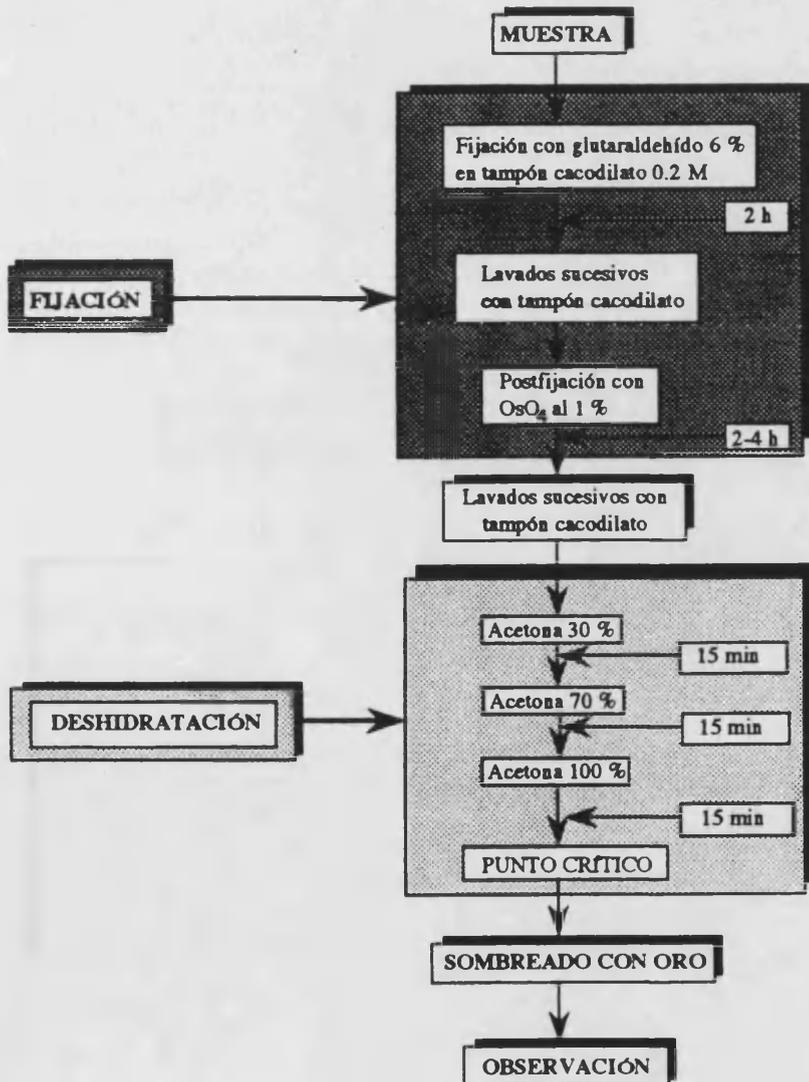


Figura 2.8. Representación esquemática del procedimiento seguido para la observación de muestras naturales y cultivos mediante el MEB (Microscopio Electrónico de Barrido).

Figure 2.8. Schematic representation of the procedure for SEM studies on natural samples and cultures with SEM (Scanning Electron Microscopy)

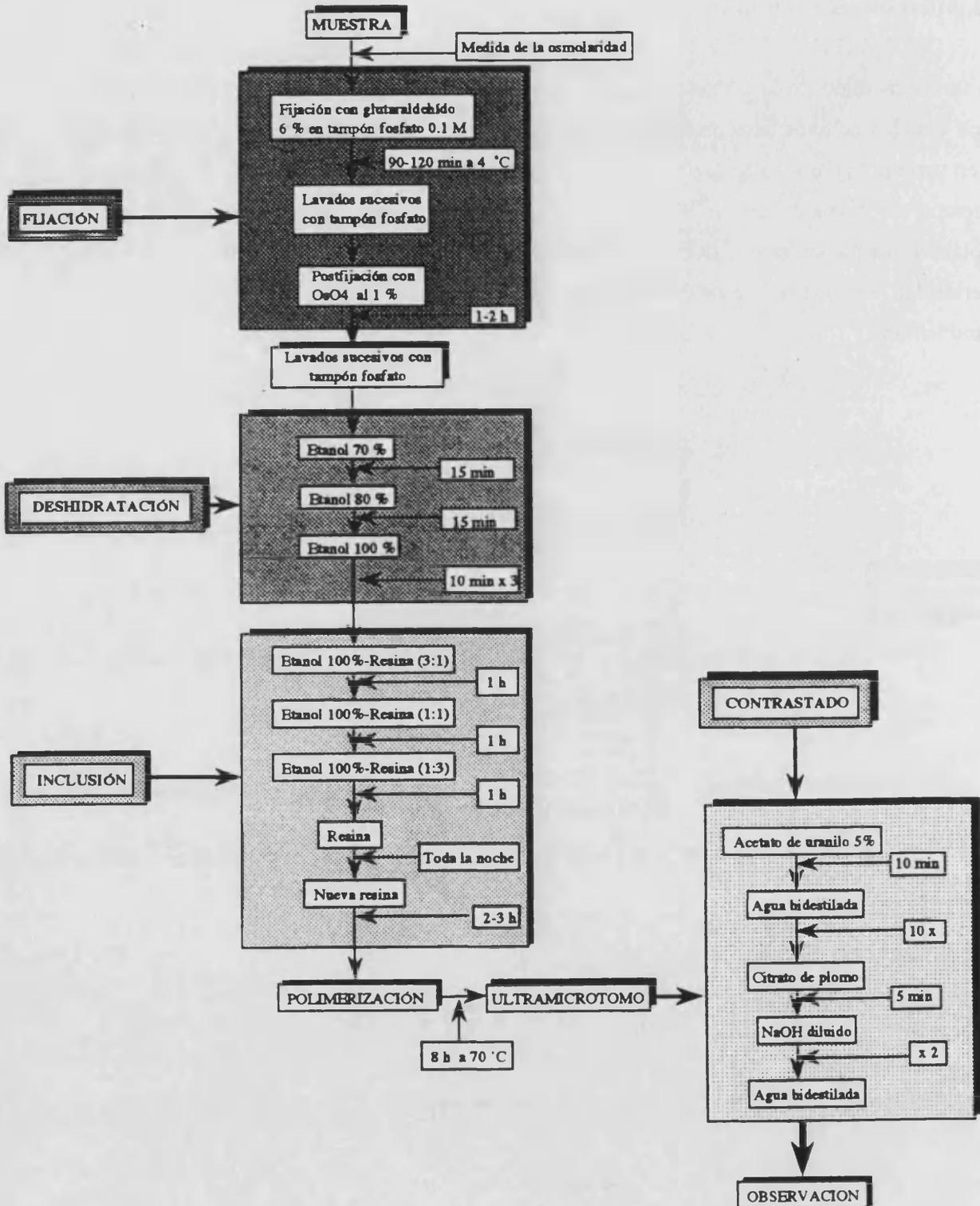


Figura 2.9. Representación esquemática del procedimiento seguido para la observación de muestras naturales y cultivos mediante el MET (Microscopio Electrónico de Transmisión).

Figure 2.9. Schematic representation of the procedure for TEM studies on natural samples and cultures

La postfijación se realizó con OsO_4 al 1% en tampón fosfato 0.1 M durante 1-2 h. La deshidratación se inició con alcohol etílico al 70 % durante 15 min tras eliminar el osmio mediante sucesivos lavados con tampón fosfato. Las muestras se pasaron a etanol al 80 % durante 15 min y finalmente a etanol al 100 % durante 10 min (3 veces). Por último, las muestras se incluyeron en resina plástica. La inclusión fue progresiva, utilizando las mezclas de etanol y resina con proporción creciente de ésta de 3:1 a 1:1 y 1:3 respectivamente, estando 1 h en cada paso. Finalmente las muestras permanecieron en resina pura toda la noche y tras cambiarla al día siguiente por nueva resina, permaneciendo así durante 2-3 h, se procedió finalmente a la polimerización a 70 °C durante 8 h.

Se obtuvieron cortes de 90 nm en un ultramicrotomo, que fueron teñidos con acetato de uranilo al 5 % durante 10 minutos y tras ser lavados con agua bidestilada se tuvieron 5 minutos en citrato de plomo preparado a partir de:

Pb(NO ₃) ₂	0.64 g
Na ₃ (C ₆ H ₅ O ₇) · 2H ₂ O.....	4.08 g
disueltos en 240 ml de agua destilada	
NaOH 1 N.....	64 ml
y enrasando a 400 ml.	

Tras lavar los cortes dos veces con una solución diluida de NaOH y 10 veces con agua bidestilada, se observaron con un microscopio electrónico de transmisión Zeiss EM 109.

2.10. CÁLCULO DEL BALANCE TÉRMICO

El balance térmico es la cantidad total de calor necesaria para elevar la temperatura del agua de la mínima en invierno hasta la máxima de verano (Wetzel, 1981). Se ha calculado según la siguiente expresión:

$$B = Z_m \cdot (T_{m_{\text{verano}}} - T_{m_{\text{invierno}}})$$

donde **B** es el balance térmico en $\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2}$,

Z_m es la profundidad media en cm,

T_{m_{verano}} es la temperatura media en verano en °C

T_{m_{invierno}} es la temperatura media en invierno en °C

2.11. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Para la realización de los análisis de componentes principales (ACP) se ha utilizado el programa estadístico SPSS. Los parámetros estudiados, en número de 27 en el caso de la laguna de La Cruz y en número de 24 en el caso de la laguna Arcas-2, fueron transformados previamente al cálculo de la matriz de correlación con objeto de aproximar su distribución a la distribución normal, exceptuando el pH, que por ser una variable ya expresada logarítmicamente no sufrió ningún tipo de transformación, y el porcentaje de saturación del oxígeno que se transformó tomando la raíz cuadrada positiva de sus valores. Para obviar el problema de los valores 0 en algunos casos, previamente a su transformación logarítmica o raíz cuadrada, se sumó un valor que variaba entre 0.1 y 0.001 según la magnitud de la variable, y al potencial redox se le sumó un valor de 51 y 160 en el caso de la laguna de La Cruz y Arcas-2 respectivamente, para contrarrestar los valores negativos del fondo de la laguna.

Los análisis de la varianza se han realizado mediante el paquete estadístico del programa EXCEL 4.0. Los análisis de χ^2 se han efectuado con el programa 4F del paquete estadístico BMDP.

PRIMERA PARTE

**ESTUDIO LIMNOLÓGICO COMPARADO
DE LAS LAGUNAS CÁRSTICAS
DE CUENCA**

First Part/ COMPARATIVE LIMNOLOGY OF THE KARSTIC LAKES FROM CUENCA



EL SISTEMA CÁRSTICO CARBONATADO: LAS LAGUNAS DE CAÑADA DEL HOYO. EL SISTEMA CÁRSTICO SULFATADO: EL HUMEDAL DE ARCAS-BALLESTEROS Y FUENTES

3.1. INTRODUCCIÓN

Las lagunas de Cañada del Hoyo están citadas en el *Catálogo de los lagos de España* de Pardo (1948) bajo la denominación de lagunas de los Oteros. En este catálogo se citan las 7 lagunas, con algunos datos sobre su localización y morfometría y se las reseña como lagunas permanentes de un supuesto origen tectónico, que como se ha visto no es así, aunque ciertos procesos tectónicos (fallas lístricas) han favorecido su formación. Además se hace referencia a la pesca en ellas, comentando que hay barbo. La laguna del Tejo aparece con la denominación de *Laguna del Tujo* en Pardo (1948), y allí, curiosamente se la describe con un perímetro en forma de ocho, cuando actualmente es circular. Estas lagunas fueron previamente descritas por Larrañaga (1929) en una guía de campo y posteriormente por Lumbreras (1945) en la publicación *Ríos y lagunas de Cuenca*, donde inserta una breve noticia sobre estas lagunas conquenses.

Con respecto a estudios limnológicos, algunas de las lagunas de esta zona han sido objeto de algunos trabajos preliminares desde 1980, que tratan aspectos concretos de dichas lagunas, centrándose principalmente en la laguna de La Cruz y el lagunillo del Tejo. Estos trabajos se iniciaron con el estudio de la distribución vertical de algunos parámetros físico-químicos en relación con la distribución del zooplancton en la laguna de La Cruz en los años 1981 y 1982 (Miracle y Vicente, 1983). Asimismo, estos autores (Vicente y Miracle, 1984) describieron la distribución de organismos fotosintéticos en el lagunillo del Tejo, y más tarde, trataron la estratificación de los parámetros físicoquímicos y de los microorganismos en la laguna de La Cruz (Vicente y Miracle, 1988). Alonso (1985) en su estudio de las pequeñas masas de agua epicontinentales incluye la laguna del Tejo y su lagunillo junto con la laguna de La Cruz, bajo la

denominación de *torcas*. Por otra parte, Rojo y Miracle (1987) describieron la distribución vertical del fitoplancton de la laguna de La Cruz en el período comprendido entre 1981 y 1985. Más recientemente se han estudiado los macrófitos de estas lagunas en un estudio global sobre las lagunas y humedales de la provincia de Cuenca (Cirujano, 1995).

El presente trabajo se engloba dentro de un proyecto de estudio más amplio en el que participan diversos investigadores, que estudian distintos aspectos de la limnología de estos ecosistemas. De este modo, simultáneamente a este trabajo, se obtuvieron muestras para un estudio de la distribución vertical y la variación anual de las poblaciones fitoplanctónicas durante el período 1987-1988 en la laguna de La Cruz que se describen en Dasí (1990) y Dasí y Miracle (1991). Asimismo, se tomaron muestras de zooplancton, habiéndose publicado la distribución de algunos rotíferos relacionándolos con la microaerofilia y las interfases aeróbico-anaeróbicas (Esparcia *et al.*, 1991; Armengol-Díaz *et al.*, 1993; Esparcia, 1993). De esta forma, se dispone de un conjunto de datos procedentes del mismo período y de las mismas lagunas que se derivan de un estudio limnológico coordinado. Este tipo de estudio es necesario si se quiere llegar a un mejor entendimiento del funcionamiento de un ecosistema acuático.

Las lagunas estudiadas revisten un gran interés como es el hecho de albergar nuevas especies. Tal es el caso de la nueva especie de rotífero planctónico: *Anuraeopsis miraclei* descrita por Koste (1991). El interés de dichas lagunas se ha visto reflejado en la inclusión de la laguna de La Cruz en un trabajo de revisión de Reynolds (1992) sobre las poblaciones fitoplanctónicas y microbianas en relación con la estructura vertical de los lagos, como un ejemplo de ecosistema altamente estructurado.

Las dolinas son una de las principales formas superficiales de los aparatos cársticos; este término de origen yugoslavo (Llopis, 1970) designa un tipo de depresiones cársticas. En España se utiliza, en ocasiones, el nombre torca, aunque no es muy recomendable puesto que también equivale a sima; tampoco debe admitirse en el lenguaje científico el nombre de nava o navajo, que se emplea para designar cualquier tipo de depresión, aunque no tenga que ver con el carst. El humedal de Arcas-Ballesteros nos ofrece un ejemplo ideal del fenómeno de dolinización, proceso de generación y desarrollo de las dolinas que comienza con la generación de algunos elementos aislados que luego van haciéndose más densos hasta constituir un campo de dolinas. Pocos son los lugares en España en el que confluyen un número tan elevado de pequeñas lagunas sometidas a una misma climatología, pero sin embargo con diversas influencias, como por ejemplo, diferencias del sustrato sobre el que se asientan, de manera que se obtiene un amplio espectro de salinidades, así como distintas entradas de nutrientes, que condicionan estados tróficos diferentes.

Las lagunas del sistema sulfatado fueron descritas brevemente, como hemos visto que sucedía con las de Cañada del Hoyo, por Lumbreras en 1945. En especial se hace referencia a las de Ballesteros y Fuentes. Mientras que la laguna de los Cedazos de Fuentes ha sido citada en el *Catálogo de los lagos de España* (Pardo, 1948), el resto de las lagunas no aparecen en dicha publicación, al menos bajo la denominación con la que se les conoce actualmente. A parte de esto, existe muy poca información bibliográfica de tipo limnológico sobre la zona del humedal de Arcas-Ballesteros y la zona de Fuentes.

En el presente capítulo se describen las características limnológicas más relevantes de las lagunas que componen el relieve cárstico de la margen derecha del río Guadazaón. Se incluye en este capítulo lo que constituye la primera caracterización limnológica de las restantes 4 lagunas que, además de la laguna del Tejo, el lagunillo del Tejo y la laguna de La Cruz, presentan agua en la zona lacustre del aparato cárstico de Cañada del Hoyo. Además, en este trabajo se ha realizado la primera prospección del humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes, caracterizando un grupo de 17 lagunas y describiendo las características principales de esta zona cárstica desde un punto de vista limnológico.

3.2. RÉGIMEN CLIMÁTICO DURANTE LOS AÑOS DE ESTUDIO

Las características meteorológicas de la zona afectan en gran medida los parámetros limnológicos de las masas de agua. La insolación y el régimen de vientos son los principales factores que afectan el proceso de estratificación térmica de las lagunas, del mismo modo que la pluviosidad tiene un efecto de dilución de las aguas, al tiempo que afecta al nivel del freático discreto que alimenta subterráneamente las lagunas. Por tanto, el estudio de la meteorología de la zona de influencia de las lagunas es de gran ayuda a la hora de interpretar algunos de los acontecimientos que tienen lugar en estos ecosistemas.

En este apartado se muestran los datos meteorológicos procedentes de la estación meteorológica de Cuenca, situada a unos 30 Km de las lagunas.

Temperatura y Radiación Solar

Al observar la figura 3.1.A destaca la tendencia a aumentar de la media anual de las temperaturas máximas desde 1987 a 1990, con 6 °C de diferencia, al mismo tiempo que la media de las

mínimas se hace cada año más baja (la diferencia fue también de casi 6 °C). En la figura 3.2.A se recogen los valores medios de las temperaturas máximas y mínimas de cada mes durante 1987-1990. La distribución, aunque similar en líneas generales, muestra algunas diferencias notables entre los cuatro años. En los tres primeros años, el máximo valor del promedio de las temperaturas máximas se dió en agosto, con valores de 31.9, 31 y 31.2 °C en 1987, 1988 y 1989 respectivamente. En cambio, en 1990 el máximo se obtuvo en julio con 36.8 °C.

Comparando los tres primeros años, las medias de las temperaturas mínimas mostraron el valor más bajo en enero de 1987 (-1.2 °C), diciembre de 1988 (-2.2 °C) y diciembre de 1989 (-2.4 °C). Sin embargo, en 1990 se obtuvieron las temperaturas mínimas más bajas de todos los años estudiados, con -6.2 °C en enero. La mezcla vertical de la columna de agua de las lagunas estudiadas viene determinada por los vientos y la temperatura, siendo mayor en los años en que ésta adquiere valores más bajos durante el período frío.

El máximo de la insolación total mensual (figura 3.2.A) correspondió a junio y julio de 1987 con 352 h de sol en cada mes, a julio de 1988 con 387 h de sol, a julio de 1989 con 371 h de sol y a junio de 1990 con 349 h de sol. La mínima insolación se produjo en diciembre de 1987, enero de 1988, diciembre de 1989 y enero de 1990 con 113, 85, 71 y 126 h de sol.

En todos los años estudiados se observó un aumento de la insolación a finales de invierno-principios de primavera, con el consiguiente aumento de las temperaturas. Cabe destacar la bajas insolaciones medias anuales registradas en 1989 y 1990 comparadas con el resto de los años (figura 3.1.C), y apesar de ello la evaporación fue más elevada, debido probablemente a que los años 1989 y 1990 fueron más ventosos.

Pluviosidad

De todos los años estudiados, la pluviosidad media anual fue mínima en 1990 con menos de 400 mm registrados, mientras que en 1987 se registraron las máximas precipitaciones (642 mm; figura 3.1.A). En la figura 3.2.B se presenta la distribución mensual de la pluviosidad junto con la media de las temperaturas en un diagrama en el cual la temperatura se muestra en escala doble de la de la pluviosidad (diagrama ombrotérmico, Walter y Lieth 1960-67). En ella se observa como la estación seca corresponde fundamentalmente a los meses de verano. Los meses donde se registraron valores más altos de pluviosidad fueron enero de 1987, junio de 1988, noviembre de 1989 y octubre de 1990.

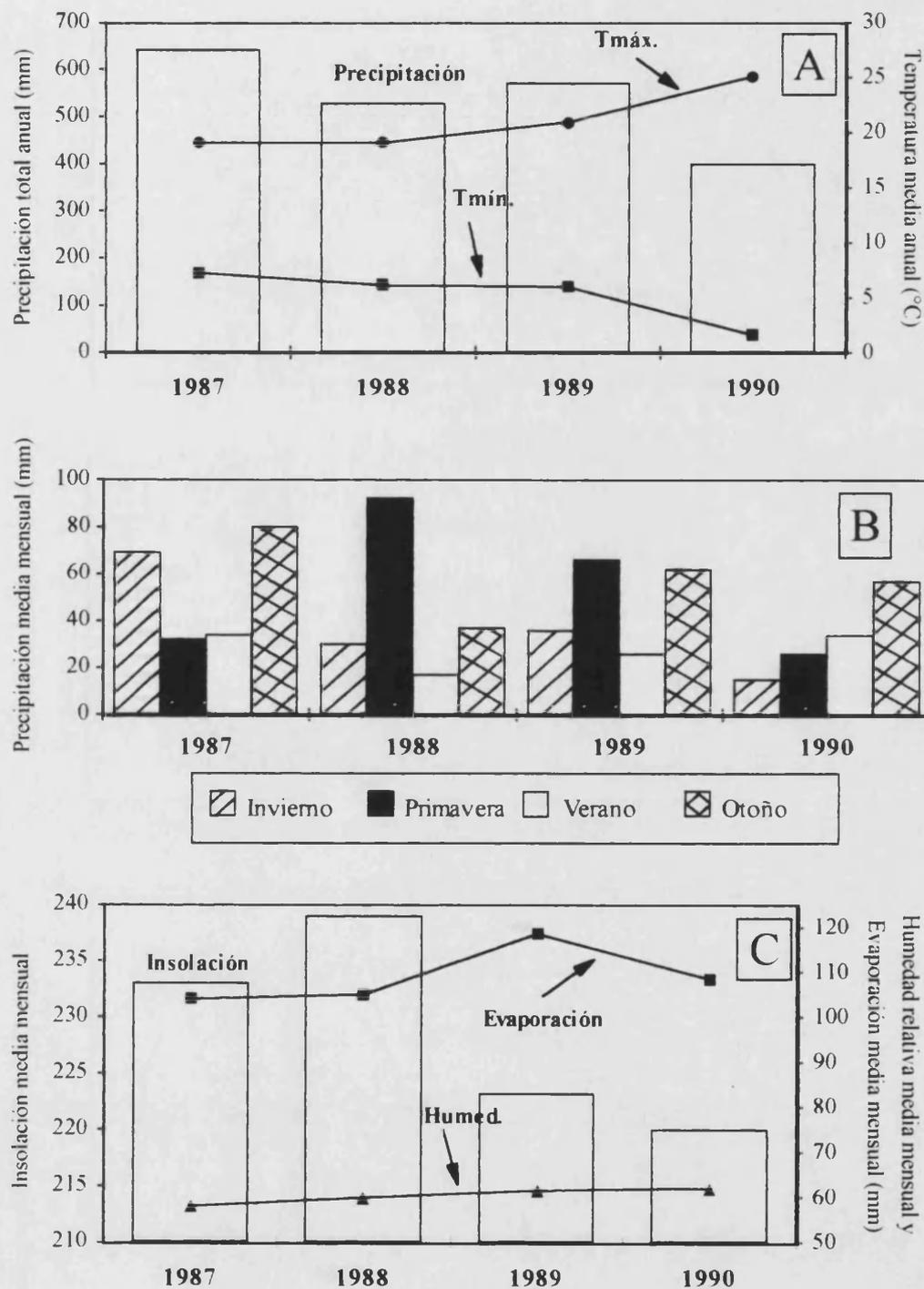


Figura 3.1. A: Precipitación total anual y promedio de las temperaturas máximas y mínimas en 1987-1990. **B:** Precipitación media mensual en las diferentes estaciones de los 4 años. **C:** Insolación media mensual, humedad relativa media mensual y evaporación media mensual en los mismos años. Datos procedentes del Servicio Meteorológico de Cuenca.

Figure 3.1. A: Total rainfall and average of the maximum and minimum temperatures in 1987-1990. **B:** Mean monthly rainfall in the different seasons of the 4 years. **C:** Mean monthly irradiation, mean monthly relative humidity and mean monthly evaporation during the same years. Data from Meteorological Station in Cuenca.

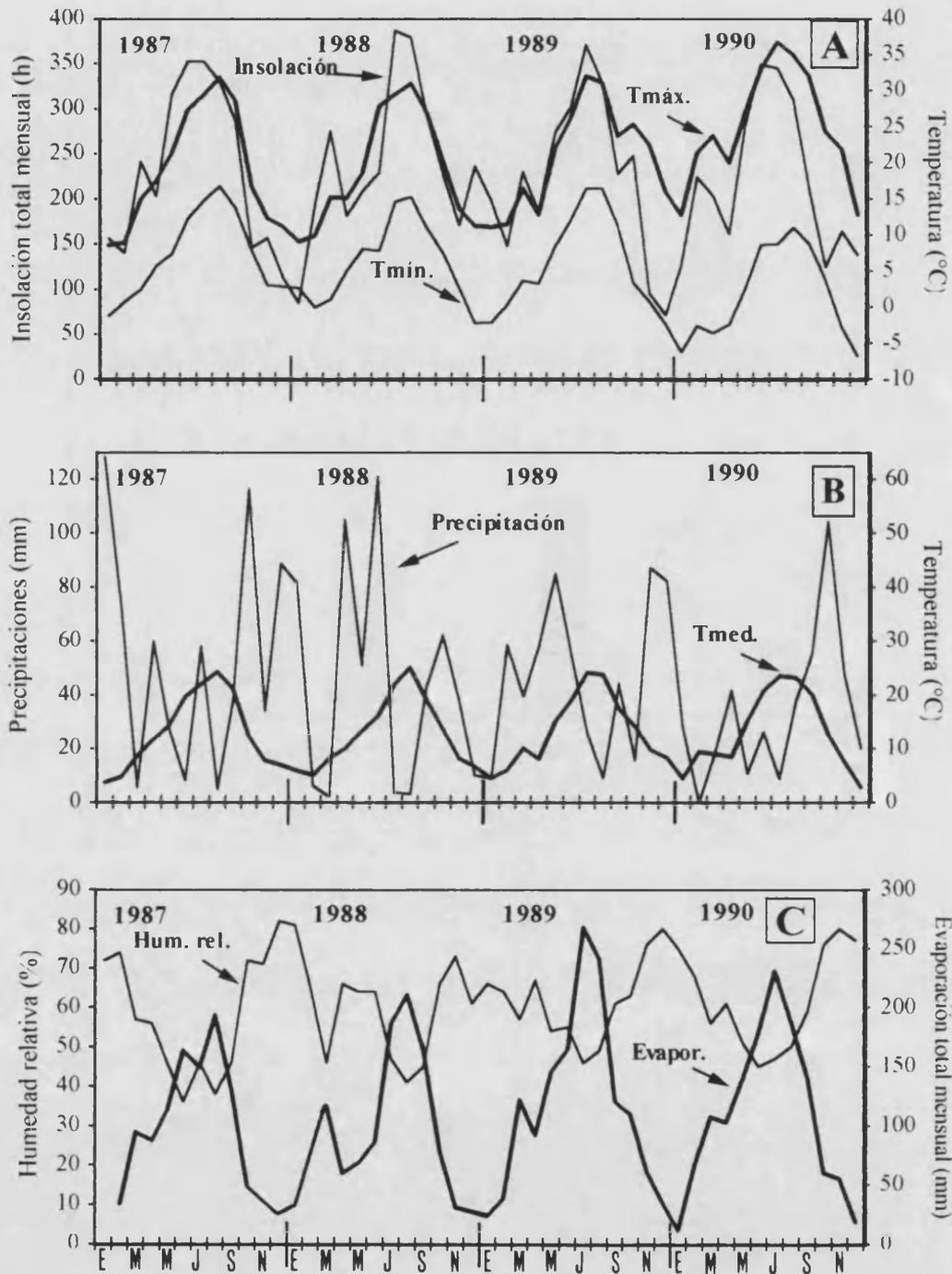


Figura 3.2. A: Promedio mensual de las temperaturas máximas y mínimas junto con la insolación total mensual durante los años 1987-1990. **B:** Diagrama climático donde se representa la temperatura media y las precipitaciones mensuales durante los mismos años. **C:** Evolución de la humedad relativa media y de la evaporación total mensuales. Datos procedentes del Servicio Meteorológico de Cuenca.

Figure 3.2. A: Monthly average of maximal and minimal temperatures and total monthly irradiation during the years 1987-1990. **B:** Climate diagram where monthly mean temperature and rainfall are represented during the same years. **C:** Monthly mean relative humidity and total evaporation. Data from the Meteorological Station in Cuenca.

Sin embargo, si se comparan las distintas estaciones del año (figura 3.1.B) se observa como 1987 presentó un invierno bastante lluvioso, una primavera y verano bastante secos, mientras que el otoño se caracterizó por su elevada precipitación, estación en la que en la mayoría de los años se registraron las máximas precipitaciones y que en los resúmenes de los últimos 40 años aparece como la más lluviosa. En cambio, el invierno de 1988 fue bastante seco y por otro lado la primavera fue muy lluviosa, mientras que el verano y el otoño de este año fueron anormalmente secos. En cuanto al año 1989, éste presentó un invierno y un verano bastante secos, mientras que la primavera y el otoño fueron de precipitación media. El patrón ofrecido por el año 1990 es muy singular, con un invierno y una primavera extraordinariamente secos y un aumento progresivo de las precipitaciones a medida que avanzan las distintas estaciones del año (figura 3.1.B).

Vientos

La tabla 3.1 muestra la velocidad media y el recorrido mensual del viento, junto con el porcentaje de los días de calma y las direcciones de los vientos predominantes en los años 1987, 1988, 1989 y 1990. En ella se observa que durante los 6 primeros meses de 1987, el viento predominante procedía del NW, mientras que el resto del año, se produjo una alternancia de vientos del S, SE y E. En cambio, en 1988, la dirección predominante del viento fue más variable a lo largo del año, siendo el viento procedente del SE el dominante. La situación acontecida en 1989 fue más similar a la de 1988, en lo que a la variación en la procedencia de los vientos se refiere. En la primera mitad del año los vientos procedían del SE y NW, cambiando a partir de junio y hasta septiembre al W y SW; en los meses últimos del año el viento sopló predominantemente de la dirección SE-E. El predominio de los vientos dominantes durante 1990 fue también variable y durante la mayor parte del año los vientos soplaban en las direcciones ESE y NW. La velocidad media anual osciló entre los 11 y 12 $\text{Km}\cdot\text{h}^{-1}$ del 1987 al 1989, dándose el máximo medio en 1990 con 13 $\text{Km}\cdot\text{h}^{-1}$. De los cuatro años estudiados, 1989 y 1990 fueron los más ventosos, con únicamente un 13.7 y 14.9 % de días de calma, respectivamente, comparando con el 30.1 y 24.4 % de los años 1987 y 1988 respectivamente. De un modo similar, el recorrido medio anual del viento fue el mayor en 1989, con 6879 ± 2495 Km, mientras que en los restantes años oscilaba alrededor de los 6000 Km. Igualmente se puede destacar que, mientras en los dos últimos meses de 1989, se dió un porcentaje de días de calma de sólo el 4 %, en esos mismos meses de 1987, éste fue del 33 %.

Humedad relativa y Evaporación

La figura 3.2.C nos muestra la evolución de la evaporación total y el porcentaje de la humedad relativa en cuatro años consecutivos. Lo primero que destaca es una tendencia de aumento en los valores de evaporación. En 1987 los valores máximos de evaporación se dieron en el mes de agosto, con 193 mm, aunque también se determinó un pico secundario en el mes de junio (164 mm). En 1988, el mes de mayor evaporación fue también agosto, pero en esta ocasión se registraron 211 mm, mientras que en los años 1989-90, la evaporación máxima fue medida en julio, registrándose respectivamente 268 y 231 mm.

Cabe destacar la existencia de un pico secundario de evaporación medido en marzo durante los cuatro años estudiados, con valores de 95, 117, 122 y 107 mm en 1987, 1988, 1989 y 1990 respectivamente. Los valores mínimos de evaporación, de 12-32 mm, se dieron durante el período invernal, frecuentemente en enero.

El resumen anual (figura 3.1.C) muestra que la evaporación media fue máxima (con 119 mm) en 1989 y mínima en 1987 y 1988 donde el valor medio anual fue de 104 y 105 mm respectivamente, aunque el máximo absoluto mensual de verano fue en 1988 con 211 mm.

En cuanto a la humedad relativa, se observa que ésta sigue el patrón de distribución opuesto al de la evaporación, siendo máxima durante los meses de invierno y alcanzando los valores mínimos durante los meses de verano. Las humedades relativas más bajas se dieron en junio y agosto de 1987 con valores de 36 y 38 % respectivamente. La máxima alcanzada ese año se dió en diciembre y era del 82 %. En los dos años siguientes, la humedad relativa fue mayor que en el antedicho ya que los valores mínimos no bajaron de 41 y 46 % en los meses de agosto de 1988 y 1989 respectivamente. En 1988 la humedad relativa máxima se registró a comienzos del año (81 %), sin embargo, a finales del mismo no fue tan elevada (71 % en noviembre y 61 % en diciembre). A finales de 1989 se alcanzaron de nuevo porcentajes de humedad relativa elevados y cercanos a los medidos en 1987 (80% en diciembre). La humedad relativa mínima medida en 1990 se obtuvo en junio y fue muy similar a la mínima del año precedente. En cuanto al valor máximo de este parámetro, se obtuvo en el mes de noviembre y fue del 80 %. La media mensual de la humedad relativa (figura 3.1.C) muestra una ligera tendencia de aumento a medida que avanzan los años.

Tabla 3.1. Velocidad media y recorrido mensual del viento, porcentaje de días de calma y direcciones de los vientos predominantes, así como porcentaje del número de veces en que el viento soplaban en estas direcciones principales. Datos de la estación meteorológica de Cuenca.

Table 3.1. Mean speed and monthly run of the winds, percentage of calm days and main wind directions together with the percentage of times in which wind blew in these directions. Data from the Meteorological Station in Cuenca.

MESES	VELOCIDAD MEDIA Km·h ⁻¹	RECORRIDO MENSUAL Km	DÍAS CALMA %	VIENTOS DOMINANTES			
				Dirección	%	Dirección	%
1987							
Enero	12	6079	29	NW	38	SE	18
Febrero	12	5563	23	NW	43	N	15
Marzo	14	6197	23	NW	35	N	13
Abril	14	7180	20	NW	23	SW	30
Mayo	11	5928	22	NW	26	SE	16
Junio	12	5871	26	NW	32	W	11
Julio	15	7109	16	SE	27	SW	17
Agosto	10	5720	36	S	16	NW	12
Septiembre	7	3264	51	SE	21	SW	12
Octubre	12	6070	29	SE	28	W	19
Noviembre	11	6020	32	NW	22	W	20
Diciembre	8	3879	54	E	20	W	13
Media y Des. Tip.	11.5 ±2.4	5740 ±1134	30.1 ±11.8				
1988							
Enero	11	6680	32	W	24	E	15
Febrero	11	6119	31	NW	20	E	16
Marzo	10	5704	28	W	40	NW	20
Abril	12	6315	28	O	21	SW	13
Mayo	10	4516	32	SW	16	S	13
Junio	12	7281	11	SE	33	W	16
Julio	11	7127	21	SE	27	SW	22
Agosto	11	6821	23	SW	25	SE	19
Septiembre	12	5899	17	SE	25	NW	22
Octubre	9	5703	29	SE	20	W	15
Noviembre	11	7023	16	SE	44	NW	13
Diciembre	8	5259	25	NW	25	W	22
Media y Des. Tip.	10.7 ±1.2	6204 ±834	24.4 ±6.9				
1989							
Enero	8	4518	28	SE	37	NW	13
Febrero	13	7454	13	SE	30	SW	18
Marzo	12	7225	17	NW	29	W	19
Abril	16	9836	7	NW	38	SW	18
Mayo	12	7100	17	SE	39	S	10
Junio	7	5166	16	W	22	NW	18
Julio	12	6663	15	W	31	SE	24
Agosto	9	3074	27	SW	27	W	17
Septiembre	9	4201	16	SE	26	SW	26
Octubre	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Noviembre	19	10750	4	E	42	SE	17
Diciembre	17	9679	4	E	37	SE	15
Media y Des. Tip.	12.2 ±3.9	6879 ±2495	14.9 ± 8.0				

Continuación Tabla 3.1.

MESES	VELOCIDAD MEDIA Km·h ⁻¹	RECORRIDO MENSUAL Km	DÍAS CALMA %	VIENTOS DOMINANTES			
				Dirección	%	Dirección	%
1990							
Enero	14	4429	7	S	61	W	32
Febrero	12	4738	19	W	36	ESE	35
Marzo	15	7550	15	ESE	56	NE	31
Abril	17	7618	5	ESE	42	NNE	36
Mayo	14	6024	18	ESE	46	NW	39
Junio	nd	7111	6	NW	39	SSW	34
Julio	10	5924	19	NW	32	SW	31
Agosto	12	nd	19	NW	44	E	39
Septiembre	13	5616	17	E	31	SW	31
Octubre	15	7500	11	SSW	51	NE	36
Noviembre	12	6000	12	ESE	53	SW	32
Diciembre	9	5500	16	NW	36	ESE	23
Media y Des. Tip.	13.0 ±2.3	6183 ±1123	13.7 ± 5.3				

3.3. RESULTADOS

3.3.1. El sistema carbonatado: Las lagunas de Cañada del Hoyo

PARÁMETROS MORFOMÉTRICOS

En la tabla 3.2 se detallan los valores de algunas de las características morfométricas en las lagunas estudiadas. Destaca la laguna del Tejo por su mayor profundidad y mayor superficie, y en el extremo opuesto se encuentran los dos lagunillos cuya área es la más pequeña, y el lagunillo de las Cardenillas y la laguna Llana, que son las lagunas más someras. En general, se trata de lagunas muy circulares, aunque las que más se aproximan a un círculo son la de la Parra y la del Tejo, con solamente 8 m de diferencia entre el diámetro máximo y el mínimo. Destacan también la laguna del Tejo y la de La Cruz con su mayor profundidad relativa así como la laguna Llana y el lagunillo de las Cardenillas con los valores más bajos de este parámetro.

Tabla 3.2. Parámetros morfométricos de las lagunas estudiadas.

Table 3.2. Morphometrical parameters of the studied lakes.

LAGUNA	Área m ²	Perímetro m	Ømáx m	Ø mín m	Zmáx ^a m	Zr
Laguna de las Cardenillas	6921	315	103	86	12	11.7
Lagunillo de las Cardenillas	2364	186	66	46	6	9.1
Laguna de la Parra	8987	352	111	103	16	14.4
Laguna Llana	8603	344	116	95	7	6.0
Laguna del Tejo	16246	469	147	141	32	21.8
Lagunillo del Tejo	5254	266	86	78	9	10.5
Laguna de La Cruz	11816	399	131	115	24	18.3

a: Profundidad máxima en 1986. a: Maximum depth in 1986.

El conjunto de lagunas de la margen derecha del río Guadazaón se enmarcan dentro del tipo 46/43a definido por Hutchinson (1957), en el que se incluyen las lagunas circulares originadas por disolución y hundimiento del substrato.

Para un mejor entendimiento, definimos dos grupos dentro de las lagunas de esta zona. En el grupo I incluimos, a la laguna y el lagunillo del Tejo y a la laguna de La Cruz (las tres próximas entre sí), y en el grupo II quedan las restantes lagunas permanentes, es decir la laguna y el lagunillo de las Cardenillas, la laguna de la Parra y la laguna Llana. El grupo I se encuentra situado en una cota de altura algo superior a la del grupo II y también difieren en cuanto a la

disposición del sustrato impermeable (margas de Chera del Cenomanense), que en el caso del grupo II afloran en la superficie de al menos una de las mitades de cada laguna (Santisteban, 1994). Las características limnológicas más relevantes de estas lagunas (en cuanto a mineralización, estratificación térmica, nutrientes, etc.) se describen a continuación. Los datos que aparecen en este apartado se obtuvieron como se describe en el capítulo anterior.

MINERALIZACIÓN DE LAS AGUAS

La mineralización de las aguas de las tres lagunas del grupo I es ligeramente superior a la del grupo II, con la excepción del lagunillo de las Cardenillas. Los valores de conductividad medios de las primeras oscilan entre 455 y 525 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, correspondiendo éste último valor a la laguna del Tejo. La conductividad media de las aguas del grupo II muestra valores de 350-400 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, con la excepción del lagunillo de las Cardenillas que presenta conductividades de 1300 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. En todas las lagunas se apreció un aumento de conductividad en las aguas del fondo, puesto que se trata de lagos de disolución. El caso más espectacular lo constituye la laguna de La Cruz, donde se superan los 2000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, causado principalmente por la acumulación de hierro soluble (véase Capítulo 4, apartado 4.2.2.9), bicarbonato, fosfato, silicato, etc.

Teniendo en cuenta que estamos tratando lagos de disolución, la composición iónica de sus aguas refleja la composición química de las rocas que forman el sustrato sobre el que se asientan, así como la concentración de los iones está estrechamente relacionada con los coeficientes de disolución de los minerales. De este modo y como cabe esperar, la presencia de las dolomías en la zona de Cañada del Hoyo causa la existencia de un claro predominio del ión bicarbonato en todas ellas, con porcentajes que varían entre el 91.4% (lagunillo del Tejo) y el 96% (laguna de La Cruz) en las lagunas del grupo I y entre el 91.2% (laguna Llana) y el 95.2% (laguna de las Cardenillas) entre las del grupo II.

Los cloruros se mantienen casi constantes en todas ellas en cuanto a proporción relativa, variando entre el 3.1 y el 3.9 %. En cambio, el sulfato muestra una mayor variación, pasando de representar el 0.6% en la laguna de La Cruz al 5.5% en el lagunillo del Tejo. Entre las lagunas del grupo II, encontramos valores del 1.5% en el lagunillo de las Cardenillas y del 4.9% en la laguna Llana.

En cuanto a las concentraciones absolutas de los aniones, se observó que los valores medios de alcalinidad oscilaban entre mínimos de 4.55 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$ y máximos de 23 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$ (véase sección de Apéndices). Este máximo corresponde al lagunillo de las Cardenillas, el cual

constituye, como hemos visto por sus elevados valores de conductividad, un caso especial entre estas lagunas debido a su elevada mineralización en relación a sus vecinas. A parte de este máximo, el lagunillo del Tejo mostró el valor más elevado con $8.2 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. El resto de las lagunas se encuentran entre valores de 5 y $6 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$.

Tabla 3.3. Composición aniónica media (y desviación típica) de las aguas de las lagunas de la margen derecha del río Guadazaón. Las medias corresponden a los muestreos de agosto de 1987, mayo y octubre de 1992 (datos de 1992 cedidos por J. Armengol-Díaz), y han sido integradas en profundidad (el monimolimnion de la laguna de La Cruz no ha sido incluido en las medias).

Table 3.3. Mean anionic composition (and standard deviation) of the water from the lakes on the right-side of Guadazaón river. The averages correspond to samplings performed in August 1987, May and October 1992 (1992 data from Armengol-Díaz) and they have been integrated in depth (monimolimnion of Lake La Cruz has been excluded from calculations).

LAGUNA	Alcalinidad $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$		Cloruro $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$		Sulfato $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$	
	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.
Laguna de las Cardenillas	5.17	0.61	0.18	0.05	0.12	0.02
Lagunillo de las Cardenillas	19.77	3.17	0.69	0.19	0.31	0.13
Laguna de la Parra	5.17	0.57	0.21	0.01	0.13	0.03
Laguna Llana	4.48	0.78	0.19	0.04	0.24	0.13
Laguna del Tejo	6.84	0.70	0.26	0.03	0.10	0.01
Lagunillo del Tejo	8.15	0.35	0.28	0.07	0.49	0.05
Laguna de La Cruz	5.10	0.80	0.26	0.05	0.04	0.01

Respecto al sulfato, en el lagunillo del Tejo se dan las concentraciones medias más elevadas con $0.49 \pm 0.05 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Las demás lagunas varían entre mínimos de $0.04 \pm 0.01 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ (correspondiente a la laguna de La Cruz) y los $0.31 \pm 0.13 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ medidos en el lagunillo del Tejo. Respecto a los cloruros, el lagunillo de las Cardenillas constituye un máximo con $0.69 \pm 0.19 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Las restantes lagunas se mantienen con valores entre 0.2 y $0.3 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$.

Por lo que respecta a los cationes, el magnesio, procedente de la disolución de las dolomías, rocas calcáreas con gran contenido en magnesio, es el cation mayoritario en todas las lagunas de esta zona. En la laguna de La Cruz, el Mg^{2+} es el catión predominante en el mixolimnion como acabamos de comentar. Sin embargo, se observa un cambio en el monimolimnion de esta laguna, pasando a ser el calcio en catión predominante. Este aumento de la concentración de Ca^{2+} en profundidad será abordado con detalle en el apartado 4.2.4.8 y el capítulo 5, dedicado al fenómeno de precipitación del carbonato cálcico en esta laguna.

La laguna que muestra una mayor concentración de magnesio es el lagunillo de las Cardenillas (tabla 3.4), con valores medios de 6.8 mM, seguida del lagunillo del Tejo, el cual presentó valores medios muy cercanos a 4 mM. La concentración mínima la posee la laguna de la Parra con 1.86 mM.

El contenido medio en calcio varía menos que el catión anterior entre las lagunas de esta zona, dándose los valores mínimos en el lagunillo del Tejo (0.29 mM) y los máximos en la laguna de la Parra (0.86 mM). De los datos de calcio y magnesio se desprende que la relación molar Ca/Mg es máxima (0.45) en esta laguna (tabla 3.4). Los valores mínimos de esta relación se dieron en los dos lagunillos, el Tejo y el de las Cardenillas, con valores de 0.07.

Tabla 3.4. Composición catiónica media de las aguas de las lagunas de la margen derecha del río Guadazaón. Las razones molares Ca/Mg, Na/K y en equivalentes entre los cationes monovalentes/cationes divalentes se muestran también en la tabla. Las medias corresponden a las muestras tomadas en el perfil vertical en mayo de 1992 (datos facilitados por J. Armengol-Díaz).

Table 3.4. Mean cationic composition of the water from the lakes on the right-side of Guadazaón river. Ca/Mg, Na/K and monovalent/divalent cation molar ratios (the last one in equivalents) are also indicated. The mean values were calculated with data from samples from the vertical profile in May 1992 (data from J. Armengol-Díaz).

LAGUNA	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Ca/Mg	Na/K	$\frac{(Na+K)}{(Ca+Mg)}$
	(mM)						
Laguna de las Cardenillas	0.66	2.06	0.13	0.06	0.31	2.1	0.034
Lagunillo de las Cardenillas	0.46	6.80	0.66	0.31	0.07	2.2	0.067
Laguna de la Parra	0.86	1.86	0.11	0.07	0.45	1.7	0.032
Laguna Llana	0.63	1.99	0.10	0.04	0.31	2.4	0.027
Laguna del Tejo	0.36	2.72	0.18	0.05	0.13	3.4	0.038
Lagunillo del Tejo	0.29	3.98	0.19	0.05	0.07	4.0	0.029
Laguna de La Cruz	0.60	2.67	0.19	0.06	0.22	3.2	0.039

Respecto a los cationes monovalentes, existe un predominio del sodio sobre el potasio. Las razones molares medias Na/K varían entre 1.66 (laguna de la Parra) y 4.03 (lagunillo de las Cardenillas). Las relaciones en equivalentes entre cationes monovalentes/divalentes (tabla 3.4) se mantienen alrededor de valores comprendidos entre 0.03 y 0.04. La única excepción la constituye el lagunillo de las Cardenillas donde se obtuvo un valor de 0.07. Esto es debido a la mayor concentración tanto de sodio como de potasio (0.66 y 0.31 mM respectivamente), si se compara con la del resto de las lagunas, donde las concentraciones se mantienen muy constantes, no sobrepasando los 0.19 mmol·l⁻¹ de Na⁺ y los 0.07 mmol·l⁻¹ de K⁺.

PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS Y ESTRATIFICACIÓN DE LAS AGUAS

Las figuras 3.3, 3.4 y 3.5 muestran la distribución vertical de algunos parámetros físico-químicos en dos momentos diferentes (verano y otoño) del ciclo anual de estas lagunas. Entre las lagunas del grupo I, la laguna del Tejo y el lagunillo del Tejo, presentan un régimen térmico monomítico con un período de estratificación estival seguido de uno de mezcla completa de la columna de agua en otoño-invierno. La laguna de La Cruz exhibe una meromixis causada por la acumulación biogénica, principalmente, de hierro soluble en sus aguas más profundas. Esta particularidad de la Laguna de La Cruz será estudiada con detalle en el capítulo siguiente, dedicado exclusivamente a esta laguna.

En la figura 3.3 se observa como la laguna del Tejo presenta, durante el período de estratificación estival, un perfil de oxígeno del tipo heterogrado positivo (Wetzel, 1981), caracterizado por la presencia de un pico de oxígeno a nivel del metalimnion, con concentraciones de O_2 máximas de $12.2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ y porcentajes de saturación del 138 % (valores de junio de 1987), y con concentraciones en el epilimnion de $9 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. El consumo de oxígeno en el hipolimnion produce una reducción clinograda típica al aumentar la profundidad, produciéndose la extinción de O_2 a los 26 m de profundidad. Por su parte, el lagunillo del Tejo mostraba un perfil de oxígeno heterogrado doble. En esta última laguna, a pesar de presentar gran abundancia de macrófitos subacuáticos (principalmente de los géneros *Potamogeton* y *Myriophyllum*; Cirujano, 1995), siempre se registraron las concentraciones de oxígeno superficiales más bajas. En cuanto a la laguna de La Cruz, se observó la existencia de una curva de oxígeno heterograda positiva durante los meses estivales, con un máximo metalimnético de oxígeno en el que las aguas estaban por encima de la saturación de oxígeno (140 % y $14 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). Por el contrario, durante el período invernal, el perfil de oxígeno era simplemente clinogrado, puesto que al tratarse de un lago meromítico, la anoxia monimolimnética persiste durante todo el año. Las concentraciones del mixolimnion en esta época se mantenían constantes y eran de alrededor de $7 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$.

En estas tres lagunas se observó la presencia de termoclinas (figura 3.3) durante la estación cálida, aunque los gradientes eran muy diferentes entre ellas. Mientras que en la laguna del Tejo se establecían gradientes no muy acusados ($1.8 \text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$), en el lagunillo del Tejo eran de $4 \text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$. Por otro lado, en la laguna de La Cruz, se encontraron gradientes de temperatura máximos de $2.5 \text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ entre 6 y 7 m y entre 7 y 8 m en junio de 1987. La formación y destrucción de la termoclina de la laguna de La Cruz serán abordadas en el capítulo siguiente. Las aguas hipolimnéticas de la laguna del Tejo, presentaban bajas temperaturas ($5.1 \text{ }^\circ\text{C}$) y no se observó inversión térmica como en el caso de la laguna de La Cruz, cuyas aguas

monimolimnéticas se encuentran alrededor de medio grado centígrado por encima de las inmediatamente superiores. En cambio, en el lagunillo del Tejo, las aguas hipolimnéticas estaban mucho más calientes que en las dos lagunas anteriores, con valores de 14 °C cerca del fondo. Las diferencias de temperatura entre el epilimnion superficial y el fondo de la laguna eran de 15.8, 12.2 y 14.3 °C en la laguna del Tejo (junio 1987), el lagunillo del Tejo (agosto 1987) y la laguna de La Cruz (junio 1987) respectivamente.

Todas las lagunas del grupo II muestran también un régimen térmico monomítico, teniendo lugar la mezcla completa de sus aguas durante el invierno. En lo referente a la distribución de la temperatura (figuras 3.4 y 3.5), se observó en agosto de 1987 la presencia de termoclinas en las lagunas más profundas (la laguna de la Parra y la de las Cardenillas) y en el lagunillo de las Cardenillas, con gradientes máximos de temperatura de 3.2, 3.9 y 3.5 °C.m⁻¹ entre los 8 y 9 m, los 7 y 8 m y los 4.5 y 5.5 m respectivamente. Las diferencias de temperatura entre las aguas superficiales y las profundas eran de 15.7 y 15.5 °C en las dos primeras y únicamente de 6.7 °C en la última. La laguna Llana apenas mostró gradiente de temperatura, habiendo únicamente 3.1 °C de diferencia entre las aguas superficiales y las profundas.

Las aguas superficiales de las lagunas del grupo II se encontraban sobresaturadas de oxígeno durante el verano de 1987, con porcentajes de saturación del 107-109 % e incluso del 166 % en la laguna de la Parra. El lagunillo de las Cardenillas fue la única excepción, pues presentaba valores cercanos al 90 % de saturación de oxígeno. Las condiciones de estabilidad y la elevada transparencia de las aguas en estas lagunas, propicia, como hemos visto en las lagunas del grupo I, la formación de máximos metalimnéticos de oxígeno en dos de las lagunas del grupo II durante los períodos cálidos (la laguna de la Parra y la laguna de las Cardenillas), presentando por tanto perfiles de oxígeno heterogrados positivos (figura 3.4). Las otras dos lagunas mostraban curvas de oxígeno atípicas y difíciles de enmarcar dentro de las definidas en la bibliografía. En la laguna de la Parra se midieron dos máximos de oxígeno en agosto de 1987, uno de ellos localizado a 9 m con valores de 15.1 mg.l⁻¹ y el otro a 12 m de profundidad, donde se alcanzaron 14.8 mg.l⁻¹ (figura 3.4). A partir de esta profundidad, la concentración de oxígeno disminuye rápidamente hasta alcanzar 0.2 mg.l⁻¹ a 13.75 m. Sin embargo, se detectó un ligero aumento en la concentración de oxígeno a 14 m (1.2 mg.l⁻¹) para extinguirse finalmente a 14.5 m. En la laguna de las Cardenillas también se detectó en estas mismas fechas un máximo de 11.1 mg.l⁻¹ de oxígeno a 6.5 m.

En este mismo período, en la laguna Llana se midieron más de 12 mgO₂.l⁻¹ en superficie y un máximo de 13.7 mgO₂.l⁻¹ a 2.25 m (figura 3.5). La presencia de gran cantidad de fanerógamas subacuáticas, así como de charáceas recubriendo el fondo de la laguna podrían ser

las responsables de estas concentraciones tan elevadas. En el lagunillo de las Cardenillas no se midió ningún máximo representativo de oxígeno, dándose un descenso de la concentración de oxígeno hasta $0.5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ a 5 m, que luego se tradujo en un aumento progresivo hasta alcanzar $1.8 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en el fondo. Esta fue la única particularidad encontrada en esta laguna respecto al oxígeno.

En octubre de 1992, las lagunas más profundas de este grupo II (laguna de la Parra y de las Cardenillas) permanecían estratificadas todavía, mientras que en las más someras (lagunillo de las Cardenillas y laguna Llana) había tenido lugar la mezcla otoñal, y ofrecían una distribución homogénea en el perfil vertical de todos sus parámetros físico-químicos. En esta época, la laguna de la Parra presentaba una termoclina que ya había comenzado a erosionarse por la parte superior y se localizaba más profundamente (por debajo de los 10 m), y aunque todavía presentaba un pico de oxígeno metalimnético, éste se había reducido considerablemente ($10 \text{ mgO}_2\cdot\text{l}^{-1}$). Del mismo modo, en la laguna de las Cardenillas, la termoclina estaba todavía localizada alrededor de los 8 m de profundidad; sin embargo, el máximo metalimnético de O_2 había desaparecido, presentando un perfil clinogrado, con concentraciones de oxígeno ligeramente superiores a $7 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en todo el epilimnion. En el metalimnion, el oxígeno disminuyó rápidamente, posiblemente como consecuencia de un aumento de la descomposición en esta zona tras la inestabilización otoñal, y se extinguió finalmente a 9 m.

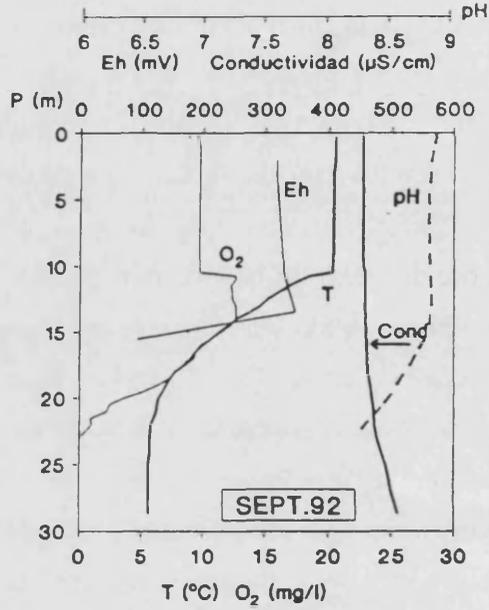
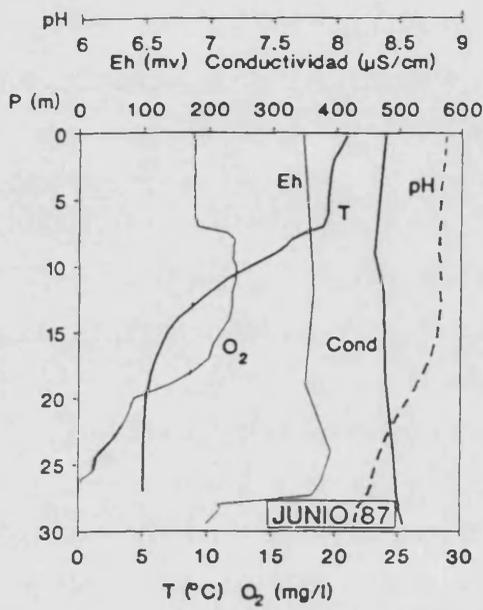
En cuanto al potencial de oxidación-reducción, Eh, (figuras 3.3-3.5), éste presentaba valores en las aguas superficiales de todas las lagunas que oscilan entre 300 y 350 mV durante el período de estratificación de 1987. En aquellas lagunas en las que se desarrollaban las oxiclina (figuras 3.3 y 3.4), los valores de potencial de oxidación-reducción mostraban grandes diferencias entre las aguas epi e hipolimnéticas, estableciéndose una acusada redoxclina con gradientes máximos de 159 y 200 $\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$ en la laguna de la Parra y la de las Cardenillas, y en ningún caso se alcanzaron valores negativos en los hipolimnia de estas lagunas. En ambas lagunas, la redoxclina se establece inmediatamente por debajo de la profundidad de extinción del oxígeno (i.e. a 14.5 m en la laguna de la Parra y a 10.75 m en la laguna de las Cardenillas).

Figura 3.3. (Página siguiente) Distribución vertical de algunos parámetros fisicoquímicos en la laguna y el lagunillo del Tejo (en junio-agosto de 1987 y septiembre-octubre de 1992) y la laguna de La Cruz (en junio y noviembre de 1986).

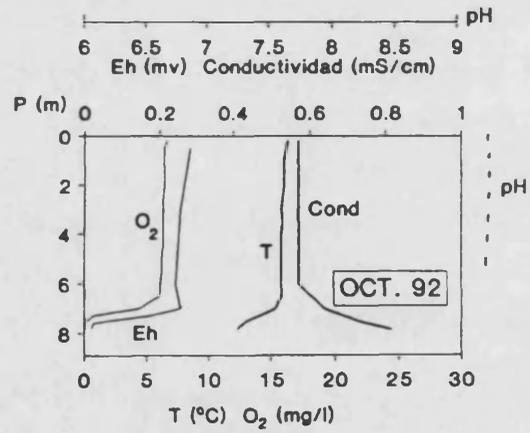
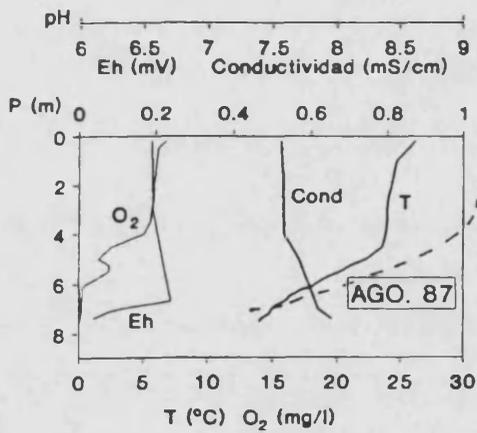
Figure 3.3. (Next page) Vertical distribution of some physicochemical parameters in Lake and Small Lake El Tejo (June-August 1987 and September-October 1992) and Lake La Cruz (June and November 1987).

GRUPO I

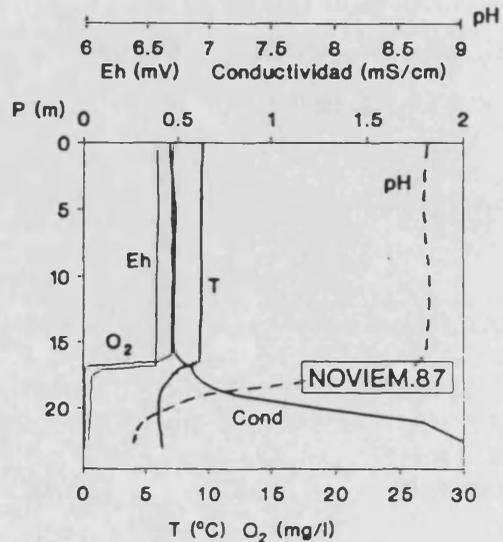
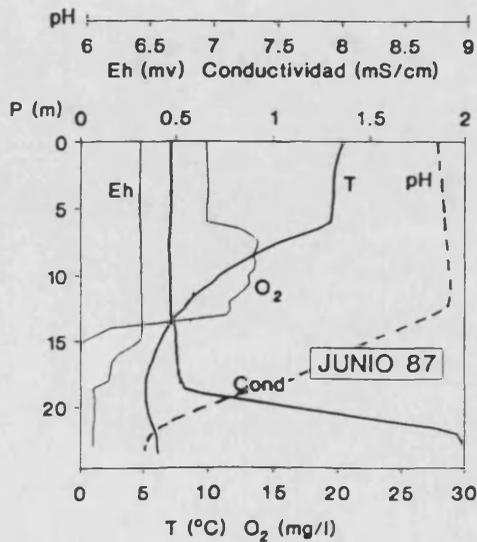
LAGUNA DEL TEJO



LAGUNILLO DEL TEJO

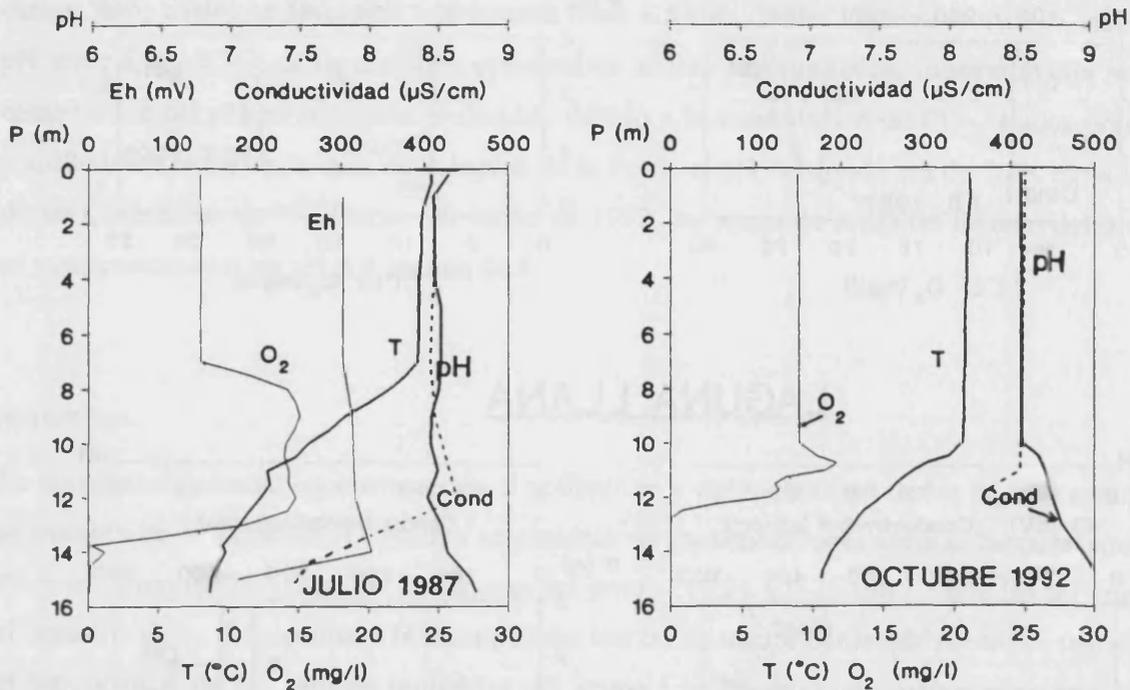


LAGUNA DE LA CRUZ



GRUPO II

LAGUNA DE LA PARRA



LAGUNA DE LAS CARDENILLAS

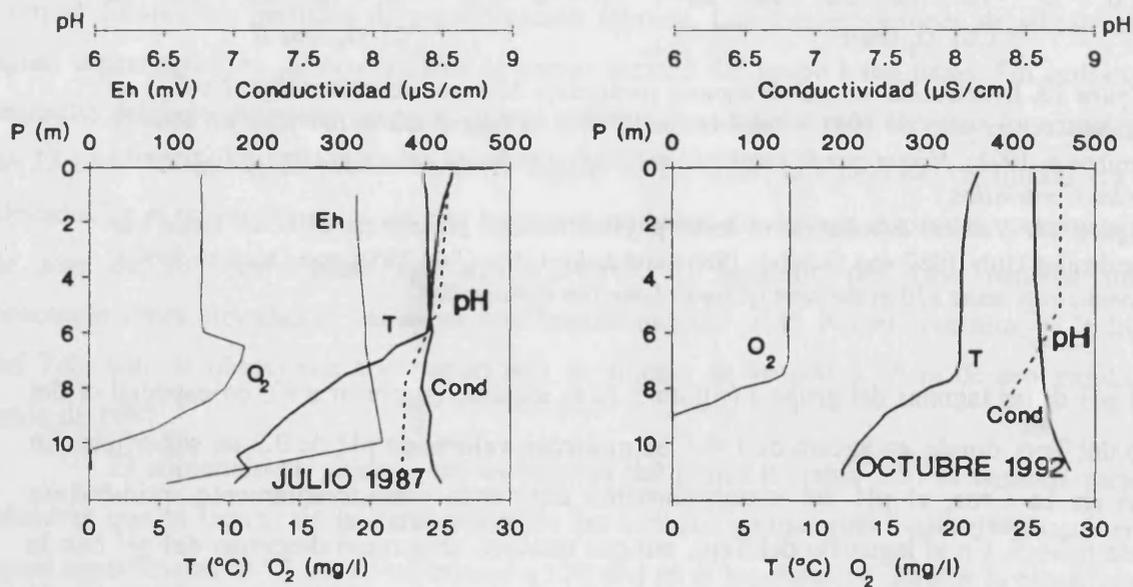
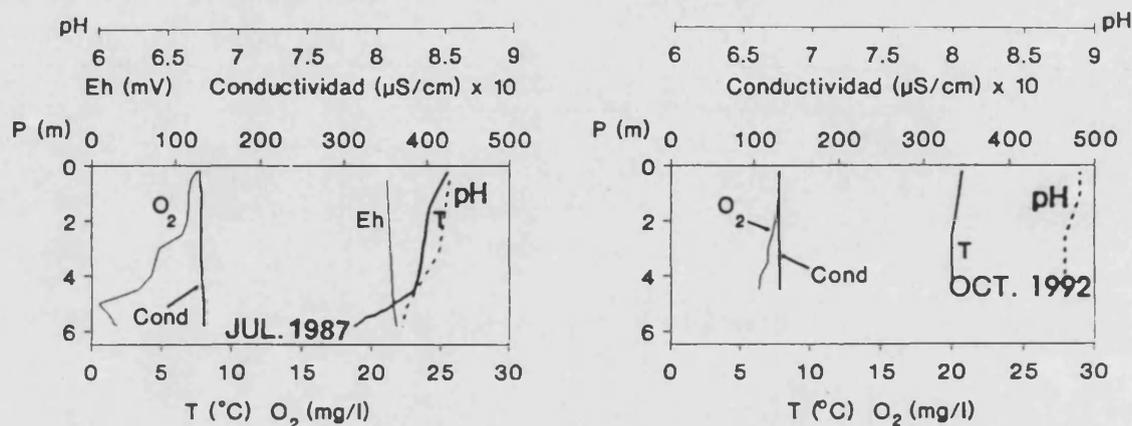


Figura 3.4. Distribución vertical de algunos parámetros fisicoquímicos en la laguna de la Parra y la laguna de las Cardenillas (en julio de 1987 y octubre de 1992).

Figure 3.4. Vertical distribution of some physicochemical parameters in Lake la Parra and Lake Las Cardenillas (July 1987 and October 1992).

GRUPO II LAGUNILLO DE LAS CARDENILLAS



LAGUNA LLANA

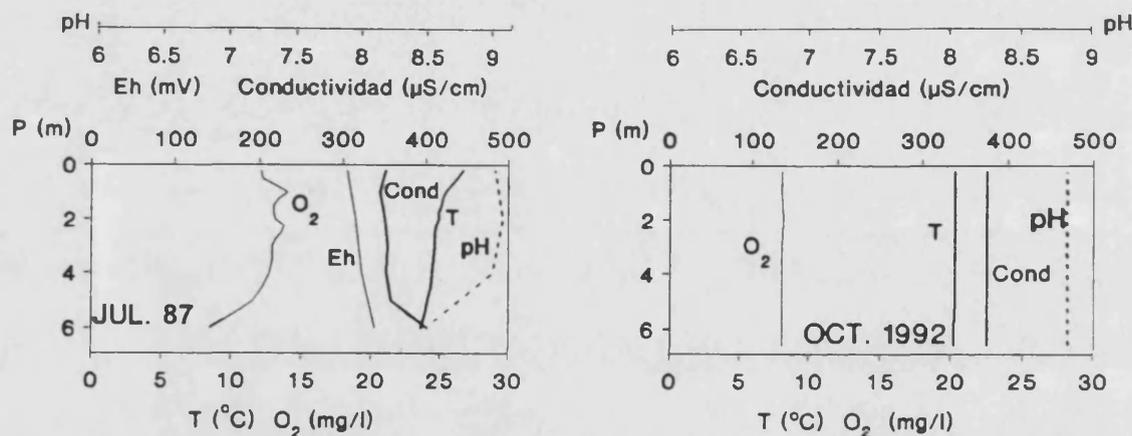


Figura 3.5. Distribución vertical de algunos parámetros fisicoquímicos en el lagunillo de Las Cardenillas (en julio de 1987 y octubre de 1986) y la laguna Llana (en julio de 1986 y octubre de 1992). *Nótese que la escala de la Conductividad es x10 en el caso del lagunillo de las Cardenillas.*

Figure 3.5. Vertical distribution of some physicochemical parameters in Small Lake Las Cardenillas (July 1987 and October 1986) and Lake Llana (July 1986 and October 1992). *Conductivity scale x10 in the case of Small Lake Las Cardenillas.*

El pH de las lagunas del grupo I (figura 3.3) es alcalino (superior a 8), en especial el del lagunillo del Tejo, donde, en agosto de 1987, se midieron valores de pH de 9.3 en superficie. En la laguna de La Cruz, el pH del monimolimnion desciende considerablemente, midiéndose valores de 6.3-6.5. En el lagunillo del Tejo, aunque también se apreció descenso del pH con la profundidad, éste no fue tan acusado (7.2 en el fondo). Es de destacar la escasa variación del pH en profundidad en la laguna del Tejo durante el mes de junio de 1987 la cual fue sólo de unas décimas, midiéndose un pH de 8.12 a 30 m. A finales de septiembre de 1992 únicamente había media unidad de pH entre la superficie y el fondo.

En las lagunas del grupo II (figuras 3.4 y 3.5) el pH de las aguas epilimnéticas es también alcalino, siempre por encima de 8. El caso más extremo lo constituye la laguna Llana, en la que, en agosto de 1987, se midieron valores de 9.1 unidades de pH hasta los 4 m de profundidad, por debajo de la cual éste descendió ligeramente hasta 8.5. Las demás lagunas mostraron valores de pH entre 8.5 y 8.7. Las lagunas que presentaban anoxia hipolimnética, mostraron una acusada disminución del pH en sus aguas profundas, debido a la acumulación de CO₂, ácidos orgánicos y sulfhídrico, entre otros. Así, en la laguna de la Parra, el pH del fondo era de 7.5 y en la laguna de las Cardenillas de 7.6. Durante el otoño de 1992, las aguas de todas las lagunas del grupo II se mantuvieron con un pH por encima de 8.

NUTRIENTES

La composición media en nutrientes en el epilimnion y el hipolimnion de las lagunas estudiadas se muestra en la tabla 3.5. El fosfato se presenta en concentraciones medias bastante similares entre las aguas epilimnéticas de las lagunas del grupo I (0.21 y 0.25 μM). Entre las del grupo II, el lagunillo de las Cardenillas y la laguna Llana son las de menor contenido medio en fosfato. En el hipolimnion de las lagunas profundas del grupo I se observó una mayor concentración de fosfato, no siendo así en el lagunillo del Tejo, ni en el hipolimnion de las restantes lagunas.

El silicato es un nutriente que muestra grandes variaciones principalmente en el perfil vertical durante los periodos de estratificación térmica. Las concentraciones de silicato de las aguas superficiales en las dos lagunas de mayor tamaño del grupo I son bajas. Sin embargo, el lagunillo del Tejo mostraba concentraciones epilimnéticas mucho más elevadas (con una media de 33 μM). En las aguas profundas de la laguna de La Cruz, el contenido en silicato era muy elevado. En el monimolimnion de esta laguna se midieron en algunas ocasiones concentraciones de más de 500 μM (véase apartado 3.2.4.10). El lagunillo del Tejo también mostró concentraciones elevadas en las aguas hipolimnéticas (175 μM). Por el contrario, en la laguna del Tejo sólo se obtuvieron concentraciones de silicato de 16 μM a 26 m de profundidad en junio de 1987.

El contenido en silicatos en las lagunas del grupo II (tabla 3.5) es también variable. Mientras que la laguna de la Parra mostraba las concentraciones más bajas de silicato en las aguas superficiales (0.12 μM) y superiores a 130 μM en el hipolimnion durante la estratificación estival de 1987, el lagunillo de las Cardenillas presentaba las concentraciones más elevadas en este periodo, con 135 μM en superficie y 325 μM en el fondo. En el epilimnion de la laguna de las Cardenillas se midieron concentraciones de silicato de alrededor de 1 μM , y de 32 μM en las

aguas cercanas al sedimento. La laguna Llana presentaba 31 y 69 μM en la superficie y en el fondo respectivamente.

Las aguas de la zona donde se ubican estas lagunas, se caracterizan en general por su escasez en compuestos nitrogenados. Así, las concentraciones medias de nitrato en el epilimnion de las lagunas (tabla 3.5) varían entre los valores indetectables presentados por el lagunillo del Tejo y el lagunillo de las Cardenillas y los máximos de 10.8 μM que poseía la laguna de la Parra. El nitrito es también escaso en estas aguas, superando en raras ocasiones la concentración de 0.1 μM (Lagunillos del Tejo y de las Cardenillas). Generalmente, las concentraciones medias estaban alrededor de 0.05 μM .

Tabla 3.5. Composición media en nutrientes de las aguas de las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo. En la tabla se presenta los valores medios (M) entre tres muestreos estacionales, así como la desviación típica (D.T.).

Table 3.5. Nutrient composition of the water in Cañada del Hoyo lakes. The table shows the mean values (M) of three seasonal samplings and the standard deviation (D.T.).

LAGUNA	FOSFATO μM		SILICATO μM		NITRATO μM		NITRITO μM		AMONIO μM	
	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.
Epilimnion										
<i>Grupo I</i>										
Tejo	0.21	0.24	1.06	0.51	1.60	0.18	0.07	0.01	41.8	15.8
Lag. Tejo	0.24	0.13	33.05	2.76	0.00	0.00	0.11	0.04	39.9	6.7
La Cruz	0.25	0.04	2.75	2.32	4.03	3.50	0.06	0.04	47.2	29.7
<i>Grupo II</i>										
Cardenillas	0.22	0.27	0.84	0.48	0.26	0.14	0.04	0.04	13.3	11.2
Lag. Card.	0.16	0.17	109.47	71.15	0.00	0.00	0.06	0.06	36.4	46.0
Parra	0.22	0.21	20.63	33.24	10.75	5.30	0.04	0.04	35.9	41.7
Llana	0.12	0.11	14.17	14.27	0.33	0.15	0.03	0.01	38.8	38.0
Hipolimnion										
<i>Grupo I</i>										
Tejo	0.36	0.16	11.35	4.45	0.63	0.39	0.12	---	50.3	---
Lag. Tejo	0.16	---	47.60	---	0.00	---	0.11	0.03	25.6	12.4
La Cruz*	0.18	0.12	22.16	10.39	1.00	0.52	0.10	0.04	123.8	25.1
<i>Grupo II</i>										
Cardenillas	0.13	0.02	15.45	12.66	1.64	---	0.11	0.16	50.3	17.5
Lag. Card.	0.13	0.18	232.20	131.24	0.00	---	0.08	0.11	90.1	---
Parra	0.07	0.08	101.50	17.68	9.36	---	0.06	---	134.6	47.2
Llana	0.06	0.08	34.95	48.15	0.34	---	0.02	0.02	32.8	31.2

*: El monimolimnion de la laguna de la Cruz no ha sido incluido/Monimolimnion of Lake La Cruz excluded.

Las concentraciones de amonio (tabla 3.5) son más elevadas que las de las formas nitrogenadas más oxidadas, y además se aprecian en algunos casos grandes diferencias entre los

valores de las aguas epilimnéticas y las del hipolimnion. Destaca la laguna de la Parra donde se alcanzó un valor medio de 134.6 μM en las aguas del hipolimnion, frente a la concentración media epilimnética de 35.9 μM .

TRANSPARENCIA DEL AGUA Y PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS (CLOROFILA A Y BACTERIOCLOROFILAS)

Todas las lagunas se caracterizan, en general, por poseer aguas con una elevada transparencia. Los valores más elevados de la profundidad de visión del disco de Secchi en la laguna del Tejo fueron superiores a 10 m. Tanto la laguna Llana como el lagunillo del Tejo, son también de aguas muy transparentes, de forma que en algunas épocas del año la luz llega hasta el fondo. Además, se ha podido apreciar una variación estacional de la transparencia del agua, siendo generalmente más transparentes durante los meses más cálidos que en otoño. Así, en mayo el lagunillo de las Cardenillas mostró un Secchi de 3.3 m frente a los escasos 1.75 m que se midieron en octubre. Únicamente, la laguna de las Cardenillas mostró una transparencia prácticamente constante en las diferentes estaciones, con un valor medio de 3.3 ± 0.3 m.

La figura 3.6 muestra unos perfiles de extinción de la luz en las lagunas más profundas (laguna y lagunillo del Tejo, laguna de La Cruz, laguna de las Cardenillas y laguna de La Parra). Se observa que la laguna que presenta una mayor penetración luminosa es la del Tejo, donde a 13 m de profundidad se media el 10 % de la luz incidente en superficie y a los 19.5 m de profundidad se registró el 1 %. El coeficiente de extinción de la luz hasta los 19.5 m fue, por tanto, el más bajo obtenido, siendo $\eta_{1\%}$ de 0.25 m^{-1} . A partir de esta profundidad hasta la completa extinción de la luz, el coeficiente (η_{resto}) aumentó a 1.3 m^{-1} , el cual es también el más bajo de entre las demás lagunas para este intervalo de profundidad. La laguna de La Cruz y La Parra mostraron semejantes valores del coeficiente de extinción de la luz hasta el 1 % ($\eta_{1\%} = 0.33$ y 0.34 m^{-1} respectivamente).

Figura 3.6. (Página siguiente) Perfiles de penetración luminosa y concentración de clorofila a (área negra) en la laguna y el lagunillo del Tejo, la laguna de La Cruz, la laguna de las Cardenillas y la laguna de la Parra en un momento del período estival de 1987 (a excepción del lagunillo del Tejo, cuyos datos corresponden a agosto de 1990). También se muestra la profundidad a la que alcanza el 10 y 1 % de intensidad luminosa respecto a la incidente.

Figure 3.6. (Next page) Vertical profiles of light penetration and chlorophyll a concentration (black area) in Lake and Small Lake El Tejo, Lake La Cruz, Lake Las Cardenillas and Lake La Parra in summer 1987 (data of Small Lake El Tejo correspond to August 1990). 10% and 1% of incident light depths are also shown.

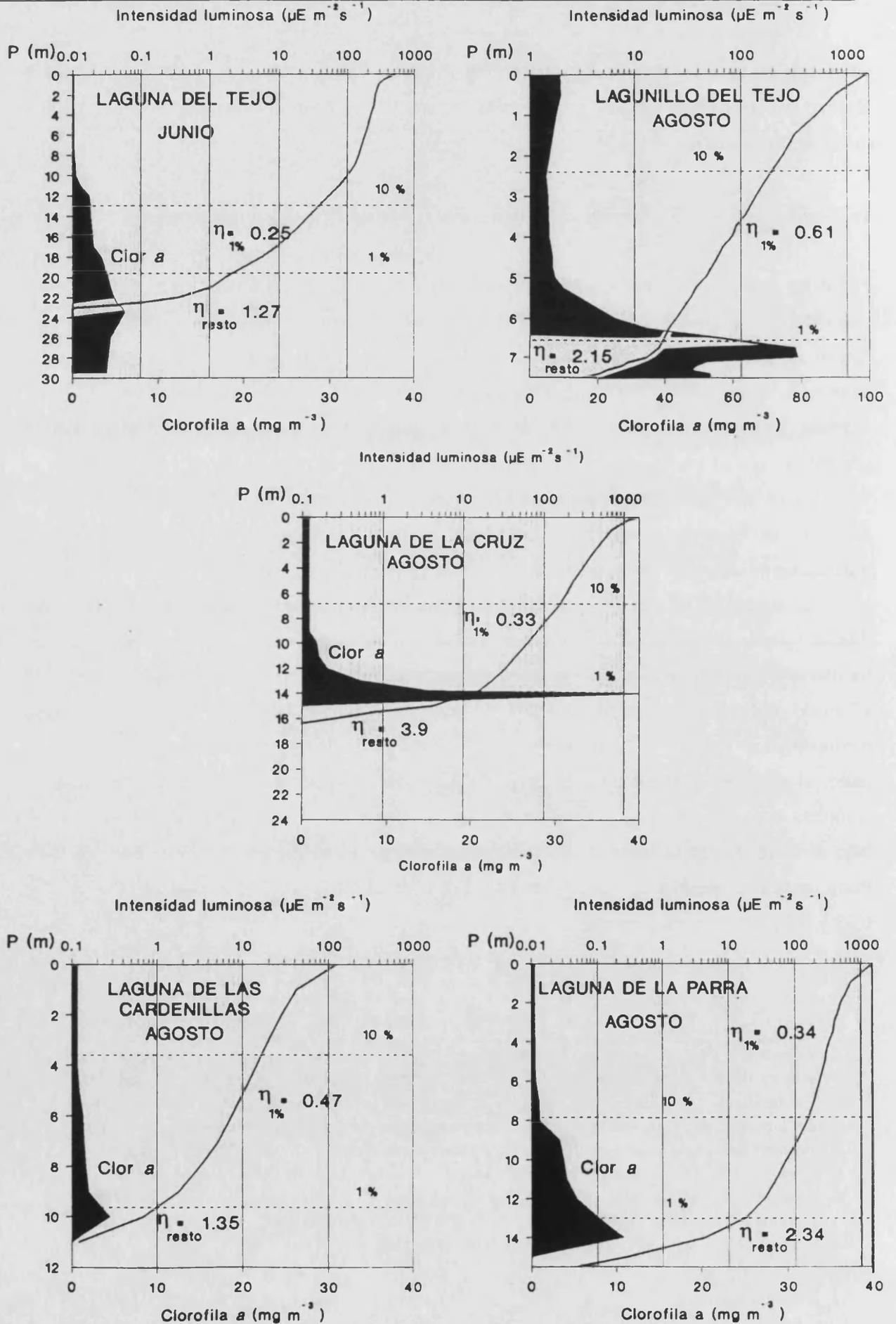


Tabla 3.6. Profundidad del disco de Secchi, contenido en clorofila *a* e índice de Margalef de las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo. Concentración de bacterioclorofila *a* y *d* en el hipolimnion anóxico de aquellas lagunas que lo poseen. Datos de agosto de 1987 (excepto para la laguna del Tejo que corresponden a junio de 1987).

Table 3.6. Secchi depth, chlorophyll *a* content and Margalef Index in Cañada del Hoyo lakes. Bacteriochlorophyll *a* and *d* concentrations in the hypolimnion of the lakes with these pigments. Data from August 1987 (data in Lake El Tejo correspond to June 1987).

LAGUNA Prof. (m)	SECCHI m	CLOR <i>a</i> mg·m ⁻³	ÍNDICE MARGALEF 433/665	BCLOR <i>a</i> mg·m ⁻³	BCLOR <i>d</i> mg·m ⁻³
Laguna Cardenillas	3.4				
1.5		0.70	5.62	0.0	0.0
6.5		1.66	4.13	0.0	0.0
10		4.59	3.92	0.5	0.0
11		0.00	----	0.9	8.0
Lg° Cardenillas	5.2				
0.5		3.53	3.06	0.0	0.0
3		6.34	4.88	0.0	0.0
5		6.69	2.76	0.0	0.0
6		20.77	2.32	0.0	0.0
Laguna Parra	2.5				
1		0.41	6.10	0.0	0.0
7		0.94	5.09	0.0	0.0
9		3.39	3.28	0.0	0.0
12		5.40	4.02	0.0	0.0
14		10.98	13.67	0.6	0.0
15		0.0	----	6.6	10.0
Laguna Llana	5				
0.5		4.67	2.99	0.0	0.0
2		5.48	2.81	0.0	0.0
4		6.57	2.61	0.0	0.0
Laguna Tejo	11.1				
0.5		0.12	2.49	0.0	0.0
9		0.37	2.36	0.0	0.0
12		2.03	2.84	0.0	0.0
18.5		3.42	2.49	0.0	0.0
23.5		6.15	----	4.0	----
29.5		4.05	----	2.0	----
Lg° del Tejo	5				
0.5		3.5	3.1	0.0	0.0
3		6.3	4.9	0.0	0.0
5		6.7	2.8	0.0	0.0
6		20.8	2.3	---	---
Laguna La Cruz	10.2				
0		0.82	4.26	0.0	0.0
5		0.83	4.85	0.0	0.0
10		1.79	3.91	0.0	0.0
13		6.90	3.25	0.0	0.0
14		46.40	1.10	2.0	0.0
15		0.0	----	26.6	92.2
20		0.0	----	7.8	40.4

El 10 % de la luz incidente llegaba hasta los 7 m en la primera laguna y hasta los 8 m en la segunda. En ambas lagunas se observa un η_{resto} bastante elevado, sobre todo en la laguna de La Cruz; en ambos casos coincide con máximos metalimnéticos de clorofila *a*. El lagunillo del Tejo mostró la menor penetración de la luz ($\eta_{1\%} = 0.61 \text{ m}^{-1}$) puesto que las concentraciones de clorofila *a* superficiales fueron más elevadas que en las otras lagunas (figura 3.6). En esta laguna, el máximo metalimnético de clorofila *a* presente causó un alto coeficiente de extinción entre la profundidad a la que llega el 1% de la luz incidente y la profundidad a la que se extingue por completo la luz ($\eta_{\text{resto}} = 2.2 \text{ m}^{-1}$).

Por lo que respecta a la concentración de clorofila *a* (tabla 3.6), ésta es muy baja en el epilimnion de la laguna de las Cardenillas y de la Parra, en las que la concentración de clorofila *a* en agosto fue de 0.4-3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Sin embargo, la concentración de pigmentos aumenta en las aguas próximas a la interfase óxico-anóxica, alcanzándose alrededor de 10 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ de clorofila *a*. Estos máximos de clorofila coinciden con los picos de oxígeno comentados anteriormente. Por otra parte, durante el período de estratificación, en el hipolimnion de estas dos lagunas se detectaron pigmentos fotosintéticos procedentes de bacterias púrpuras del azufre (1 y 7 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ de bacterioclorofila *a*), así como en la laguna y el lagunillo del Tejo. En la laguna de La Cruz las bacterias fotosintéticas se encuentran presentes en las capas anóxicas continuamente, y el estudio detallado de éstas se ha tratado en el Capítulo 7 de esta tesis.

3.3.2. El sistema sulfatado: El humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes

PARÁMETROS MORFOMÉTRICOS

Las dolinas son el prototipo de la forma de absorción del carst, de tal modo que un carst típico no puede dejar de tener dolinas (Llopis, 1970). Como se vió en el apartado 2.1 (descripción de la zona de estudio) en esta zona existen un elevado número de dolinas, de las cuales en este trabajo se han estudiado 13 masas de agua contenidas en esas cubeta en la zona de Arcas-Ballesteros y 3 en la de Fuentes. Las características morfométricas principales de estas lagunas se resumen en la tabla 3.7.

Según Llopis (1970), cuando la disolución en las dolinas se realiza por igual a lo largo de todas las diaclasas concurrentes, la forma es perfectamente circular e isótropa, en la cual la

relación de diámetros es de aproximadamente 1:1. Este es el caso de la mayoría de las lagunas de la zona estudiada.

Tabla 3.7. Algunas características morfométricas de las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros y de la zona de Fuentes. La mayoría de las dolinas presentan una única cubeta con la excepción de algunas de ellas que presentan dos.

Table 3.7. Some morphometrical features of the lakes from Arcas-Ballesteros and Fuentes areas. Most of them have only one basin except some of them which have two.

LAGUNA Nombre	Abreviat.	Área m ²	Perímetro m	Ø máx m	Ø mín m	Z máx ^a m	Zr	
Arcas-1	A-1	389	74	23	22	9	39	
Arcas-2	Cubeta 1	A-2-1	1581	146	46	44	14.3	31
	Cubeta 2	A-2-2	629	97	29	28	4	14
Arcas-3	Cubeta 1	A-3-1	1134	119	41	38	7.7	19
Arcas-3	Cubeta 2	A-3-2	1590	149	48	45	6.7	14
Arcas-4	Cubeta 1	A-4-1	257	60	20	17	2.5	13
	Cubeta 2	A-4-2	736	99	31	30	0.75	2
Rincón	Rin	1428	140	44	42	5.25	12	
Barraganes-1	Brr-1	1213	147	47	44	12.25	26	
Barraganes-2	Brr-2	284	63	21	17	7.2	34	
Ballesteros-1	Bll-1	141	44	15	12	3.75	25	
Ballesteros-2	Bll-2	509	85	28	23	2.5	9	
Ballesteros-3	Bll-3	1592	148	47	43	1.5	3	
Ballesteros-4	Bll-4	3351	215	70	61	6	9	
Ballesteros-5	Bll-5	3382	214	69	63	6.5	9	
Ballesteros-6	Bll-6	394	77	27	19	5.5	20	
Fuentes-1	Fu-1	3327	217	74	57	6.5	9	
Fuentes-2	Cubeta 1	Fu-2-1	668	95	31	27	10	32
	Cubeta 2	Fu-2-2	665	102	40	21	-	
Fuentes-3	Fu-3	14711	554	178	105	3	2	
Las Zomas	Z	960	114	37	33	8	22	

^a Profundidad máxima en 1986/Maximum depth in 1986.

Se trata de pequeñas lagunas con superficies que varían entre el mínimo de Ballesteros-1, con sólo 141 m² y el máximo presentado por la laguna Fuentes-3. En cuanto a la profundidad, encontramos lagunas más profundas (como por ejemplo, la laguna Arcas-2, la laguna Barraganes-1, o la laguna Fuentes-2, de 14.3 m, 12.25 m y 10 m, respectivamente), otras con una profundidad máxima de entre 4 y 8 m, donde se encuentran la mayoría de las lagunas y también existen lagunas muy someras como por ejemplo la laguna Arcas-4, Ballesteros-2 y Fuentes-3, de 2-3 m de profundidad, y finalmente la laguna Ballesteros-3 de tan sólo 1.5 m.

En cuanto a su profundidad relativa destacan las lagunas Arcas-1, Ballesteros-1, Barraganes-2, Fuentes-2 y Arcas-2, ya que el elevado valor de este parámetro les confiere una mayor estabilidad a sus aguas, por lo que se verán facilitados los procesos de estratificación térmica durante el período estival, fenómeno, que como observaremos más adelante, es muy común en esta zona.

MINERALIZACIÓN DE LAS AGUAS

La mineralización de las aguas de las lagunas de esta zona es elevada, como lo demuestran los altos valores de conductividad, siendo éstos superiores a los $2000 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ en todos los casos. Puesto que se trata de lagunas de disolución, en la mayoría de ellas se detectó un aumento de la conductividad en las aguas del fondo. Este incremento oscilaba entre 30 y $80 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ con las excepciones de Ar-4 y Bll-4 que mostraron en octubre aumentos de 600 y $210 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ respectivamente.

La tabla 3.8 muestra los valores de conductividad medios de las lagunas, ordenadas de mayor a menor conductividad. En ella puede observarse como la zona de Ballesteros presenta las conductividades más elevadas. En concreto, Bll-2 es la laguna de mayor conductividad ($4842 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), seguida por Bll-3, con valores también superiores a $4000 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, y de Bll-4 y Bll-5. Sin embargo, Bll-6, localizada a escasos metros de las anteriores (véase lámina 2.2, del capítulo Material y Métodos: zona de estudio), mostró sólo $2330 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. La zona de Arcas, con la excepción de Ar-4, que presenta el valor más bajo de conductividad de todas las lagunas estudiadas, posee lagunas con conductividades medias, entre 2785 y $2395 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Brr-1 y Brr-2 mostraron conductividades similares a las anteriores. En la zona de Fuentes, las lagunas Fu-1 y Fu-2 muestran menor conductividad (alrededor de $2100 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$); en cambio, Fu-3 presenta valores ligeramente superiores.

La característica más significativa de las lagunas de este sistema es la elevada concentración de sulfatos presentes en las aguas. Existe una fuerte correlación ($r = 0.98$) entre la concentración de sulfato y la conductividad de las aguas de estas lagunas como puede observarse en la figura 3.8.

Los valores medios de sulfato entre las distintas estaciones del año (octubre-noviembre de 1986 y mayo y octubre de 1992) y entre las distintas profundidades fluctúan entre máximos superiores a los $90 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$, como es el caso de Bll-2 y mínimos de $22 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$, correspondiente a la laguna Fu-2 (véase sección de Apéndices).

Tabla 3.8. Conductividades medias de las lagunas del humedal de Arcas-Ballesteros y de la zona de Fuentes. También se muestra la desviación típica de la media entre distintas épocas del año y en las distintas profundidades. Las lagunas se presentan en orden decreciente de conductividad.

Table 3.8. Mean conductivity of lakes from Arcas-Ballesteros and Fuentes areas. Standard deviation of the mean from different seasons and different depths are also shown. Lakes have been sorteded in decreasing conductivity.

LAGUNA	CONDUCTIVIDAD MEDIA $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$
Ballesteros-2	4842 \pm 675
Ballesteros-3	4358 \pm 1318
Ballesteros-4	3457 \pm 153
Ballesteros-5	3390 \pm 280
Ballesteros-1	2840 \pm 111
Arcas-3 Cubeta 2	2785 \pm 92
Arcas-3 Cubeta 1	2683 \pm 201
Rincón	2577 \pm 166
Arcas-2	2487 \pm 251
Arcas-1	2395 \pm 82
Barraganes-1	2394 \pm 46
Barraganes-2	2383 \pm 76
Fuentes-3	2337 \pm 139
Ballesteros-6	2330 \pm 44
Las Zomas	2235 \pm 35
Fuentes-1	2162 \pm 121
Fuentes-2	2110 \pm 201
Arcas-4	2046 \pm 467

Obviamente, la mayor concentración se obtuvo en la zona de Ballesteros, donde a parte de Bll-2, el contenido en sulfato de las demás lagunas se encuentra entre 30 y 72 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$. En cuanto al porcentaje que representa dicho anión, se observó que en todos los casos era superior al 80 % y en algunos casos superior al 95 %. Destacan Bll-5 y Bll-4 donde el sulfato representa el 97.9 y 97.3 % respectivamente, mientras que el mínimo se encontró en Fu-2 con 82.1 %.

La alcalinidad total, aunque elevada en todas las lagunas (siempre está por encima de 1 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$) varía considerablemente de unas a otras. Los valores se encuentran entre mínimos de 1.3 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en la laguna Bll-5 y máximos de 4.9 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en Fu-2. Como sucedía con el sulfato, Bll-2 mostró la alcalinidad más elevada de su zona (4.21 \pm 0.70 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$). Las lagunas de la zona de Arcas mostraron siempre valores superiores a 4 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$ con la excepción de Ar-3. Los bicarbonatos suponen en estas zonas entre un 1.4 % y un 17.3 % del total de los aniones, con mínimos en Bll-5 y máximos en Fu-2.

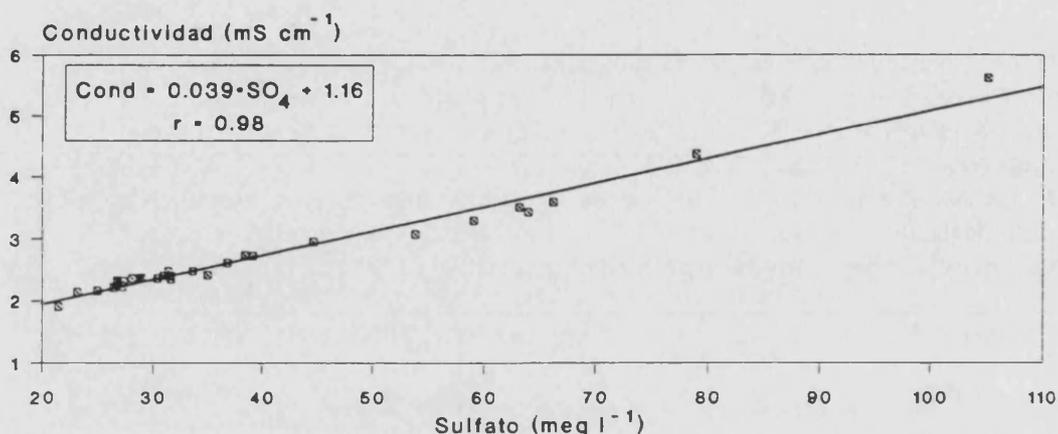


Figura 3.8. Conductividad *versus* concentración de sulfato en las lagunas del humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes.

Figure 3.8. Conductivity *versus* sulphate concentration in Arcas-Ballesteros and Fuentes areas.

Tabla 3.9. Composición aniónica de las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros y de la zona de Fuentes. Las medias y desviaciones típicas corresponden a los muestreos de octubre y noviembre de 1987 y mayo y octubre de 1992 y también han sido promediadas en profundidad. (Datos de 1992 cedidos por J. Armengol-Díaz).

Table 3.9. Anionic composition of the lakes from Arcas-Ballesteros and Fuentes areas. Means and standard deviation correspond to the samplings performed in October-November 1987 and May October 1992 and also depth averaged. (1992 data from J. Armengol-Díaz).

LAGUNA	Alcalinidad meq·l ⁻¹		Cloruro meq·l ⁻¹		Sulfato meq·l ⁻¹	
	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.
Arcas-1	4.55	0.38	0.21	0.04	29.2	4.5
Arcas-2-1	4.00	0.05	0.26	0.03	39.6	0.0
Arcas-3-1	2.54	0.36	0.24	0.02	35.3	3.9
Arcas-4	4.10	1.24	0.18	0.08	29.2	2.5
Rincón	2.25	1.60	0.25	0.01	35.9	0.9
Barraganes-1	3.31	2.34	0.24	0.03	29.5	1.4
Barraganes-2	4.15	0.41	0.24	0.01	31.2	2.4
Ballesteros-1	3.58	0.96	0.93	0.74	41.5	3.1
Ballesteros-2	4.21	0.70	1.55	0.94	92.0	13.1
Ballesteros-3	2.97	2.16	0.99	0.82	71.9	7.9
Ballesteros-4	1.45	0.47	0.59	0.10	62.7	3.6
Ballesteros-5	1.29	0.28	0.48	0.32	58.5	4.7
Ballesteros-6	3.93	0.84	0.32	0.19	29.7	0.7
Fuentes-1	3.90	0.24	0.19	0.03	25.8	0.9
Fuentes-2-1	4.94	0.30	0.21	0.04	22.3	0.9
Fuentes-3 1	4.46	0.42	0.25	0.04	27.3	0.9
Las Zomas	5.20	0.30	0.24	0.00	26.4	--

En cuanto al tercer componente de la mineralización de las aguas, el cloruro, las lagunas de esta zona, del mismo modo que sucedía en la zona de Cañada del Hoyo, muestran bajas concentraciones. Bll-2, la laguna más mineralizada, presentó una concentración media de $1.55 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Del mismo modo, el resto de las lagunas de este grupo, ofrecieron concentraciones entre 0.32 y $0.99 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ (correspondientes a Bll-6 y Bll-3 respectivamente). Las demás lagunas poseían menor concentración de cloruro. Así por ejemplo, en la zona de Arcas, los cloruros variaban entre 0.18 (Ar-4) y 0.26 (Ar-2) $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Concentraciones similares presentó la zona de Fuentes (véase tabla 3.9). La proporción aniónica que el cloruro representa varía entre el 0.12% (en Bll-1) y 0.96% (en Bll-4). En la mayoría de las lagunas se encuentra entre 0.5 y 0.6% .

Respecto a la composición catiónica de las aguas de esta zona, el calcio es, con mucho, el catión mayoritario en casi todas las lagunas, con abundancias relativas entre el 62% (Bll-6) y 91% (Fu-2). Únicamente se han encontrado dos excepciones, en las cuales la concentración de magnesio sobrepasa a la de calcio. Se trata de las lagunas denominadas Bll-2 y Bll-3 de la zona de Ballesteros. En estos casos el Mg representa el 63 y 53% respectivamente, frente al Ca el cual supone un 33% y 44% en Bll-2 y Bll-3. En ellas se midieron concentraciones de Mg de 29.3 y 17.6 mM respectivamente, mientras que las de Ca fueron de 15.5 y 14.6 mM . El resto de las lagunas mostraron concentraciones de Ca que variaban entre mínimos de 14.5 mM en Fuentes-2 y máximos de 19.2 mM en Ballesteros-4. El contenido en Mg es mucho más variable entre las lagunas de las tres zonas. En la zona de Fuentes, las concentraciones variaban entre 1 y 2 mM , registrándose en la laguna Fuentes-2 el valor mínimo (1.2 mM). Por el contrario, en la zona de Ballesteros, como hemos visto anteriormente, las concentraciones de Mg son más elevadas. Aparte de los máximos comentados, el resto de las lagunas (Bll-1, Bll-4, Bll-5 y Bll-6) presentaron valores entre 2.6 y 10.93 (tabla 3.10).

Como sucedía con la zona de Cañada del Hoyo, los cationes divalentes predominan sobre los monovalentes, y a su vez, el sodio sobre el potasio. Las concentraciones de sodio se encontraban dentro del rango de 0.1 - 2.3 mM . Bll-2 mostró el valor máximo, seguido por Bll-3 que tenía $1.36 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$. Por otro lado, el potasio variaba entre 0.03 mM y 0.54 mM . Al igual que con los restantes cationes, Bll-2 y Bll-3 mostraron los máximos (véase tabla 3.10). El predominio del Na sobre K fluctúa entre las diferentes lagunas. Valores de la relación Na/K cercanos a 3 - 4 eran generales en las lagunas, sin embargo, Arcas-2 mostró una razón muy elevada (13.4 , tabla 3.10), Fuentes-2 dio un valor de 6 y por el contrario, en la laguna del Rincón la relación Na/K fue de 1.8 .

Tabla 3.10. Composición catiónica de las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros y de la zona de Fuentes. Las razones molares Ca/Mg, Na/K y en equivalentes entre los cationes monovalentes/cationes divalentes se muestran también en la tabla.

Table 3.10. Cationic composition of the lakes from Arcas-Ballesteros and Fuentes areas. Ca/Mg, Na/K and monovalent/divalent cation molar ratios (the last one in equivalents) are also indicated.

LAGUNA	Ca ²⁺ mM	Mg ²⁺ mM	Na ⁺ mM	K ⁺ mM	Ca/Mg	Na/K	(Na+K) (Ca+Mg)
Arcas-1	16.13	1.86	0.10	0.03	8.3	3.4	0.0036
Arcas-2-1	17.08	2.96	0.18	0.05	5.9	3.3	0.0057
Arcas-2-2	17.38	3.20	0.18	0.05	5.6	3.3	0.0056
Arcas-4	15.39	3.21	0.23	0.02	4.8	13.4	0.0065
Laguna Rincón	16.55	2.91	0.17	0.09	5.6	1.8	0.0069
Barraganes-1	15.27	2.23	0.13	0.04	6.7	3.6	0.0046
Barraganes-2	16.47	2.67	0.2	0.04	6.3	5.0	0.0063
Ballesteros-1	17.26	4.35	0.41	0.08	4.0	4.9	0.0113
Ballesteros-2	15.51	29.32	2.28	0.54	0.5	4.2	0.0315
Ballesteros-3	14.57	17.55	1.36	0.41	0.8	3.3	0.0275
Ballesteros-4	19.17	10.93	0.78	0.19	1.8	4.1	0.0161
Ballesteros-5	18.89	8.87	0.53	0.12	2.1	4.3	0.0117
Ballesteros-6	17.35	2.57	0.13	0.03	6.7	3.7	0.0041
Fuentes-1	15.01	1.63	0.12	0.03	9.1	3.6	0.0045
Fuentes-2-1	14.50	1.15	0.12	0.02	12.5	6.0	0.0044
Fuentes-3-1	15.90	2.15	0.12	0.03	7.1	3.8	0.0043
Fuentes-3-2	15.39	2.18	0.12	0.03	7.1	3.6	0.0043

El porcentaje que el Na+K representa del total de los cationes fluctúa entre los máximos de 2.6 y 3 % de Bll-3 y Bll-2 respectivamente y los mínimos de 0.4-0.7 % de Bll-6 en esta misma zona, las lagunas Ar-1, Ar-2 y Ar-4 y todas las lagunas de la zona de Fuentes. Un porcentaje ligeramente superior se encontró en las restantes lagunas de la zona de Ballesteros (1.1-1.6 %).

La relación en equivalentes entre los cationes monovalentes y divalentes (Na+K)/(Ca+Mg) varía considerablemente entre estas lagunas (tabla 3.10). Por zonas, el mayor predominio de los cationes divalentes se dió en Fuentes, por lo que la relación obtenida fue de 0.0043-0.0045, aunque en la zona de Arcas, Ar-1 mostró un valor todavía inferior (0.0036). Por el contrario, la zona de Ballesteros mostró las relaciones más elevadas, indicando mayor proporción de cationes monovalentes (entre 0.0113 y 0.0315), con la excepción de la laguna Bll-6 que mostró un valor de 0.0041. Además, la zona de Arcas presenta valores que se mantienen entre 0.0056 y 0.0065, con la excepción anteriormente comentada.

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE: CONDUCTIVIDAD, TEMPERATURA, OXÍGENO Y PH

Las figuras 3.9, 3.10 y 3.11 muestran los perfiles verticales de algunos parámetros fisicoquímicos de las lagunas de este humedal, en otoño de 1986 (octubre-noviembre) y en primavera de 1992 (mayo). Estas lagunas, fuertemente mineralizadas, muestran perfiles verticales de conductividad que aumentan, en la mayoría de las ocasiones hacia el fondo de las mismas. En algunas ocasiones, los valores de conductividad se mantienen relativamente constantes en el tiempo (de 1986 a 1992) y en las estaciones (de otoño a primavera). Este es el caso de Ar-2, Bll-4, Bll-6 y Brr-2. Únicamente en Fu-1 se observó una conductividad de las aguas mayor en mayo de 1992 que en octubre de 1986. En las restantes lagunas, la conductividad fue menor en la primavera de 1992.

La mayoría de las lagunas se caracterizan por su estratificación térmica en los meses cálidos del año, si bien algunas de ellas no mostraban termoclinas bien definidas, entendiéndose éstas por el establecimiento de gradientes de temperatura superiores a $1\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$. Lagunas profundas del tipo de Arcas-1 (cerca a 10 m) presentaban gradientes inferiores a $1\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$, si bien las diferencias de temperatura entre la superficie y el fondo eran de $4.7\text{ }^{\circ}\text{C}$. La mayoría de las termoclinas comenzaban a los 2-3 m de profundidad (tabla 3.11), como es el caso de las lagunas Ar-2, Bll-1, Bll-4, Bll-5, Bll-6, Rincón, Brr-1, Fu-1, etc. Los gradientes máximos de temperatura se localizaron mayoritariamente entre los 2 y 3 m de profundidad, y únicamente en Fu-1 se obtuvo el valor máximo entre los 5 y 6 m. En cuanto a la relación entre la profundidad de la termoclina y la profundidad máxima, se han obtenido valores que varían entre el mínimo de 0.13 de Ar-3 y el máximo de 0.55 de Bll-6 (tabla 3.11). Durante el período de mezcla otoñal, la temperatura mostró perfiles isotermos con valores de $15\text{-}16\text{ }^{\circ}\text{C}$ en octubre de 1986 y de $10\text{-}13\text{ }^{\circ}\text{C}$ en noviembre de este mismo año. Es de destacar, el gradiente positivo de temperatura de $1.4\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$, que se observó en la laguna Fu-2 en octubre de 1986, en la que las aguas del fondo de la laguna estaban $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ más calientes que las de la superficie. Dicho gradiente coincidía con una interfase agua-sedimento es suspensión, localizada a 8.75 m de profundidad (véase figura 3.11).

En algunas de estas lagunas, durante el período cálido, los perfiles verticales de oxígeno disuelto son del tipo heterogrado positivo (Wetzel, 1991), caracterizados por la presencia de un máximo de oxígeno a nivel del metalimnion, y con una extinción brusca de oxígeno a nivel de la interfase óxico-anóxica (véanse las figuras 3.9, 3.10 y 3.11). Este es el caso de las lagunas Ar-2, Ar-3, laguna del Rincón, las lagunas más profundas de la zona de Ballesteros (Bll-4, Bll-5 y Bll-6), Brr-2 y Fu-1. Otras lagunas, en cambio, mostraron perfiles clinogrados, con extinción de oxígeno. Dentro de este grupo se encuentra Ar-4, Bll-1 y Bll-2. Por tanto, durante el período

primaveral, las lagunas estratificadas con fondo anóxico fueron: Ar-2, Ar-3, Ar-4, Bll-1, Bll-2, Bll-4, Bll-5 y la laguna del Rincón. En el resto de las lagunas no se desarrollaron condiciones anaerobias, debido a, por un lado su escasa profundidad y por otro, por las posibles surgencias de agua desde el fondo de las lagunas. Este es el caso de Brr-1, la cual mostró sedimento en suspensión (*hidrotholo*) a partir de los 8 m de profundidad y hasta el fondo de la misma (12 m), y como ya se ha comentado, también la laguna Fu-2.

Tabla 3.11. Profundidad del comienzo de la termoclina en primavera y gradiente de temperatura máximo (entre paréntesis profundidad a la que se alcanzó) junto con la relación Prof. termoclina/Prof. máx., en las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros y de la zona de Fuentes.

Table 3.11. Thermocline depth in spring and maximum temperature gradient (depth in brackets) together with Thermocline Depth/Maximum Depth of the lakes from Arcas-Ballesteros and Fuentes areas.

LAGUNA ^a	Abreviatura	Profundidad termoclina m	Gradiente máximo °C·m ⁻¹	Zr m	Prof. term/Zr	
Arcas-2	Cubeta 1	A2-1	2	2.3 (2-3)	14.5	0.14
	Cubeta 2	A2-2	2	3.1 (2-3)	4	0.25
Arcas-3	Cubeta 1	A3-1	1	2.7 (1-2) (2-3)	7.5	0.13
Rincón		Rin	2	3.2 (3-4)	5.25	0.38
Ballesteros-1		Bll-1	2	1.2 (2-3)	3.75	0.53
Ballesteros-2		Bll-2	1	2.4 (1-2)	2.5	0.40
Ballesteros-4		Bll-4	3	3.6 (3-4)	6	0.50
Ballesteros-5		Bll-5	2	2.8 (3-4)	6.5	0.31
Ballesteros-6		Bll-6	3	2.3 (3-4)	5.5	0.55
Barraganes-1		Brr-1	2	1.1 (2-3)	12.25	0.16
Barraganes-2		Brr-2	1	1.8 (2-3)	7.2	0.14
Fuentes-1		Fu-1	2	2.0 (5-6)	6.5	0.31

^a Las restantes lagunas no presentaban todavía gradientes mayores de 1°C·m⁻¹.

^a The rest of the lakes did not show temperature gradients higher than 1°C·m⁻¹ yet.

En cuanto al contenido en oxígeno disuelto en las lagunas de la zona, éste es muy variable. Por lo general, las lagunas mostraron mayores concentraciones de oxígeno en primavera que en otoño. Así, en primavera, el rango en la concentración de O₂ de las aguas superficiales oscilaba entre 5.7 y 11.7 mg·l⁻¹, siendo los valores más comunes de alrededor de 9 mg·l⁻¹ y casi todas ellas, con la excepción de Brr-1, Bll-3 y A-4, presentaban aguas sobresaturadas de oxígeno. Las aguas superficiales más ricas en oxígeno fueron las de las

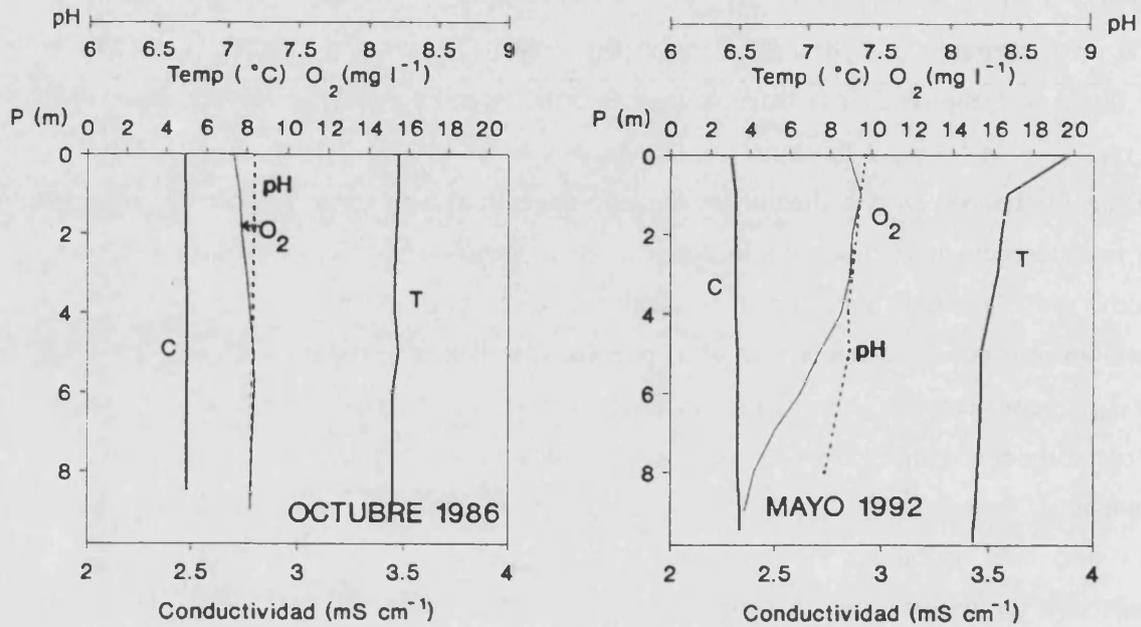
lagunas Bll-2 y Bll-5, sobrepasando los $11 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. En otoño, en cambio, los porcentajes de saturación no sobrepasan el 100%. Bll-3 destaca por su bajo contenido en O_2 , junto con la cubeta 1 de Ar-3. Cabe resaltar la diferencia en la concentración de oxígeno entre esta cubeta ($7.6\text{-}5.9 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) y la cubeta 2 de la misma laguna, la cual presentaba valores de oxígeno de $4 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. Estas diferencias en el contenido en oxígeno se repitieron en varias ocasiones, junto con la mayor transparencia de la cubeta 1 y la extinción de oxígeno durante la primavera y el verano.

Como se ha apuntado anteriormente, algunas de las lagunas mostraron, además, máximos de oxígeno en primavera, la mayoría de ellos relacionados con la termoclina (figuras 3.9-3.11; Ar-2, Ar-3, Rincón, Brr-2 y las más profundas de la zona de Ballesteros). Estos máximos de oxígeno metalimnéticos alcanzaban valores muy elevados, superiores a $12 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en la mayoría de las lagunas.

Por otro lado, la laguna Fu-1 representa un caso especial, puesto que se encontraron concentraciones de oxígeno en las aguas profundas mucho mayores que las de las aguas superficiales ($8.9 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ a 0.2 m y $11.3 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ cerca del fondo, con un máximo de $15.6 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ a 5.5 m). El disco de Secchi en esta laguna presentó en ese momento un valor de 1.15 m, indicando que la zona fótica acaba alrededor de los 2.3 m. Por tanto este máximo profundo podría estar relacionado con especies fitoplanctónicas adaptadas a muy bajas intensidades luminosas (puesto que para ser aguas subterráneas surgentes estaban demasiado oxigenadas, ya que estas últimas no rebasan el 100 % de saturación). Además, esta laguna presentó la particularidad de que las aguas del fondo eran ligeramente menos conductivas que las superficiales ($2290 \mu\text{S cm}^{-1}$ en superficie y $2230 \mu\text{S cm}^{-1}$ en el fondo).

El pH de las lagunas de esta zona está siempre por encima de la neutralidad aunque con valores muy cercanos a ella en la mayoría de los casos (véase figuras 3.9-3.11). El caso más extremo lo representa la laguna Bll-5, con valores cercanos a 9 unidades de pH. El resto de las lagunas mostraron pHs comprendidos entre 7.2 (Barr-1 y Ar-1) y 7.95 (Bll-2). Aquellas lagunas que desarrollan grandes máximos de oxígeno, presentaban pHs más elevados durante la primavera que en otoño, como sucedió en Ar-2, Bll-4, Bll-5 y Fu-1. Como era de esperar, en las lagunas estratificadas con hipolimnion o zona profunda anóxica, se observó una disminución del pH en esta zona.

Laguna ARCAS-1



Laguna ARCAS-2

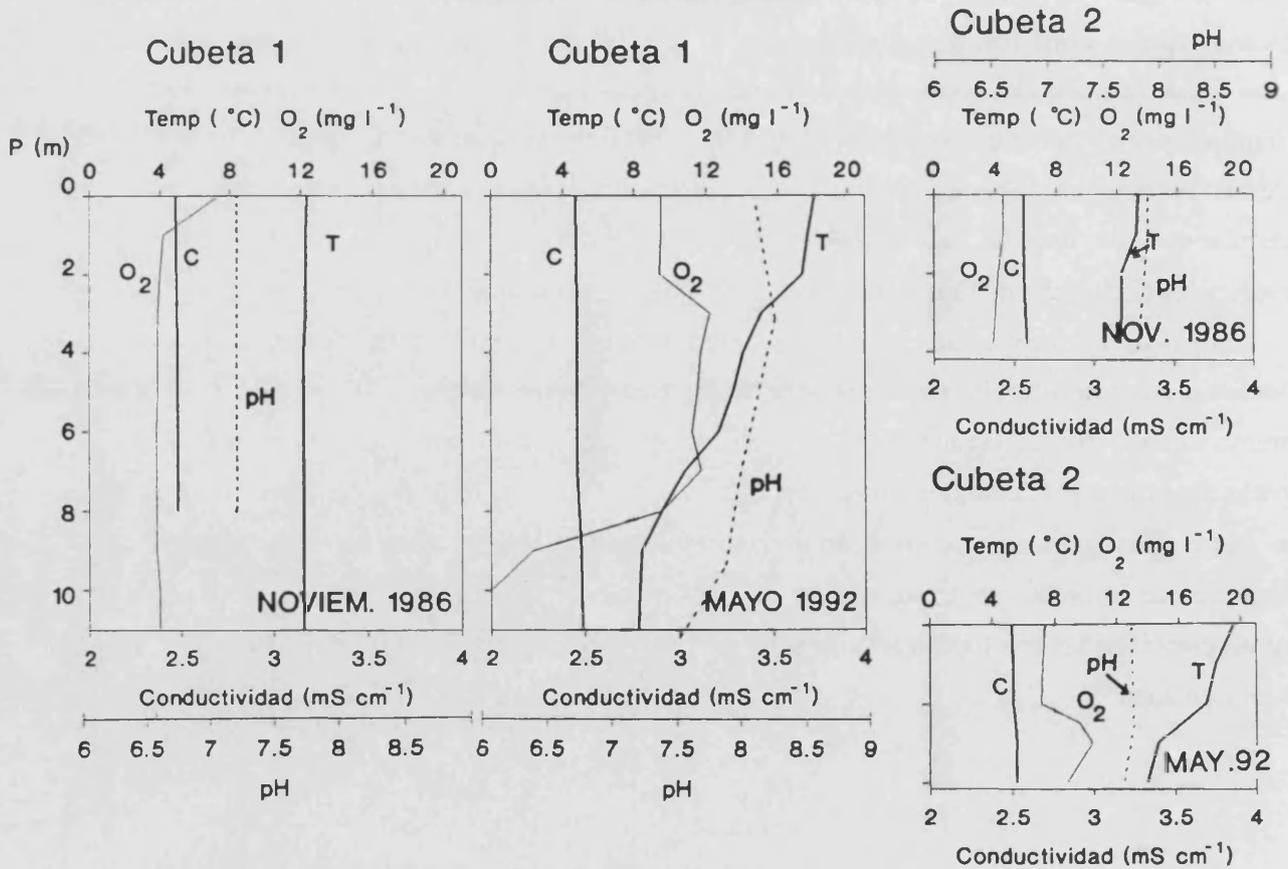
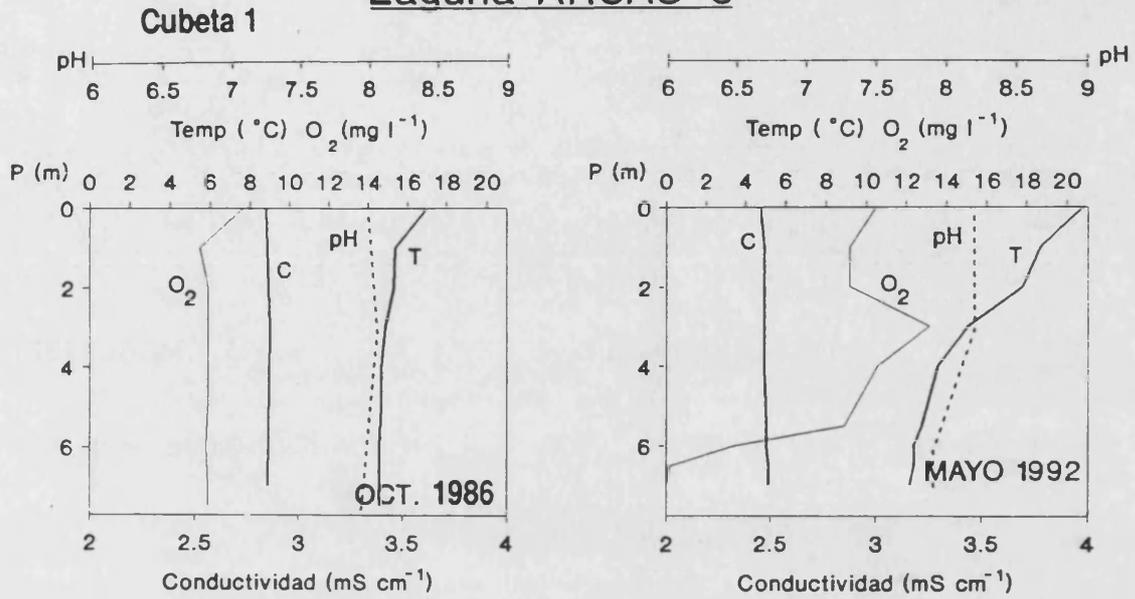


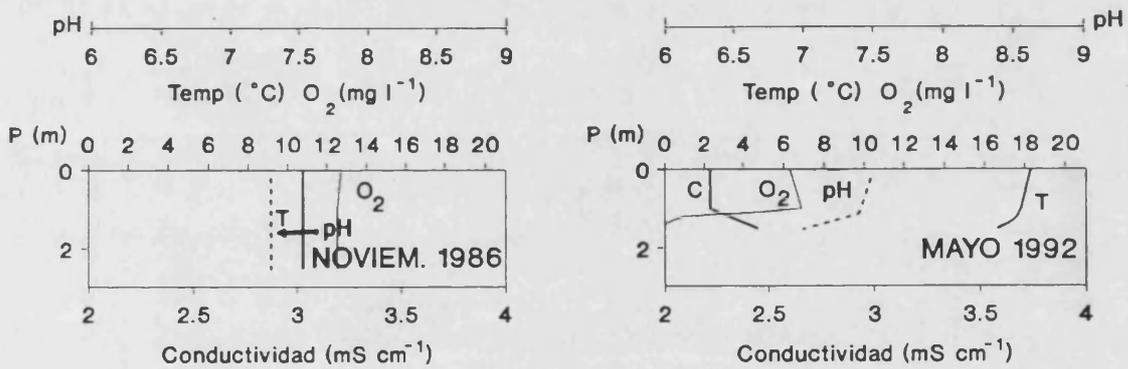
Figura 3.9. Distribución vertical de algunos parámetros fisicoquímicos de las lagunas de la zona de Arcas en otoño de 1986 (octubre o noviembre) y primavera de 1992 (mayo).

Figure 3.9. Vertical distribution of some physicochemical parameters of lakes from Arcas area in autumn 1986 (October or November) and spring 1992 (May).

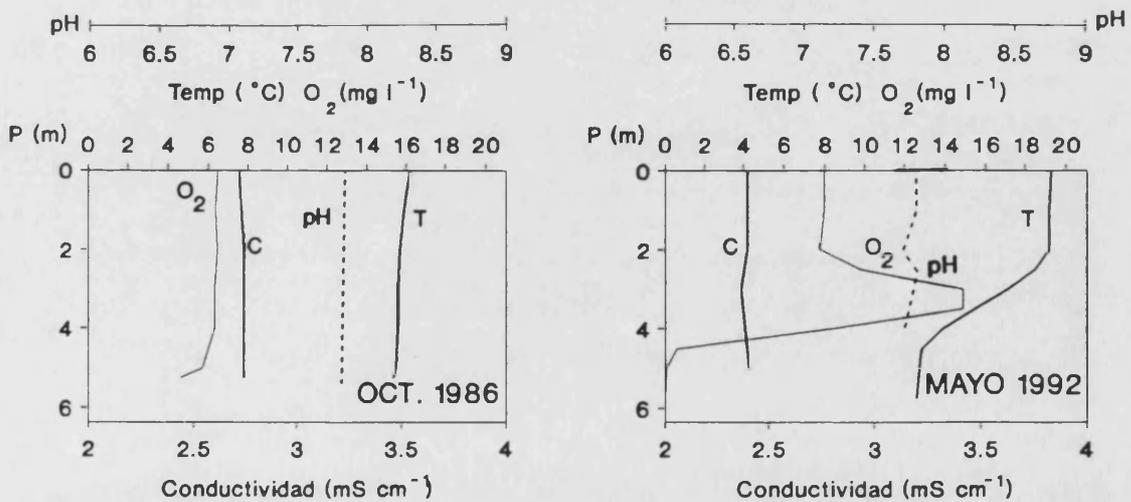
Laguna ARCAS-3



Laguna ARCAS-4

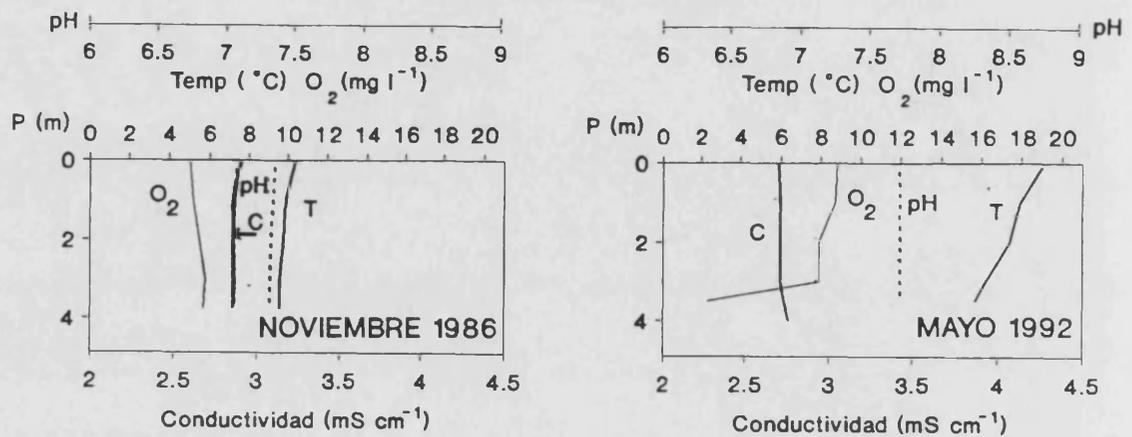


Laguna del RINCON

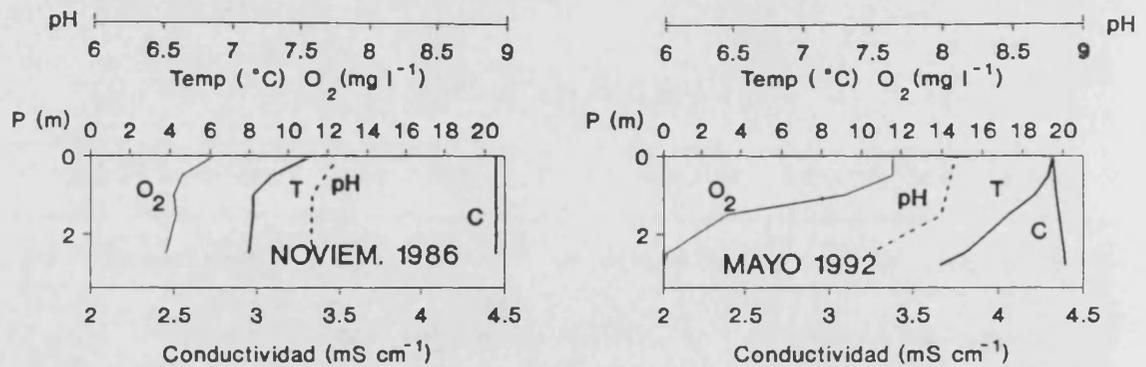


Continuación figura 3.9.

Laguna BALLESTEROS-1



Laguna BALLESTEROS-2



Laguna BALLESTEROS-3

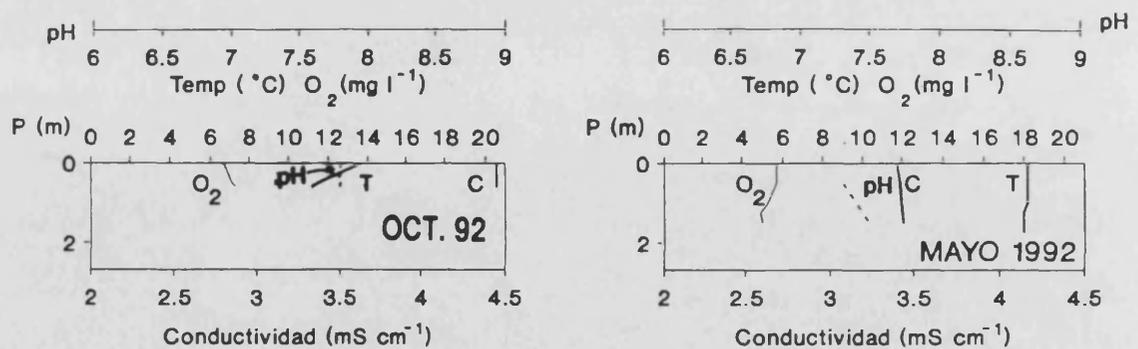
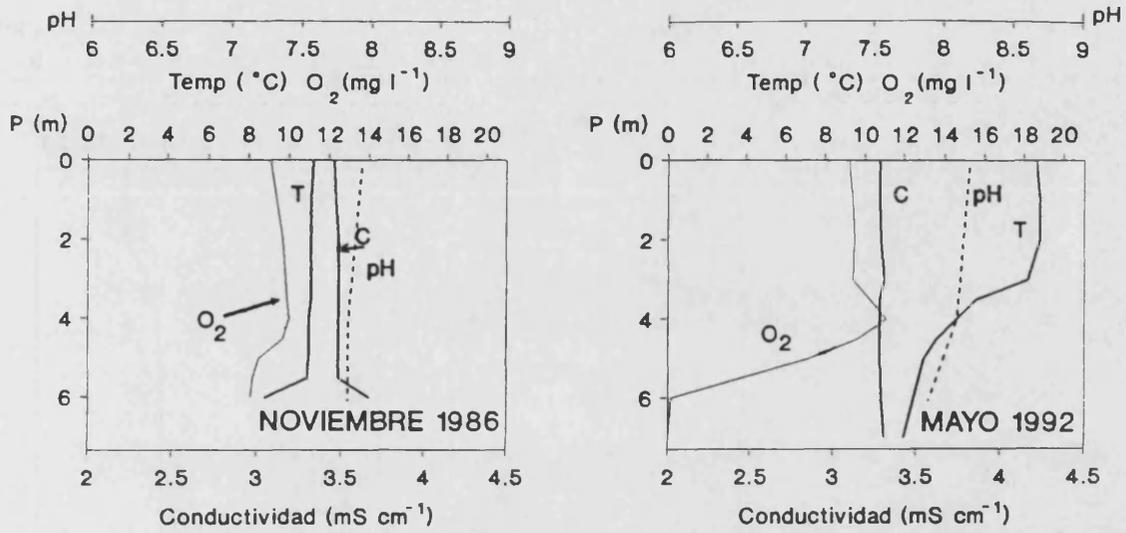
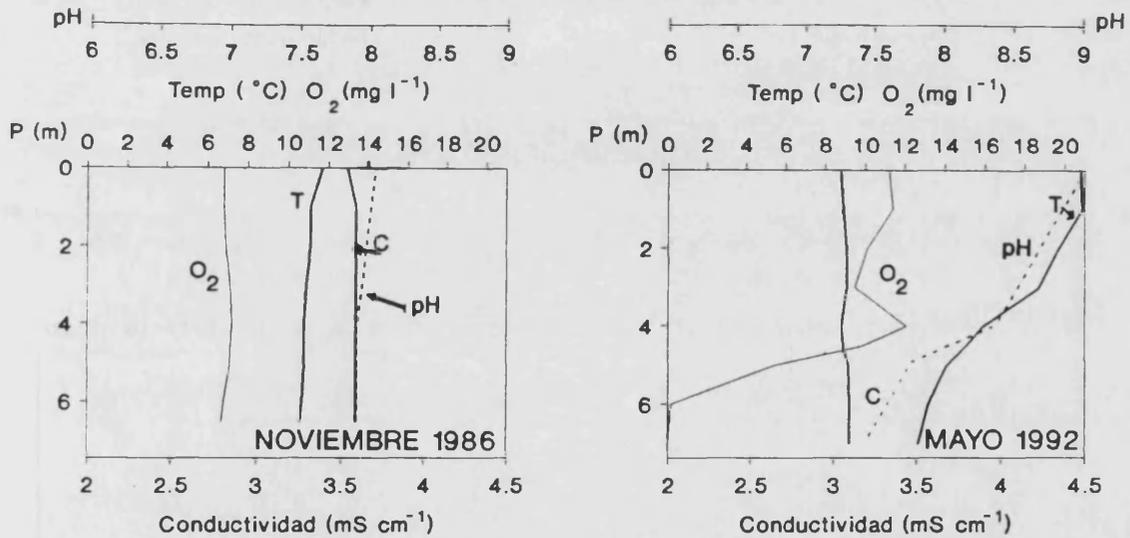


Figura 3.10. Distribución vertical de algunos parámetros fisicoquímicos de las lagunas de la zona de Ballesteros en otoño de 1986 (octubre o noviembre) y primavera de 1992 (mayo).
Figure 3.10. Vertical distribution of some physicochemical parameters of lakes from Ballesteros area in autumn 1986 (October or November) and spring 1992 (May)

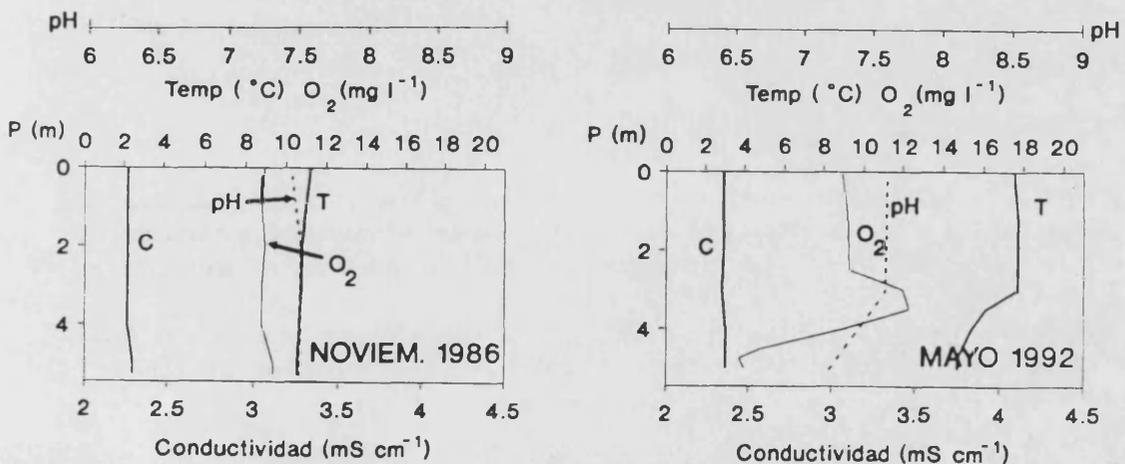
Laguna BALLESTEROS-4



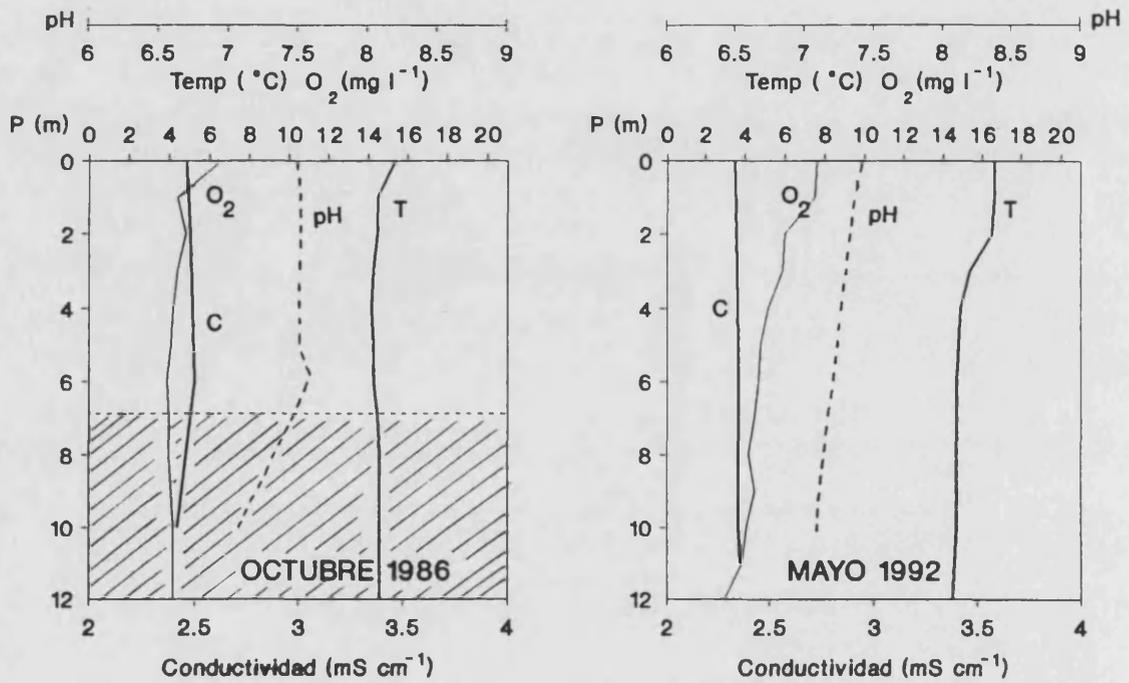
Laguna BALLESTEROS-5



Laguna BALLESTEROS-6



Laguna BARRAGANES-1



Laguna BARRAGANES-2

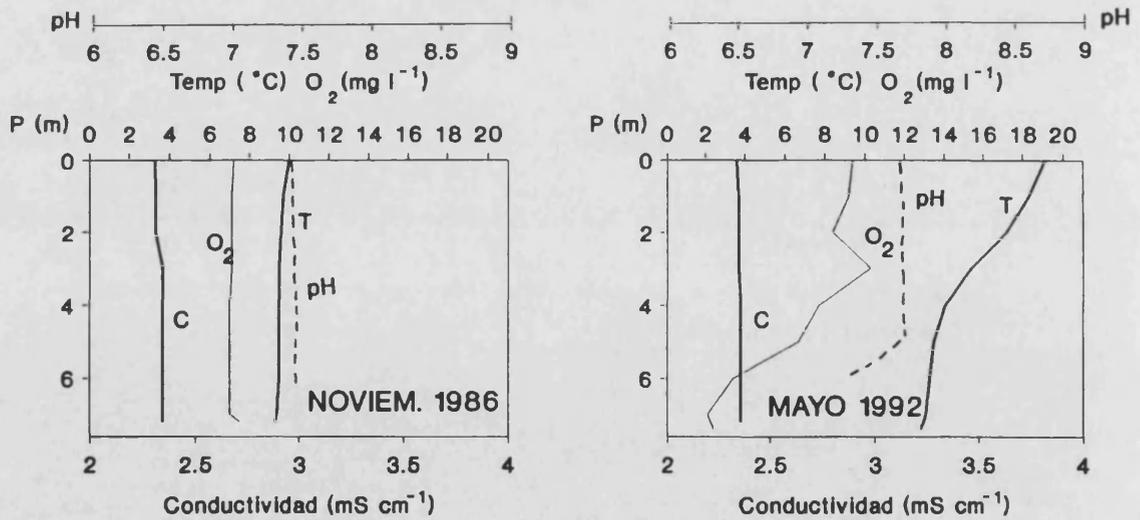
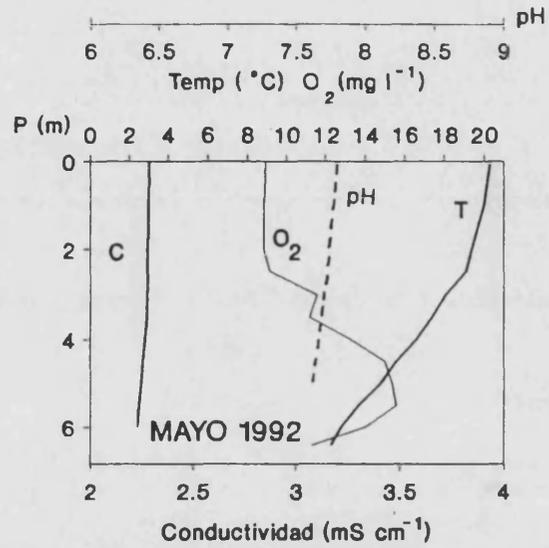
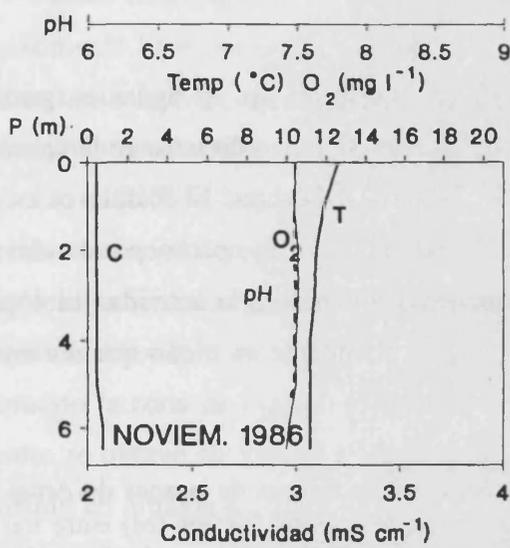


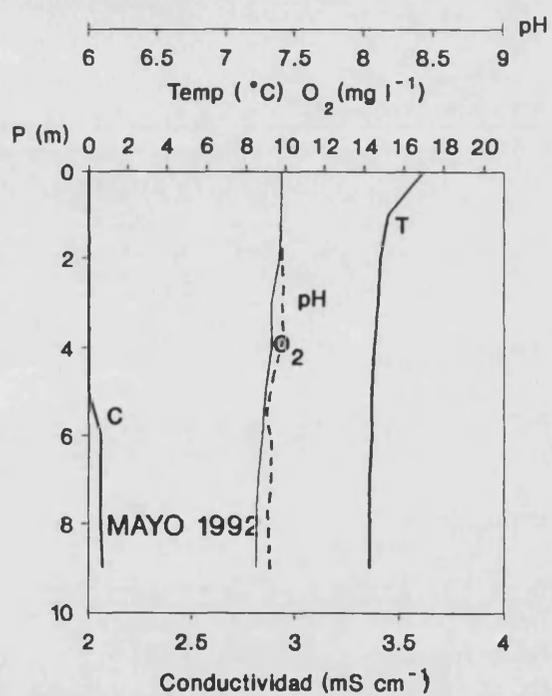
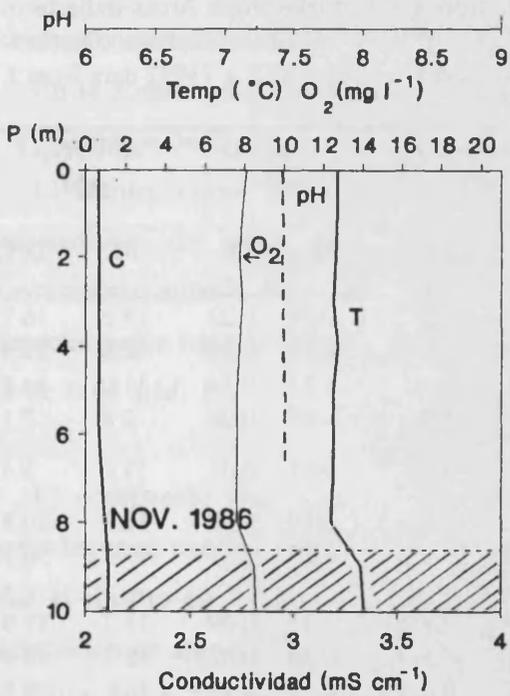
Figura 3.11. Distribución vertical de algunos parámetros fisicoquímicos de las lagunas Barraganes 1 y 2 y las de la zona de Fuentes en otoño de 1986 (octubre o noviembre) y primavera de 1992 (mayo). La zona sombreada indica la presencia de sedimento en suspensión.

Figure 3.11. Vertical distribution of some physicochemical parameters of lakes from Arcas area in autumn 1986 and spring 1992. Shaded area indicates a suspended sediment zone

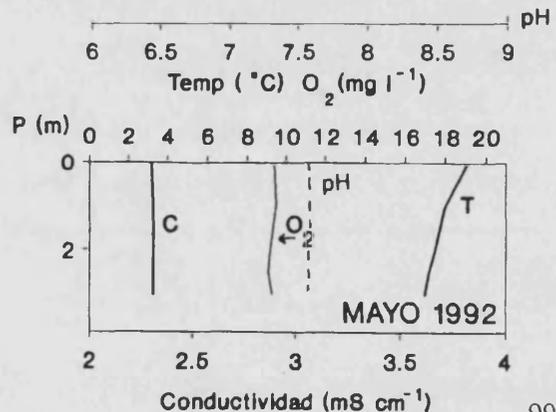
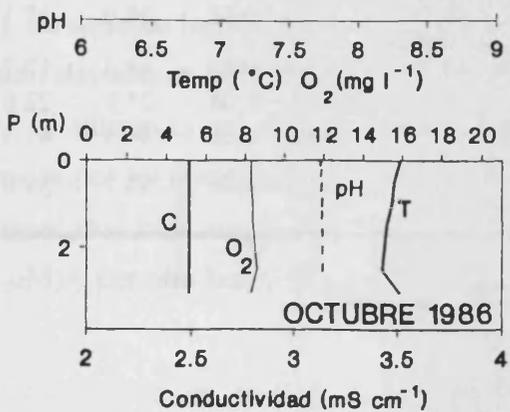
Laguna FUENTES-1



Laguna FUENTES-2



Laguna FUENTES-3



NUTRIENTES

La tabla 3.12 recoge los valores medios de los distintos nutrientes en las aguas oxigenadas (columna completa durante la época de mezcla y hasta la interfase óxico-anóxica en la época de estratificación) de las lagunas del humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes. El fósforo es escaso en las aguas de la zona (debido, probablemente a la precipitación de apatito por la elevada concentración de calcio), aunque éste, por ser un compuesto sometido a la actividad biológica, varía estacionalmente; en general, el fosfato era mucho más abundante en otoño que durante la primavera.

Tabla 3.12. Composición en nutrientes de las aguas óxicas de las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros y de la zona de Fuentes. En la tabla se presentan los valores medios (M) entre tres muestreos estacionales (octubre-noviembre 1986 y mayo-octubre 1992), así como la desviación típica (D.T.). (Datos de 1992 cedidos por J. Armengol-Díaz).

Table 3.12. Nutrient composition of the aerobic waters from some of lakes from Arcas-Ballesteros and Fuentes areas. The table shows the mean values (M) of three seasonal samplings (October-November 1986 and May and October 1992) and the standard deviation (D.T.). (1992 data from J. Armengol-Díaz).

LAGUNA	FOSFATO μM		SILICATO μM		NITRATO μM		NITRITO μM		AMONIO μM	
	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.	M.	D.T.
Arcas-1	0.02	0.02	146.0	9.4	112.3	12.2	0.39	0.23	15.6	16.2
Arcas-2	0.00	0.00	239.1	72.5	14.4	4.6	0.06	0.05	48.8	27.4
Arcas-3	0.00	0.00	239.4	126.8	0.8	0.6	0.11	0.14	31.0	14.8
Arcas-4	0.02	0.01	144.6	102.7	11.4	15.9	0.23	0.26	9.8	7.1
Rincón	0.01	0.02	39.1	1.4	0.6	0.5	0.01	0.01	29.0	3.4
Barraganes-1	0.04	0.04	154.0	1.1	112.2	79.5	0.10	0.09	38.3	20.8
Barraganes-2	0.04	0.04	187.7	79.1	38.1	18.2	0.23	0.11	49.1	36.1
Ballesteros-1	0.01	0.07	440.1	253.4	0.8	0.9	0.15	0.09	33.7	37.9
Ballesteros-2	0.08	0.07	327.3	200.4	10.8	15.1	0.30	0.023	48.7	49.9
Ballesteros-3	0.23	0.16	314.7	293.1	0.0	0.0	0.12	0.12	14.7	10.8
Ballesteros-4	0.06	0.06	40.0	45.5	1.0	0.7	0.23	0.16	18.0	13.7
Ballesteros-5	0.04	0.02	82.5	69.1	0.8	0.8	0.06	0.06	13.8	9.4
Ballesteros-6	0.10	0.09	200.8	66.7	58.4	45.5	0.31	0.12	18.0	17.1
Fuentes-1	0.17	0.17	77.5	29.6	103.0	24.3	0.63	0.42	14.4	10.7
Fuentes-2	0.08	0.04	102.9	10.3	146.3	15.3	0.14	0.08	25.8	22.6
Fuentes-3	0.10	0.07	101.8	51.8	131.9	51.5	0.81	0.66	44.3	43.3
Las Zomas	0.07	0.07	102.1	74.6	102.1	102.1	0.80	0.99	36.7	31.9

Puede observarse que en algunas de las lagunas el contenido medio en fosfato es especialmente bajo (indetectable-0.02 μM), como es el caso de la zona de Arcas, mientras que en otros casos (p.e. la zona de Fuentes y algunas lagunas de Ballesteros como Bll-3) los valores medios son más elevados, encontrándose entre 0.01 y 0.23 μM .

En relación a los compuestos nitrogenados, las lagunas del humedal Arcas-Ballesteros muestran un amplio espectro de concentraciones, especialmente en lo que al contenido en nitratos se refiere. La proximidad o lejanía de las áreas de cultivo respecto de estas lagunas influye notablemente en el contenido en nitrógeno inorgánico. Destaca por los valores de este compuesto la zona de Fuentes, donde las concentraciones medias son superiores a 100 μM (el máximo se obtuvo en Fu-2 con 146 μM). En Arcas, llama la atención la enorme variación del contenido en nitratos a pesar de la proximidad de las lagunas entre sí, de forma que en Ar-1 la concentración es superior a los 110 μM y sin embargo en Ar-3 no se supera el 1 μM y además las variaciones estacionales no son muy acusadas. Por otro lado, Ar-2 y Ar-4 mostraron concentraciones medias de 11-14 μM .

En la zona de Ballesteros, los contenidos en NO_3^- son muy bajos (alrededor de 1 μM), con la excepción de Bll-2 y Bll-6 donde las medias alcanzaron valores de 10 y 58 μM .

El nitrito, como era de esperar, es más abundante en aquellas zonas con elevadas concentraciones de nitrato en sus aguas, p.e. la zona de Fuentes, donde se alcanzaron concentraciones entre 0.14 y 0.81 μM , así como en la laguna las Zomas (de la zona de Fuentes). Es especialmente baja la concentración de nitrito en la laguna del Rincón donde se obtuvo un valor de 0.01 μM . En el resto del área, las concentraciones de NO_2^- variaban entre 0.1 y 0.8 μM .

El compuesto más reducido del nitrógeno, el amonio, no fue tan variable entre las distintas lagunas, aunque sí mostró una marcada variación estacional, pero el patrón de variación no fue el mismo en todas las lagunas: mientras que en la mayoría de las masas de agua la concentración de amonio fue mayor en la primavera de 1992 que en el otoño del mismo año, en Ar-4, Bll-4, Bll-5, Bll-6, Rincón y Fu-2 las concentraciones de este compuesto fueron mayores durante el otoño. Sobresale la laguna Arcas-4 con el menor contenido medio de amonio (9.8 μM). En aquellas lagunas que mostraban estratificación estival, se midieron concentraciones de amonio elevadas en las zonas anóxicas.

El silicato es otro compuesto que varía considerablemente entre las lagunas de este área. Destacan por sus contrastes las lagunas de la zona de Ballesteros, pues presentan algunas de ellas las aguas más ricas en silicato (especialmente, Bll-1, la cual mostró concentraciones medias de 440 μM) y por otro lado Bll-4 y Bll-5 son las dos lagunas de menor contenido medio en silicato

de toda el área junto con la laguna del Rincón, con valores de 40 y 83 μM . La zona de Arcas también presenta elevadas concentraciones de silicato, en especial, Ar-2 y Ar-3 con valores de 239 μM . El resto de las lagunas de esta zona se mantienen con valores cercanos a los 145 $\mu\text{moles l}^{-1}$. Estos valores son típicos cuando hay aportes importantes de aguas subterráneas.

En Fuentes, el contenido en silicato es más bajo que en el resto, aunque también elevado (77 y 102 μM). Además cabe destacar las grandes fluctuaciones estacionales en algunas de las lagunas, p.e. Bll-1, 2 y 3 y Ar-3 y 4. Otras, en cambio, como es el caso de Ar-1, Rincón y Brr-1 muestran escasa variación estacional.

TRANSPARENCIA DEL AGUA Y CLOROFILA *A*

La transparencia del agua variaba considerablemente de unas lagunas a otras, puesto que algunas de ellas eran bastante transparentes (como lo indicaba la elevada profundidad a la que podía ser visto el disco de Secchi en octubre-noviembre de 1986, que en algunos casos llegaba hasta el fondo; véase tabla 3.13), mientras que en otras, en cambio, su transparencia fue escasa. De entre los casos en los que coincidía la profundidad del disco con la profundidad máxima de la laguna figuran Ar-4, Bll-1, Bll-2, Bll-6 y Brr-2, siendo las tres primeras de las más someras (menos de 4 metros de profundidad). Los casos de menor transparencia son la laguna Fu-1 (1.15 m), la del Rincón (1.7 m) y Brr-1 (1.4 m).

El contenido en clorofila *a* también fue muy variable en las diferentes lagunas. Mientras que lagunas como Ar-1, Ar-4 y Bll-1 poseen concentraciones de clorofila *a* ligeramente superiores a 1 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, máximos superiores a 10 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ se obtuvieron en Ar-3, Bll-4, Fu-1 y el Rincón. En el resto de las lagunas las concentraciones fluctuaban entre 3 y 10 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$.

Tabla 3.13. Contenido en clorofila *a* y profundidad de visión del disco de Secchi en las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros y de la zona de Fuentes en octubre-noviembre de 1986.

Table 3.13. Chlorophyll *a* content and Secchi depth in the lakes from Arcas-Ballesteros and Fuentes areas in October-November 1986.

LAGUNA Nombre	Prof. muestra m	CLOROFILA <i>a</i> mg m ⁻³	SECCHI m
Arcas-1	4	1.60	3.2
Arcas-2	Cubeta 1 5	3.85	4.7
Arcas-3	Cubeta 1 3	10.65	4.2
	Cubeta 2 3	7.47	--
Arcas-4	4	0.74	fondo
Ballesteros-1	2	1.27	fondo
Ballesteros-2	1	4.72	fondo
Ballesteros-4	4	15.69	2.4
Ballesteros-5	4	3.84	4.5
Ballesteros-6	2	0.79	fondo
Rincón	3	13.30	1.7
Barraganes-1	2	0.62	1.4
	6	5.56	
	10	0.38	
Barraganes-2	4	2.11	fondo
Fuentes-1	4	11.73	1.15
Fuentes-2	3	3.33	1
	8	4.05	
Fuentes-3	1.5	3.00	1.65

3.4. DISCUSIÓN

A diferencia de lo que sucede con el agua marina, las proporciones con que los diferentes iones entran a formar parte de la mineralización de las aguas continentales es extremadamente variable. Precisamente, esta variabilidad y el alejamiento de los equilibrios que se observan en el mar, más que su mayor o menor concentración es lo que las define (Bayly y Williams, 1973; Margalef, 1983). La composición final de una masa de agua determinada es el resultado de una serie de procesos químicos que actúan secuencialmente (Alonso, 1985). La mayoría de las aguas continentales proviene de fenómenos meteóricos: la lluvia disuelve polvo atmosférico y cristales que se encuentran formando aerosoles, de forma que cuando se precipita sobre la tierra, puede tener ya concentraciones apreciables de ciertos solutos. Con posterioridad, su evolución sobre la superficie terrestre depende de los minerales presentes en el substrato y de su abundancia relativa, de su resistencia al ataque y de las condiciones de drenaje, es decir, de las interacciones con la roca, el suelo, la topografía y el clima. Las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo, así como, y especialmente, las del humedal de Arcas-Ballesteros constituyen un buen ejemplo de sistema cárstico en el que se encuentran un gran número de pequeñas lagunas, sometidas a una climatología común, pero en las que concurren influencias diversas. Por ejemplo, el substrato rocoso sobre el que se asientan es diferente, con lo que las características químicas del agua varían, en algunos casos considerablemente, entre ellas. Otro factor que influye de manera diferente sobre dichas lagunas es el aporte de nutrientes.

La zona cárstica de Arcas-Ballesteros está actualmente activa desde el punto de vista geológico, como lo demuestra la formación de nuevas lagunas por disolución de los yesos que constituyen el substrato de este área (la última de ellas se formó por colapso del terreno en 1978). Hechos similares suceden en la zona cárstica de Banyoles (Abellà, 1980; García-Gil, 1990; Gasol, 1990, etc.) con la formación del *estanyol Nou* en 1978 o la modificación en la morfometría del *estanyol* del Cisó en febrero de 1982. Estos procesos de nueva formación de lagunas suponen un gran interés en el estudio de los ciclos de la materia y evolución de las características físico-químicas y biológicas que definen una laguna en particular.

La **conductividad** de las aguas de las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo es baja ($350-525 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) con lo que se les puede considerar más bien dulces (conductividades comprendidas entre $97-500 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$; Montes y Martino, 1987), aunque es de destacar el elevado valor de conductividad en el lagunillo de las Cardenillas ($1300 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), pudiendo ser considerada como subsalina ($500-2.500 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Por contra, las aguas de las lagunas de la zona

de Arcas-Ballesteros son más conductivas (siempre superiores a $2000 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, y por tanto subsalinas) y con algunos máximos superiores a $4800 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Entre estos valores máximos y mínimos se da un gran espectro de conductividades.

La salinidad de las aguas continentales está principalmente determinada por los cationes Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^{+} y K^{+} y los aniones HCO_3^{-} , CO_3^{2-} , SO_4^{2-} y Cl^{-} . Las concentraciones de Mg^{2+} , Na^{+} , K^{+} y Cl^{-} , son relativamente conservativas y no están sometidas de forma importante al metabolismo de los seres vivos ni a su influencia sobre el ambiente, y por tanto no sufren grandes cambios espaciales ni temporales en los lagos debido a la actividad biológica. En cambio, el Ca^{2+} , HCO_3^{-} , CO_3^{2-} y el SO_4^{2-} son dinámicos y sus concentraciones están influenciadas por su utilización algal y microbiana. La figura 3.12 ilustra en una representación de Piper, la composición iónica relativa de las aguas de las lagunas de la zona carbonatada, junto con las de la zona de Arcas-Ballesteros y Fuentes.

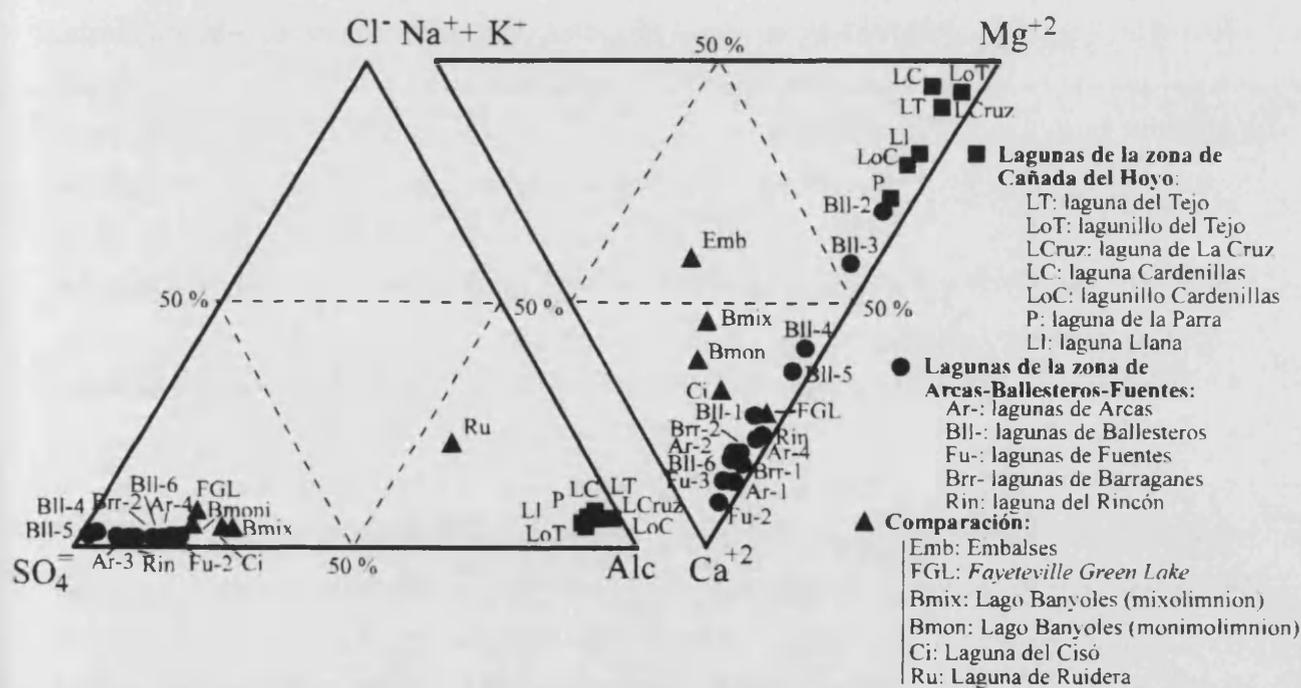


Figura 3.12. Composición aniónica y catiónica relativa de las aguas de las lagunas de Cañada del Hoyo, de las lagunas de Arcas-Ballesteros y Fuentes y de algunos lagos y lagunas de otras zonas, junto con algunos embalses españoles de la España caliza

Figure 3.12. Relative anionic and cationic water composition of Cañada del Hoyo and Arcas-Ballesteros and Fuentes lakes, together with other lakes and reservoirs from the Spanish carbonated area.

Asimismo aparecen situados en el diagrama algunos lagos y lagunas de otras zonas representativos junto con ciertos embalses españoles de la zona caliza de la España caliza. En la figura resalta la existencia de dos grupos muy compactos respecto a los aniones, con una total preponderancia de los carbonatos y bicarbonatos en la zona de Cañada del Hoyo en contraposición con el sulfato, predominante en la zona de Arcas-Ballesteros. Estos dos grupos de lagunas también se contraponen respecto a los cationes, aunque en este caso la segregación no es tan estricta. En el grupo de Cañada del Hoyo, predomina el magnesio mientras que en el de Arcas-Ballesteros, el calcio es el catión mayoritario. La similitud con la proporción media de los iones de la mineralización comparada con la de los embalses españoles es notable.

La **alcalinidad total** de las aguas de estas zonas cársticas de Cuenca está dentro del rango de las aguas epicontinentales más mineralizadas pero no saladas descritas por Alonso (1985), donde la alcalinidad varía según este autor entre 0.7 y 30 meq·l⁻¹ con un valor medio de 4.9 meq·l⁻¹. En este estudio también se señala que el magnesio es el catión más importante en esta alcalinidad como sucede en las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo. La alcalinidad de Arcas-Ballesteros está dentro del rango de las aguas epicontinentales menos mineralizadas estudiadas por Alonso en 1985, donde los valores fluctúan entre 0.1 y 4.3 meq·l⁻¹, con un valor medio de 1.68 meq·l⁻¹.

Es de destacar que la predominancia del sulfato sobre el cloruro varía entre las distintas lagunas de la zona de Cañada del Hoyo. Así en la laguna de las Cardenillas, el lagunillo de las Cardenillas, la Parra, la laguna del Tejo y la laguna de la Cruz la situación es Alc > Cl > SO₄. En cambio, en la laguna Llana y el lagunillo del Tejo la secuencia es Alc > SO₄ > Cl. Esta situación, que es muy poco frecuente en las lagunas de nuestra península, ha sido observada, por ejemplo, en el lago Magadi (Hardie *et al.*, 1978).

El responsable de la elevada conductividad en la zona de Arcas-Ballesteros es el ion **sulfato**, procedente de la disolución del yeso y la epsomita que constituye el substrato sobre el que se asientan las lagunas. Las concentraciones de sulfato encontradas en esta zona varían considerablemente, desde mínimos de 22 meq·l⁻¹ a máximos de 90 meq·l⁻¹ y son del orden de las que se dan en la zona cárstica de Banyoles (Abellà, 1980). En las aguas epicontinentales mineralizadas pero no saladas (Alonso, 1985) los valores de sulfato oscilan entre 0.12 y 72.49 meq·l⁻¹, con una media de 11.6 meq·l⁻¹.

El **cloruro** es escaso en estas zonas. El agua de lluvia podría proporcionar una concentración fluctuante de cloruro, aunque pensamos que no tiene gran influencia en estas lagunas debido a la lejanía del mar, ya que se ha visto que existe una correlación negativa entre la cantidad de cloruro presente en el agua de lluvia y su proximidad al mar (Margalef, 1983).

Las concentraciones de cloruro en la zona de Cañada del Hoyo son más bajas que, por ejemplo, en las lagunas de Ruidera.

La secuencia catiónica en todas las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo es la siguiente (figura 3.12): $Mg^{2+} > Ca^{2+} > Na^+ > K^+$. Las concentraciones de **magnesio** descritas en las lagunas estudiadas por Alonso (1985) varían entre 0.39 y 41 $meq \cdot l^{-1}$ (con media de 4.9 $meq \cdot l^{-1}$) estando las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo más próximas al límite inferior puesto que la concentración media en ellas es de 3.2 $meq \cdot l^{-1}$. En cambio, en la zona de Arcas-Ballesteros, el **calcio** es el catión predominante y los valores medios de calcio (30-38 $meq \cdot l^{-1}$) están cercanos al límite superior del rango encontrado en las lagunas mineralizadas no saladas descritas por Alonso (0.02-38 $meq \cdot l^{-1}$, con media de 8.7 $meq \cdot l^{-1}$). Únicamente se encontraron dos excepciones en las cuales el magnesio sobrepasaba al calcio, este es el caso de Ballesteros-2 y Ballesteros-3, situadas en el borde del complejo lagunar estudiado. El magnesio, en los ecosistemas lacustres, es utilizado por las algas y plantas acuáticas, que precisan dicho catión para construir el núcleo Mg-porfirínico de las moléculas de clorofila y como cofactor en algunas reacciones enzimáticas; pero también es consumido por las bacterias y hongos de las aguas para llevar a cabo determinadas transformaciones enzimáticas. La demanda de magnesio por los organismos es mínima, pues lo consumen en concentraciones de micronutriente. Esto, asociado a su gran solubilidad (raras veces precipitan cantidades significativas de Mg), hace que este elemento sea considerado como un ion conservativo, poco afectado por los seres vivos.

Se ha observado el hecho de que las lagunas más someras y tapizadas por vegetación subacuática mostraban valores de la concentración de calcio más bajos que, en general, el resto de las lagunas. Tal es el caso de Arcas-4 (13.5 mM) y Ballesteros-3 (14.6 mM). En la primera de ellas existían grandes cantidades de *Potamogeton pectinatus* y la segunda estaba prácticamente colmatada por *Chara hispida* var. *major* (Cirujano, 1995). Estas circunstancias podrían ser las responsables del menor contenido en calcio que sería precipitado por la acción fotosintética de los macrófitos.

El **sodio** de las aguas procede de la alteración de los feldespatos y de la disolución de evaporitas (halitas) y el potasio también de la alteración de feldespatos y de micas. En las aguas de esta zona las concentraciones de estos cationes alcalinos monovalentes es baja, puesto que éstos son menos movilizables de los minerales en que se encuentran ubicados, de lo que lo son el calcio y el magnesio. Estos valores están dentro del rango de las masas de agua epicontinentales dulces estudiadas por Alonso (1985) las cuales fluctuaron entre 0.01 y 3 $meq \cdot l^{-1}$, con una media de 1.5 $meq \cdot l^{-1}$.

La relación metales monovalentes/divalentes puede influir sobre la composición de organismos. Las diatomeas predominan en lagos de aguas duras donde la relación M:D es mucho menor de 1.5. En algunos lagos de aguas duras, donde tras el fenómeno de descalcificación se invierte esta relación, se observa una disminución de la población de diatomeas, predominando las clorofíceas (Wetzel, 1981). Margalef (1983) propone un valor de 0.42 en la relación $(Na+K)/(Ca+Mg)$ como "normal" para las aguas dulces. Los sistemas cársticos se caracterizan por presentar una relación mucho más baja de la citada por Margalef. Tal es el caso de las aguas que nos ocupan, cuya relación media es de 0.08, pasando por los mínimos del lagunillo del Tejo (0.06) y los máximos del lagunillo de las Cardenillas (0.13).

En las aguas de la zona de Arcas-Ballesteros (eliminando BII-2 y BII-3 del análisis de correlación), las máximas correlaciones (tabla 3.14) se dan entre el sulfato con todos los cationes, por lo que es de suponer que las sales disueltas procedan del yeso, (sulfato cálcico), la epsomita (sulfato magnésico) y la mirabilita (sulfato sódico) principalmente. El cloruro muestra a su vez elevada correlación con los mismos cationes que el sulfato (aprox. 0.8), procediendo el Cl^- y el Na^+ de la halita. Por último, la alcalinidad muestra correlaciones negativas de 0.5-0.6 con todos los cationes. BII-2 y BII-3 mostraron correlaciones positivas elevadas ($r > 0.9$) del sulfato con todos los cationes excepto con el calcio que sólo fue de 0.5. El cloruro también mostró altas correlaciones con todos los cationes.

Por lo que respecta a las aguas del sistema cárstico de Cañada del Hoyo, las correlaciones máximas se dan entre la alcalinidad y el magnesio (dolomita), entre ésta y el sodio (trona) y entre ésta y el potasio, todas ellas con $r > 0.9$; a continuación entre el sulfato y el magnesio (epsomita) y el cloruro y el sodio (halita), ambos con igual coeficiente de correlación (0.67). El cloruro y el potasio mostraron una correlación de 0.62. Los tres aniones fundamentales mostraron con el calcio correlaciones muy bajas y negativas (tabla 3.14).

El elevado **pH** de las aguas de las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo nos muestra que estamos ante aguas duras, con gran capacidad tamponante debida a su reserva alcalina, y la elevación del pH en las aguas epilimnéticas en los dos lagunillos podría estar relacionado con la presencia y actividad fotosintética de los macrófitos que proliferan en ambas lagunas. El pH de las aguas de las lagunas de Arcas-Ballesteros está cercano a la neutralidad, con la excepción de la laguna BII-5, que mostró un pH cercano a 9 en la primavera de 1992.

Bajo el punto de vista de la **estructuración vertical** de las capas de agua durante el ciclo anual, las lagunas de las zonas cársticas de Cañada del Hoyo y Arcas-Ballesteros y Fuentes, corresponden al tipo de lagos holomícticos (monomícticos), con la única excepción de la laguna de La Cruz, que es meromíctica. Por tanto, en dichas lagunas, cuando la profundidad es

suficiente, se desarrollan termoclinas durante el período cálido del año, en respuesta al calentamiento de las capas de agua más superficiales por la radiación solar. Aunque las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros no están protegidas del viento por paredes laterales como sucede en algunas de las de la zona de Cañada del Hoyo, la mayoría de ellas poseen bajas relaciones superficie/volumen, lo cual facilita la estratificación térmica. Las termoclinas separan dos partes principales en ellas: el epilimnion y el hipolimnion.

Tabla 3.14. Correlación entre aniones y cationes en las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros-Fuentes, la zona de Cañada del Hoyo y para comparar, en los embalses españoles (Margalef *et al.*, 1976) y en las masas de agua epicontinentales descritas por Alonso (1985) y clasificadas en dos grupos atendiendo a su salinidad (1: suma de aniones inferior a 5 meq·l⁻¹; 2: hasta 100 meq·l⁻¹).

Table 3.14. Correlation between anions and cations in lakes from Arcas-Ballesteros-Fuentes and Cañada del Hoyo areas and for comparison, in Spanish reservoirs (Margalef *et al.*, 1976) and in inland water bodies described by Alonso (1985) and classified in two groups according to their salinity (1: total anions less than 5 meq·l⁻¹; 2: to 100 meq·l⁻¹).

ARCAS-BALLESTEROS-FUENTES*					CAÑADA DEL HOYO			
	Ca	Mg	Na	K	Ca	Mg	Na	K
Alc	-0.65	-0.72	-0.74	-0.73	-0.23	0.94	0.96	0.93
Cl	0.62	0.70	0.74	0.67	-0.1	0.59	0.67	0.62
SO ₄	0.75	0.86	0.89	0.82	-0.5	0.67	0.47	0.48

LAGUNAS SALIN. 1				LAGUNAS SALIN. 2		
	Ca	Mg	Na+K	Ca	Mg	Na+K
Alc	0.53	0.58	-0.22	-0.01	0.26	0.01
Cl	0.18	0.05	0.46	0.15	0.33	0.91
SO ₄	0.23	-0.03	0.36	0.76	0.78	0.52

EMBALSES				
	Ca	Mg	Na	K
Alc	0.75	0.79	0.62	0.55
Cl	0.17	0.42	0.57	0.57
SO ₄	0.57	0.78	0.62	0.70

*: BII-2 y BII-3 han sido excluidas del análisis de correlación porque ambas son las únicas lagunas que presentan mayor concentración de magnesio que de calcio en la zona de Arcas-Ballesteros y Fuentes.

*: BII-2 and BII-3 lakes have been excluded from the correlation analysis because both are the only having higher magnesium than calcium concentration in Arcas-Ballesteros y Fuentes areas.

En la laguna de la Parra, la laguna de las Cardenillas, la laguna y el lagunillo del Tejo y la laguna de la Cruz, de la zona de Cañada del Hoyo, y en la laguna Arcas-2, la del Rincón, Bll-2, Bll-4 y Bll-5, de la zona de Arcas-Ballesteros, el hipolimnion se convierte en anóxico, acumulándose sustancias químicas reducidas (H_2S , NH_4^+ , CH_4 , etc.). La laguna de La Cruz (de la zona de Cañada del Hoyo), además de exhibir un monimolimnion reductor, también se estratifica y presenta en verano-otoño un hipolimnion anóxico. En cambio, en las restantes el hipolimnion permanece más o menos oxigenado.

La profundidad a la que se localizan dichas termoclinas varía entre las lagunas, siendo en la mayoría de ellas muy someras en primavera (situadas entre los 2 y 3 m de profundidad en mayo en Ar-3, Bll-1, Rincón, Barr-1 y Barr-2 y Fu-1 y Fu-2). Otras en cambio, poseen la termoclina ubicada ligeramente a mayor profundidad (entre 3 y 4 m). Durante el otoño, bajo la acción combinada de los vientos y de la disminución de la temperatura, se produce una mezcla vertical con la consiguiente oxigenación completa de la columna de agua (en aquellas lagunas que poseían fondo anóxico) seguido de una liberación de nutrientes procedentes del agua profunda y del sedimento. Las termoclinas en las lagunas de la zona de Cañada de Hoyo se ubicaban a una mayor profundidad, si bien los muestreos se realizaron a finales de primavera y principios del verano.

El **oxígeno** es uno de los parámetros más importantes en los lagos (Wetzel, 1981). El oxígeno disuelto evidentemente es esencial para el metabolismo de todos los organismos acuáticos que presentan una respiración de tipo aerobio. Por tanto, las propiedades de solubilidad y, sobre todo, la distribución del oxígeno en los ecosistemas acuáticos son esenciales para comprender la distribución, el comportamiento y la actividad fisiológica de los organismos acuáticos. En un lago ideal, la concentración de oxígeno durante la circulación primaveral se aproxima bastante al 100 % de saturación, la cual depende del control físico de difusión, mezcla y saturación. Durante la primavera, en el perfil iluminado de la mayoría de las lagunas de estas zonas, se establecen sobresaturaciones de oxígeno, causadas por la actividad fotosintética. Únicamente en las lagunas Barr-1, Bll-3 y Ar-4 las concentraciones de oxígeno estaban por debajo de la saturación en esta época del año, así como en el lagunillo de las Cardenillas durante julio, indicando que las oxidaciones bioquímicas son más intensas que los procesos productivos de oxígeno.

Durante la estratificación estival, la mayoría de las lagunas de estas zonas presenta un perfil de oxígeno clinogrado o heterogrado positivo, el cual se caracteriza por la existencia de un máximo de oxígeno a nivel del metalimnion y el agotamiento de este gas en el hipolimnion a causa de la interrupción de la circulación vertical del agua. Como la temperatura del epilimnion

aumenta y con ello disminuye la solubilidad de este gas en el agua, y a la vez el oxígeno es agotado a nivel de la oxiclina por la oxidación de la materia orgánica, se produce un elevado aumento de la concentración de oxígeno en el metalimnion, acompañado por un aumento de la productividad algal en esta zona, donde tienden a retenerse los nutrientes (que llegan en parte reciclados desde la interfase óxico-anóxica. Los máximos metalimnéticos alcanzados en esta zona son bastante elevados, de manera que en mayo se midieron más de $12 \text{ mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ en las lagunas Ar-2, Ar-3, Rincón, Barr-2 y las lagunas más profundas de la zona de Ballesteros, así como en la laguna del Tejo, la laguna de La Cruz, la de las Cardenillas y la de la Parra ($12\text{-}15 \text{ mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ en julio).

Cabe destacar la peculiaridad presentada por las lagunas Fu-2 y Barr-1, las cuales poseen una zona de sedimento en suspensión, con la interfase agua-sedimento localizada a 8.75 y 7 m respectivamente. Este hecho está causado por surgencias de aguas subterráneas, como en el caso del lago de Banyoles (Abellà, 1980). Estas surgencias presentaban una temperatura más elevada en el caso de la laguna Fu-2 y la mayor concentración de oxígeno podría ser debida a la actividad fotosintética de los macrófitos subacuáticos que tapizaban el fondo de la laguna. Dichas características, en cambio, no fueron observadas en la laguna Barr-1. En la laguna Fu-1 puede que también exista una surgencia subterránea aunque en este caso no se observó sedimento en suspensión. Sin embargo, la menor conductividad de estas aguas cuando en todas las demás lagunas se produce un aumento de dicho parámetro, sugieren la posibilidad de que entre agua de la capa freática. Aquí también se observó una mayor concentración de oxígeno en aguas cercanas al sedimento que asimismo se debería a los macrófitos del fondo, causa anteriormente comentada.

Las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros que han sido objeto de estudio, están situadas en una zona donde los cultivos de cereales, girasol, etc. son abundantes. La proximidad de estos cultivos a la mayoría de ellas condiciona la entrada de **nitrógeno**, principalmente, procedente de los fertilizantes usados por los agricultores. El estado trófico de las aguas de este humedal es oligo-mesotrófico. En algunas de ellas el contenido en clorofila *a* es bastante elevado (alrededor de $10 \mu\text{g Clor } a \cdot \text{l}^{-1}$). En otras, en cambio, las concentraciones rara vez superan $1 \mu\text{g Clor } a \cdot \text{l}^{-1}$. En el primer caso se encuentran las lagunas Ar-3, Bll-4, Rincón, y Fu-1. Las más oligotróficas son Ar-4, Bll-1, Bll-6 y Barr-1. Sin embargo, no existe una relación entre la concentración de nitrato y el estado trófico de la laguna, indicando que el nitrato no es el factor limitante en esta zona. De esta forma, lagunas con elevado contenido en nitrato, como es el caso de Fu-2 ($146 \mu\text{M}$), únicamente presenta $3 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ de clorofila *a* en el otoño de 1986, lo que delata la existencia de otro factor limitante, p.e. el fósforo. Por el contrario, en la laguna del Rincón donde se

encontraron concentraciones de clorofila de $13 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, el nitrato medido fue de $0.6 \mu\text{M}$, consecuencia del consumo de nitrógeno por el fitoplancton. Asimismo, en la laguna Ar-3, de elevado contenido en clorofila *a* (superior a $10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), la concentración de nitrato es también muy baja ($0.8 \mu\text{M}$). Destacar únicamente el caso de Bll-3 en octubre de 1992, momento en el cual la laguna presentaba características eutróficas con más de $120 \mu\cdot\text{l}^{-1}$ de Clor. *a* puesto que debió recibir aportes externos o movilización de nutrientes desde el sedimento.

Los fertilizantes agrícolas desempeñan un papel importante en las lagunas de esta zona, haciendo que las concentraciones de nitrato varíen estacionalmente. De esta forma, en aquellas lagunas que presentan un contenido en nitrato más elevado, la desviación típica de la media es también más elevada. Este es el caso de las lagunas de Fuentes (vertidos a través del río Moscas en las más cercanas a él), donde el nitrato aparece en concentraciones superiores a los $100 \mu\text{M}$ y las desviaciones típicas fluctúan entre 15 y $50 \mu\text{M}$. En cambio, en zonas donde el nitrato se da en muy bajas concentraciones, las desviaciones típicas también son bajas. Los compuestos reducidos del nitrógeno son abundantes únicamente, en aquellas zonas del perfil vertical de las lagunas donde se produce el agotamiento de oxígeno.

Las aguas de las lagunas estudiadas en la zona de Cañada del Hoyo pueden considerarse oligo-mesotróficas en cuanto al contenido en clorofila *a*, si bien en la mayoría de ellas se han observado máximos metalimnéticos de este pigmento que alcanzan concentraciones bastante más elevadas. Esta característica es frecuente en lagos de gran transparencia del agua y escasez de nutrientes en las capas de agua superficiales (Kiefer *et al.*, 1972; Fee, 1976; Pick y Lean, 1984; Hino *et al.*, 1986; etc.). Estos máximos de clorofila se encuentran generalmente por debajo de la profundidad de la zona fótica, por tanto en condiciones limitantes de luz. Algunos autores (Fee, 1976; Reynolds, 1976) han sugerido que estas condiciones "desventajosas" podrían ser suplidas por la ventaja que supone estar localizadas a profundidades en las que existe una mayor concentración de nutrientes. En estas lagunas sí se produce una mayor acumulación de nutrientes en las partes bajas del metalimnion, especialmente justo a nivel de la interfase óxico-anóxica en aquellas lagunas que desarrollan un hipolimnion anóxico (laguna de La Cruz, laguna del Tejo, lagunillo del Tejo y laguna de las Cardenillas).

La zona de Cañada del Hoyo destaca por su escasez, en general, en compuestos nitrogenados inorgánicos. El hecho de encontrarse estas lagunas fuera de un terreno agrícola condiciona esta circunstancia. Únicamente la laguna de la Parra mostró concentraciones más elevadas, siendo la media de $11 \mu\text{M}$.

Respecto al fósforo, elemento limitante por excelencia de la productividad de los lagos, es relativamente escaso en las aguas de las lagunas estudiadas. No podemos clasificar estas

masas de agua según el criterio propuesto por Wetzel (1981), quien clasifica el estado trófico de los lagos según la concentración de fósforo total en sus aguas, puesto que este parámetro no fue determinado. Sin embargo, destaca el menor contenido en fosfato soluble en las lagunas de la zona de Arcas-Ballesteros-Fuentes con respecto a las de Cañada del Hoyo. Además, vemos que es difícil estudiar las posibles correlaciones entre la cantidad de fósforo presente en las aguas de la laguna y la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica, puesto que hay que tener en cuenta que en estas lagunas hay densas extensiones de macrófitos que también incorporan fósforo (productividad) y no queda computado en la clorofila determinada en este trabajo, la cual sólo se refiere a las poblaciones planctónicas.

Las concentraciones de **sílice** en los lagos frecuentemente muestran variaciones notables en la distribución estacional y espacial. En la zona Arcas-Ballesteros-Fuentes, la sílice es un componente muy abundante de sus aguas, aunque su concentración varía notablemente dependiendo de la ubicación de la laguna. Cabe destacar la abundancia del silicato en la zona de Ballesteros, especialmente en las lagunas Bll-1, Bll-2 y Bll-3 (300-400 μM), en las cuales la variación estacional es también muy acusada (de hasta 200-300 μM). En estas variaciones estacionales intervienen de manera muy efectiva las poblaciones de diatomeas, las cuales incorporan sílice para construir sus frústulos. La zona de Cañada del Hoyo, en cambio, posee sílice en menor concentración (1-33 μM) y también con diferencias importantes entre las distintas lagunas, destacando el lagunillo de las Cardenillas por su mayor concentración (110 μM).

La **transparencia del agua** de las lagunas de la zona Arcas-Ballesteros varía considerablemente de unas a otras, y está relacionada en parte con el desarrollo algal. Este es el caso de las lagunas Bll-4, Bll-5 y Bll-6 donde el disco de Secchi alcanzó una profundidad en metros de 2.5, 4.5 y hasta el fondo de la laguna, respectivamente y las concentraciones de clorofila *a* medidas fueron de 16, 4 y 0.8 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ respectivamente. En cambio, en otras lagunas, como es el caso de Brr-1, las partículas en suspensión ejercen una acción más efectiva que la concentración de clorofila sobre la atenuación de la luz en las aguas, de forma que en esta laguna con un contenido en clorofila de 0.62 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, el disco de Secchi sólo alcanzaba una profundidad de 1.4 m. Esta laguna se caracteriza por el aspecto lechoso de sus aguas producido por las partículas en suspensión procedentes del arrastre de margas del sedimento por el flujo de agua que aflora en la laguna. Las lagunas de la zona de Cañada del Hoyo se caracterizan por la elevada transparencia de sus aguas, sobre todo la laguna del Tejo y la laguna de La Cruz, lo que permite el desarrollo de los máximos metalimnéticos profundos de clorofila comentados anteriormente.

Las lagunas de Cañada del Hoyo, por su gran belleza además de la del enclave en el que encuentran, son objeto de la visita de muchas personas que las utilizan con fines recreativos. Se ha observado que cada vez más se utilizan para el baño, así como en algunas ocasiones para el lavado corporal, el de utensilios de uso diario, etc... Todo ello supone un aporte de nutrientes a estos frágiles ecosistemas que podrían ver alterado su equilibrio natural.

Para finalizar, hacer hincapié en el interés científico incuestionable de las lagunas tanto de la zona de Cañada del Hoyo como del Humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes, además de un valor paisajístico también elevadísimo. Por ello, es necesario utilizar unas líneas de esta memoria para reclamar que cualquier actuación de la gestión de estas zonas sea adecuada, así como pedir una protección legal de estos magníficos enclaves.

LA LAGUNA DE LA CRUZ

4.1. INTRODUCCIÓN

Aunque, como se ha visto en el capítulo anterior, la laguna de La Cruz ya había sido objeto de estudio previo (Miracle y Vicente, 1983; Rojo y Miracle, 1987; Vicente y Miracle, 1988), dichos estudios se habían basado en muestras tomadas en intervalos de tiempo largos e irregulares. Además, los perfiles verticales fueron muestreados mediante botellas hidrográficas, con lo que se pierde toda la información contenida en las microestratificaciones que albergan dichas lagunas a nivel de las interfases. Así pues, el principal objetivo de este capítulo es la descripción limnológica de la única laguna meromítica de la zona, la laguna de La Cruz, la cual exhibe unas peculiares características. De ella se describe la evolución anual de diversos parámetros limnológicos, así como se ha pretendido obtener con este estudio una primera aproximación de las características del sedimento reciente de la laguna, principalmente desde el punto de vista del contenido en fósforo. Para ello, se ha realizado el análisis químico de la capa de sedimento (0-6 cm) interactiva con las aguas monimolimnéticas. Finalmente, se han comparado algunas de las características de esta laguna con otros lagos meromíticos de la literatura científica.

4.2. RESULTADOS

4.2.1. Parámetros morfométricos. Balance térmico

En la figura 4.1 aparece la batimetría realizada por Vicente y Miracle (1988) mediante sondeo gravimétrico. La masa de agua se encuentra en una cubeta de forma casi circular y fondo tronco-cónico. Los principales parámetros morfométricos se muestran en la tabla 4.1. De la observación de estos parámetros podemos extraer algunas consecuencias limnológicas relevantes

y la influencia en los estudios biológicos. La profundidad relativa (Z_r) es un indicador de la estabilidad de la masa de agua en relación con la mezcla vertical, siendo su valor directamente proporcional a la dificultad de mezcla. La laguna de La Cruz presenta un valor de Z_r de 18, indicando que se trata de una laguna de gran estabilidad.

La laguna de La Cruz, como se ha visto en el caso de las lagunas del sistema cárstico carbonatado (apartado 3.2.2) se puede incluir como perteneciente al tipo 46 de la clasificación de Hutchinson (1957). En este grupo se incluyen aquellos lagos de morfología casi circular cuyo origen ha sido la disolución y el hundimiento de los materiales de la base. La laguna de La Cruz muestra un desarrollo de la orilla muy cercano a 1, lo que corrobora su forma casi perfectamente circular.

Con el cociente área/volumen podemos conocer la proporción de agua de la laguna que está en contacto con las paredes. Esto es interesante desde el punto de vista biológico puesto que está relacionado con las posibles interacciones fisico-químicas que se dan en la zona de contacto, bien sea intercambio de sustancias o bien intercambio de calor, el cual repercute en la dinámica térmica del conjunto de la masa de agua. Vemos que en la laguna de La Cruz este cociente es bajo.

Un 36 % del volumen del agua de la laguna está por debajo de los 10 m de profundidad (tabla 4.2 y figura 4.1.B), y el volumen del monimolimnion es menor del 8 %.

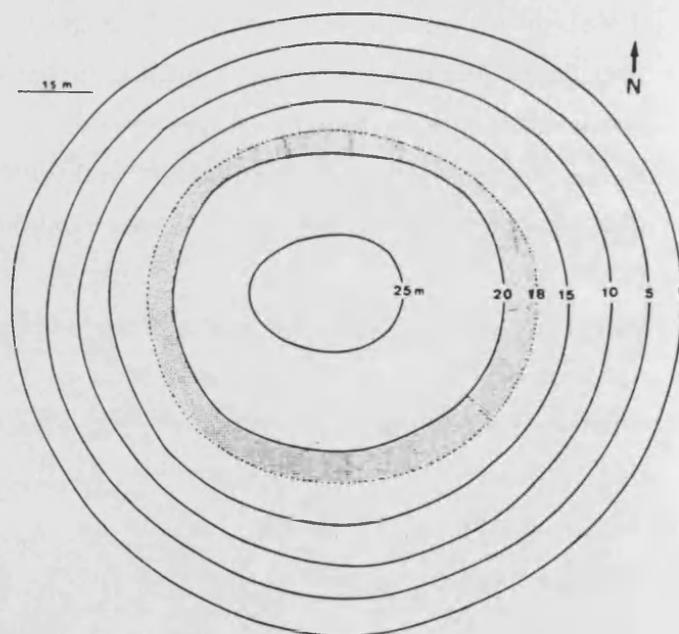


Figura 4.1.A. Mapa batimétrico de la Laguna de La Cruz según Vicente y Miracle (1988).

Figure 4.1.A. Bathymetric map of Lake La Cruz according to Vicente and Miracle (1988).

El balance térmico calculado desde el verano de 1987 al invierno de 1987 fue de $-13821 \text{ cal}\cdot\text{cm}^{-2}$, mientras que del invierno de 1987 al verano de 1988 fue de $+12966 \text{ cal}\cdot\text{cm}^{-2}$.

Tabla 4.1. Parámetros morfométricos según Hutchinson (1957) de la laguna de La Cruz.

Table 4.1. Hutchinson's morphometrical parameters of Lake La Cruz.

Diámetro máximo	136 m
Área	14.547 m ²
Volumen	190.913 m ³
Área/Volumen	0.076
Zr	18
Zmax	24 m
Zm	13.13 m
Zm/Zmáx	0.55

Tabla 4.2. Distribución de las áreas y volúmenes parciales de la laguna de La Cruz.

Table 4.2. Distribution of partial areas and volumes of Lake La Cruz.

Z (m)	Az (m ²)	Vz (m ³)	% total
0	14 526		
5	11 882	65 912	35
10	8 992	52 018	27
15	6 793	39 334	21
18	4 657	17 074	9
20	3 421	8 046	4
25	452	8 529	4
Volumen total		190.913	

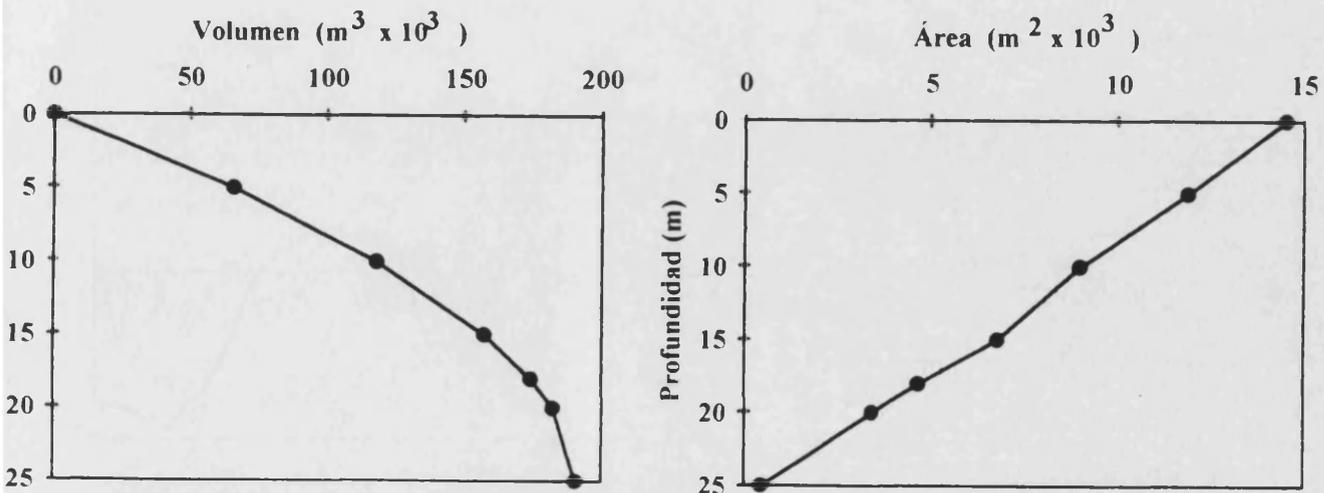


Figura 4.1.B. Curvas profundidad-volumen (izquierda) y profundidad-área (derecha)
Figure 4.1.B. Depth-volume (left) and depth-area (right) curves.

Las oscilaciones de nivel de las aguas de la laguna aparecen reflejadas en la figura 4.2. La laguna de La Cruz sufrió un descenso del nivel de sus aguas a partir de junio de 1987 hasta octubre del mismo año, momento en el cual inició un ascenso de nivel de las aguas con una tasa de $+1.3 \text{ cm}\cdot\text{día}^{-1}$, coincidiendo con las altas pluviocidades del mes de octubre (116 mm., véase apartado 3.2). Debido también a las abundantes lluvias en la primavera de 1988 (con 105 y 121 mm. de pluviocidad en abril y junio, respectivamente), el nivel continuó ascendiendo pero esta vez con una tasa menor, hasta julio de ese año, momento en el que empezó a descender de nuevo (tasa = $-0.5 \text{ cm}\cdot\text{día}^{-1}$). Los meses de julio y agosto de 1988 fueron especialmente secos con 3.8 y 3.1 mm. de pluviocidad registrados, sin embargo el nivel del agua se mantuvo relativamente alto comparado con el de los veranos de otros años. Dicho nivel permaneció más o menos constante hasta julio del año siguiente y a partir de entonces descendió con una tasa de $-0.31 \text{ cm}\cdot\text{día}^{-1}$. Hasta noviembre de 1989, la laguna no inició un nuevo aunque débil ascenso de nivel que finalizó en diciembre de ese año y que se mantuvo hasta abril de 1990, para ir descendiendo a partir de entonces (debido a la sequía de 1990) hasta finales del verano, momento en el cual el nivel de la laguna se encontraba más de un metro por debajo del máximo primaveral de 1988.

En resumen, durante el período del seguimiento del ciclo anual 87/88, la laguna de La Cruz sufrió una oscilación de nivel de 0.9 m, dándose el nivel más bajo a finales de septiembre de 1987 y el máximo entre el 17 de junio y el 7 de julio de 1988. La profundidad máxima osciló entre 23.4 y 24.3 m y fue algo inferior a la del año 1982 en la que se confeccionó el mapa batimétrico.

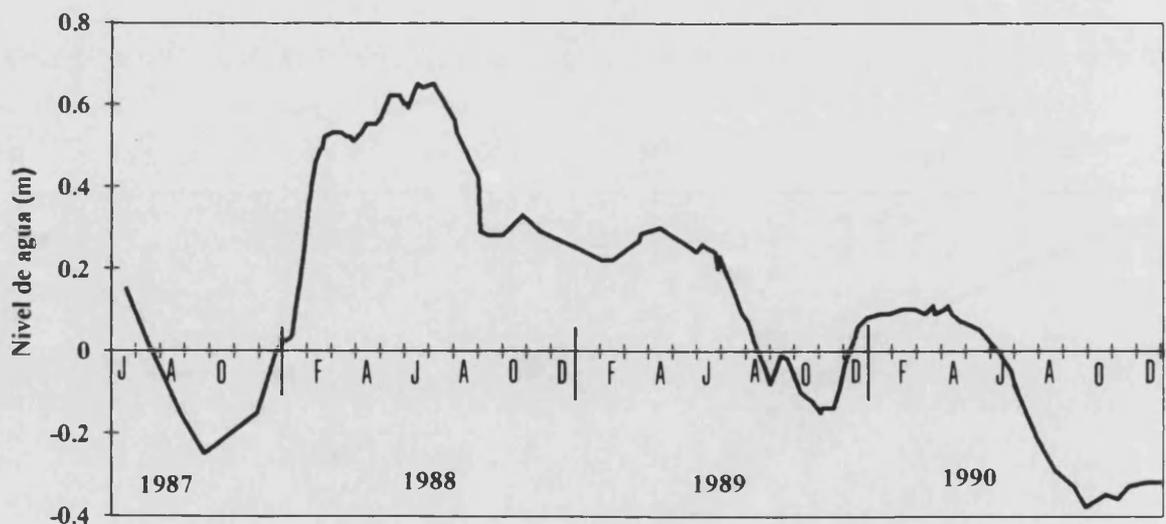


Figura 4.2. Variación del nivel de las aguas en la laguna de La Cruz.
Figure 4.2. Water depth fluctuations in Lake La Cruz.

4.2.2. Evolución de los parámetros limnológicos

En este apartado se describen el conjunto de características físico-químicas, las cuales nos permiten clasificar a la masa de agua de la laguna de La Cruz como meromítica. La mayoría de los parámetros físico-químicos presentados en esta sección corresponden al seguimiento del ciclo anual comprendido entre junio de 1987 y octubre de 1988, y solamente algunos parámetros como la temperatura, el oxígeno, la conductividad y la penetración luminosa fueron seguidos en años posteriores.

Esta laguna, que ya hemos visto que por su morfometría es extraordinariamente estable, presenta unos gradientes muy acusados de tres parámetros clave: (i) **conductividad**, cuyo gradiente señala una quimioclina a partir de la cual definimos un monimolimnion permanente, (ii) **temperatura**, cuyo gradiente constituye una metalimnion bien marcado y (iii) **oxígeno**, cuyo gradiente forma una pronunciada oxiclina que finaliza con la interfase óxico-anóxica.

4.2.2.1. Conductividad

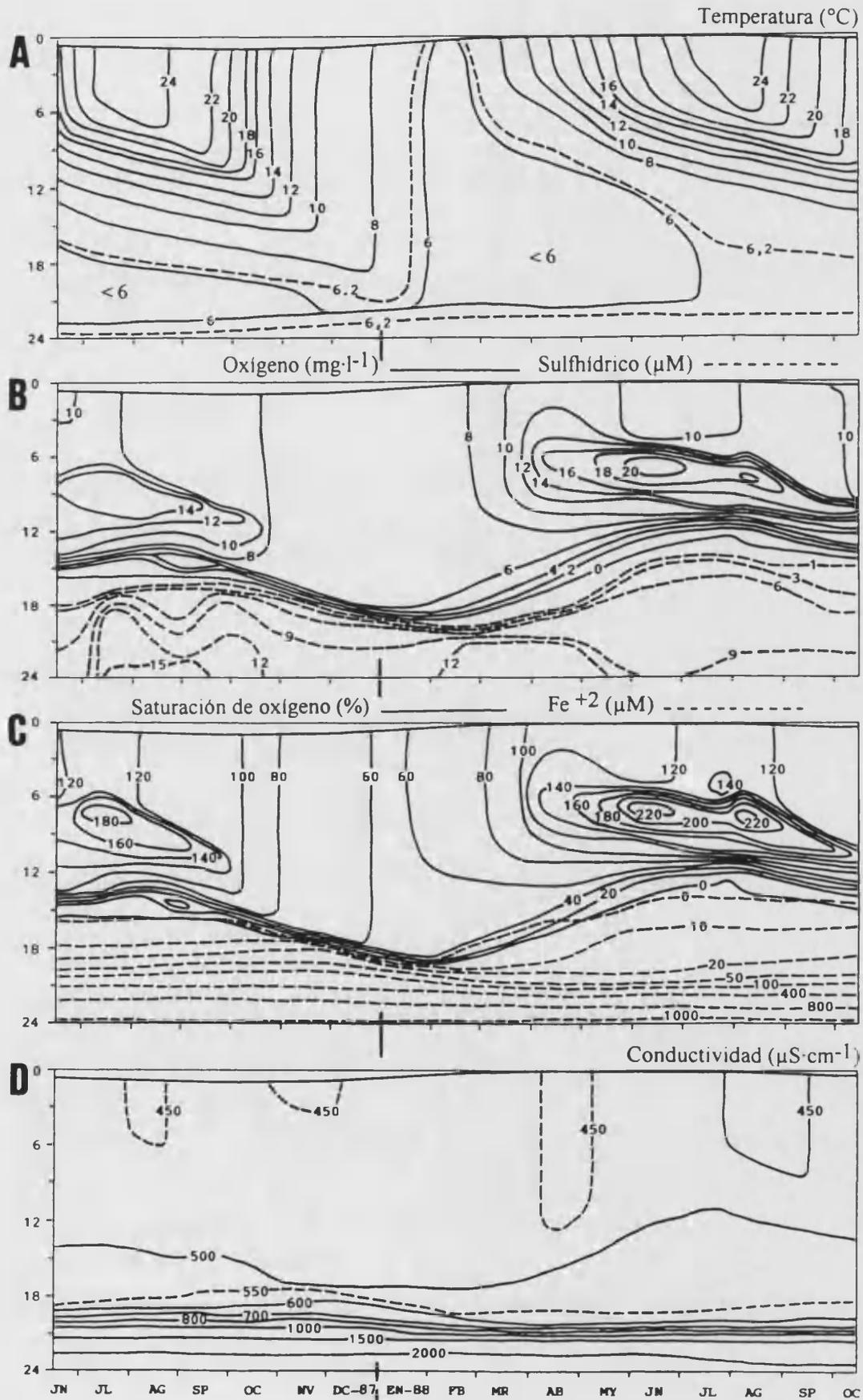
En la figura 4.3.D está representada la evolución de la conductividad del agua de la laguna de La Cruz, donde se observa el gran incremento de este parámetro en las aguas profundas que nos lleva a definir un monimolimnion permanente delimitado por una quimioclina que se mantiene a una profundidad más o menos constante, por debajo de la oxiclina en verano. También se aprecia que los valores epilimnéticos son bajos, indicando una baja mineralización de sus aguas y siendo el bicarbonato de magnesio la principal sal presente en la esta laguna (apartados 4.2.2.7 y 4.2.2.8). La figura 4.4 nos muestra los valores medios de conductividad en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna durante tres años consecutivos. En los años 1987, 1988 y 1989, la conductividad del mixolimnion de la laguna permanece muy constante, mostrando valores medios de $486 \pm 9 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. La conductividad del metalimnion es ligeramente superior a la del epilimnion durante los períodos de estratificación térmica (figura 4.4, gráficas inferiores). Por debajo de esta zona se registra un ligero aumento de la conductividad, de forma que el hipolimnion posee valores medios superiores a los $500 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Es de destacar que a finales del período de estratificación, la conductividad hipolimnética experimenta un suave incremento, llegándose a medir valores medios de alrededor de $550 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$.

El monimolimnion de esta laguna se caracteriza por presentar una elevada conductividad, la cual establece un acusado gradiente, la quimioclina, a partir de los 18-19 m de profundidad,

que se hace mucho más abrupta a partir de los 20-21 m. Los gradientes de conductividad en 1987 eran de 100-200 ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) m^{-1} entre los 18 y 19 m, mientras que entre 20 y 21 m se obtuvieron valores de 500 ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) m^{-1} . Como hemos comentado anteriormente, los meses de mezcla originan un hundimiento del inicio de esta quimioclina. La quimioclina en el verano de 1988, a causa de la anoxia del hipolimnion experimenta un ligero ascenso con suaves gradientes de conductividad hasta los 20 m -25 ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) m^{-1} -, pero que se hacen muy abruptos a partir de esta profundidad -de 750 ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) m^{-1} entre 20 y 21 m-. Al comienzo de esta quimioclina se midieron valores superiores a los 600 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ que fueron aumentando progresivamente hasta más de 2000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ en el fondo de la laguna. Por tanto, y a pesar de que los valores medios del monimolimnion muestran una gran desviación típica, como puede observarse en la figura 4.4, éstos son de 1400-1600 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. La posición de la quimioclina en los diferentes ciclos anuales estudiados se mantiene más o menos constante en las profundidades indicadas, por lo que hemos considerado el monimolinion a partir del inicio del gradiente a los 19 m para todos los meses estudiados y en las representaciones de todas las figuras.

Figura 4.3. (Página siguiente) Distribución espacio-temporal de algunos de los principales parámetros limnológicos durante el periodo junio 1987-octubre 1988 en la laguna de La Cruz. Las variaciones del nivel del agua de la laguna están representadas en la parte superior de la gráfica. **A:** Isolíneas de temperatura. **B:** Distribución de la concentración de oxígeno disuelto (línea continua, en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) y de la concentración de sulfhídrico (línea de trazos, μM). **C:** Distribución espacio-temporal del porcentaje de saturación del oxígeno (línea continua) y del hierro total (línea de trazos, μM). **D:** Isolíneas de la conductividad ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$).

Figure 4.3. (Next page) Time-depth distributions of some of the main limnological parameters during the period June 1987-October 1988 in lake La Cruz. Water level oscillations are indicated at the top of the graph. **A:** Isolines of temperature. **B:** Dissolved oxygen concentration (solid line, $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) and sulphide concentration (dashed line, μM). **C:** Time-depth distribution of the percentage of oxygen saturation (solid line) and total iron (dashed line, μM). **D:** Isolines of water conductivity ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$).



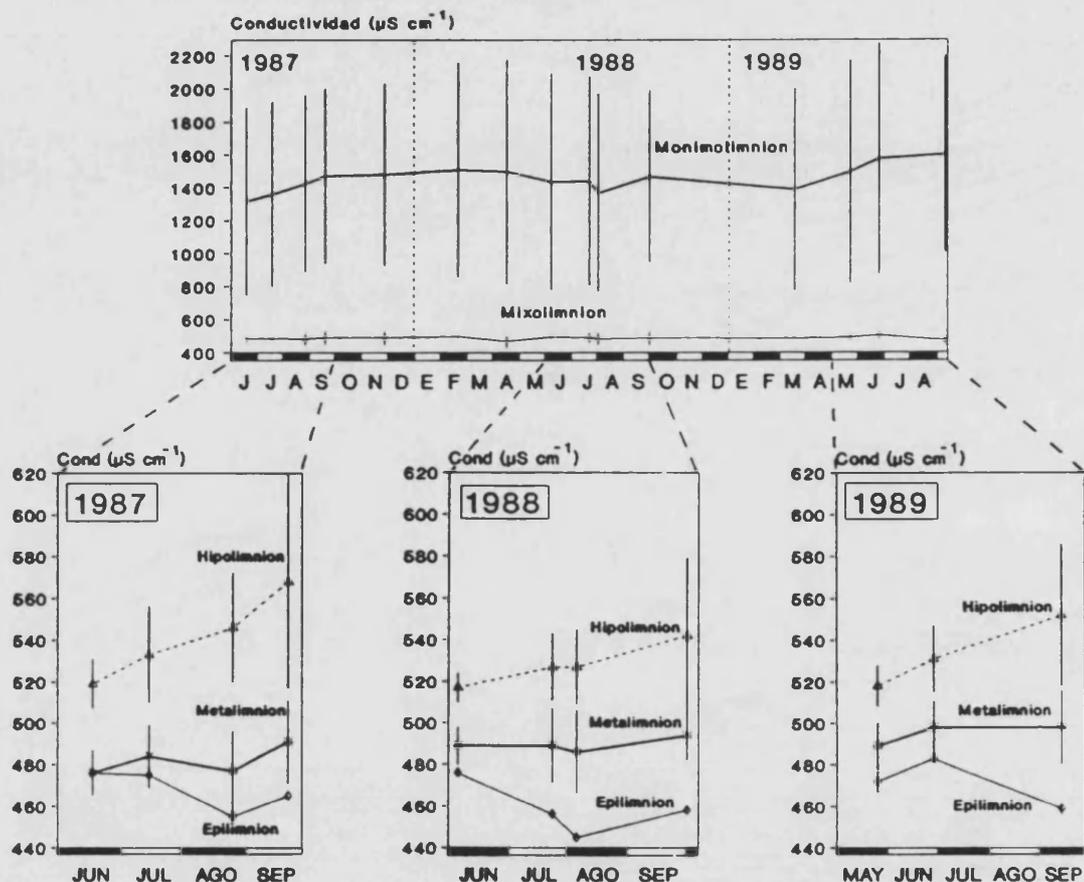


Figura 4.4. Promedio de la conductividad ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna de La Cruz durante los años 1987, 1989 y 1989. En las gráficas inferiores aparece la media de las distintas zonas del mixolimnion (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante los dos periodos de estratificación térmica de la laguna. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.4. Mean conductivity ($\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$) in the mixolimnion and the monimolimnion of Lake La Cruz during 1987, 1988 and 1989. Lower pannels show the mean value in the different zone of the mixolimnion (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

4.2.2.2. Temperatura

En la figura 4.3.A se presenta la variación espacio-temporal de la temperatura durante el período estudiado. La estratificación estival define una termoclina que comienza a formarse a principios de la primavera y se mantiene hasta principios de otoño. En verano, la temperatura de las capas superiores del epilimnion fue mayor en 1988 que en el año precedente, oscilando entre $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (18 de junio de 1987) y $27.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (23 de julio de 1988). Así pues, en julio de 1988 se midieron

Los máximos de temperatura de todo el ciclo estudiado, en cambio, el máximo medido en 1987 fue en el muestreo de agosto con 25.2 °C en la superficie. Las mínimas temperaturas alcanzadas fueron de 5.2-5.7 °C y se registraron entre los 18-20 m. Las diferencias máximas de temperatura entre las aguas epilimnéticas y las monimolimnéticas se registraron en los meses de julio y agosto y fueron de 18-19 °C.

En la tabla 4.3 se muestran los gradientes de temperatura a distintas profundidades desde los primeros meses de formación de la termoclina hasta su máximo establecimiento en varios ciclos anuales, así como las diferencias de temperatura entre las aguas superficiales y profundas. Si consideramos la termoclina como las variaciones de temperatura en la columna de agua iguales o superiores a 1 °C por metro de profundidad, la laguna de La Cruz presenta una termoclina de gran espesor. El año 1988 mostró una estratificación más marcada y situada más superficialmente que el año precedente, de manera que la termoclina, que no se iniciaba hasta los 66 m el 18 de junio de 1987, mostraba gradientes máximos de tan sólo 2.5 °C·m⁻¹ mientras que el 4 de junio de 1988, los gradientes de temperatura mayores de 1 °C·m⁻¹ empezaban ya a los 5 m y los gradientes máximos eran mayores de 3.4 °C·m⁻¹. En los muestreos sucesivos se observó la misma tendencia (véase tabla 4.3).

En ambos años de estudio, a medida que avanzaba el verano, la termoclina se iba situando más profundamente y los gradientes aumentaban (3.3 °C·m⁻¹ entre 8 y 9 m en agosto de 1987; 3.8 °C·m⁻¹ entre 7 y 8 m en agosto de 1988). A finales de septiembre de 1987 la termoclina era totalmente abrupta, situándose entre los 9 y 10 m de profundidad y con un gradiente máximo de 4.5 °C·m⁻¹ (tabla 4.3) uniéndose de esta forma con la oxiclina. A mediados de octubre, la termoclina comenzó a desestabilizarse como consecuencia de la mezcla otoñal hasta presentar la columna de agua mixolimnética una temperatura uniforme. En 1988, el 1 de octubre la laguna mostraba la termoclina también entre 9 y 10 m, aunque el gradiente máximo, de 4.2 °C·m⁻¹, se localizó entre 9.5 y 10.5 m.

En los años posteriores el comportamiento de la termoclina fue esencialmente el mismo. El año 1989 fue similar a 1988 con el establecimiento de la termoclina más superficialmente. Sin embargo, en 1990, el 18 de mayo no se registraron todavía gradientes tan acusados como en el año precedente.

La figura 4.5 muestra la evolución de la temperatura media en el mixolimnion y el monimolimnion de la laguna durante el período junio 87-octubre 88. También se indica en ella la desviación típica para cada muestreo.

Tabla 4.3. Gradientes de temperatura durante la formación, el establecimiento y la desaparición de la termoclina en la laguna de La Cruz en diferentes años. El último valor de cada columna (en negrita) indica la diferencia de temperatura entre las aguas de la superficie y el fondo de la laguna.

Table 4.3. Temperature gradients during the formation, persistence and destruction of the thermocline in Lake La Cruz in several years. The last value in each column (in bold) indicates the temperature difference between surface and the bottom of the lake.

AÑO	GRADIENTE DE TEMPERATURA									
Intervalo Profund. m	°C·m ⁻¹									
1987	18-JUN	16-JUL	5-AGO	27-AGO	23-SEP					
5-6	0.1	0.8	0.1	0	0					
6-7	2.5	2.9	2.2	0	0.1					
7-8	2.5	2.9	3.3	2.2	0					
8-9	1.9	2.6	3	3.3	0.1					
9-10	1.7	2.1	2.3	2.7	4.5					
10-11	1.2	1.7	1.8	2.3	2.4					
Dif (°C)	14.3	17.8	19	16.8	16.7					
1988	14-ABR	4-JUN	21-JUL	5-AGO	1-OCT					
5-6	1.1	1.9	1.2	0.9	0					
6-7	1.2	2.4	2.4	3.1	0					
7-8	0.6	3.4	3.1	3.8	0					
8-9	0.4	2.3	2.9	3	0					
9-10	0.2	1.4	2.3	2.6	3.1					
10-11	0.2	0.5	2.2	2.6	3.6*					
Dif (°C)	6.9	14.2	18.6	19.2	12					
1989	26-MAY	29-JUN	14-OCT							
5-6	1.9	1.8	0							
6-7	2.3	2.4	0.1							
7-8	2.5	2.7	0							
8-9	1.8	2.3	0							
9-10	1.5	2.7	0							
10-11	0.9	2.2	2.2							
Dif (°C)	11.3	19.1	11							
1990	11-ABR	29-ABR	18-MAY	9-JUN	3-JUL	31-JUL	23-AGO	28-SET	13-OCT	
5-6	0	0.3	1.1	1.9	0.6	0	0	0	0.0	
6-7	0.1	0.8	1.1	0.7	2.6	0.8	0.1	0	0.0	
7-8	0.9	1	1.7	2.3	3.0	3.3	2.7	0.7	0.0	
8-9	0.5	1	1.1	2.0	2.5	2.9	3.2	4.2	0.0	
9-10	0.6	0.7	1.2	1.8	1.3	2	2.5	2.7	0.1	
10-11	0.6	0.7	0.8	1.1	2.3	2.6	2.2	2.4	1.2	
Dif (°C)	3.5	5.9	10.7	14.6	18.4	17.3	--	--	10.8	

*El gradiente máximo se situó entre 9.5 y 10.5 m de profundidad y fue de 4.2 °C·m⁻¹

Las aguas monimolimnéticas se encontraron siempre a una temperatura superior a la de las aguas del hipolimnion situadas inmediatamente por encima de ellas, manteniendo valores casi constantes (6.2-6.3 °C) a la largo de varios ciclos anuales. Como se ha visto anteriormente (apartado 4.2.2.1), la mayor densidad de las aguas más profundas, impediría la mezcla con las aguas más frías inmediatamente superiores.

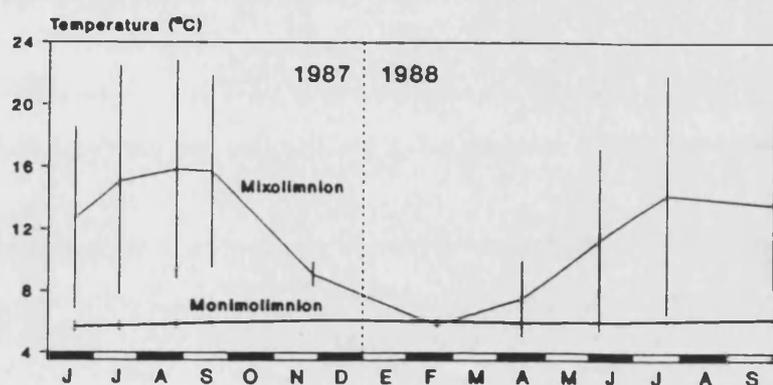


Figura 4.5. Temperatura promedio del agua en el mixolimnion y en el monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.5. Mean water temperature in the mixolimnion and monimolimnion of Lake La Cruz during the period of study. Vertical bars indicate standard deviation.

4.2.2.3. Oxígeno

La figura 4.3.B muestra la evolución espacio-temporal de la concentración de oxígeno disuelto en la laguna de La Cruz y en esta misma gráfica se muestra complementariamente la distribución del sulfhídrico en las aguas anóxicas de la laguna, la cual se comentará en el apartado siguiente dedicado a este compuesto. En la figura 4.3.C aparecen representados los porcentajes de saturación del oxígeno durante el período estudiado. Los perfiles verticales de oxígeno en la laguna de La Cruz durante la estación cálida son del tipo clinogrado positivo con grandes máximos metalimnéticos (véase figura 4.6). En el epilimnion se observaron concentraciones cercanas a la saturación, mientras que en el metalimnion las concentraciones de oxígeno eran muy elevadas, encontrándose siempre las aguas supersaturadas de oxígeno. Así, en el verano de 1987 se alcanzaron máximos de alrededor de 15 mg·l⁻¹ de oxígeno disuelto en el metalimnion (en julio a 7 m y en agosto a 9 m) con porcentajes de saturación del 180 %. Como puede

observarse en la tabla 4.4, estos máximos de oxígeno se localizaban alrededor de la termoclina (compárese con la tabla 4.3, del apartado anterior dedicado al perfil vertical de la temperatura), siguiendo por tanto los desplazamientos de ésta en el perfil vertical.

En 1988, las concentraciones de oxígeno metalimnéticas fueron todavía mayores. Después de los meses de invierno, donde las concentraciones de oxígeno disminuyen en toda la columna de agua, mostrando ésta una distribución homogénea (alrededor de los 8 mg·l⁻¹ de oxígeno), en la primavera se detectaron concentraciones más elevadas, apareciendo nuevos máximos. Ya en abril se midieron 16.2 mg·l⁻¹ (150 % de saturación) a 6.5 m, y los picos máximos de oxígeno se dieron en junio y julio con 22.8 y 22.5 mg·l⁻¹ respectivamente. Cabría pensar que estas elevadas concentraciones fueran el resultado de una alta actividad fotosintética por parte del fitoplancton localizada a estas profundidades. No obstante, hay que resaltar que las profundidades donde se localizan los máximos de O₂ no coinciden con los máximos de clorofila *a* determinados que se sitúan algo más abajo, generalmente en la base de la oxiclina (véase tabla 4.4 y figura 4.6).

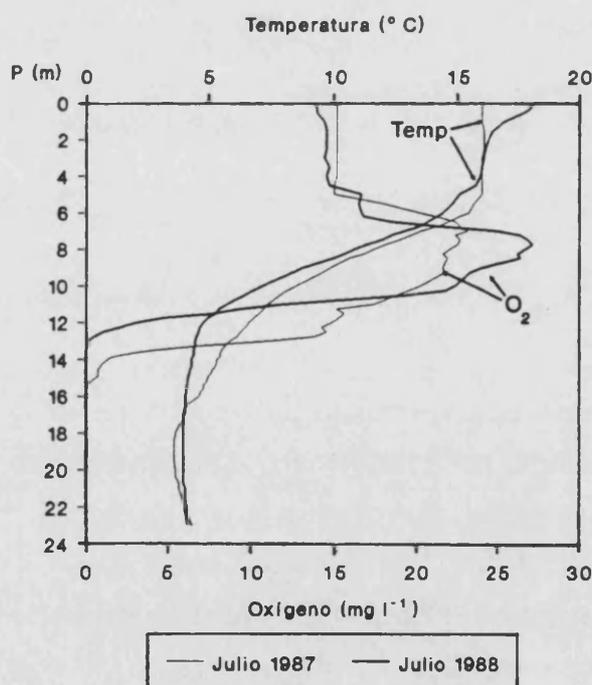


Figura 4.6. Perfiles verticales de la temperatura y de la concentración de oxígeno disuelto en dos momentos de los periodos de estratificación térmica de 1987 y 1988 en las aguas de la laguna de La Cruz.

Figure 4.6. Vertical profiles of temperature and oxygen concentration in two moments of the thermal stratification periods of 1987 and 1988 in Lake La Cruz.

Esto es debido a que los máximos de oxígeno se corresponden con los máximos de producción, situados más arriba porque dependen de la luz, y no con los de biomasa. Además, el gradiente de densidad en la termoclina reduce la difusión del oxígeno y éste se va acumulando en estas capas con gradiente acusado.

La interfase óxico-anóxica va ascendiendo a medida que avanza el verano, para descender por último a finales de esta estación, debido al enfriamiento de las capas superiores y de la acción del viento que ejerce un efecto de mezcla del agua, haciéndose de esta forma, el gradiente más marcado y coincidente con la termoclina (véase apartado 4.2.2.2). Esta evolución se observó los dos años de estudio, aunque se apreciaron diferencias entre ambos: el año 1987 fue menos productivo que el año siguiente, como lo indica la menor concentración de oxígeno alcanzada en los picos metalimnéticos. En cambio, la alta productividad encontrada en 1988 produjo un ascenso de la interfase óxico-anóxica, la cual se situó muy cercana al final de la termoclina (se puede observar la interfase óxico-anóxica situada alrededor de los 13-14 m) y dicha posición se mantuvo hasta mediados de octubre.

Tabla 4.4. Profundidades en las que se dieron el máximo contenido en oxígeno y las máximas concentraciones de clorofila *a* en la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio (entre paréntesis: intensidad luminosa, en $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, y % de luz incidente a las profundidades indicadas).

Table 4.4. Depths in which maximum content of oxygen and chlorophyll *a* were found in lake La Cruz during the studied period (in brackets: light intensity, in $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and % of incident light at the indicated depths).

MUESTREO	MÁXIMO O ₂			MÁXIMO CLOR <i>a</i>		
	Prof.	mg·l ⁻¹	Clor <i>a</i> (mg·m ⁻³)	Prof.	mg·m ⁻³	O ₂ (mg·l ⁻¹)
1987						
JUNIO	8	13.8	1.6 (175/8.3%)	15.3	50	0.1 (15.3/0.9%)
JULIO	7	15.4	3.2 --	15	81	0.2 --
AGOSTO	9	14.8	1.1 (90/5.8%)	14.7	78	0.2 (4.3/0.3%)
SEPTIEMBRE	9.6	12.6	1.5 (35/3%)	15	159	0.1 (0.48/0.1%)
1988						
FEBRERO	**	**	**	18.9	41	0.1 (0.12/0.01%)
ABRIL	6.5	16.2	16.3 (4.1/2.3%)	10	29	11.3 (3.1/0.2%)
JUNIO	6.5	22.8	6 (200/8.9%)	10	30	12.2 (18/1%)
JULIO	7.5	22.5	8.3 (6/0.3%)	12.6	36	0.4 (0.21/0.01%)
OCTUBRE	9.8	16.3	1.7 (63/5.5%)	14	69	0.2 (4.9/0.6%)

** No se detectaron máximos en la concentración de oxígeno / No maxima in O₂ concentration were detected.

La mezcla vertical otoñal uniformiza la concentración de O₂ (consecuencia de la oxidación de la materia orgánica acumulada y de los compuestos reducidos que escapan del

hipolimnion), estando en toda la columna por debajo de la saturación y la interfase se localiza entonces alrededor de los 18 m, justo encima de la quimioclina, en los meses de invierno. Con posterioridad, la interfase óxico-anóxica empieza a ascender de nuevo para establecerse por encima de los 13 m en julio de 1988. A partir del mes de agosto desciende rápidamente y se sitúa a finales de este mes en los 14 m de profundidad.

4.2.2.4. Sulfhídrico

Como ya se ha visto en el capítulo anterior, y como veremos más adelante (apartado 4.2.2.7), las aguas de la laguna de La Cruz son pobres en sulfato (alrededor de $0.05 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$), lo cual tiene como resultado que el ciclo del azufre no sea el más importante en esta laguna, sobre todo si se compara con el del carbono. De este modo, las concentraciones de sulfhídrico, resultado de la reducción del sulfato por actividad de las bacterias sulfato-reductoras, son extremadamente bajas en las zonas anóxicas de la laguna si las comparamos con otros sistemas acuáticos, aunque a pesar de ello, la laguna soporta densas poblaciones de bacterias fotosintéticas del azufre, adaptadas a bajas concentraciones de H_2S , cuya dinámica será tratada más adelante (Capítulo 7).

En la figura 4.3.B aparece la distribución de este compuesto en un diagrama profundidad-tiempo, junto con la distribución complementaria del oxígeno, donde puede observarse que el sulfhídrico está presente en el hipolimnion durante los períodos de estratificación térmica de la laguna y en el monimolimnion durante todo el año. Las concentraciones medias de toda la columna de agua anóxica obtenidas el año 1987 oscilaban entre el mínimo de junio ($4.75 \mu\text{M} \pm 1.91$) y el valor máximo de $14.1 \pm 2.2 \mu\text{M}$ obtenido en julio (figura 4.7). El mes de agosto ofreció valores medios más bajos ($7.78 \pm 4.24 \mu\text{M}$), los cuales aumentaron el mes siguiente.

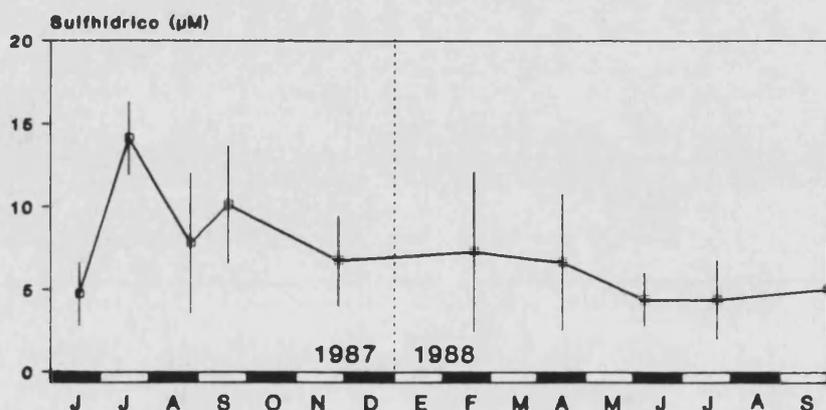


Figura 4.7. Evolución de la concentración media de sulfhídrico en la columna de agua anóxica de la laguna de La Cruz. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.7. Mean sulfide concentration in the anoxic water column from Lake La Cruz.

Durante el invierno, las concentraciones medias de sulfhídrico se mantuvieron alrededor de 7 μM . Sin embargo, en la primavera de 1988 el contenido medio en sulfhídrico descendió ligeramente. Este descenso fue más acusado durante los meses de verano, donde las concentraciones medias estaban alrededor de 4 μM . Únicamente a finales del período de estratificación, se observó un ligero aumento en el contenido medio de sulfhídrico ($5.1 \pm 1.8 \mu\text{M}$ en octubre de 1988).

La distribución vertical de la concentración de H_2S aumenta con la profundidad, aunque en la mayoría de las ocasiones, las concentraciones más cercanas al fondo eran ligeramente inferiores a las inmediatamente superiores. Esta disminución de la concentración de S^{2-} libre podría estar relacionada con la precipitación de éste en forma de SFe , puesto que el hierro se encuentra en concentraciones muy elevadas (véase apartado 4.2.2.9). En cuanto a las concentraciones medias de sulfhídrico en el monimolimnion, éstas eran mayores en la estratificación de 1987 (valores medios de 10.8-14.4 μM) que en la del año siguiente (5.4-7.3 μM), así como durante el período invernal (alrededor de 8 μM). Únicamente en junio de 1987 se obtuvo un valor bajo (5.7 μM) comparado con el del resto de los meses de este período.

El caso de esta laguna contrasta con el de la laguna Arcas-2 (Capítulo 5) donde, durante los meses de estratificación térmica de la laguna, se alcanzan concentraciones de H_2S mucho mayores, con valores de 1-3 mM.

4.2.2.5. pH

El pH de las aguas epilimnéticas de la laguna de La Cruz es alcalino, sobrepasando durante todo el año el valor de 8.5 y acercándose en la mayoría de los casos a 8.8. Por otro lado, el pH desciende ligeramente en la interfase óxico-anóxica, siguiendo un patrón de distribución similar al de ésta. En la figura 4.8 se muestra la variación anual del pH promediado en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna. Los mínimos de los valores medios mixolimnéticos (8.42 y 8.22 en 1987 y 1988 respectivamente) se dieron en julio de ambos años. También se observó una disminución de los valores medios en 1988 con respecto a 1987. La variación estacional de los valores medios no sigue ningún comportamiento apreciable. Sin embargo, las aguas más superficiales sí que mostraban valores ligeramente inferiores en el período invernal que durante el verano. Ya en el monimolimnion, el pH desciende considerablemente hasta alcanzar valores cercanos a 6 en el fondo de la laguna (6.3-6.4). Al contrario que en el mixolimnion, en esta zona de la laguna se aprecia un aumento del pH promedio en el año 1988 con respecto al 1987,

siendo las desviaciones de ese valor central mayores en este último año.

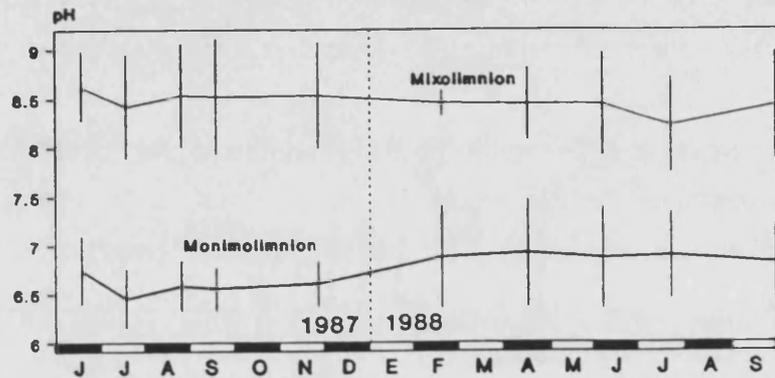


Figura 4.8. Media de los valores de pH en el mixolimnion y en el monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio. Las barras indican la desviación típica.

Figure 4.8. Mean pH in the mixolimnion and monimolimnion of Lake La Cruz during the period of study. Vertical bars indicate standard deviation.

Cabe destacar la coincidencia de los máximos metalimnéticos de oxígeno con los máximos de pH, hecho que indicaría una incorporación de CO_2 por parte de los organismos fotosintéticos.

En cuanto a los gradientes de pH establecidos en el perfil vertical (tabla 4.5), se observó que éstos eran máximos entre 18 y 19 m en junio, septiembre y noviembre de 1987 y entre 19 y 20 m en julio y agosto de este año. En cambio, a partir de abril de 1988 los gradientes máximos se situaron a mayor profundidad (entre 20 y 21 m) y fueron especialmente acusados ($0.68\text{-}0.79$ unidades de $\text{pH}\cdot\text{m}^{-1}$) a comienzos del periodo de estratificación. Además, en las profundidades comprendidas entre 14 y 18 m apenas se apreció disminución del pH en este año. En ambos años estudiados, en las aguas del fondo a partir de los 21 m apenas se apreciaron gradientes de pH (raramente superiores a 0.1 unidades de $\text{pH}\cdot\text{m}^{-1}$).

La disminución del pH desde la superficie hasta el fondo de la laguna es de alrededor de 2 unidades de pH, lo cual supone una gran diferencia si se tiene en cuenta que las aguas de esta laguna presentan una elevada carga alcalina (apartado 4.2.2.7) y gran capacidad tamponante. El descenso del pH en las aguas anóxicas se ha atribuido en muchas ocasiones a la presencia de ácidos débiles como el sulfhídrico y los ácidos orgánicos. Sin embargo, como se vio en el apartado 4.2.2.4, las concentraciones de sulfhídrico son muy bajas en esta laguna, por tanto son las elevadas concentraciones de CO_2 en este caso las responsables de la fuerte disminución de

este parámetro.

Tabla 4.5. Gradientes de pH a partir de la interfase óxico-anóxica hasta el fondo de la laguna de La Cruz en diferentes momentos del ciclo anual 1987-88. Se señalan con negrita los máximos. El último valor de cada columna es la diferencia entre el pH de la superficie y el fondo de la laguna.

Table 4.5. pH gradients from the O₂/H₂S interphase to the bottom of lake La Cruz in different seasons of the annual cycle 1987-88. Maxima in bold. Last value in each column represents pH difference between the surface and the bottom of the lake.

AÑO	INTERVALO PROFUND.(m)	GRADIENTE Unidad pH·m ⁻¹				
1987		JUN	JUL	AGO	SEP	NOV
	14-15				0.21	
	15-16	0.19	0.25	0.22	0.37	
	16-17	0.11	0.15	0.25	0.27	
	17-18	0.06	0.32	0.31	0.34	0.32
	18-19	0.62	0.37	0.42	0.41	0.37
	19-20	0.4	0.53	0.45	0.23	0.32
	20-21	0.32	0.13	0.13	0.23	0.16
	21-22	0.1	0.06	0.02	0.03	0.03
	22-23		0.01			
		2.33	2.51	2.39	2.46	2.31
1988		FEB	ABR	JUN	JUL	SET
	14-15			0.04		0.07
	15-16			0.05	0.06	0.01
	16-17			0.03	0.03	0.07
	17-18		0.05	0.01	0.04	0.11
	18-19	0.46	0.16	0.12	0.18	0.20
	19-20	0.58	0.22	0.33	0.40	0.39
	20-21	0.53	0.79	0.68	0.48	0.44
	21-22	0.11	0.13	0.13	0.10	0.06
	22-23	0.02	0.02	0.01	0.02	0.00
		2.06	2.07	2.36	2.22	2.43

4.2.2.6. Potencial de oxidación-reducción

Puesto que la laguna de La Cruz es una masa de agua permanentemente estratificada, el potencial de oxidación-reducción presentaba grandes diferencias entre las aguas oxigenadas y las anóxicas. Los valores de redox (Eh) de las aguas superficiales eran, en casi todos los muestreos, superiores a los +300 mV con la excepción de los meses de julio de 1987 y octubre de 1988 que fueron ligeramente inferiores (280-295 mV).

Tabla 4.6. Gradientes de potencial de oxidación-reducción (Eh) a intervalos de medio metro desde la interfase óxico-anóxica hasta la quimioclina en los diferentes muestreos del ciclo anual en la laguna de La Cruz. Los gradientes son negativos, es decir, de disminución del Eh con la profundidad, a excepción de los que presentan el signo + en cuyo caso indican aumento de Eh.

Table 4.6. Eh gradients at half-meter intervals from the O₂/H₂S interphase to the quimiocline depth in the different samplings of the annual cycle in lake La Cruz. The values correspond to negative gradients unless those with the signe +.

AÑO	INTERVALO PROFUND. m	GRADIENTE Eh mV·m ⁻¹				
		JUN	JUL	AGO	SEP	NOV
1987	13.5-14	0	8	0	12	--
	14-14.5	0	9	0	2	--
	14.5-15	12	8	91	79	0
	15-15.5	57.5	88.5	84	240.5	0
	15.6-16	58.5	65.5	47	110.5	0
	16-16.5	35	13	53	12	0
	16.5-17	4	52	35	2	180
	17-17.5	2	38	43	+6	152
	17.5-18	10	8	+3	+6	8
	18-18.5	80	+10	+10	+11	0
18.5-19	+2	+5	+5	+5	5	
1988		FEB	ABR	JUN	JUL	SEP
	13.5-14	--	0	113	--	1
	14-14.5	--	2	76.5	--	138
	14.5-15	--	2	45.5	13	40
	15-15.5	--	0	19	30	60
	15.5-16	--	6	27	20	60
	16-16.5	--	8	14	76	11
	16.5-17	0	235	8	4	4
	17-17.5	0	34	5	14	0
	17.5-18	0	26	4	15	+1
18-18.5	15	28	3.5	7	+2	
18.5-19	164*	10	3.5	+2	+2	

* El gradiente entre 19-19.5 m era de 121 mV·m⁻¹/Gradient between 19-19.5 m was 121 mV·m⁻¹.

Los perfiles verticales del potencial de oxido-reducción a partir de 14 m de profundidad durante el periodo de estudio, están representados en la figura 4.19. Se observa un acusado gradiente, la redoxclina, cuya evolución se corresponde con la de la interfase óxico-anóxica y siempre situada por debajo de ésta última. La tabla 4.6 muestra los gradientes de Eh en la laguna desde la interfase óxico-anóxica hasta el comienzo del monimolimnion. En ella se aprecia la existencia de dos redoxclinas en junio de 1987, la primera de ellas localizada entre 15 y 16 m con un valor de 116 mV·m⁻¹ y la segunda entre 18 y 18.5 con 80 mV·m⁻¹. A partir de esta profundidad se observaron gradientes positivos, suceso que se repitió en los meses de verano

(aunque los datos de Eh que se presentan en la tabla no están normalizados a $\text{pH} = 7$, se ha comprobado que aún eliminando la influencia del pH sobre el Eh, se mantienen los gradientes positivos comentados, es decir, el Eh aumenta en las capas más profundas de la laguna). En septiembre de este mismo año se detectó una redoxclina bastante más acusada, alcanzando un valor de más de $350 \text{ mV}\cdot\text{m}^{-1}$ entre 15 y 16 m. Durante los meses de invierno, la profundidad de la redoxclina aumentó siguiendo la evolución de la interfase óxico-anóxica y mostró gradientes máximos de $280\text{-}330 \text{ mV}\cdot\text{m}^{-1}$. En esta estación del año no se observó un aumento del potencial redox (como sucedía durante el verano) hasta los 21.5 m pero sí a partir de esta profundidad y hasta el fondo de la laguna.

En junio de 1988, con las condiciones de estratificación reestablecidas, la redoxclina se sitúa más superficialmente, entre 13.5 y 14 m, y de igual manera que sucedía con la interfase óxico-anóxica, durante 1988 ésta se situó a menor profundidad que el año anterior.

4.2.2.7. Mineralización de las aguas

ALCALINIDAD TOTAL

La laguna estudiada presenta una elevada carga alcalina, con valores alrededor de $5 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en las aguas superficiales, debida principalmente al ion bicarbonato. En la figura 4.9 se representa la evolución de los valores promedio de la alcalinidad total en el mixolimnion (desglosado por capas) y monimolimnion (de 19 a 21 m y de esta última profundidad hasta el fondo), en la que se aprecia claramente valores más altos de alcalinidad en las aguas monimolimnéticas. Las variaciones estacionales del mixolimnion son bajas, entre 4.6 ± 0.6 y $5.9 \pm 0.3 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$, correspondiendo el mínimo valor al período de mezcla otoñal.

En cuanto a la alcalinidad de las distintas zonas de la laguna durante la estratificación térmica (figura 4.9, gráficas inferiores), se observa como los valores epilimnéticos son los más bajos en ambos periodos, variando muy poco en el perfil vertical. Éstos oscilaban entre $4.83 \pm 0.02 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en septiembre de 1987 y $5.57 \pm 0.02 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en julio del mismo año. En la segunda estratificación, los valores medios epilimnéticos se mostraron superiores y constantes, variando entre 5.01 y $5.58 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. El metalimnion presentó valores ligeramente mayores, los cuales seguían la misma pauta que los del epilimnion, así como los del hipolimnion. En esta capa de la laguna la alcalinidad media mostró valores de $5.5 \pm 0.2\text{-}6.21 \pm 0.1 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en la estratificación de 1987, y de $5.5 \pm 0.2\text{-}6.2 \pm 0.1 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$.

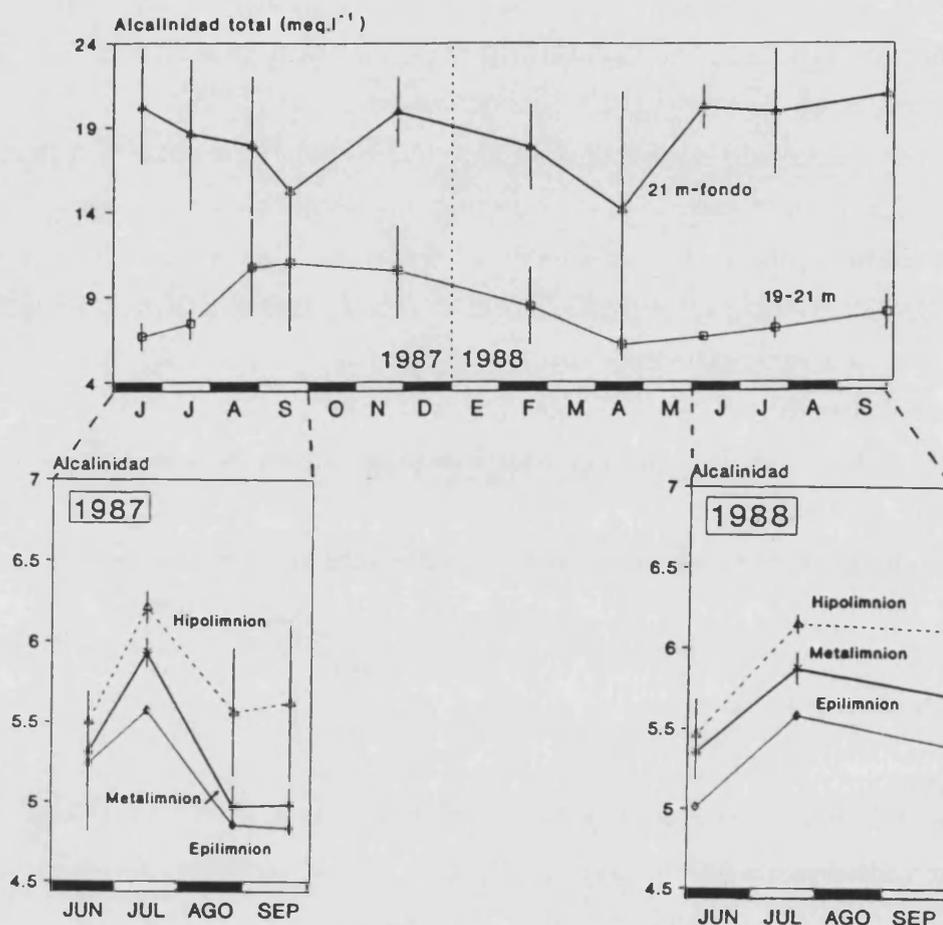


Figura 4.9. Alcalinidad total promedio (meq.l⁻¹) en el monimolimnion (desglosado en dos capas) de la laguna de La Cruz durante el período de estudio. En las gráficas inferiores aparece la media de las distintas zonas del mixolimnion (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante los dos períodos de estratificación térmica de la laguna. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.9. Mean total alkalinity (meq.l⁻¹) in the monimolimnion (divided in two layers) of Lake La Cruz during the study period. Lower pannels show the mean concentration in the different zones of the mixolimnion (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

En la capa de agua de 19 a 21 m, la alcalinidad media varió de 6 a 11 meq.l⁻¹, mientras que en el intervalo de 21 m hasta el fondo de la laguna fue de 14-21 meq.l⁻¹. Los máximos de alcalinidad total en el fondo del monimolimnion llegaron a alcanzar valores de 23 meq.l⁻¹.

Los elevados valores de alcalinidad de las aguas monimolimnéticas se atribuyen a la elevada concentración de bicarbonato (véase Capítulo 5) procedente de la disolución de partículas de carbonato cálcico que van sedimentando hacia el fondo de la laguna y en mucha menor proporción contribuye también la elevada concentración de silicatos que se acumulan en esta zona de la laguna (apartado 4.2.2.10).

SULFATO

Las aguas de la laguna de La Cruz se caracterizan por su escasez en sulfatos, con concentraciones medias anuales de $0.05 \pm 0.02 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Los valores medios en el mixolimnion (figura 4.10) variaban entre mínimos de $0.028 \pm 0.007 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en junio de 1988, y máximos de $0.082 \pm 0.022 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en septiembre de 1987. Estas bajas concentraciones de sulfatos no permiten que se alcancen elevadas concentraciones de sulfhídrico en las capas anaeróbicas de la laguna (apartado 4.2.2.4).

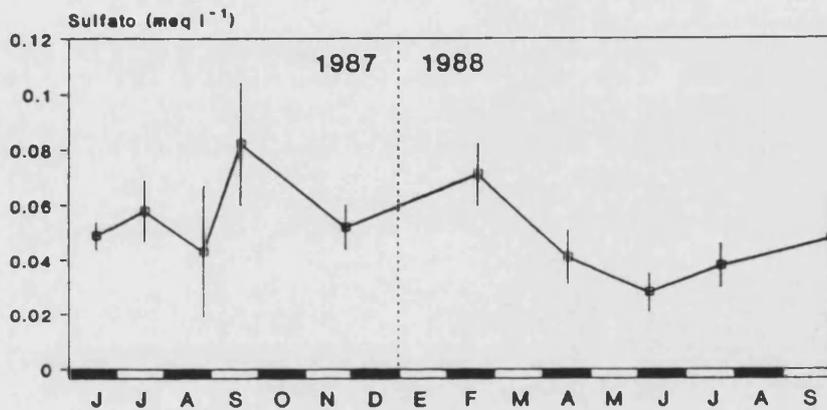


Figura 4.10. Concentración promedio de sulfato ($\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$) en el mixolimnion de la laguna de La Cruz. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.10. Mean concentration of sulphate ($\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$) in the mixolimnion of Lake La Cruz. Vertical bars indicate standard deviation.

CLORURO

La figura 4.11 muestra las concentraciones medias del tercer componente aniónico de la mineración de las aguas, el cloruro. En ella se aprecia que dichas concentraciones son bajas en la laguna de La Cruz, presentando un valor medio global de $0.33 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Se observan, además, variaciones estacionales del contenido medio de las aguas de esta laguna. Así, durante la estratificación de 1987, se observó un mínimo de $0.24 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en julio, mientras que el resto de los meses, las concentraciones oscilaban entre 0.31 y $0.38 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. En febrero, se obtuvo un máximo en la concentración de cloruro, el cual descendió considerablemente hasta $0.11 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ en la primavera siguiente, coincidiendo con la aparición de fuertes lluvias primaverales después de un invierno seco (véase apartado 3.2 del capítulo anterior).

Las concentraciones medias de cloruro mostraron un nuevo aumento durante los meses del segundo periodo de estratificación, especialmente en junio, donde se midieron $0.45 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Durante el resto del periodo, los valores se mantuvieron entre 0.34 y $0.38 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$.

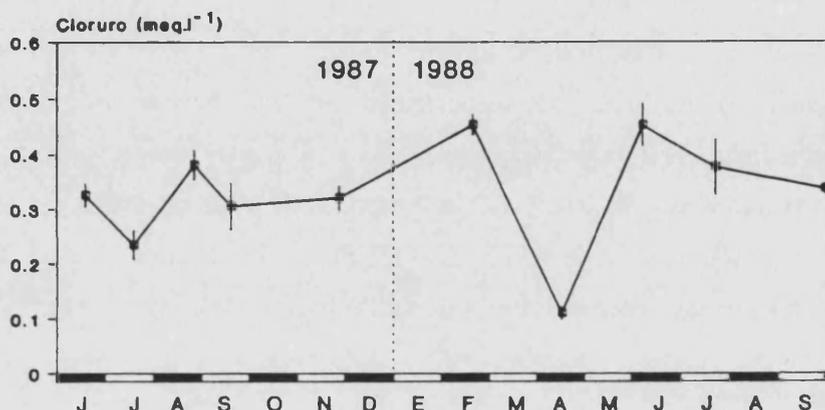


Figura 4.11. Concentración promedio de cloruro ($\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$) en la laguna de La Cruz durante el período de estudio. Las barras indican la desviación típica de los datos.

Figure 4.11. Mean concentration of chloride ($\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$) in Lake La Cruz during the study period. Bars indicate standard deviation of data.

4.2.2.8. Cationes principales: Mg, Ca, Na, K

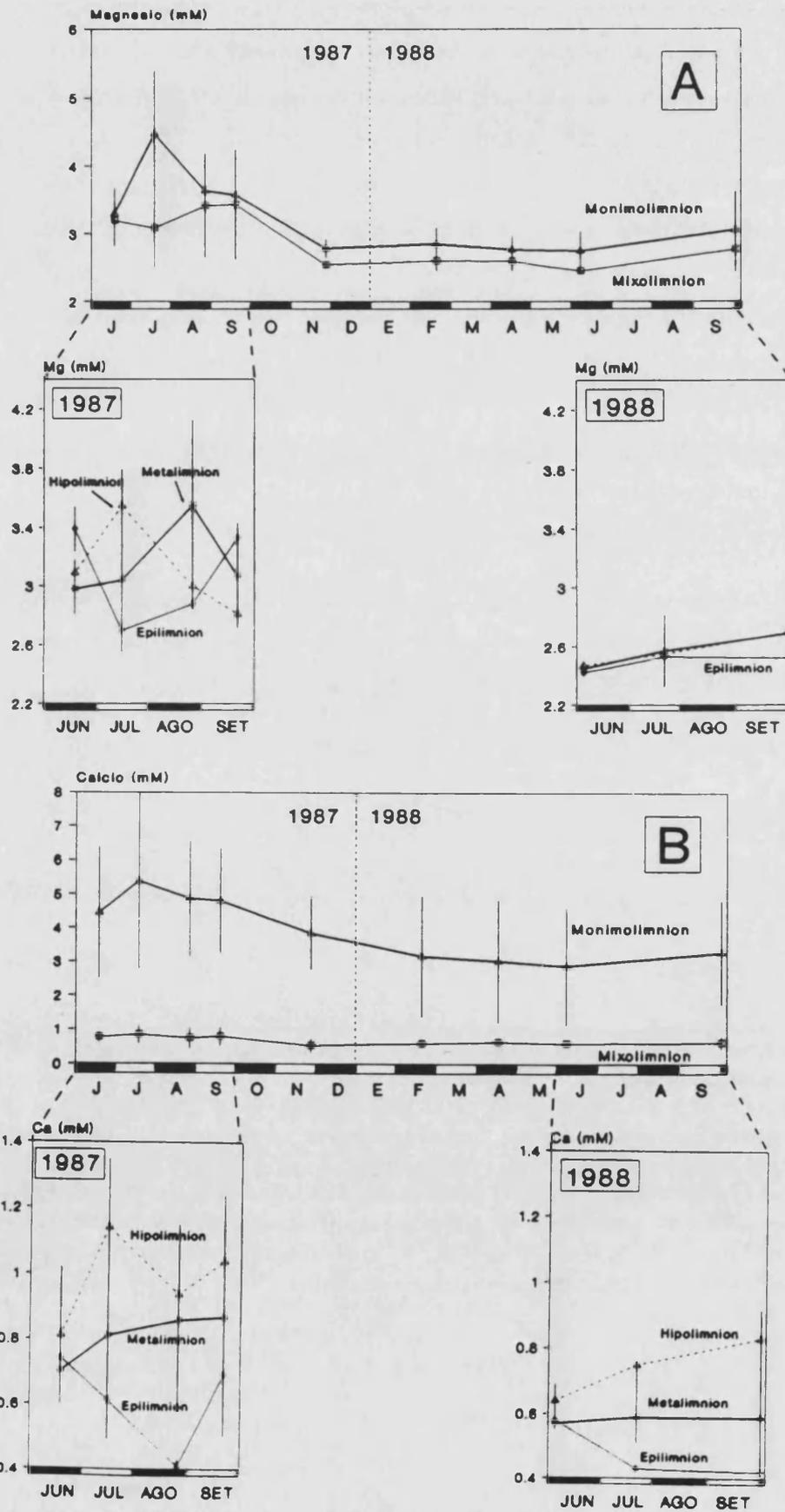
Las figuras 4.12 y 13 muestran las variaciones anuales de la concentración promedio de calcio, magnesio, sodio y potasio en las distintas capas de agua de la laguna. Al comparar estas figuras, vemos como el magnesio y el calcio son los cationes mayoritarios, presentando el primero las mayores concentraciones en las aguas oxigenadas, hecho perfectamente lógico si tenemos en cuenta que la laguna se encuentra sobre un sustrato de dolomías como se vió en el capítulo 2. Se detecta un aumento general de las concentraciones de todos los cationes en profundidad, al tiempo que también se observa como el magnesio deja de ser el catión predominante en el monimolimnion de la laguna. A este nivel, se produce un gran aumento en la concentración de calcio, alcanzándose concentraciones unas 6.5 veces superiores a las de las aguas mixolimnéticas. En cambio, el aumento de la concentración de los demás cationes es mucho más moderada (1.3-2.3 veces). También cabe destacar una disminución de la concentración de todos los cationes desde finales de la estratificación de 1987 en adelante.

Las concentraciones medias de **magnesio** en el mixolimnion durante la estratificación de 1987 variaban entre 3.1 y 3.4 mM, mientras que en el monimolimnion, se detectó una mayor concentración de Mg alcanzándose el máximo en el mes de julio de 1987 con 4.5 mM. Las diferencias en la concentración de Mg entre las distintas capas de agua fueron mayores en 1987 que en el año siguiente, donde no hubo ninguna diferencia entre la concentración metalimnética e hipolimnética.

En cuanto al **calcio**, si existen diferencias claras en su concentración entre las diferentes capas de agua; mientras que las concentraciones medias de este elemento están entre 0.5 y 0.8 mM en el mixolimnion de la laguna, en las aguas monimolimnéticas se midieron contenidos medios de 3-5.4 mM (figura 4.12.B). Además, en el caso de este catión, hay también claras diferencias entre las capas del mixolimnion, siendo inferiores las concentraciones en el epilimnion que en el metalimnion, e inferiores en esta última capa que en el hipolimnion (figura 4.12.B, gráficas inferiores). Cabe destacar la baja concentración de Ca encontrada en el epilimnion de la laguna durante agosto de 1987 (0.41 ± 0.02 mM), después de que aconteciera el proceso de precipitación del carbonato cálcico de ese año. Un mes más tarde, la concentración de Ca se había recuperado hasta 0.69 ± 0.07 mM. El proceso de decalcificación del epilimnion de la laguna de La Cruz será tratado con detalle en el capítulo siguiente. En 1988, la concentración de Ca en el epilimnion se mantuvo entre 0.42-0.58 mM, en el metalimnion fue muy constante y en el hipolimnion varió entre 0.64 y 0.83 mM.

Figura 4.12. (Página siguiente) Concentración promedio de magnesio (A) y calcio (B) en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece la media de las distintas zonas del mixolimnion (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante los dos periodos de estratificación térmica de la laguna. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.12. (Next page) Mean Mg (A) and Ca (B) concentrations in the mixolimnion and the monimolimnion of Lake La Cruz during the study period. Lower pannels show the mean concentration in the different zones of the mixolimnion (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

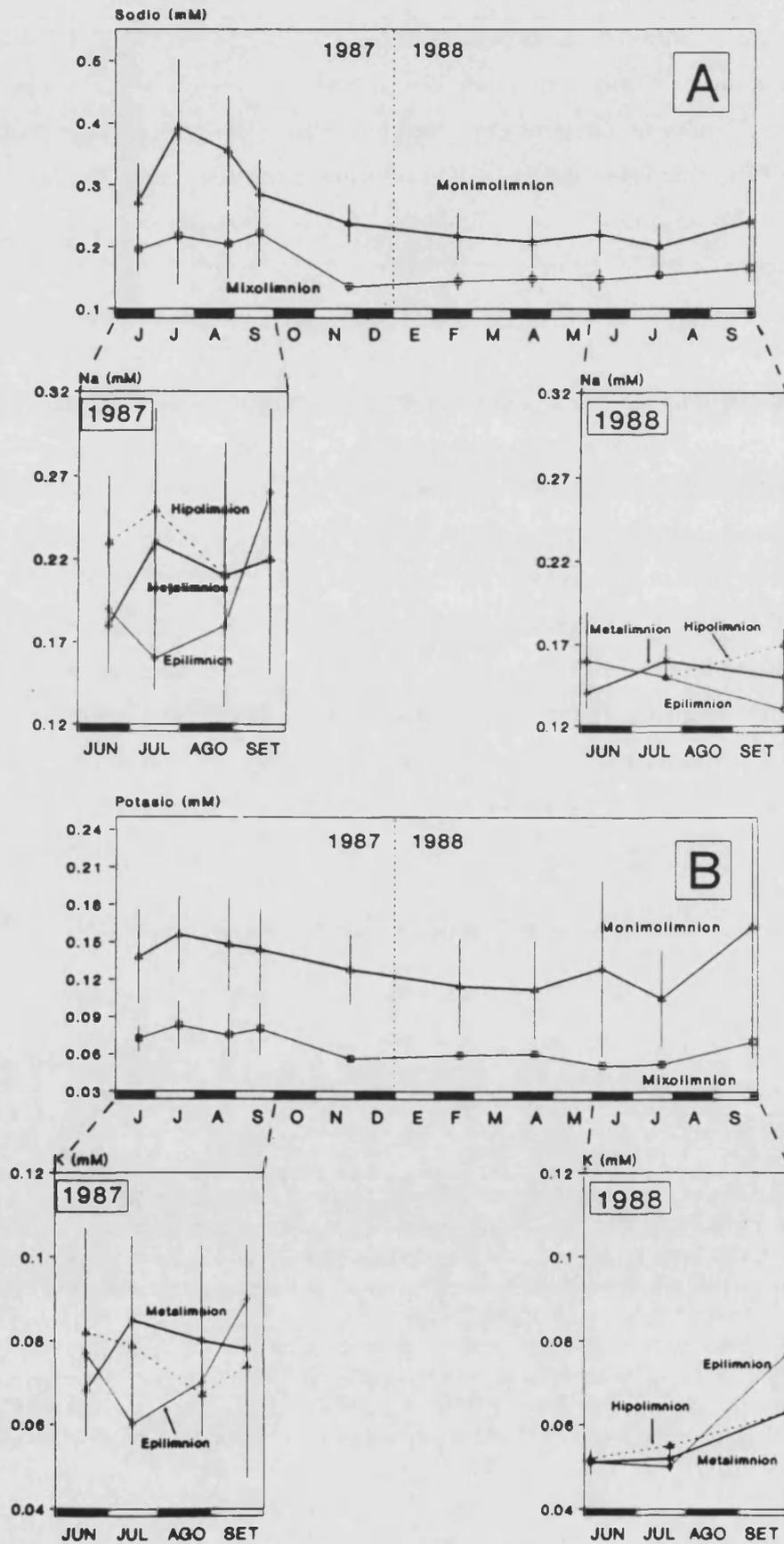


Como se ha apuntado anteriormente, los cationes monovalentes también mostraron una disminución en su concentración media durante el segundo año de estudio (figura 4.13 A y B). Los máximos de sodio en el mixolimnion de la primera estratificación se alcanzaron en julio y septiembre con 0.22 mM de concentración media. Durante el invierno, las concentraciones medias de sodio fueron de 0.14 mM, las cuales aumentaron ligeramente a 0.15-0.16 mM en el verano de 1988. En cuanto al monimolimnion, las concentraciones durante la primera estratificación fueron de 0.27-0.39 mM con el mínimo y el máximo obtenidos en junio y julio respectivamente. Durante la segunda estratificación, los valores medios descendieron hasta 0.20-0.24 mM.

El potasio (figura 4.13.B), el catión de menor concentración en la laguna, mostraba mínimos en las concentraciones promedio encontradas en las aguas mixolimnéticas de 0.05 mM en junio de 1988 y máximos de 0.08 mM en julio, agosto y septiembre de 1987. En el monimolimnion se observó la misma tendencia de disminución que la que tuvo lugar con otros cationes. De esta forma, en el período de estratificación térmica de 1987 se alcanzaron valores medios de 0.14-0.16 mM para descender a 0.12-0.13 mM durante el invierno. En la primavera de 1988 la concentración promedio de potasio en el monimolimnion descendió ligeramente para aumentar de nuevo en junio. Durante el proceso de precipitación del carbonato cálcico se registró la mínima concentración monimolimnética media (0.11 ± 0.04 mM) de todo el período de estudio, la cual experimentó un gran aumento el 1 de octubre de 1988 (hasta un valor de 0.16 mM).

Figura 4.13. (Página siguiente) Concentración promedio de sodio (A) y potasio (B) en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el período de estudio. En las gráficas inferiores aparece la media de las distintas zonas del mixolimnion (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante los dos períodos de estratificación térmica de la laguna. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.13. (Next page) Mean Na (A) and K (B) concentrations in the mixolimnion and the monimolimnion of Lake La Cruz during the study period. Lower pannels show the mean concentration in the different zones of the mixolimnion (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.



La figura 4.14 muestra la evolución de la razón molar Mg:Ca de 1987 a 1988 tanto del mixolimnion como del monimolimnion así como en las distintas partes del mixolimnion durante los períodos de estratificación. Se aprecia como dicha razón se mantiene por encima de un valor de 4 en el epilimnion de la laguna durante todo el ciclo anual. En el metalimnion, durante la época de estratificación térmica, esta razón es ligeramente inferior a la del epilimnion, pero manteniéndose siempre por encima de 4. En cambio, en el hipolimnion, la razón molar Mg:Ca muestra una disminución debido al aumento de la concentración de calcio. El valor hipolimnético se mantiene en casi todas las ocasiones por encima de 3, y en algunos casos (julio del 1987) alcanzó un valor de 4. En el monimolimnion se observó una clara inversión de la relación Mg:Ca, obteniéndose valores inferiores a 1. Como se ha visto anteriormente las concentraciones de Ca experimentan un gran aumento en las aguas monimolimnéticas debido a la disolución parcial de los cristales de carbonato cálcico, originados de forma masiva en el epilimnion durante el proceso del "blanqueado" de las aguas (véase capítulo 5) y de forma imperceptible durante todo el año, gracias al fuerte aumento de la concentración de CO₂.

La relación molar de los dos cationes monovalentes se muestra en la figura 4.15, donde se puede observar como la evolución anual de esta relación es básicamente la misma en el mixolimnion y el monimolimnion. En la primera parte de la laguna los valores K:Na oscilaron entre 0.40 y 0.76, mientras que en el monimolimnion fueron inferiores (entre 0.35 y 0.40).

La figura 4.16 detalla la evolución anual de la relación (en equivalentes) cationes monovalentes/cationes divalentes. Podemos observar una mayor proporción de Mg y Ca con respecto a Na y K en el monimolimnion que en el mixolimnion.

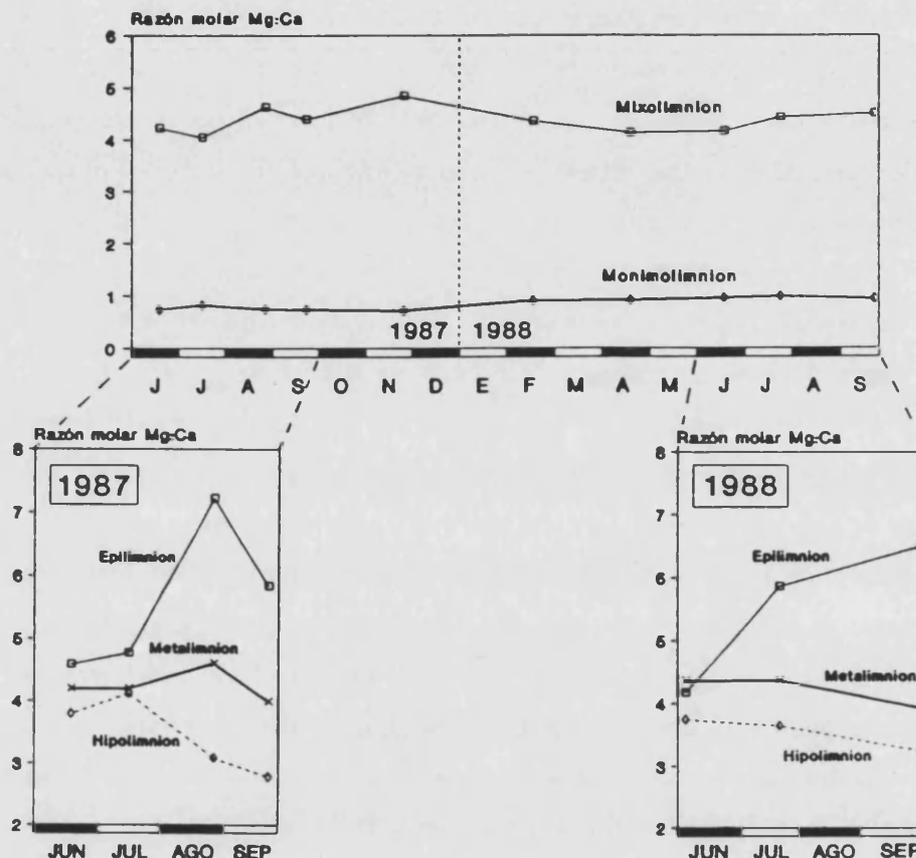


Figura 4.14. Razón molar media entre el Mg y el Ca en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el período de estudio. En las gráficas inferiores aparecen desglosadas las distintas zonas del mixolimnion (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante los dos periodos de estratificación térmica de la laguna.

Figure 4.14. Mean molar ratio between Mg and Ca in the mixolimnion and the monimolimnion of Lake La Cruz during the study period. Lower panels show the ratio in the different zones of the mixolimnion (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) during the thermal stratification periods.

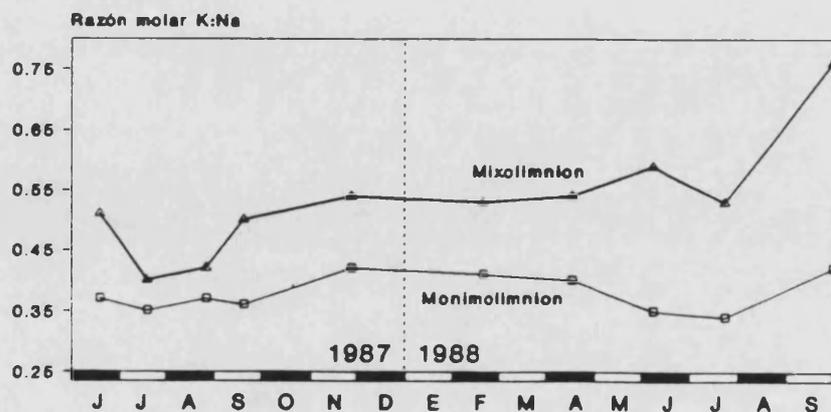


Figura 4.15. Razón molar media entre el K y el Na en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el período de estudio.

Figure 4.15. Mean molar ratio between K and Na in the mixolimnion and the monimolimnion of Lake La Cruz during the study period.

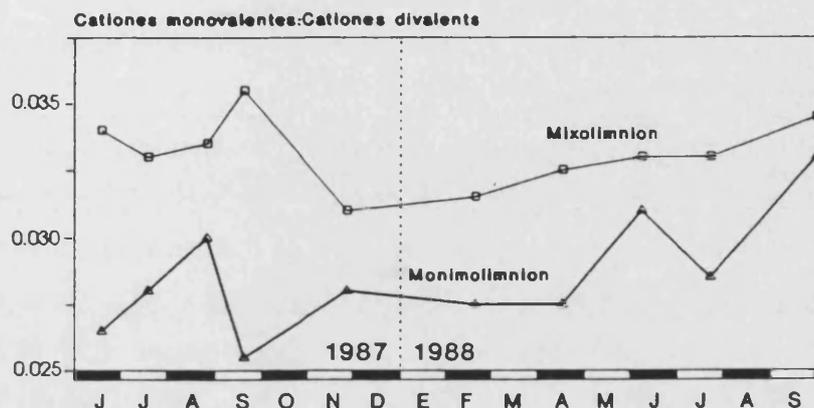


Figura 4.16. Razón media entre los cationes monovalentes y los divalentes (en miliequivalentes) en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio.

Figure 4.16. Mean molar ratio between monovalent and divalent cations (in milliequivalents) in the mixolimnion and the monimolimnion of Lake La Cruz during the study period.

4.2.2.9. Hierro

El hierro es uno de los responsables de los elevados valores de conductividad del fondo de la laguna de La Cruz, y la solubilización del hierro es la principal causante de la meromixis que presenta esta laguna. Su distribución espacio-temporal se muestra en la figura 4.3.C (línea discontinua).

Si observamos las figura 4.3.C y D, donde se representa la variación espacio-temporal de la concentración de hierro y la conductividad durante el período de estudio, podemos ver que ambas graficas muestran una dinámica similar. En la figura 4.18, que muestra los gradientes de conductividad y hierro a distintos intervalos de profundidad y en distintos momentos del ciclo anual, se ve como éstos están fuertemente correlacionados ($r > 0.9$, en casi todos los casos).

Por las características de la laguna de La Cruz, el hierro se encuentra principalmente en forma de carbonatos ferrosos y escasamente en forma de sulfuros ferrosos puesto que el sulfato, y por tanto el sulfhídrico, derivado por sulfato-reducción, se presentan en muy bajas concentraciones. El hierro comienza a detectarse a partir de los 15-16 m de profundidad dependiendo de las estaciones del año. Se observa una tendencia de aumento de la concentración media de hierro a medida que avanza el proceso de estratificación, con valores medios en el hipolimnion de 14-15 μM en junio-julio y de 17-23 μM en agosto-septiembre. Los valores mínimos se registraron en febrero de 1988 y los máximos de noviembre del año anterior, inmediatamente después de la mezcla vertical. Por el contrario, en el monimolimnion, su

concentración alcanza valores mucho más elevados (figura 4.17) y las concentraciones máximas medidas se alcanzaron en las profundidades inmediatamente superiores al sedimento y fueron mayores de 1000 μM en todos los casos.

La figura 4.19 nos muestra los perfiles verticales de Fe total junto con la distribución en profundidad del potencial de oxidación-reducción en algunos momentos del ciclo anual 1987-88. El hierro no muestra una relación lineal con el Eh, como se deduce de la observación de la figura 4.20. Las concentraciones de hierro más elevadas (superiores a 100 μM) se obtuvieron siempre a Ehs entre 10 y 100 mV. Como se ha visto en el apartado dedicado al Eh (4.2.2.6), éste sigue la evolución de la interfase óxico-anóxica, y no llega a alcanzar valores negativos frente al potencial del electrodo de hidrógeno.

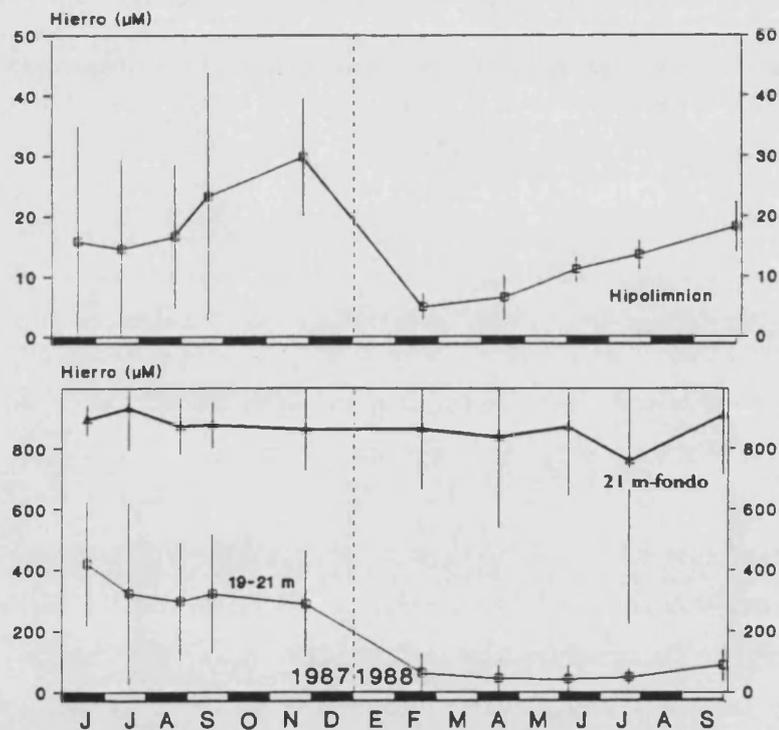


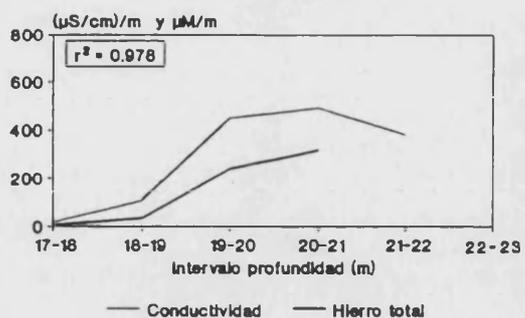
Figura 4.17. Media de la concentración de hierro total en el hipolimnion y en el monimolimnion (de 19 a 21 m y de 21 m hasta el fondo) de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio. Las barras indican la desviación típica.

Figure 4.17. Mean total iron concentration in the hypolimnion and monimolimnion (from 19 to 21 m and from 21 m to the bottom) of Lake La Cruz during the period of study. Vertical bars indicate standard deviation.

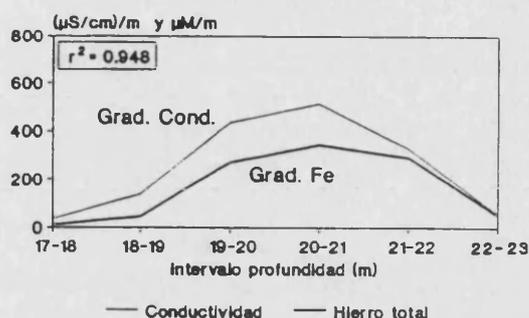
Figura 4.18. (Página siguiente) Gradientes de conductividad y de hierro en los diferentes intervalos de profundidad en distintas épocas del año. Los coeficientes de regresión se muestran en la parte superior izquierda de las gráficas.

Figure 4.18. (Next page) Conductivity and iron gradients in the different depth intervals in different seasons. Regression coefficients are shown in the upper left corner.

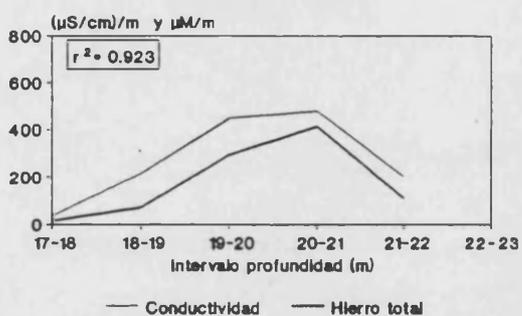
JUNIO-1987



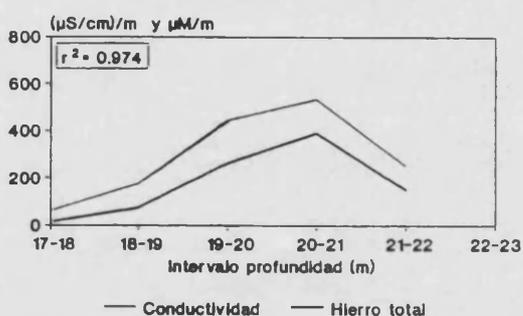
JULIO-1987



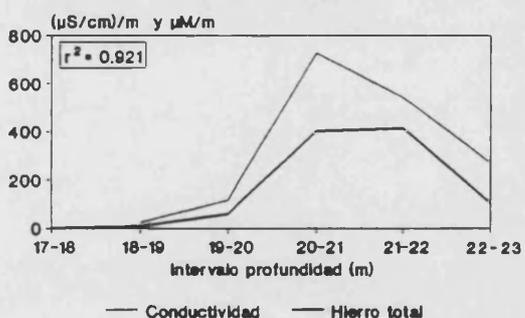
AGOSTO-1987



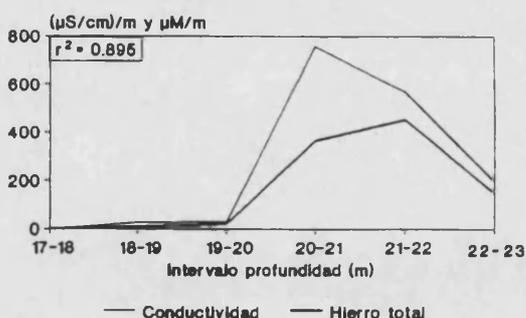
NOVIEMBRE-1987



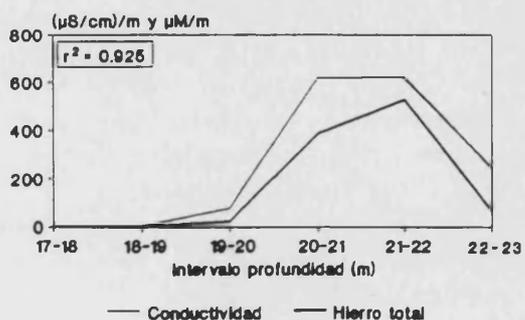
FEBRERO-1988



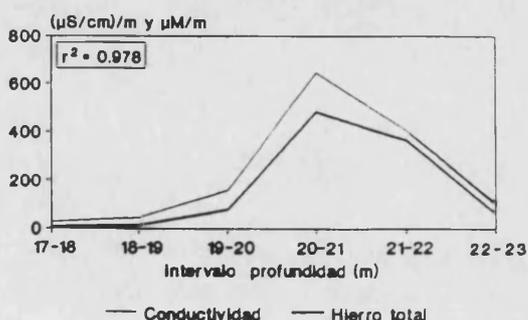
ABRIL-1988



JUNIO-1988



OCTUBRE-1988



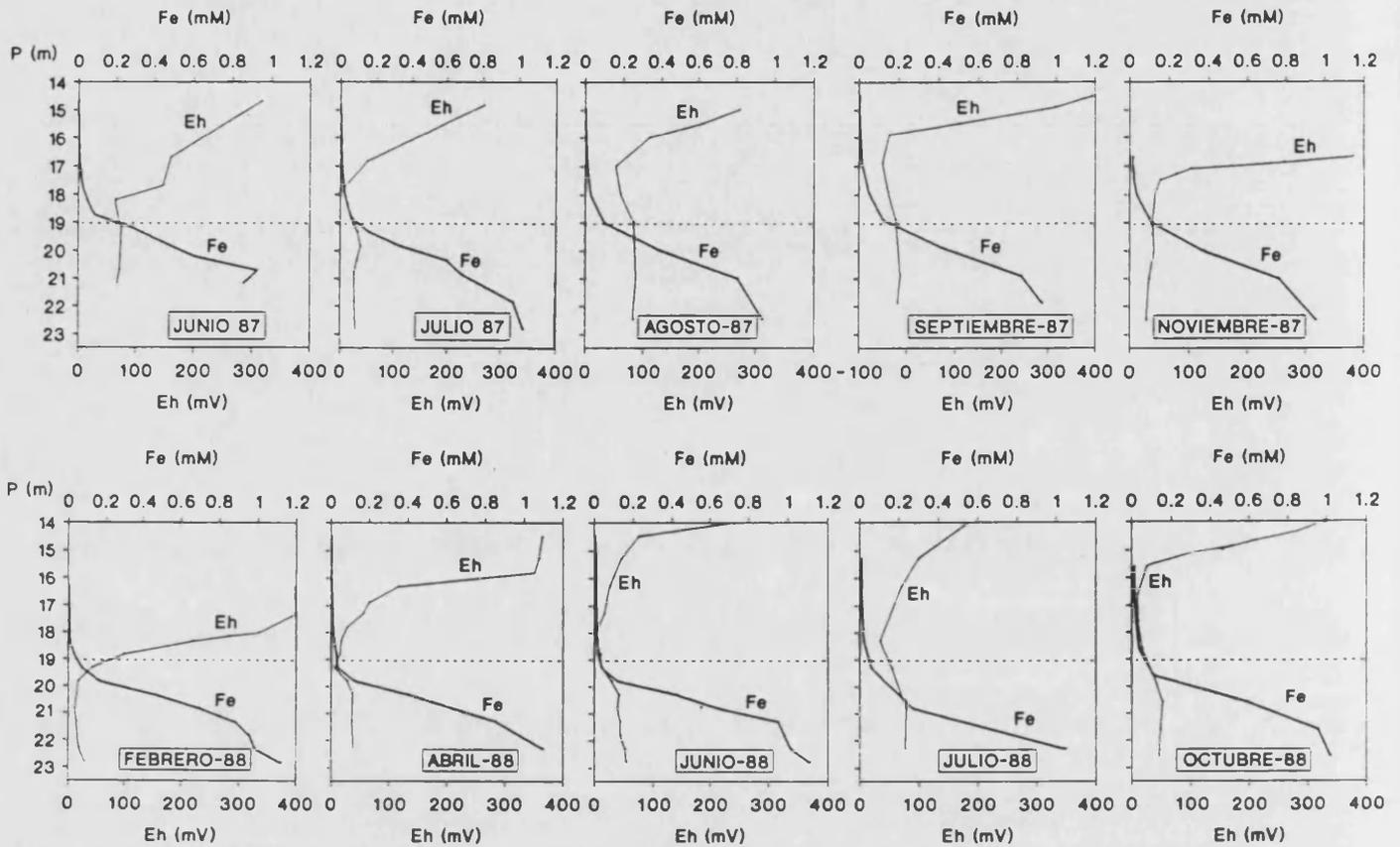


Figura 4.19. Perfiles verticales a partir de 14 m de profundidad de la concentración de Fe y del potencial redox en diversos momentos de los ciclos anuales 1987 y 1988 en la laguna de La Cruz. La línea punteada indica los 19 m de profundidad.

Figure 4.19. Vertical profiles from 14 m of depth of iron concentration and redox potential in several moments of the annual cycles 1987 and 1988 in Lake La Cruz. Dotted line represents the depth of 19 m.

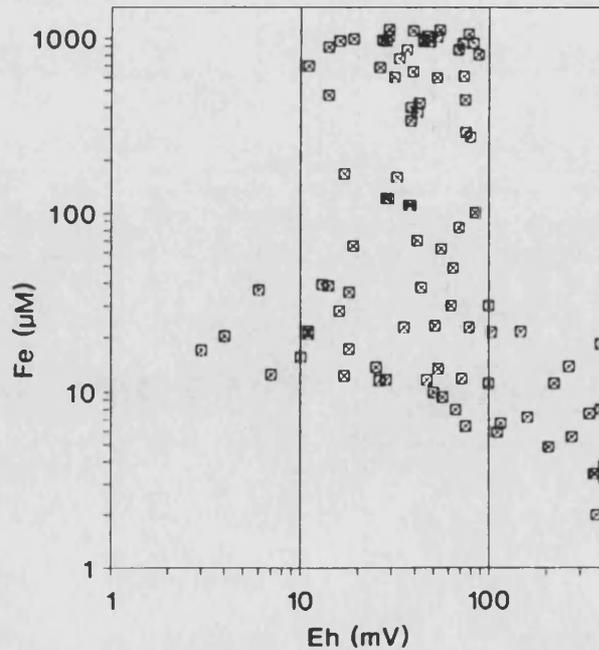


Figure 4.20. Relación entre el Eh y el hierro en la laguna de La Cruz
Figure 4.20. Relationship between Eh and Fe in Lake La Cruz.

En una ocasión (octubre de 1991) se determinó el hierro particulado que quedaba retenido, tras una filtración *in situ*, sobre filtros Whatman GF/F (véase Capítulo 2). Como puede observarse en la tabla 4.7, la concentración de esta fracción del hierro es baja (1.1-7.8 μM de Fe^{2+}), indicando que la mayor parte del hierro se encuentra en forma soluble y por tanto no son dominantes las formas FeS y FeS_2 (pirita).

Tabla 4.7. Hierro (Fe^{2+}) en muestras de agua sin procesar, hierro soluble (determinado en el filtrado) y hierro particulado (retenido en filtros) en la laguna de La Cruz en octubre de 1991.

Table 4.7. Total, soluble and particled iron (Fe^{2+}) from Lake La Cruz in October 1991.

PROFUNDIDAD	Fe^{2+} (μM)			
	m	agua	filtrado	retenido en filtro
11		2.2	1.1	1.1
13		4.5	--	1.2
15		13.2	8.7	1.7
17		18.8	13.5	1.3
19		55.0	49.2	1.4
20		237.0	202.0	2.3
21		891.3	863.3	7.8

4.2.2.10. Nutrientes

FOSFATO

La evolución de las concentraciones de fósforo soluble en la laguna de La Cruz es muy irregular, indicando que el fósforo es un elemento que refleja gran cantidad de procesos químicos y biológicos. El mixolimnion muestra concentraciones en general bajas, aunque los valores oscilan entre mínimos de $0.09 \pm 0.03 \mu\text{M}$ y máximos de $0.46 \pm 0.97 \mu\text{M}$ (figura 4.21). Los máximos se observaron inmediatamente después del período de mezcla otoñal (noviembre) y los mínimos, durante el mes de febrero.

El epilimnion (figura 4.21, gráficas inferiores) mostraba concentraciones muy fluctuantes en el ciclo anual. En ocasiones mostró valores medios bajos ($0.03\text{-}0.05 \mu\text{M}$) y por contra, en otras ocasiones se midieron valores superiores a $0.1 \mu\text{M}$ e incluso de $0.3 \mu\text{M}$ (julio 1988). Estas variaciones son debidas a los aumentos de concentración cercanos a la superficie, los cuales pueden ser causados por aportes externos (agua de lluvia, uso del agua por bañistas, etc.).

Las concentraciones medias del metalimnion durante el periodo de estratificación térmica, aunque también muy fluctuantes, se mantienen por debajo de los $0.1 \mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$ en la mayoría de las ocasiones. Únicamente en julio de 1988, los valores medidos superaron el valor de $0.3 \mu\text{M}$. Las concentraciones hipolimnéticas fueron superiores a las de las zonas anteriormente citadas, y oscilaban entre 0.13 ± 0.01 y $0.37 \pm 0.04 \mu\text{M}$. La única excepción se encontró en julio de 1987, ya que el hipolimnion mostró una concentración media de $0.03 \mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$.

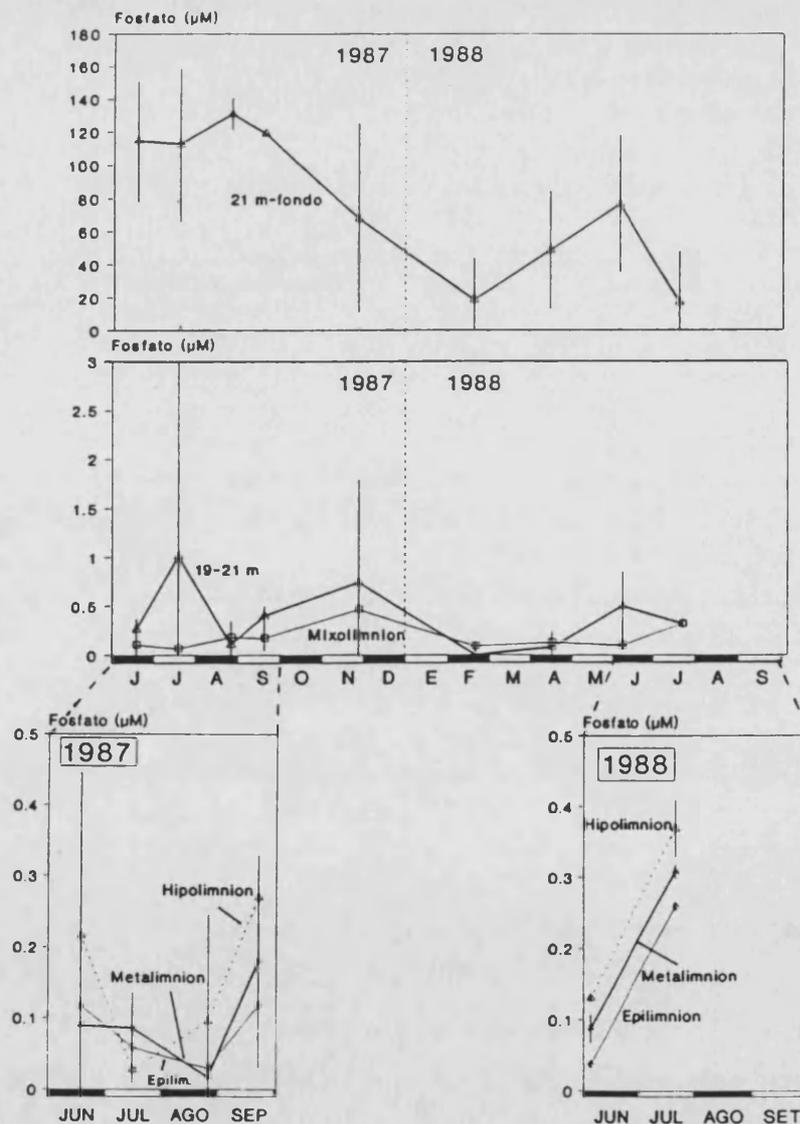


Figura 4.21. Concentración promedio del fosfato (μM) en el mixolimnion y monimolimnion de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece la media de las distintas zonas del mixolimnion (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante los dos periodos de estratificación térmica de la laguna. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.21. Mean soluble phosphate concentration (μM) in the mixolimnion and the monimolimnion of Lake La Cruz during the study period. Lower pannels show the mean concentration in the different zones of the mixolimnion (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

Por su parte, el monimolimnion se caracteriza por presentar concentraciones medias de fosfato soluble muy elevadas (figura 4.21). Los valores, sin embargo, no se incrementan hasta por debajo de la gran discontinuidad de los 21 m, entonces los valores aumentan enormemente, alcanzándose máximos superiores a los $140 \mu\text{moles l}^{-1}$ en algunas ocasiones. El fósforo presente en el monimolimnion no es capaz de difundir a las capas más superficiales debido al acusado gradiente de densidad que existe en la laguna a este nivel.

Como se verá más adelante, la concentración de silicato en las aguas monimolimnéticas es también muy elevada. El silicato es una de las posibles interferencias en el método de determinación del fósforo empleado. Sin embargo, se ha visto que no hay tal interferencia en el método del fosfo-molibdato empleado en este trabajo, tras hacer medidas con patrones de P adicionados de concentraciones de silicato iguales a las que se dan en la laguna.

En la figura 4.22 se observan algunos perfiles verticales de la concentración de fósforo soluble y total. Destaca la similitud de la distribución de estas dos formas del P. Mientras que en las capas de agua más superficiales (epilimnion y parte del metalimnion), las concentraciones de P soluble y P total son muy cercanas (nótese la escala logarítmica en la figura 4.22), en el hipolimnion y sobre todo en el monimolimnion, estas diferencias se incrementan considerablemente, excepto en el fondo donde las diferencias eran menores. La relación $P_{\text{total}}/P_{\text{soluble}}$ encontrada variaba entre 1 y 6.8.

En septiembre de 1987 se observó un claro máximo en ambos a nivel de la interfase óxico-anóxica, donde se desarrollan las poblaciones de la cianobacteria cocal *Synechococcus* y de bacterias fotosintéticas. Por debajo de esta profundidad, las dos formas de P disminuyen para aumentar de nuevo a partir de los 20 m de profundidad, llegando el fosforo total a alcanzar valores superiores a los $180 \mu\text{moles l}^{-1}$ en profundidades muy cercanas al sedimento.

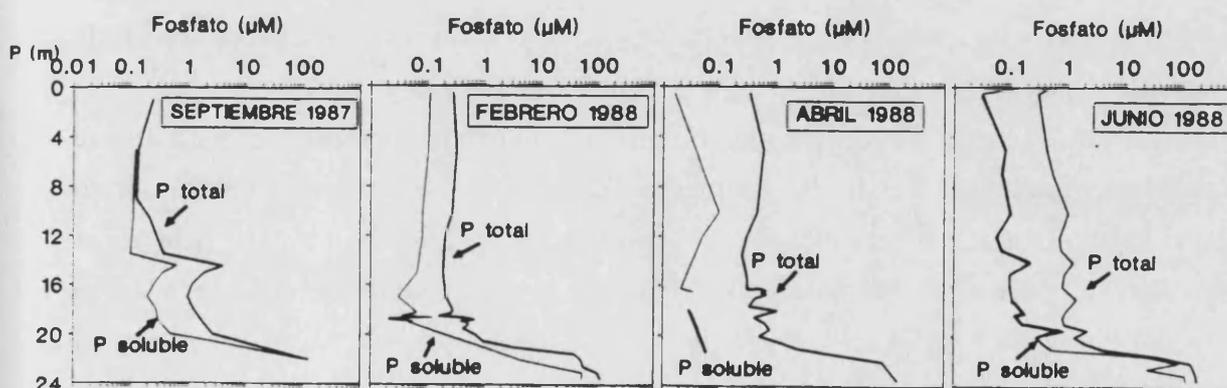


Figura 4.22. Perfiles verticales de la concentración de fosfato soluble y total (μM) en diversos momentos en la laguna de La Cruz. Nótese la escala logarítmica.

Figure 4.22. Vertical profiles of total and soluble phosphorus in several seasons in Lake La Cruz. Logarithmic scale.

SILICATO

La sílice es un elemento que aparece, a los pHs de las aguas naturales, principalmente como ortosilicato no disociado aunque hay evidencias de la existencia de sílice coloidal y de complejos aluminosilicatos (Hutchinson, 1975). Las concentraciones de silicato en la laguna de La Cruz son bajas en las aguas superficiales (figura 4.23), así, el contenido medio en silicato variaba desde $0.7 \pm 0.4 \mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$ a $7.4 \mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$ en el epilimnion de la laguna, correspondiendo estos valores a los meses de septiembre y junio de 1987 respectivamente. En el metalimnion, las concentraciones seguían siendo bajas aunque ligeramente superiores a las anteriores ($2.1 \pm 2.3 - 6.3 \pm 9.4 \mu\text{M}$).

El desarrollo de los florecimientos de diatomeas constituye el mecanismo más importante por el cual el silicato es eliminado del agua; por tanto, las variaciones del contenido en silicato de la zona eufótica podría estar relacionado con el desarrollo de estos organismos fitoplanctónicos. En la laguna de La Cruz, se observa una correlación negativa entre el contenido en silicato y la densidad de diatomeas en la laguna. Las diatomeas presentan mayores abundancias relativas desde principios de otoño hasta principios del verano (cuando la concentración media de silicato fue menor), con mínimos en julio y agosto, siendo la responsable de esta variación la diatomea céntrica *Cyclotella glomerata* (Dasí, 1990, actualmente red denominada *C. wuotrichiana*), la cual representa casi el 100 % de la densidad total de diatomeas.

En 1988, las concentraciones medias de silicato en todas las capas de la laguna eran inferiores a las del año anterior. En el epilimnion de 1988 se midieron concentraciones medias de $1.1-2.2 \mu\text{M}$ y en el metalimnion los contenidos medios de silicato variaban entre $2.1-2.2 \mu\text{M}$. El aumento de la pluviosidad durante este año, así como una mayor densidad de diatomeas con respecto al año anterior (Dasí, 1990), podrían ser los responsables de la disminución de la concentración de silicato en el mixolimnion de la laguna durante 1988.

El silicato en esta laguna procede principalmente de la redisolución del contenido de éste en el sedimento, puesto que a partir de la interfase óxico-anóxica, las concentraciones de silicato aumentan considerablemente para situarse alrededor de $7.4 \pm 2.9 - 38.3 \pm 11.6 \mu\text{M}$ en el hipolimnion. Al igual que en el caso del epilimnion y del metalimnion, en esta zona de la laguna se detectaron menores concentraciones en 1988. En el monimolimnion, se observó un gran aumento de la concentración de silicato, mostrando la misma tendencia de disminución en 1988. En algunas ocasiones se obtuvieron máximos de $555 \mu\text{M}$ en el fondo de la laguna. Las condiciones reductoras del fondo anóxico de la laguna propician la liberación al agua del silicato

desde el sedimento, donde se albergan gran cantidad de frústulos de diatomeas (véase lámina 5.4 en el capítulo 5).

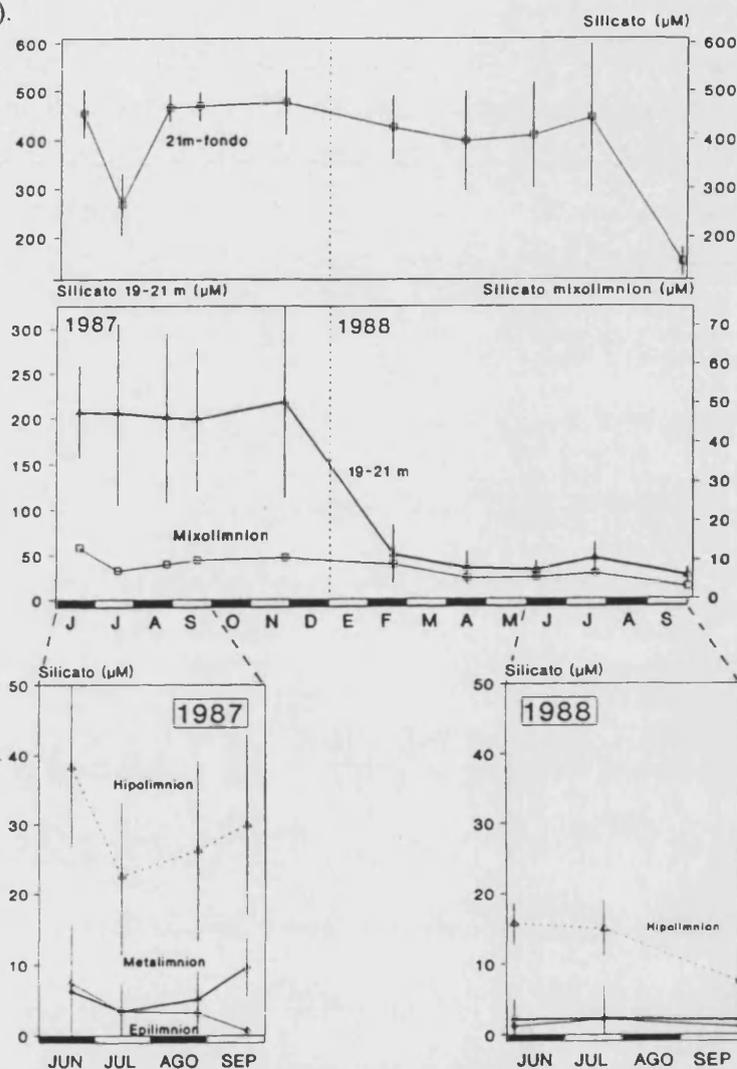


Figura 4.23. Concentración promedio de silicato (μM) en el mixolimnion y monolimnion (de 19 a 21 m y de 21 m al fondo) de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece la media de las distintas zonas del mixolimnion (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante los dos periodos de estratificación térmica de la laguna. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.23. Mean silicate concentration (μM) in the mixolimnion and the monolimnion (from 19 to 21 m and from 21 m to the bottom) of Lake La Cruz during the study period. Lower panels show the mean concentration in the different zones of the mixolimnion (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

AMONIO

El amonio, la forma nitrogenada más reducida, es escasa en las aguas epilimnéticas de la laguna de La Cruz (figura 4.24). Durante 1987, las concentraciones de este compuesto en el epilimnion

estaban por debajo del límite de detección del método utilizado. Sin embargo, en 1988 se registraron valores medios entre 1 y 4 μM . El metalimnion, en cambio, mostró contenidos medios muy variables en función de la época del año. Mientras que en septiembre de 1987 no se detectó amonio en las aguas, en septiembre del año siguiente se midieron valores medios de 24 μM . Por otro lado, las condiciones reductoras del hipolimnion favorecen la presencia de amonio, cuyo valor medio variaba entre mínimos de $90 \pm 17 \mu\text{M}$ en junio de 1988 y máximos de $134 \pm 46 \mu\text{M}$ un mes más tarde.

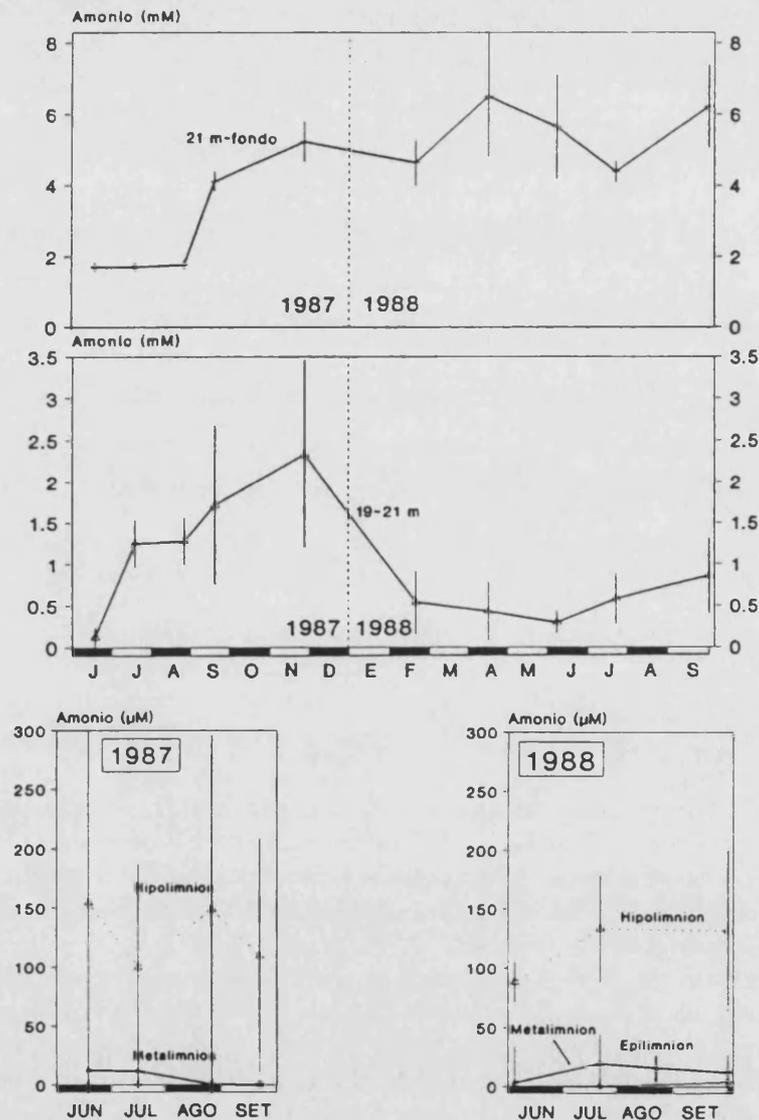


Figura 4.24. Concentración promedio de amonio en el mixolimnion (gráficas inferiores: epilimnion, metalimnion e hipolimnion durante los dos periodos de estratificación térmica) y monimolimnion (de 19 a 21 m y de 21 m al fondo) de la laguna de La Cruz durante el periodo de estudio. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.24. Mean ammonia concentration in the mixolimnion (lower pannels: epilimnion, metalimnion and hypolimnion during the thermal stratification periods) and the monimolimnion (from 19 to 21 m and from 21 m to the bottom) of Lake La Cruz during the study period. Vertical bars indicate standard deviation.

El incremento de la concentración de amonio en las aguas monimolimnéticas es considerable, llegando a medir en muchas ocasiones valores superiores a 7000 μM cerca del sedimento, observándose además en un intervalo de 19 a 21 m en 1988 una disminución respecto a la medida a finales de 1997, y por contra, un aumento en la capa de agua de 21 m hasta el fondo.

NITRATO

En la figura 4.25 aparecen los valores medios de nitrato en la zona de potencial oxidante ($E_h > 200\text{-}250$ mV) de la laguna estudiada, los cuales son bajos, puesto que no existen aportes alóctonos importantes. Los valores medios durante la primera estratificación térmica oscilaban alrededor de los 20-25 μM , con la excepción del mes de julio que presentó concentraciones muy bajas (8.4 ± 5.2 μM). Durante el período de mezcla de la columna de agua, los valores medios se mantuvieron muy cercanos a 25 μM , sin embargo, en la primavera de 1988, éstos experimentaron un descenso, midiéndose sólo 12.2 ± 4.1 μM . A comienzos de la nueva estratificación, la concentración de nitrato media aumentó de nuevo, situándose por encima de los 20 μM , la cual mostró una tendencia descendente el resto del período estratificado.

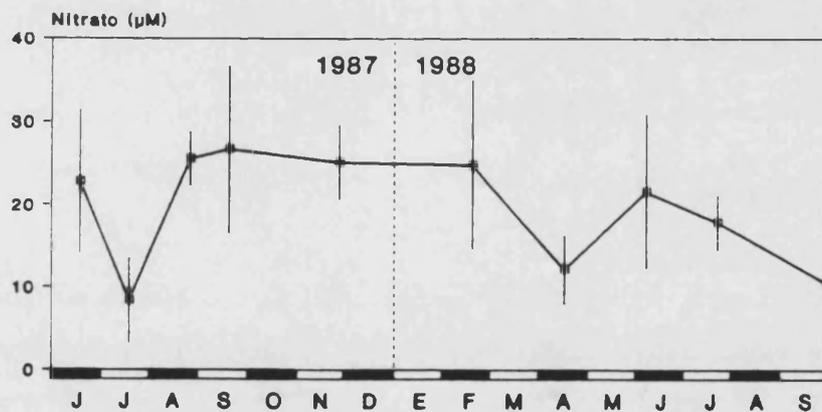


Figura 4.25. Concentración promedio de nitrato (μM) en las aguas de potencial oxidante de la laguna de La Cruz. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.25. Mean nitrate concentration (μM) in aerobic waters of Lake La Cruz during the study period. Vertical bars indicate standard deviation.

NITRITO

Las concentraciones medias de nitrito en las aguas de potencial oxidante (figura 4.26) durante los primeros tres meses de la estratificación térmica de 1987 en la laguna de La Cruz oscilaban entre el mínimo registrado en julio (0.09 ± 0.05 μM) y el máximo de junio (0.19 ± 0.08 μM). A

finales del periodo de estratificación los valores medios descendieron considerablemente, midiéndose $0.05 \mu\text{M}$, aunque mostraban una gran desviación típica (± 0.06).

Una vez tuvo lugar la mezcla otoñal, el contenido medio en nitrito aumentó de manera notable ($0.23 \pm 0.06 \mu\text{M}$), manteniéndose elevado durante el invierno y la primavera, aunque ligeramente inferior en este último periodo. Cuando ya se hubo establecido la segunda estratificación térmica de la laguna, la concentración media descendió de nuevo notablemente para alcanzar valores de $0.05\text{-}0.09 \mu\text{M}$.

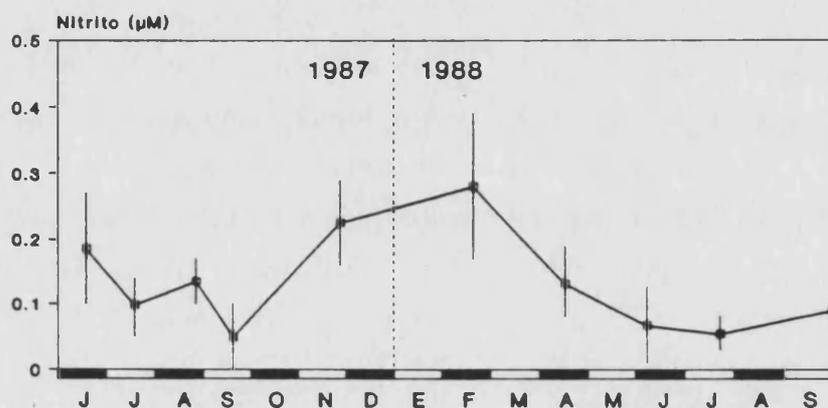


Figura 4.26. Concentración promedio de nitrito (μM) en las aguas aerobias de la laguna de La Cruz. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 4.26. Mean nitrite concentration (μM) in the aerobic waters of Lake La Cruz during the study period. Vertical bars indicate standard deviation.

4.2.2.11. Penetración luminosa

La luz no alcanza el fondo de la laguna en ninguna época del año, si bien la profundidad de extinción de la luz variaba ampliamente según las estaciones. La figura 4.27 muestra dos perfiles de penetración luminosa correspondientes a dos momentos diferentes del ciclo anual en la laguna de La Cruz. El primero de ellos corresponde a un periodo de estratificación térmica (septiembre 1987), cuando la luz es bruscamente extinguida a partir de la interfase óxico-anóxica (15 m), donde reside una densa población de bacterias fotosintéticas. En el segundo de ellos, correspondiente a un periodo de mezcla (febrero 1988), con el mixolimnion isotermo y las bacterias fotosintéticas relegadas a la quimioclina (19 m), la luz se extingue por debajo de los 20 m de profundidad. Además de la diferencia en la profundidad de extinción de la luz en las dos épocas del año, también cabe resaltar una mayor turbidez en las aguas invernales y una distinta forma del perfil vertical de la penetración luminosa. En invierno, la forma es más homogénea hasta la quimioclina, mientras que en verano presenta un mayor número de irregularidades

debido a la existencia de poblaciones fitoplanctónicas que causan aumentos en el coeficiente de extinción de la luz en puntos concretos del perfil vertical.

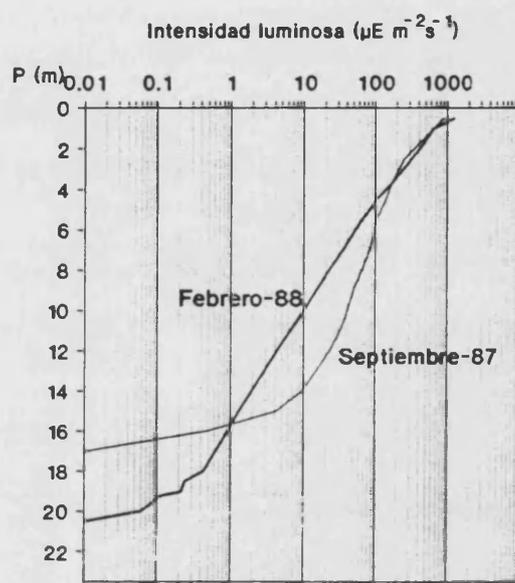


Figura 4.27. Perfiles de penetración luminosa en dos momentos del ciclo anual en la laguna de La Cruz: 23 de septiembre de 1987 (estratificación) y 20 de febrero de 1988 (mezcla).

Figure 4.27. Light penetration profiles in two moments of the annual cycle in Lake La Cruz. 23 September 1987 (stratification period) and 20 February 1988 (mixing).

Los valores de la profundidad de visión del disco de Secchi obtenidos durante varios ciclos anuales tuvieron máximos de 10.2 m (agosto 1987) y mínimos de 4.2 m (febrero y abril de 1988). Es de destacar pues la gran variación de la transparencia del agua de la laguna de La Cruz (alrededor de 6 m de variación en la profundidad del Secchi), relacionada, como veremos más adelante, con la densidad de biomasa algal (véase también apartado 4.2.2.12) y la presencia de cristales de carbonato cálcico precipitado. La relación que existe entre la profundidad de visión del disco de Secchi (D_s) y el coeficiente de extinción de la luz (η) sigue una relación de este tipo:

$$D_s = N/\eta \quad \text{—} \quad 1/D_s = \eta(1/N)$$

El valor de esta constante para cada uno de los valores obtenidos en la laguna de La Cruz presenta una media de 2.65 ± 0.43 (tabla 4.8). Realizando una regresión sobre los valores se obtuvo el siguiente resultado:

$$1/D_s = 0.406\eta - 0.0077$$

con un coeficiente de determinación (r^2) de 0.83. El valor de N deducido de esta expresión,

suponiendo que la regresión fuese 1 y despreciando el término independiente, es de:

$$N = 1/0.406 = 2.46$$

Este valor así obtenido es ligeramente superior al encontrado en el mar y por autores como Rull y colaboradores (1984) en los embalses españoles, que en estos casos fue de 1.7-2.3. Este hecho puede ser debido a la presencia de microcristales de carbonato cálcico formados en el agua de la laguna que causan una dispersión de la luz y hacen que el disco de Secchi se vea a una mayor profundidad (tabla 4.8), es decir, hasta profundidades en que el porcentaje de luz es ya bajo.

La aproximación de la profundidad de visión del disco de Secchi con la clorofila *a* (Shapiro *et al.*, 1975), dio, en la laguna de La Cruz, una expresión de este tipo:

$$D_s * \text{Clor}^{0.348} = 8.90$$

con un coeficiente de determinación de 0.86

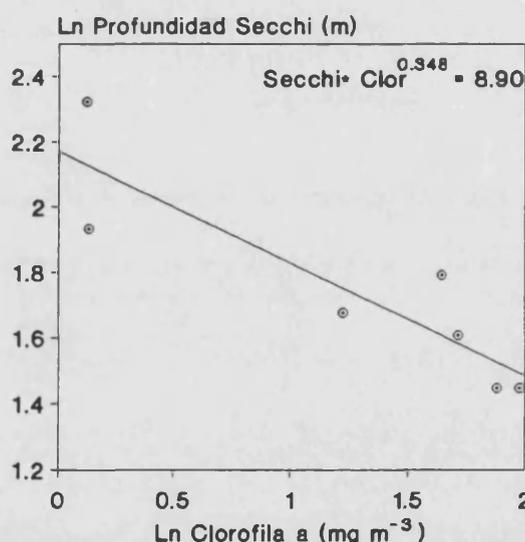


Figura 4.28. Relación entre la profundidad de visión del disco de Secchi y la concentración media de clorofila en la columna de agua, calculada hasta dicha profundidad.

Figure 4.28. Secchi-disk depth related to the average chlorophyll concentration, computed from the surface down to this depth.

La profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}) se toma frecuentemente como aquella profundidad a la que llega el 1 % de la luz incidente. La profundidad Z_{eu} definida de esta manera se mantiene entre los 13-15 m en el período de estratificación térmica de 1987 (hasta septiembre, véase tabla 4.9), para disminuir de manera muy importante (9.75 m) una vez aconteció la mezcla otoñal. Esta tendencia a la disminución se mantuvo hasta abril de 1988, cuando se registró el valor mínimo hasta ese momento (7.5 m). Consecuentemente, los valores mínimos de $\eta_{Z_{eu}}$ se obtuvieron durante el primer período de estratificación (0.29-0.35 m^{-1}).

Tabla 4.8. Profundidades de visión del disco de Secchi (D_s), coeficientes de extinción de la luz hasta la profundidad del disco de Secchi (η_{D_s}) y porcentaje de luz incidente a D_s en las diferentes épocas del año en la laguna de La Cruz. La constante, N , calculada a partir de D_s y η_{D_s} aparece en la tabla.

Tabla 4.8. Secchi-disk depths (D_s), light extinction coefficients (η_{D_s}) down to the D_s and percentage of incident light to Secchi depth in the different seasons in Lake La Cruz. N , calculated from D_s and η_{D_s} is also shown.

Muestreo	D_s m	η_{D_s} m^{-1}	% luz D_s	N $D_s \times \eta_{D_s}$
Agosto-87	10.2	0.29	5.5	2.96
Noviembre-87	0.54	4	3.24	
Febrero-88	4.25	0.59	7	2.51
Abril-88	4.25	0.57	8.1	2.42
Junio-88	4.6	0.41	16	1.89
Agosto-88	6.25	0.38	10.5	2.38
Marzo-89	5	0.45	10.7	2.25
Mayo-89	6.9	0.44	4.6	3.04
Junio-89	9.3	0.31	6	2.88
Septiembre-89	0.32	5.7	2.96	
Media \pm D.T.	6.6 \pm 2.30	0.43 \pm 0.11	7.8 \pm 3.7	2.65 \pm 0.43

En junio de 1988 comenzó un nuevo aumento de la profundidad de la zona eufótica con la consiguiente disminución del coeficiente de extinción de la luz (véase tabla 4.9). Este aumento se vio interrumpido por el proceso de la precipitación del carbonato cálcico en las aguas de la laguna. El efecto que sobre las propiedades ópticas de la laguna ejerce este proceso, será abordado posteriormente (Capítulo 5). Tras este fenómeno, las aguas de la laguna se volvieron más transparentes, quedando la profundidad de la zona eufótica por debajo de los 13 m (en octubre de 1988). Durante 1989, se siguió la profundidad de la zona eufótica en diferentes momentos, la cual se localizó entre 10.5 y 12.5 m, y al igual que en 1988, dicha profundidad se vio reducida durante el período primaveral (marzo-mayo) para aumentar durante el verano.

La relación entre la profundidad de visión del disco de Secchi y el 1% de la luz incidente en la superficie para la laguna de La Cruz es de 1.7 ± 0.1 .

La luz que alcanza la interfase óxico-anóxica es baja. Es de resaltar que a la profundidad a la que se localizan los máximos de Bclor *a* y Bclor *d* (pigmentos fotosintéticos de las bacterias fotosintéticas predominantes en la laguna), la intensidad luminosa es menor de $1 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ intensidad por debajo de la cual no se ha detectado crecimiento en cultivos de *Chromatium* o *Chlorobium* (Montesinos, 1981). El régimen luminoso de la zona de las láminas de bacterias fotosintéticas será tratado con más detalle en el capítulo 7, dedicado a estos microorganismos.

Tabla 4.9. Profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}) en las diferentes épocas del año en la laguna de La Cruz. Coeficientes de extinción de la luz en la zona eufótica ($\eta_{Z_{eu}}$) y en el resto de la columna de agua hasta el punto de extinción de la luz (η_{resto}). La profundidad a la que llega una intensidad luminosa de $1 \mu E m^{-2} s^{-1}$ aparece también indicada.

Table 4.9. Depth of the euphotic zone in the different seasons in Lake La Cruz. Light extinction coefficients in the euphotic zone ($\eta_{Z_{eu}}$) and in the rest of the water column to the light extinction depth (η_{resto}). The depth at which $1 \mu E m^{-2} s^{-1}$ reaches is also shown.

Muestreo	Z_{eu} m	$\eta_{Z_{eu}}$ m^{-1}	η_{resto} m^{-1}	Prof " $1 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ " m
Junio-87	15.1	0.29	2.07	16.75
5-Agosto-87	13.75	0.33	3.90	15.25
27-Agosto-87	13.9	0.33	2.63	15.3
Septiembre-87	13	0.35	1.49	14.15
Noviembre-87	9.75	0.47	0.85	16
Febrero-88	8.5	0.54	0.56	14.9
Abril-88	7.5	0.58	0.6	13
Junio-88	10	0.46	1.17	13.8
Julio-88*	6	0.78	0.98	10.9
Agosto-88	10.75	0.43	1.28	13.5
Octubre-88	13.25	0.34	1.75	13.5
Marzo-89	10.5	0.44	0.62	15
Mayo-89	10.5	0.47	0.97	14.2
Junio-89	12	0.38	0.59	14.6
Septiembre-89	12.5	0.37	2.14	14.6
Media	11.1±2.6	0.41±0.09	2.05±0.89**	14.4±1.4

* Muestreo efectuado durante el fenómeno de precipitación del carbonato cálcico/ *Sampling performed during the calcium carbonate precipitation process.*

** Sólo se han promediado los datos procedentes de los periodos de estratificación térmica/ *We have only averaged the data from the thermal stratification periods.*

La profundidad a la cual se midió $1 \mu E m^{-2} s^{-1}$ alcanzó un valor medio de 14.4 ± 1.4 m, con los valores más profundos durante el periodo de estratificación térmica de 1987.

Los coeficientes de extinción de la luz calculados a intervalos de 1 m (figura 4.29) ofrecieron valores máximos ($0.66-1.01 m^{-1}$) en el primer metro de profundidad (a parte de los obtenidos a nivel de la interfase óxico-anóxica). Cabe destacar también los máximos coeficientes coincidentes con aquellas profundidades donde se localizaron acumulaciones fitoplanctónicas. Este es el caso, en 1987, de los meses de agosto y septiembre ($\eta = 0.63 m^{-1}$ a 13 m y $\eta = 0.82 m^{-1}$ a 14 m, respectivamente) y en junio de 1988 a 10 m con un $\eta = 0.92 m^{-1}$.

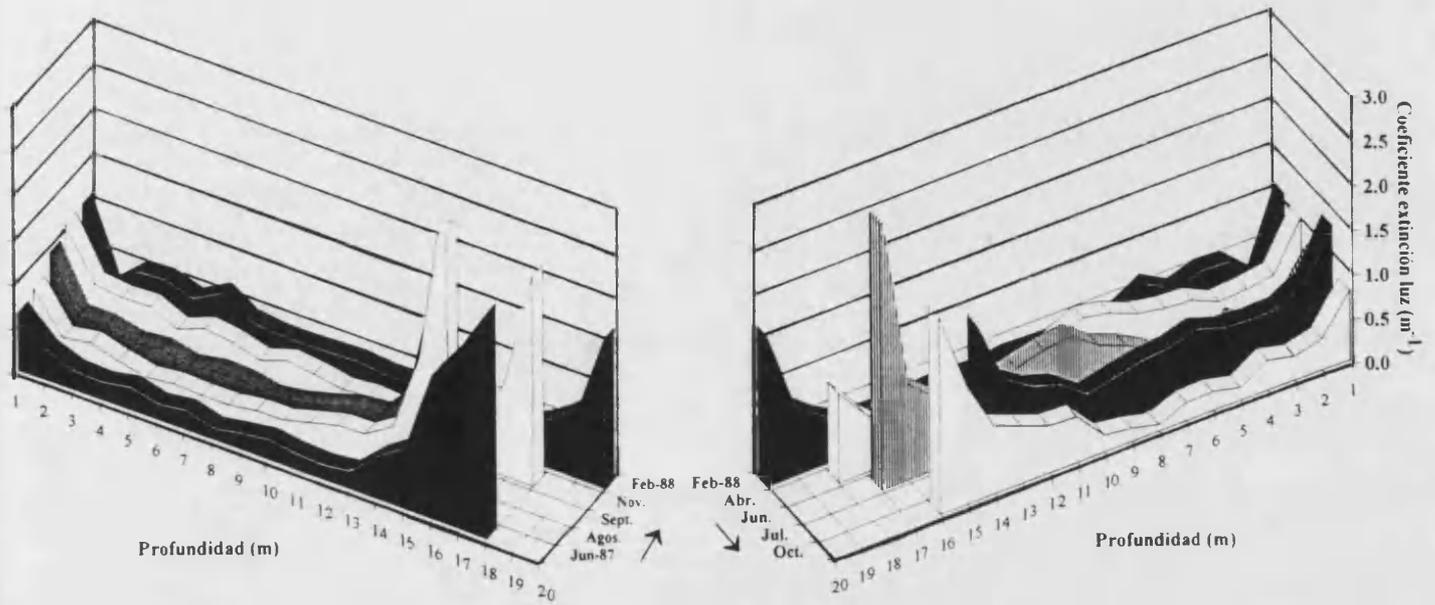


Figura 4.29. Coeficientes de extinción de la luz calculados a intervalos de 1 m de profundidad en distintos momentos del año en la laguna de La Cruz (los dos ángulos del fondo representan el mismo perfil de febrero de 1988).

Figure 4.29. Light extinction coefficients calculated at 1m intervals in several months in lake La Cruz (the same profile, February 1988, is represented in both bottom angles).

4.2.2.12. Pigmentos algales

En la figura 4.30 se muestra la variación espacio-temporal de la concentración de clorofila *a* en el epilimnion y hasta la interfase óxico-anóxica de la laguna. Es de destacar las bajas concentraciones de este pigmento en las aguas epilimnéticas frente a las encontradas en el metalimnion. También es importante reseñar las bajas concentraciones de clor. *a* comparadas con las de los pigmentos pertenecientes a las bacterias fotosintéticas (entre 1.4 y 7.7 veces menores, véase capítulo 7).

Asimismo, es interesante destacar las grandes diferencias en la concentración de clorofila *a* en los dos años de estudio. En el epilimnion, las concentraciones de clor *a* durante los meses del verano de 1987 eran muy bajas ($1-2 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), mientras que en el metalimnion fueron mucho mayores, aunque a estas profundidades y más aún en las cercanas a la interfase óxico-anóxica, estas poblaciones fitoplanctónicas estarían limitadas por la luz. Por otro lado, aumentaban en los meses de invierno tras la mezcla otoñal. Este aumento de la biomasa algal queda reflejado en la disminución de la profundidad del disco de Secchi (apartado 4.2.2.11). Tras dicha mezcla otoñal, los valores de clor *a* experimentaron un gran aumento ($9-16 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), el cual se hizo más

espectacular en la primavera de este año, alcanzándose valores superiores a $30 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$.

En la figura 4.31 se muestra el porcentaje que representa la clorofila *a* encontrada en el epilimnion y en el metalimnion, del total de la clorofila integrada en toda la columna de agua aerobia. Puede observarse como durante el verano, especialmente en agosto y septiembre, la mayor parte de la biomasa algal se encuentra concentrada por debajo de los 9 m. En septiembre, sólo el 7.6 % de la clorofila *a* aparece en la zona comprendida entre la superficie y los 9 m; por otro lado, en el invierno, alrededor del 50 % de la clorofila se encuentra entre la superficie y los 9 m y el resto, desde esa profundidad hasta el final del metalimnion. Los valores máximos integrados para la columna de agua óxica se dieron en abril de 1988 con $246 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ de clor *a* (véase figura 4.31). Los mínimos se obtuvieron en junio de 1987 con $55 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ y con valores medios que oscilaban alrededor de los $100 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$.

La clorofila *b* no se detectó de forma significativa en las aguas de la laguna. La clorofila *c* alcanzó concentraciones muy bajas ($0.002\text{-}0.03 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Esto indica que los pigmentos deben atribuirse mayoritariamente a los *Synechococcus* (con sólo clor. *a*) y en menor proporción a las diatomeas y criptofíceas (con clor. *a* y *c*).

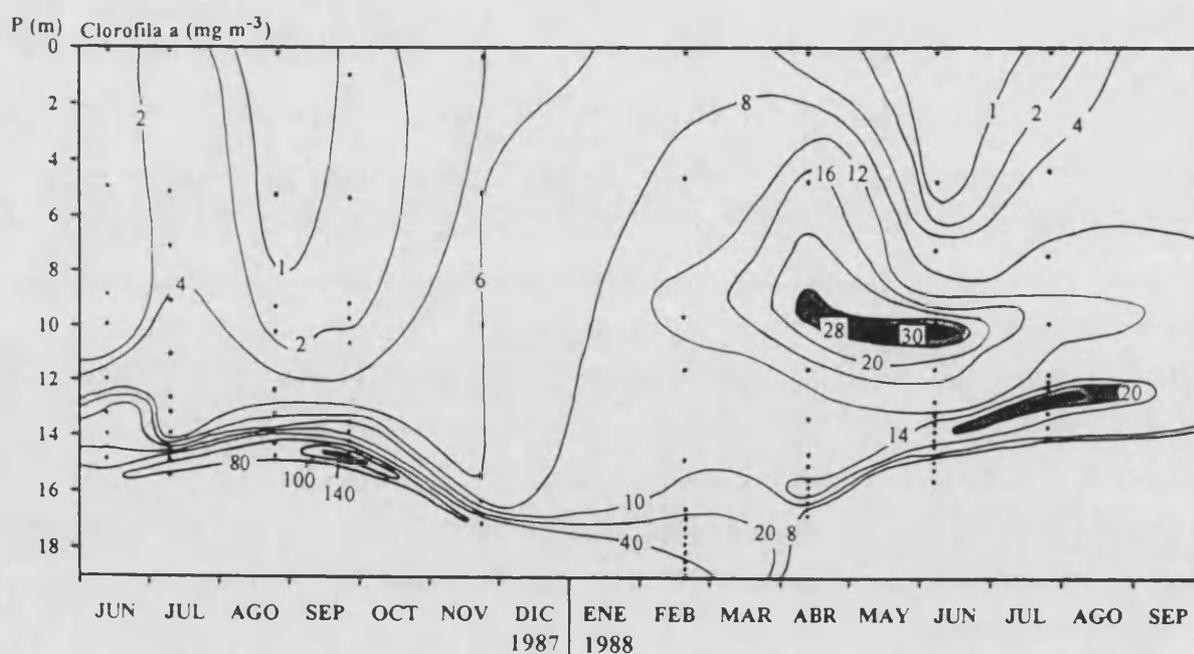


Figura 4.30. Variación espacio-temporal de la concentración de clorofila *a* en el mixolimnion de la laguna La Cruz. Los puntos indican las profundidades de muestreo

Figure 4.30. Time-depth distribution of chlorophyll *a* concentration in the mixolimnion of Lake La Cruz. Dots indicate sampling depths

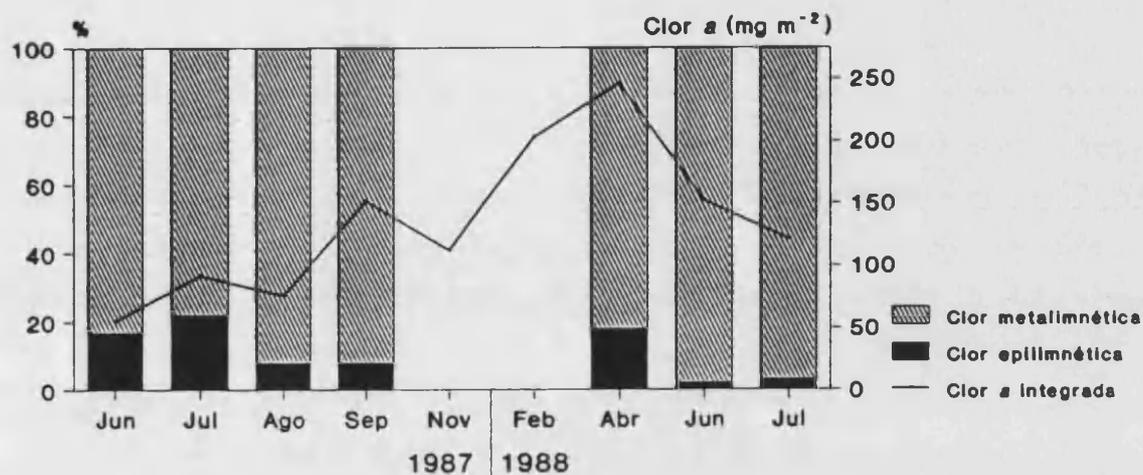


Figura 4.31. Porcentaje que representa la clorofila en el epilimnion y en el metalimnion de la laguna La Cruz, y evolución de la clorofila total integrada en la columna de agua oxigenada.
Figure 4.31. Percentage of chlorophyll in the epilimnion and metalimnion of Lake La Cruz and total integrated chlorophyll in the water column.

El Índice de Margalef, o razón entre las absorbancias 433/665, puede resultar una medida del estado fisiológico del fitoplancton. Valores altos de dicho índice se relacionan con un envejecimiento de la población o una carotenización por falta de luz u otras condiciones ambientales desfavorables. Por el contrario, índices bajos revelan un crecimiento activo y producción elevada, puesto que el contenido en clorofilas respecto a otros pigmentos es elevado. Los valores de este índice variaban estacionalmente, de forma que durante el verano los valores superficiales se mantenían generalmente entre 2 y 3, aunque en agosto de 1987 se midieron valores máximos los cuales eran superiores a 4. En septiembre de 1987 se localizaron máximos profundos, cercanos a 4 por debajo de los 10 m de profundidad. Sin embargo, durante los meses de invierno este índice alcanzó un valor inferior a 3 en toda la columna de agua. En la primavera de 1988 se observó un nuevo máximo a 5 m y en junio el máximo se localizó a 7 m.

4.2.3. El sedimento de la laguna de La Cruz

Se trata de un sedimento fuertemente reducido de color negro y aspecto sapropélico, que muestra una alternancia de láminas claras y oscuras resultado de la deposición periódica del carbonato cálcico precipitado en las aguas epilimnéticas (véase capítulo siguiente), de manera que se forman varvas cuya lámina blanca está constituida principalmente por cristales de calcita y la oscura es un fango muy rico en materia orgánica. La densidad de los 6 primeros

centímetros del sedimento de la laguna de La Cruz aparece en la tabla 4.10. Se realizaron tres fracciones de 2 cm de espesor cada una de ellas. La fracción más superficial tenía una densidad de $1.07 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$, mientras que las dos más profundas mostraban la misma densidad ($1.14 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$). Es un sedimento no muy compacto como lo indica el alto contenido en agua de las tres fracciones. En la primera de ellas se determinó un 92 % de agua y en las dos siguientes un 82-83 %. El contenido en materia orgánica era elevado (tabla 4.10) especialmente en los 2 centímetros superiores (15.8 % del peso seco). La composición orgánica en las restantes fracciones era del 12.2 y del 11.5 % del PS.

Tabla 4.10. Densidad, contenido en agua y porcentaje de materia orgánica en las distintas fracciones del sedimento reciente de la laguna de La Cruz. Los resultados son la media de triplicados.

Tabla 4.10. Density, water content and percentage of organic matter in different layers of the surface sediment in Lake La Cruz. Average of triplicates.

FRACCIÓN DE SEDIMENTO cm	DENSIDAD $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$	CONTENIDO EN AGUA %	MATERIA ORGÁNICA % PS
0-2	1.07	91.5	15.75
2-4	1.14	81.6	12.20
4-6	1.14	82.9	11.50
Media	1.17	85.3	13.15

4.2.3.1. Cationes: hierro, calcio, magnesio, sodio y potasio

El análisis de los cationes en el sedimento rindió como resultado un claro predominio de los cationes divalentes sobre los monovalentes, tal y como se aprecia en la tabla 4.11 y del mismo modo que sucedía en las aguas de la laguna. El Ca^{2+} es el catión mayoritario y alcanza concentraciones de $174\text{-}193 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ PS. Si se compara las distintas capas del sedimento, se observa que la primera de ellas contiene la mayor cantidad de los metales determinados, con la excepción del magnesio. Especialmente el potasio y el sodio se encuentran en una proporción de 5 y 2 veces, respectivamente, más abundantes en dicha capa que en las siguientes, mientras que en el calcio y en el hierro se sobrepasa ligeramente el contenido en la primera capa del sedimento respecto de las siguientes.

Tabla 4.11. Contenido en metales de las tres capas del sedimento superficial de la laguna de La Cruz. Los resultados son la media de duplicados.

Tabla 4.11. Metal content of the three surface sediment layers in Lake La Cruz. Average of duplicates.

CAPA DE SEDIMENTO cm	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	Fe ²⁺
	mg·g ⁻¹ PS				
0-2	192.9	62.7	4.6	3.5	10.11
2-4	174.4	73.5	0.9	1.6	9.61
4-6	185.3	71.8	0.9	1.6	9.62
Media	184.2	69.3	2.1	2.2	9.8

El magnesio resultó ser más abundante en la fracción de 2-4 cm, aunque escasamente superior a la tercera fracción. En cuanto a las relaciones molares entre los cationes, se observa que el calcio es 1.6 veces más abundante que el magnesio y que el sodio predomina unas 2.5 veces sobre el potasio. La relación, en equivalentes, (Na+K)/(Ca+Mg) media fue de 0.008, mientras que la de Ca/Fe era de 26.

4.2.3.2. Fósforo del sedimento

Se realizó un análisis fraccionado del fósforo del sedimento ligado a distintos compuestos del sedimento. Los resultados de este análisis aparecen en la tabla 4.12. En ella puede observarse como, en los primeros 2 cms del sedimento, la mayor parte del fósforo fue extraída con NaOH, lo cual indicaría que se encontraba ligada al hierro. Por el contrario, en las dos últimas capas, el HCl extrajo la mayor cantidad de fósforo; esta fracción estaría ligada al calcio presente en el sedimento. El fósforo extraído con NH₄Cl, que estaría ligado al carbonato obtuvo su valor máximo en la capa 0-2 cm de sedimento con unos 46 µg P·g⁻¹ PS, mientras que en la segunda capa se redujo considerablemente, para aumentar de nuevo, aunque ligeramente en los últimos dos centímetros de sedimento analizado. La cantidad de fósforo refractario, el extraído tras la incubación con NaOH a 85 °C, no mostró grandes diferencias entre las tres fracciones aunque fue ligeramente mayor en la primera capa del sedimento (20-27 µg P·g⁻¹ PS).

En la primera capa del sedimento sólo se extrajo el 45 % del fósforo total, mientras que en la segunda y tercera fue del 53 y 56 % respectivamente (figura 4.32). La fracción P-HCl representó un porcentaje máximo en la capa de 2-4 cm del sedimento con un 33 % del total del fósforo contenido en el sedimento y fue mínima en la capa 0-2 cm representando un 17 %. El porcentaje que supone la fracción P-NaOH varió entre el 14 % y el 20 %.

Tabla 4.12. Fraccionamiento del fósforo del sedimento superficial (0-6 cm) de la laguna de La Cruz según el método de Hieltjes y Lijklema (1980) modificado. Los resultados son la media de duplicados.

Table 4.12. Phosphorus fractionation of surface sediment (0-6 cm) from Lake La Cruz according to a modified version of the Hieltjes and Lijklema (1980) scheme. Data are averages of duplicates.

FRACCIÓN DE SEDIMENTO cm	P-NH ₄ Cl	P-NaOH	P-HCl	P-REFRACTARIO	P-TOTAL
	μg P·g ⁻¹ PS				
0-2	46.32	161.20	140.78	26.99	826.06
2-4	7.23	76.81	187.21	20.84	553.69
4-6	15.68	101.39	173.05	20.42	559.37
Media	23.08	113.13	167.01	22.75	646.37

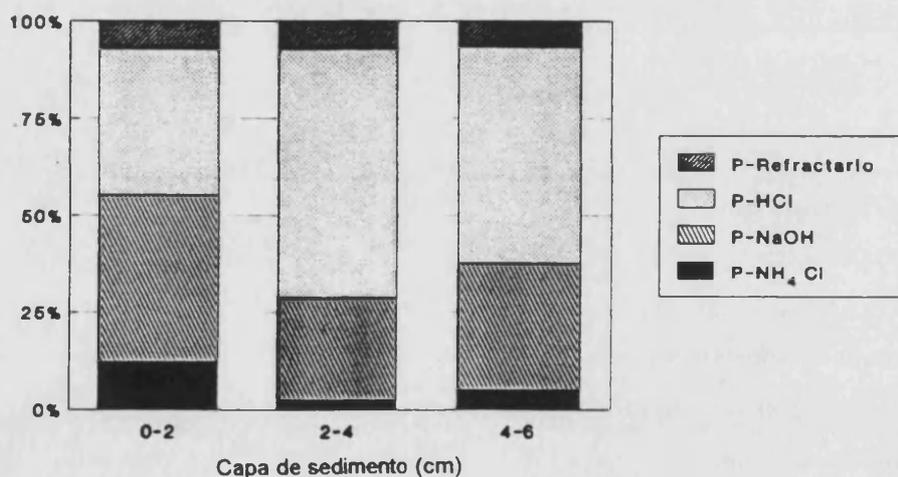


Figura 4.32. Porcentaje de las distintas fracciones de fósforo extraídas con NH₄Cl, NaOH, HCl y NaOH a 85 °C del sedimento de la laguna de La Cruz.

Figure 4.32. Percentages of phosphorus fractions extracted with NH₄Cl, NaOH, HCl and NaOH at 85 °C from the sediment of Lake La Cruz.

4.2.3.3. Carbono y nitrógeno

La tabla 4.13 muestra los valores de carbono total obtenido en las distintas capas del sedimento analizado. Se observa que la primera de ellas contiene el mayor porcentaje de carbono total con un 17.6 % Peso/Peso, mientras que en las dos restantes es muy similar. El carbono orgánico representa el 74, 78 y 67 % del carbono total en las diferentes capas del sedimento, correspondiendo el mayor porcentaje a la fracción intermedia y el menor a la última.

Tabla 4.13. Carbono total (orgánico e inorgánico) y nitrógeno total en las distintas capas del sedimento superficial (0-6 cm) de la laguna de La Cruz.

Table 4.13. Total carbon (organic and inorganic) and total nitrogen in the layers of the surface sediment (0-6 cm) from Lake La Cruz.

CAPA DE SEDIMENTO cm	C_{total}	C_{orgánico}	C_{inorgánico}	N_{total}
	% (Peso/Peso)			
0-2	17.62	13.00	4.62	1.04
2-4	15.66	12.29	3.37	0.69
4-6	15.71	10.53	5.18	0.68

El nitrógeno total contenido en el sedimento de la laguna de La Cruz (tabla 4.13) representa un 0.68-1.04 % (P/P), encontrándose el máximo contenido en la capa más superficial.

4.3. DISCUSIÓN

El estudio limnológico de la laguna de La Cruz llevado a cabo en este trabajo, permite corroborar la clasificación de esta masa de agua, realizada previamente por Vicente y Miracle (1988), como meromíctica. Esta laguna se puede enmarcar dentro de la clasificación establecida por Hutchinson, en 1957, en la que se define a los lagos meromícticos como aquellos que presentan una estratificación química de manera permanente. El tipo de meromixis es biogénica y profunda (quimioclina situada por debajo de los 18-19 m de profundidad). El citado autor definió las condiciones que tienden a producir la meromixis biogénica, y que son: (i) gran profundidad, (ii) cubeta protegida del viento y (iii) un clima continental. La laguna de La Cruz cumple estas tres características: puede ser considerada relativamente profunda, con una profundidad media de 13 m y máxima de 24.3 m, superior a la de otros lagos (8.4 m) que exhiben meromixis biogénica como son el Valkiajärvi (Meriläinen, 1970), el Skjennungen y el Store Aaklungen (Kjensmo, 1967), el lago Hemlock (8.6 m) (Fast y Tyler, 1981), o el lago Waldsea (8.1 m) (Hammer y Haynes, 1978)

Los lagos meromícticos son escasos, aunque se dan en todos los continentes. Los primeros estudios sobre lagos meromícticos, los situaban en Europa (Findenegg, 1935; 1937), Asia (Yoshimura, 1936) y en Norte América (Hutchinson, 1937). Transcurrieron bastante años desde aquella época hasta que Timms, en 1972 describió el primer lago meromíctico en Australia y posteriormente Tyler y Buckney (1974) estudiaron la meromixis en embalses de Tasmania. Los lagos meromícticos canadienses fueron descritos por primera vez por Northcote y Halsey (1969) en la meseta central de British Columbia. En Saskatchewan, éstos eran desconocidos hasta que en 1971 se describieron dos lagos adyacentes, el Deadmoose y el Waldsea (Hammer *et al.*, 1978). Sin embargo, comparando con la enorme cantidad de lagos que existen en el mundo, la condición de meromixis, especialmente en los lagos de interior, es más bien escasa. Croome (1986) nombra más de 200 lagos meromícticos descritos en todo el mundo, aunque seguramente este número será mucho mayor. La tabla 4.1 resume diversas características de algunos lagos meromícticos del mundo junto con las de la laguna de La Cruz. La lista, por supuesto, es incompleta, ya que sólo pretende comparar la laguna de La Cruz con algunos otros lagos meromícticos seleccionados. Las características morfométricas de la laguna objeto de este estudio la hacen muy semejante al lago Hemlock de Michigan (Fast y Tyler, 1981) aunque éste es un poco más somero. El lago Hemlock es también circular, formado por disolución de rocas carbonatadas, aunque su estado era eutrófico, la interfase óxico-anóxica se situaba a 11 m y

mostraba un perfil de temperatura dicotérmico, con un mínimo de temperatura situado a 12-14 m.

Tabla 4.14. Algunas de las características de los diferentes tipos de lagos meromícticos del mundo.

Table 4.14. Some features of the different types of meromictic lakes in the world.

LAGO	MEROMIXIS	ÁREA Km ²	Z _{máx} m	Z _{med} m	COND mix mS·cm ⁻¹	COND moni mS·cm ⁻¹	REFERENCIA
Green Lake (New York)	biogén.	0.26	52.5	28	2.4	3.2	Effler <i>et al.</i> 1981
Lake 120 (Canadá)	biogén.*	0.09	19	7.6	0.05	0.8-1	Campbell y Torgensen, 1980
Waldsea (Canadá)		4.64	14.3	8.1	17-24	40-45	Hammer <i>et al.</i> 1978
Mittlerer Buchensee (Alemania)		0.01	11.5	7.1			Overmann y Tilzer, 1989
Banyoles (III) (España)		0.06	32	9.9	0.8-1.2	1.5-2.5	Abellà, 1980
Banyoles (IV) (España)		0.35	19.2	9.9	0.8-1.2	1.5-2.4	García-Gil, 1990
El Tobar (España)	crenogén.	0.67	19.5	8.2	0.6-0.7	150-200	Vicente <i>et al.</i> , 1993
Estany de Cullera (España)	ectogén.	1.67	7.3	--	8-20	40-41	Rodrigo <i>et al.</i> , 1990
La Massona (España)	ectogén.	0.05	10.5	3.8	4-15	50	Riera <i>et al.</i> , 1987
Fidler (Tasmania)	ectogén.				0.07	4.5	Croome, 1986
Eil Malk Jelly Fish (Islas Carolinas)	ectogén.	0.05	30	20	35-38	42	Hamner <i>et al.</i> 1982
Valkiajärvi (Finlandia)	bio/crenog.*	0.08	25	8.4	15-25	1200	Meriläinen, 1970
Hemlock (EEUU)	biogénic.	0.02	18.6	8.6	325	600-1231	Fast y Tyler, 1981
Skjennungen (Noruega)		0.03	17.8	8.4	0.03	0.13	Kjensmo, 1967
Store Aaklungen (Noruega)		0.13	32.5	8.4	0.03	0.8-0.9	Kjensmo, 1967
Pavin (Francia)	biogén.*	0.44	96	---	----	----	Restituto, 1984
Clark Reserv. Green Lake	creno/bio	0.03	15.5	5	0.49	1.9	Brunskill <i>et al.</i> , 1969
Sunfish	biogén.	0.08	20	10.4	0.33	0.8	Duthie y Carter, 1970
Laguna de La Cruz	biogén.*	0.01	24	18	0.4	0.8-2	Este trabajo

* indica los lagos que presentan meromixis férrica, los cuales se encuentran más detallados en la tabla 4.16

* it indicates the lakes which exhibit iron meromixis and are described with more detail in table 4.16

La laguna de la La Cruz presenta un escaso espesor del epilimnion en contraste con el gran espesor del metalimnion, y esto es lo que cabe esperar de un lago tan bien protegido del viento como éste (Fast y Tyler, 1981). El cociente h/H (profundidad de la termoclina/profundidad máxima de la laguna) es de 0.25 en la laguna de La Cruz, siendo este valor muy similar a la media (0.26) observada por Gorham y Boyce (1989) tras el estudio de 150 lagos estratificados del mundo.

Por otro lado, el mixolimnion de la laguna de La Cruz se caracteriza por su escasez en nutrientes. El fósforo constituye el factor limitante por excelencia de la productividad en los ecosistemas de agua dulce (Cavari, 1976). El bajo contenido en ortofosfato en esta laguna indica que éste sería aquí también el factor limitante. De hecho, en muchas ocasiones estaba por debajo

del límite de detección del método empleado. La concentración de fósforo depende, por un lado, de los aportes externos, de la circulación y difusión a través de la quimioclina y por otro, de los procesos trofólicos en el propio mixolimnion. El nitrato y el amonio, también compuestos reguladores de los niveles de biomasa, son escasos en la laguna. La meromixis de la laguna de La Cruz indudablemente previene el aporte de nutrientes desde el monimolimnion pero esto sólo no puede explicar la baja productividad del lago. Las mismas características morfométricas que contribuyen a la meromixis de la laguna deben también ayudar a mantener un epilimnion muy estable, permitiendo únicamente una escasa difusión a través de la termoclina y previniendo así el retorno de nutrientes, el cual tendrá lugar sólo durante la circulación otoñal.

Así pues, en un lago meromítico, la eficiencia del intercambio entre el mixolimnion y el monimolimnion controla el estado trófico de la zona eufótica, de manera que el monimolimnion actúa como una trampa de nutrientes y particularmente si el lago es pequeño, protegido y relativamente profundo, la producción primaria será baja (Duthie y Carter, 1970). La laguna de La Cruz es un ejemplo de esta descripción. Sólomente circunstancias excepcionales que produzcan la erosión superficial del monimolimnion conducen a una fertilización apreciable del mixolimnion en años de climatología y pluviosidad muy especiales.

Las concentraciones de oxígeno y los porcentajes de saturación son muy elevados en el mixolimnion de la laguna de La Cruz, lo cual indica una escasez de materia orgánica susceptible de ser oxidada, aunque los valores aquí obtenidos no alcanzan las cifras tan elevadas del lago Knight (Wisconsin), donde Birge y Juday observaron $36.5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de oxígeno que suponía un 353 % de saturación o el lago Otter donde encontraron $35.7 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ y 381 % de saturación (Hutchinson, 1975). Los máximos de O_2 no coinciden con las concentraciones de clorofila máximas como se vio en el apartado 4.2.2.3. Este hecho puede interpretarse debido a que las células algales del máximo de oxígeno están activas, mientras que en las encontradas en el metalimnion profundo puede haber un porcentaje de células sedimentadas de capas superiores que están poco activas, y además toda la población algal está muy limitada por la luz. A nivel de la profundidad donde se encuentra el máximo profundo de clorofila, la intensidad de luz que llega es inferior al 1 % de luz incidente. En cambio, las algas situadas donde se registraron los máximos de O_2 (a 7-9.6 m de profundidad y $13\text{-}15 \text{ }\mu\text{gClora}\cdot\text{l}^{-1}$ durante la estratificación de 1987 y a 6.5-9.8 m y $16\text{-}23 \text{ }\mu\text{gClora}\cdot\text{l}^{-1}$ durante la estratificación de 1998) reciben bastante luz ($35\text{-}175 \text{ }\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ durante 1987 y $63\text{-}200 \text{ }\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en 1988). Tras la mezcla otoñal, la concentración de clorofila *a* aumenta. Esta asociación del crecimiento algal con los periodos de circulación del mixolimnion ha sido observada en otros lagos p.e. el Sunfish (Duthie y Carter, 1970), y está relacionada con el aporte de P desde el monimolimnion.

Eberly (1964) usó la relación $Z_{m\acute{a}x} (m)/\sqrt{A (ha)}$, siendo $Z_{m\acute{a}x}$ la profundidad máxima de la masa de agua y A el área de ésta en hectáreas, y sugirió que ésta ha de superar el valor de 3 para que se pueda desarrollar un pico metalimnético en un lago. En la laguna de La Cruz este valor es superior a 20. Este autor revisó la ocurrencia de picos metalimnéticos en lagos de todo el mundo fijándose en parámetros tales como la profundidad relativa (Z_r). Cuatro de los lagos revisados por Eberly y que poseían máximos metalimnéticos eran meromícticos y sus profundidades relativas variaban entre 1.53 y 10.21. La laguna de La Cruz muestra una profundidad relativa mayor (18).

En cuanto a la relación entre la profundidad de visión del disco de Secchi y la clorofila a , se obtuvo un valor de la constante más elevado que en el propuesto por Shapiro (1975, en Rull *et al.*, 1984) para lagos o para los embalses españoles (Rull *et al.*, 1984).

Tabla 4.15. Expresiones propuestas por diversos autores de la relación entre clorofila a y la profundidad de visión del disco de Secchi junto con la encontrada en la laguna de La Cruz.

Table 4.15. Expressions proposed by several authors of chlorophyll-Secchi depth relationships and such value in Lake La Cruz.

ECUACIÓN	REFERENCIA
$Ds * Clor^{0.68} = 7.7$	Shapiro, 1975, en Rull <i>et al.</i> , 1984
$Ds * Clor^{0.68} = 2.04$	Carlson, 1980
$Ds * Clor^{0.44} = 5.58$	Rull <i>et al.</i> , 1984
$Ds * Clor^{0.17} = 3.50$	Rull <i>et al.</i> , 1984
$Ds * Clor^{0.35} = 8.90$	Este trabajo

Los dos años objeto de estudio en este trabajo fueron considerablemente diferentes con respecto a las condiciones meteorológicas. El año 1988 tuvo un invierno mucho más cálido y una primavera mucho más lluviosa (figuras 2.3 y 2.4). Estos acontecimientos causaron un aumento del nivel de las aguas de la laguna, junto con una perturbación en la estratificación. Tanto los factores físico-químicos como los procesos biológicos se vieron afectados por estos hechos. La interfase óxico-anóxica y la redoxclina se situaron a una menor profundidad y el epilimnion fue mucho más rico en oxígeno debido a una mayor producción fitoplanctónica. Las poblaciones de bacterias fotosintéticas (véase capítulo 7) no se desarrollaron en la medida que lo hicieron el año anterior. Otros organismos, como es el caso de las poblaciones fitoplanctónicas perdieron su estratificación (Dasí y Miracle, 1990). En 1988, las poblaciones zooplanctónicas también se vieron afectadas, de manera que una población del rotífero *Anuaeropsis fissa*

sustituyó a otra de *Anuaeropsis miraclei* al final del verano de este año, la cual estaba situada durante 1987 en una capa fina (25-50 cm) alrededor de la interfase óxico-anóxica (Armengol *et al.*, 1993).

El monimolimnion de la laguna de La Cruz, que representa aproximadamente el 8% del volumen total de la laguna, presenta una característica bastante común en los lagos meromícticos, como es la existencia de una inversión térmica, estando las aguas más profundas unas décimas de grado más calientes (0.2-0.4 °C) que las más superiores dentro del monimolimnion y la quimioclina. Este aumento de temperatura en la parte inferior del monimolimnion ha sido observado en otros lagos meromícticos como p.e. el lago Sunfish (Duthie y Carter, 1970), el lago Hemlock (Fast y Tyler, 1981), y el lago Valkiajärvi (Meriläinen, 1970). En este último caso, las aguas monimolimnéticas más profundas se encontraban a 4.3 °C mientras que las inmediatamente inferiores a la quimioclina estaban a una temperatura de 3.8-3.9 °C. Asimismo, la cubeta meromíctica del lago de Banyoles en Girona mostraba una inversión térmica de unos 2-2.5 °C de diferencia entre las aguas más profundas y las inmediatamente superiores del mixolimnion (Abellà, 1980, García-Gil, 1990). Este exceso de calor en el monimolimnion (distribución dicotérmica) ha sido discutido por varios autores, p.e. Juday y Birge (1932), Findenegg (1937), Kjensmo (1967), Culver y Brunskill (1969), Goehle y Storr (1978). Las causas apuntadas son variadas y van desde considerar la actividad bacteriana como fuente del calentamiento, al descenso de agua más densa, la cual arrastraría el calor hacia las partes más profundas del monimolimnion (Hutchinson, 1957). Para Meriläinen (1970), estas fluctuaciones de temperatura también pueden ser debidas a entradas de agua subterránea a la masa de agua del lago Valkiajärvi (los valores negativos del balance de calor en la zona de la quimioclina de este lago sugieren dicha entrada subterránea), así como por mezcla con el mixolimnion, el cual traspasaría calor al monimolimnion. Este mismo autor también propone que sean debidas al calor liberado por la oxidación y la fermentación anaerobia. Entradas de aguas subterráneas laterales, más frías que las del fondo de la laguna, a una profundidad cercana al inicio del monimolimnion de la laguna de la Cruz, podrían ser la causa de la inversión térmica aquí observada, puesto que aunque dichas aguas serían más densas por su menor temperatura que las del fondo del monimolimnion, éstas últimas presentan una densidad elevada debida a la gran cantidad de solutos en disolución. Gorlenko y colaboradores (1978) explican la inversión térmica por la diferente capacidad térmica de las capas más densas del monimolimnion, las cuales retendrían calor durante la época más fría. Otros, lo explican en función del llamado efecto invernadero (Goehle y Storr, 1978; Cohen *et al.*, 1977a), por calentamiento solar directo sobre las capas profundas más densas y pérdida muy lenta (el aislamiento permite una

transmisión sólo por conducción y no por convección) del calor absorbido. Culver y Brunskill (1969) achaca este fenómeno al efecto de las poblaciones bacterianas fotosintéticas en la absorción efectiva de la luz que les llega, sin embargo, en el caso de la laguna de La Cruz, la radiación solar no alcanza las profundidades donde se registra este incremento profundo de temperatura. Abellà (1980) considera que la entrada de agua freática más cálida que la del mixolimnion es la principal responsable de la inversión térmica en Banyoles III, así como el intercambio térmico con el sedimento en suspensión situado en la parte profunda de las cubetas.

El monimolimnion de los lagos meromícticos no debe considerarse como una masa de agua "estancada"; incluso en esta zona de la laguna se producen movimientos del agua, aunque mucho más reducidos (Likens, 1962). Éstos están, en parte, ocasionados por procesos químicos y, en parte, por factores como la sedimentación de partículas desde la quimioclina y la entrada de aguas subterráneas (Hutchinson, 1957). De hecho, estas entradas podrían desestabilizar la meromixis de algunos lagos. Por el contrario, entradas laterales de aguas más frías tienden a garantizar una mayor estabilidad térmica en la parte superior del monimolimnion.

Las grandes acumulaciones de hierro en el fondo de la laguna de La Cruz sugieren que este elemento es uno de los principales responsables de la permanente estratificación química. En general, el origen del hierro en los lagos puede tener dos procedencias. En primer lugar, el hierro puede ser de origen alóctono y entrar en un lago por los aportes superficiales de ríos tributarios o subterráneos (Puget Sound, Murray y Gill, 1978; Esthwaite water, Davison, 1981; Mímtjern y Langlivann, Boyum, 1970). Este hierro, que estaría en forma oxidada atravesaría la oxiclina para instalarse finalmente en el sedimento donde podría reducirse de nuevo y redisolverse. En cambio, en otros lagos (como es en caso de la laguna de La Cruz), el hierro procede del sedimento de los lagos (hierro autóctono). Es el caso también de los lagos Amos y Sombra (Ellis-Evans y Lemon, 1989), Vechten (Verdouw y Dekkers, 1980), Clouds (Anthony, 1977), Green lake (Brunskill, 1969), etc. García-Gil (1990) considera a la cubeta IV del lago de Banyoles como un caso mixto entre los dos citados anteriormente. Esta cubeta recibe un 40 % del hierro a través de las surgencias del fondo y el resto procede de las aguas subterráneas. La tabla 4.16 muestra las concentraciones de hierro en algunos lagos con meromixis férrica.

El hierro en la laguna de La Cruz procede probablemente de la solubilización de las rocas (estudios geológicos muestran que existen lentejones de hierro entre las margas del Cenomanense y las dolomías) que constituyen el substrato sobre el que se asienta esta laguna, mediada por la acción microbiológica de las capas anóxicas de la laguna, presentando por tanto una meromixis biogénica (Hutchinson, 1957). Por otro lado, las concentraciones de hierro en el monimolimnion de la laguna de La Cruz son bastante estables a lo largo del tiempo, si se

comparan con las de otros lagos con meromixis férrica. En el lago Skjennungen, el contenido en hierro del agua del fondo variaba desde mínimos de $16 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en invierno a máximos de $35 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en el mes de septiembre. Parte del hierro del monimolimnion podría pasar al mixolimnion, pero al encontrarse allí con potenciales redox oxidantes, éste se oxidaría a $\text{Fe}(\text{OH})_3$ que precipitaría y volvería al monimolimnion, donde será de nuevo reducido. El hierro abandonaría este "ciclo" solo por salidas de agua del lago o por sedimentación neta, debido a la precipitación de compuestos insolubles como es la pirita (FeS_2) o la siderita (FeCO_3).

Existe una amplia variedad de formas en los perfiles de hierro y manganeso en las columnas de agua de ambientes marinos, agua dulce y estuarinos (Davison, 1982). La encontrada en la laguna de La Cruz se corresponde con el tipo C/D descrito por Davison (1982) y que también se da en lagos con capas de agua permanentemente anóxicas (Kjensmo, 1967; Campbell y Torgensen, 1980) y otros estacionalmente anóxicos (Verdouw y Dekkers, 1970; Davison, 1981; Davison *et al.*, 1981) y en una cubeta marina también anóxica estacionalmente (Davison y Heaney, 1980).

Tabla 4.16. Concentraciones de hierro en el mixolimnion y monimolimnion de algunos de los lagos que presentan meromixis férrica.

Table 4.16. Iron concentrations in the mixolimnion and monimolimnion of some lakes which exhibit iron-meromixis.

LAGO	LOCALIZACIÓN	Fe (mixo) $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$	Fe (monimo) $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$	REFERENCIA
Lago 120	Canadá	0.28	70.3	Campbell, 1976
Valkiajärvi	Finlandia	0.1	0.3	Meriläinen, 1970
Skejennungen	Noruega	0.2-0.7	0.035	Kjensmo, 1967
Store Aaklungen	Noruega	0.1-0.3	0.34	Kenjsmo, 1967
Pavin	Francia	0	0.06	Restituuto, 1984
Banyoles III	Girona (España)	--	2.8	García-Gil, 1990
Banyoles IV	Girona (España)	--	0.56-3.9	García-Gil, 1990
La Cruz	Cuenca (España)	0.01	2.8-59	Este trabajo

La escasez de sulfatos en el agua de la laguna es la responsable del bajo contenido en sulfhídrico (máximos absolutos de $12 \mu\text{M}$), el cual puede proceder también de la putrefacción de las proteínas que liberan grupos HS^- de los aminoácidos azufrados (Pfennig, 1975). Con tan bajas concentraciones de sulfato, el proceso oxidativo de la materia orgánica se desarrolla vía metanogénesis, siendo la sulfato-reducción despreciable. Otra razón, junto con la escasez de sulfato, por la cual el H_2S se encuentra en tan baja concentración podría ser la baja temperatura,

cercana a los 6 °C, de las capas monimolimnéticas (apartado 4.2.2.2), que relentizaría el proceso biológico de la putrefacción. Este compuesto no es, por tanto la principal fuente de poder reductor sino una más, siendo otros (Fe^{2+} , CH_4 , NH_4^+ , etc.), junto a él, los compuestos que mantienen las condiciones reductoras en este ecosistema. Consideraciones termodinámicas indican que la pirita y la siderita son las fases más probable de precipitación en la laguna de la Cruz. La precipitación del FeS es un fenómeno muy conocido en las aguas hipo y monimolimnéticas de los lagos (García-Gil, 1990), aunque en la mayoría de estos lagos las concentraciones de sulfato eran elevadas y como en la laguna de La Cruz las concentraciones de sulfato son bajas, la cantidad de FeS precipitado será también baja. De hecho, las aguas procedentes del monimolimnion no poseen la coloración negra característica del precipitado de este compuesto. En otros lagos se ha estudiado la posible coprecipitación de carbonato ferroso junto con sulfato ferroso (Davison y Heaney, 1978) y asumen que la mayoría del Fe está en disolución en forma de bicarbonato ferroso. Davison y Finlay (1986) no encontraron formación de FeS en Priest Pot, donde se daban concentraciones de sulfhídrico de 15 μM y de hierro de hasta 250 μM . Estos autores encontraron que el Producto de Actividad Iónica (P.A.I.) calculado para este agua indicaba que las aguas en este lago no estaban sobresaturadas con respecto al FeS. Ellos tampoco observaron un precipitado de color negro y sin embargo, en el lago adyacente Eastwhite Water si se daba precipitación. La diferencia entre ellos era el desarrollo de bacterias fotosintéticas (consumidoras de sulfuro durante la fotosíntesis) en el primero y la ausencia en el segundo.

Además, en la laguna de La Cruz también parece ser que la mayoría del hierro en la columna de agua del fondo del monimolimnion está en forma disuelta, como lo indica la baja cantidad de hierro retenido en los filtros (7.8 μM a 21 m) cuando éste se determinó en octubre de 1991, frente a la gran cantidad de Fe que atravesaba dichos filtros (863.3 μM). Sin embargo, en las capas metalimnéticas oxigenadas (11 m) había igual cantidad de Fe particulado que del soluble (1.1 μM en ambos casos). Probablemente el primero se encontraría en forma de $\text{Fe}(\text{OH})_3$ por estar en contacto con el oxígeno.

Los perfiles de H_2S en algunas ocasiones mostraron una forma convexa: la concentración de sulfhídrico aumenta con la profundidad pero a partir de un cierto momento disminuye en las profundidades más cercanas al sedimento. Esta disminución ha sido observada en otros lagos p.e. el lago Eastwaite Water (Davison y Heaney, 1980) donde en aquella ocasión el Fe^{2+} era un orden de magnitud mayor que el H_2S . Estos autores atribuyen esta disminución de la concentración de sulfhídrico a la precipitación del relativamente insoluble FeS. Sugerimos esta misma causa sumada a la ausencia de sulfato-reducción activa y también a que la putrefacción de

la materia orgánica que sedimenta puede liberar el sulfhídrico en capas anóxicas anteriores justo donde se encuentran las mayores concentraciones de este compuesto en el perfil vertical. En la laguna de La Cruz, las concentraciones más elevadas de Fe (a partir de 10 μM) se encuentran por debajo de 100 mV de Eh.

En el monimolimnion, tanto el nitrato como el nitrito son despreciables puesto que son utilizados en condiciones anaerobias como aceptores de electrones terminales en la respiración de los microorganismos (desnitrificación). Por tanto, el amonio constituye el compuesto nitrogenado más abundante en estos ambientes, de manera que las bacterias fotosintéticas y demás organismos tienen asegurada su fuente de nitrógeno (Schmidt y Kamen, 1970).

El pH del monimolimnion es muy diferente al del mixolimnion. La presencia de elevadas concentraciones de CO_2 disuelto en las aguas monimolimnéticas (tanto así, que cuando el agua procedente del fondo llegaba a la superficie, la descompresión producía la efervescencia de ésta; véase Capítulo 5) es la causante de que el pH se sitúe alrededor de 6.

En los lagos meromícticos además de la estabilidad térmica en su mixolimnion (como la que poseen los lagos holomícticos) debida a la estratificación estival, cabe distinguir una "estabilidad de concentración" (término acuñado por Berger en 1955) debida al gradiente de salinidad. La meromixis de la laguna de La Cruz, además de por las concentraciones de hierro, está estabilizada por la estratificación química indicada en la tabla 4.17.

En el lago Valkiajärvi (Meriläinen, 1970) la razón monimolimnion/mixolimnion del calcio es muy superior a la encontrada en la laguna de La Cruz; sin embargo la acumulación de amonio en el monimolimnion de nuestra laguna supera con creces la encontrada en el lago Valkiajärvi. En la laguna de la Cruz el calcio del mixolimnion es canalizado hacia el monimolimnion, el cual es retenido en el sedimento (Campbell y Torgensen, 1980), si bien este calcio puede volver de nuevo al agua monimolimnética por disolución del sedimento (Lerman y Brunkskill, 1971). Los metales pueden ser liberados del sedimento a distintas velocidades, dependiendo de qué mineral formen parte como observaron Campbell y Torgensen (1980) en el lago 120, donde vieron que el potasio era liberado del sedimento mucho más lentamente porque formaba parte del feldespato, y contrariamente, la Ca-plagioclasa, otro de los minerales mayoritarios del sedimento de este lago, libera calcio a velocidades mayores que el antes citado.

El fósforo también se acumula en grandes cantidades en el monimolimnion de la laguna de La Cruz, hecho frecuente en lagos meromícticos (reflejo del intercambio con el sedimento y procedente de la acumulación de la materia orgánica). De este modo, Duthie y Carter (1970) describieron como el fósforo aumentaba por un factor de 100 en el monimolimnion del lago

Sunfish en comparación con las cantidades medidas en el mixolimnion. En la laguna de La Cruz esta acumulación llega a ser en algunas ocasiones de hasta 1000 veces más.

Tabla 4.17. Razón monimolimnion/mixolimnion de distintos parámetros en la laguna de La Cruz junto con los de otros lagos meromicticos.

Table 4.17. Monimolimnion/Mixolimnion ratio of several parameters in Lake La Cruz and other meromictic lakes.

Lago	razón monimolimnion/mixolimnion									
	Cond	Fe	Ca	Na	Mg	K	Alcalin	NH ₄ ⁺	P	Si
La Cruz	3	500	6.5	1.6	1.3	2.3	5	100	100-1000	10
Valkiajärvi	--	--	40	4	--	9	--	22	--	7
Lago 120	18	250	9	1	2	3	--	--	--	4
Green Lake	4.1	--	3.5	13.8	3	3	3	880	880	--

El silicato es otro de los compuestos que se acumula en el monimolimnion de los lagos meromicticos, así como el amonio (Mortimer, 1941). En la laguna de La Cruz se observaron grandes cantidades de frústulos de diatomeas en el sedimento (véase Capítulo 5), algunos de los cuales presentaba síntomas de disolución. Este aporte de sílice al monimolimnion de la laguna podría ser el principal responsable de las elevadas concentraciones de sílice encontradas en esta zona. Un caso similar fue citado por Meriläinen (1970) en el lago Valkiajärvi.

Estudios realizados recientemente, a partir de un testigo sedimentario de 1.78 m de la laguna de La Cruz, han establecido que su meromixis se remonta aproximadamente al año 1700 d.C. (Julià *et al.*, en prensa). Estos autores atribuyen el origen de la meromixis a causas climatológicas y antropogénicas. Épocas históricas más frías habrían permitido el desarrollo de una capa de hielo sobre la superficie de la laguna durante largos periodos de tiempo, estratificándose ésta durante el invierno. Por aquella misma época, algunos inviernos más fríos iban seguidos de veranos muy cálidos, disminuyéndose así las posibilidades de mezcla. Además, durante dicho periodo de tiempo se produjo una tala masiva de bosques con el fin de usar el territorio para la agricultura. Estas circunstancias supusieron un aumento de la erosión del suelo con la consiguiente entrada de nutrientes a la laguna, una reducción de la evapotranspiración y un aumento del volumen de la misma, causa esta última, que favorecería la ausencia de mezcla completa de la columna de agua. De este modo, se formaría un hipolimnion anóxico y con ello

el Fe del sedimento se iría liberando, quedando soluble en el agua, aumentando de este modo la densidad de la misma y dificultando la circulación completa. Además, durante este período de estratificación, otras sustancias (fosfato, silicato, amonio, etc.) se acumularían en las aguas profundas.

Los lagos que no presentan meromixis férrica y/o crenogénica, son más susceptibles de perder la meromixis o de haberse formado relativamente tarde. Así por ejemplo, el lago Hemlock adquirió su condición de meromítico entre 1932 y 1948 (Latta, 1972). Este lago se transformó en meromítico debido a su situación protegida del viento, la profundidad de su cubeta, las elevadas concentraciones de carbonato cálcico y su estado de eutrofización (Fast y Tyler, 1981). Este conjunto de circunstancias permitieron desarrollar una capa de agua profunda rica en sustancias disueltas.

Northcote y Halsey (1969) sugirieron las condiciones de protección contra la acción del viento y la elevada profundidad como causas suficientes para conducir a la meromixis y propusieron el término "meromixis morfogénica". Sin embargo hay que tener en cuenta que algunos lagos con características semejantes a las de la laguna de La Cruz no son meromíticos. Fast y Tyler (1981) vieron que lagos similares morfométricamente al lago Hemlock no exhibían meromixis. Además, en este trabajo tenemos el ejemplo de la laguna del Tejo (situada a unos cientos de metros de la laguna de La Cruz), la cual está idénticamente protegida del viento, y más aún, muestra una mayor profundidad relativa (21.8 m) que la laguna de La Cruz ($Z_r = 18.3$ m). Sin embargo, aquella laguna se mezcla en la actualidad completamente durante el otoño, aunque es posible que haya sido meromítica durante un período de tiempo, como lo sugiere la aparición de varvas en el sedimento (Miracle, com. pers.). Es posible que la circulación de las aguas subterráneas de este complejo cárstico produzcan entradas de agua freática por el fondo de la laguna del Tejo, desestabilizando el hipolimnion formado durante el verano, sin dejar que se forme un monimolimnion. Por tanto, la principal causa del mantenimiento de la meromixis en la laguna de la Cruz puede que sea la ausencia de entradas de agua freática por la zona profunda de su monimolimnion que supondrían su mezcla, junto con las elevadas concentraciones de solutos reducidos. Es probable que las entradas de agua subterránea se produzcan lateralmente como máximo a nivel de los 18-19 m de profundidad (explicando así la inversión térmica observada en la laguna; figura 4.33) dado que la parte inferior del vaso que contiene la laguna está constituida por las margas de Chera, material impermeable (Santisteban, 1994). La acumulación de una mayor altura de estas margas en uno de los lados, debido a la rotación de uno de los labios de la falla lítrica que participó en el origen de la laguna, produce la falta de drenaje de ésta hacia el polje del río Guadazaón y por ello permite la permanencia del agua en la cubeta.

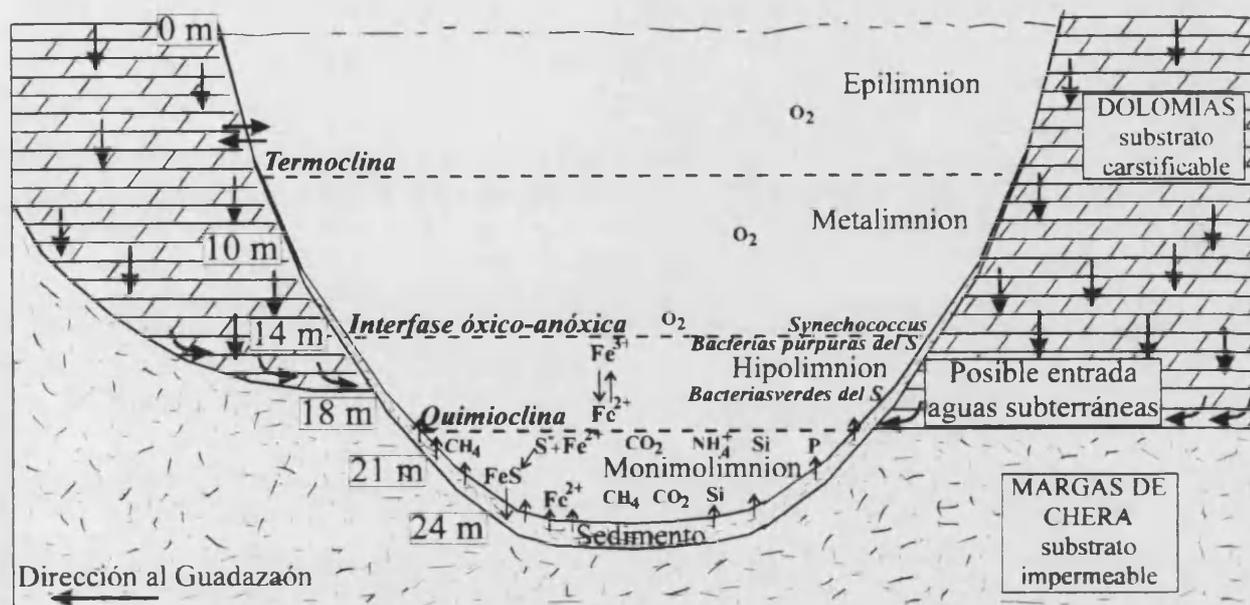


Figura 4.33. Esquema ideal de la laguna de La Cruz durante un periodo de estratificación térmica.
Figure 4.33. Ideal scheme of Lake La Cruz during a period of thermal stratification.

El sedimento superficial de la laguna de La Cruz tiene un alto contenido en agua (> 90 %), hecho que ha sido observado en otros casos de sedimentos recientes ricos en materia orgánica (Davison, 1982). Se trata de un sedimento carbonatado y rico en fósforo y hierro. Esta gran cantidad de P en el sedimento podría proceder del material detrítico que sedimenta (restos de algas y bacterias fotosintéticas, entre otros organismos). La capa más superficial del sedimento (0-2 cm) era la más rica en fósforo, y en la que mayor proporción de este elemento estaba ligado a carbonatos (véase tabla 4.12) comparada con las capas inmediatamente inferiores. Sin embargo en las tres capas superficiales estudiadas, la mayor parte del fósforo estaba ligado al calcio puesto que éste es el catión mayoritario en el sedimento y es bien conocida su capacidad para insolubilizar el P como apatito. La tabla 4.18 muestra la composición fraccionada del fósforo en algunos lagos suecos. No resulta fácil comparar dicho análisis fraccionado del fósforo en otros lagos, como apuntó Boström (1988), puesto que dicha composición fraccionada varía considerablemente incluso entre lagos de un mismo nivel trófico. En la laguna de La Cruz, la fracción de fósforo ligada al carbonato (extraída con NH_4Cl) es baja comparado con el resto de las fracciones. Tal vez hubiera sido necesario repetir la extracción con NH_4Cl más veces, puesto que según observaron Pettersson y Istvánovics (1988) al analizar el sedimento del lago Balaton (un sedimento que contiene en algunos lugares hasta un 50-60 % del

peso seco en calcita), la repetición hasta 11 veces de la extracción con NH_4Cl obtenía 3 veces más fósforo que el obtenido aplicando el esquema de Hieltjes y Liklema (1980).

Tabla 4.18. Composición fraccionada del fósforo del sedimento, en porcentaje respecto del fósforo total, en algunos lagos suecos según Pettersson (1986) comparado con la laguna de La Cruz.

Table 4.18. Fractional composition of sedimentary P, in percentage of total P, in some Swedish lakes according to Pettersson (1986) compared to Lake La Cruz.

Lago	% del total				
	P- NH_4Cl (P-carbonato)	P-NaOH (P-hierro)	P-HCl (P-calcio)	P-residual	P-total ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ PS)
La Cruz	2.8	17.2	27.2	52.8	646
Vallentunasjön	7.6	14.2	17.4	60.8	1810
S. Bergundasjön	3.9	61.9	10.9	23.4	6490
Erken	1.2	11.1	37.5	50.2	1230
St. Håstevatten	1.11	6.3	2.0	90.6	950

Las concentraciones de hierro en el sedimento de la laguna de La Cruz son superiores a las encontradas en las cubetas III, IV y VI del lago Banyoles (tabla 4.19) pero muy similares a las detectadas en el lago Vechten (Verdouw y Dekkers, 1980), aunque estos autores observaron que la concentración de Fe total aumentaba con la profundidad de la capa del sedimento, de manera que en los 0-3 cm se daba una concentración media de 8 mg/g PF mientras que en los 3-6 cm era de 10.5 mg/g PF. Por contra, en la laguna de La Cruz la concentración de hierro es más elevada en la capa de 0-2 cm.

Existen diversos mecanismos por los cuales el Fe se puede liberar del sedimento a la columna de agua. Estos procesos están relacionados tanto con las condiciones físico-químicas en las que se encuentra el sedimento (Eh y pH principalmente) como con los compuestos de Fe que contenga en su interior. Además, Verdouw y Dekkers (1980) sugieren que la bioturbación de las larvas de *Chaoborus* podría aportar Fe del sedimento a las aguas inmediatamente superiores. Ellos encontraron un gran número, con máximos de 8000 ind. $\cdot\text{m}^{-2}$ y vieron que durante el período de estratificación la actividad migratoria fue máxima: el 100% de la población abandonaba y retornaba posteriormente al sedimento cada día en julio. En la laguna de La Cruz se ha encontrado la presencia de *Chaoborus* en las aguas profundas cercanas a la quimioclina, aunque no se ha estudiado su distribución en el sedimento. Los trabajos sobre Chaoboridos no son muy frecuentes en los lagos meromícticos, sólo algunos autores han citado la presencia

de estos organismos: Löffler (1983) en el lago Carinthia (Austria), Fast y Tyler (1981) en el lago Hemlock y Baker *et al.* (1985) en el lago Fidler. Estos últimos autores consideran que la posición que ocupan cercana a la interfase óxico-anóxica les sirve de refugio para evitar a los predadores. En la laguna de La Cruz se les ha encontrado, tal vez por esta razón, acumulados durante el día en aguas anóxicas cercanas a la quimioclina (Miracle, comunicación personal)

Tabla 4.19. Contenido en hierro en el sedimento de algunos lagos del mundo.

Table 4.19. Iron content in sediments of some lakes of the world.

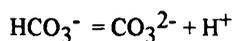
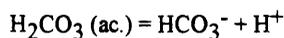
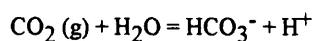
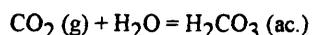
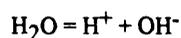
LAGO	INTERVALO cm	Fe Total mg·g ⁻¹ PF	REFERENCIA
La Cruz	0-6	9.8	Este trabajo
Skejennungen	0-5	1.3	Kjensmo, 1967
Store Aaklungen	0-15	1.8	Kjensmo, 1967
Banyoles III	0-6	2.5	García-Gil, 1990
Banyoles IV	0-6	2.5-5	García-Gil, 1990
Banyoles IV	0-6	2-4	García-Gil, 1990
Vechten	0-6	9.3	Verdouw y Dekkers, 1980

EL PROCESO DE PRECIPITACIÓN DEL CARBONATO CÁLCICO EN LA LAGUNA DE LA CRUZ

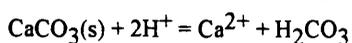
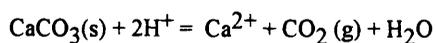
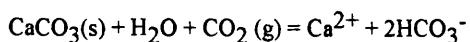
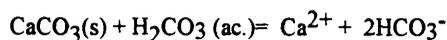
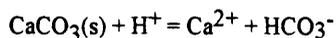
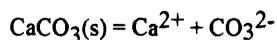
5.1. INTRODUCCIÓN

El equilibrio de disolución del carbonato cálcico en las aguas dulces es el resultado de las actividades de los iones calcio y carbonato y de las constantes de solubilidad en el conjunto de ecuaciones descritas por Stumm y Morgan (1981):

I- Equilibrio entre solutos y el CO₂ (gas):



II- Equilibrios sólido-disolución:



s: sólido; g: gas; ac: acuoso

La formación autóctona y la subsiguiente precipitación de carbonato cálcico, es un importante proceso en el ciclo del carbono y del calcio en muchas aguas duras y este fenómeno de precipitación masiva del carbonato es un suceso ampliamente observado en este tipo de lagos

(Brunskill, 1969; Schäfer y Stapf, 1972; Otsuki y Wetzel, 1974; Kelts y Hsü, 1978; Yin y Johnson, 1984; Pulvermueller *et al.* 1995). "Blanqueado" ("whiting" o "clouding" como lo llaman los anglosajones) es el nombre que ha recibido este fenómeno debido al aspecto lechoso que adoptan las aguas de los lagos durante el mismo (Bathurst, 1971; Strong y Eadie, 1978). Diversos estudios han centrado su atención en la formación, reacciones y procesos de sedimentación y deposición del CaCO₃ en lagos (Minder, 1923, Kelts y Hsü, 1978; House *et al.*, 1986; House, 1990). Son varios los efectos que estos procesos tienen sobre los lagos. La tabla 5.1 recoge las reacciones asociadas al proceso de precipitación y sedimentación del carbonato y los efectos ecológicos que éstas producen sobre el funcionamiento de los lagos. El efecto más aparente es la reducción de la penetración luminosa (Minder, 1923; Strong y Eadie, 1978; Scavia, 1979).

Tabla 5.1. Reacciones asociadas y efectos ecológicos de la precipitación y sedimentación de la calcita en el funcionamiento de los lagos según Koschel (1990).

Table 5.1. Ecological reactions and effects of calcite precipitation and sedimentation on metabolism of lakes according to Koschel (1990).

REACCIONES	EFFECTOS ECOLÓGICOS	REFERENCIAS
-Disminución del CO ₂	-Limitación de la producción primaria por el CO ₂	OHLE, 1952
-Coprecipitación de compuestos orgánicos e inorgánicos en la zona pelágica	-Disminución de la disponibilidad de nutrientes disueltos y otras sustancias	OTSUKI y WETZEL, 1972 ROSSKNECHT, 1980; HOUSE <i>et al.</i> , 1986; STABEL, 1986
-Aumento de la turbidez	-Limitación de la producción primaria por la menor penetración de la luz	MINDER, 1923; KOSCHEL <i>et al.</i> 1983; WEIDEMANN <i>et al.</i> 1985
-Aumento de la velocidad de sedimentación (auto-floculación)	-Eliminación de nutrientes particulados (fósforo, nitrógeno, carbono, etc.) -Pérdida de biomasa	KOSCHEL <i>et al.</i> 1983, 1987; SIGG <i>et al.</i> 1987
-Coprecipitación de compuestos orgánicos e inorgánicos en los sedimentos	-Disminución de la redisolución de nutrientes y otras sustancias	JONES y BOWSER, 1978; SCHRÖDER, 1982

Por la coprecipitación de nutrientes con el carbonato cálcico, se afectan sus balances; el fósforo puede ser eliminado de la columna de agua por adsorción a los cristales de este compuesto (Otsuki y Wetzel, 1972; Scavia, 1979; Rossman, 1980; Rossknecht, 1980; Koschel *et al.*, 1983; Murphy *et al.* 1983). Igualmente, los carbonatos pueden adsorber el carbono

orgánico disuelto extrayéndolo del agua (Suess, 1970; Chave y Suess, 1970; Otsuki y Wetzel, 1972). Dicha precipitación puede originar pequeñas pero significantes reducciones en la concentración de la vitamina B₁₂. Esta pérdida, de hecho, podría afectar al crecimiento algal así como a la sucesión de especies en los lagos de aguas duras (White y Wetzel, 1985).

Estos efectos ilustran como la precipitación del carbonato cálcico tiene una profunda influencia sobre el funcionamiento de los lagos por lo que sería muy interesante tratar de elucidar los mecanismos que controlan la precipitación de este compuesto. Ya en 1923, Minder investigó este fenómeno en el lago Zürich y desarrolló el concepto de precipitación "biogénica" o "planctónica" del carbonato. Dicho concepto de precipitación inorgánica (no ligada a las estructuras biológicas) del carbonato, inducida fotosintéticamente, continúa vigente hasta estos momentos (Gessner, 1952; Ohle, 1952; Wetzel, 1975; Koschel, 1991). Sin embargo, otro conjunto de factores físicos y químicos podrían influir secundariamente en la precipitación o ser los causantes directos de la misma. En la figura 5.1 aparecen esquematizados los factores físicos, químicos y biológicos que Koschel y colaboradores (1983) consideran más pertinentes como inductores del proceso de precipitación del CaCO₃. Entre los factores biogénicos se han citado a los macrófitos y al fitoplancton como inductores de la precipitación por su asimilación del CO₂. En algunos lagos, como es el caso del Constanza, se ha estudiado el efecto de ciertas especies de algas sobre la precipitación de la calcita (Stabel, 1986). Los factores químicos propuestos comprenden desde el índice de saturación, los inhibidores como es el caso del magnesio, el fosfato, la fuerza iónica, etc. El factor físico más importante es el efecto de la temperatura sobre la solubilidad del carbonato y del CO₂.

La cuantía de la precipitación del carbonato depende de las épocas del año, observándose las tasas más elevadas a finales de la primavera y a mediados del verano en la mayoría de los lagos donde se produce este fenómeno (Minder, 1923, 1926; Rossknecht, 1977; Kelts y Hsü, 1978; Wright *et al.*, 1980). A su vez, dicho fenómeno de precipitación actúa de manera diferente en función del estado trófico de los lagos estratificados (Koschel *et al.*, 1983), dándose las mayores tasas en los lagos eutróficos.

Son varios los minerales de carbonato cálcico que aparecen en los ambientes acuáticos, tanto como carbonatos primarios o como resultado de los procesos diagenéticos en los sedimentos. Las dos formas minerales más comúnmente encontradas en la naturaleza son la calcita (sistema de cristalización romboédrico), la forma termodinámicamente más estable, y el aragonito (rómico).

De la proporción de los principales cationes en el agua de los lagos depende la existencia de una u otra forma mineral. La razón molar Mg:Ca ha sido citada como el principal factor

determinante de la precipitación del carbonato en una forma cristalina determinada. Mientras que Müller *et al.* (1972) consideran que a una proporción molar Mg:Ca mayor que 12 se origina aragonito como fase única de cristalización, Folk (1974) considera también los otros cationes (principalmente el Na⁺) y la tasa de cristalización como factores desencadenantes de la cristalización de aragonito. En el estudio de Müller *et al.* (1972) se considera a la calcita como el mineral más comúnmente precipitado en los lagos con baja salinidad de las zonas templadas, y sólo en algunas ocasiones, el aragonito es la fase cristalina principal durante el proceso de precipitación del carbonato cálcico en las aguas continentales (Müller, 1971a; Galat y Jacobsen, 1985). En cambio, otros autores como House y colaboradores (1988) proponen que ya con un valor de la razón Mg:Ca superior a 4 se podría obtener preferentemente la fase aragonítica a temperatura ambiente, valor mucho más bajo que el propuesto por Müller *et al.* (1972).

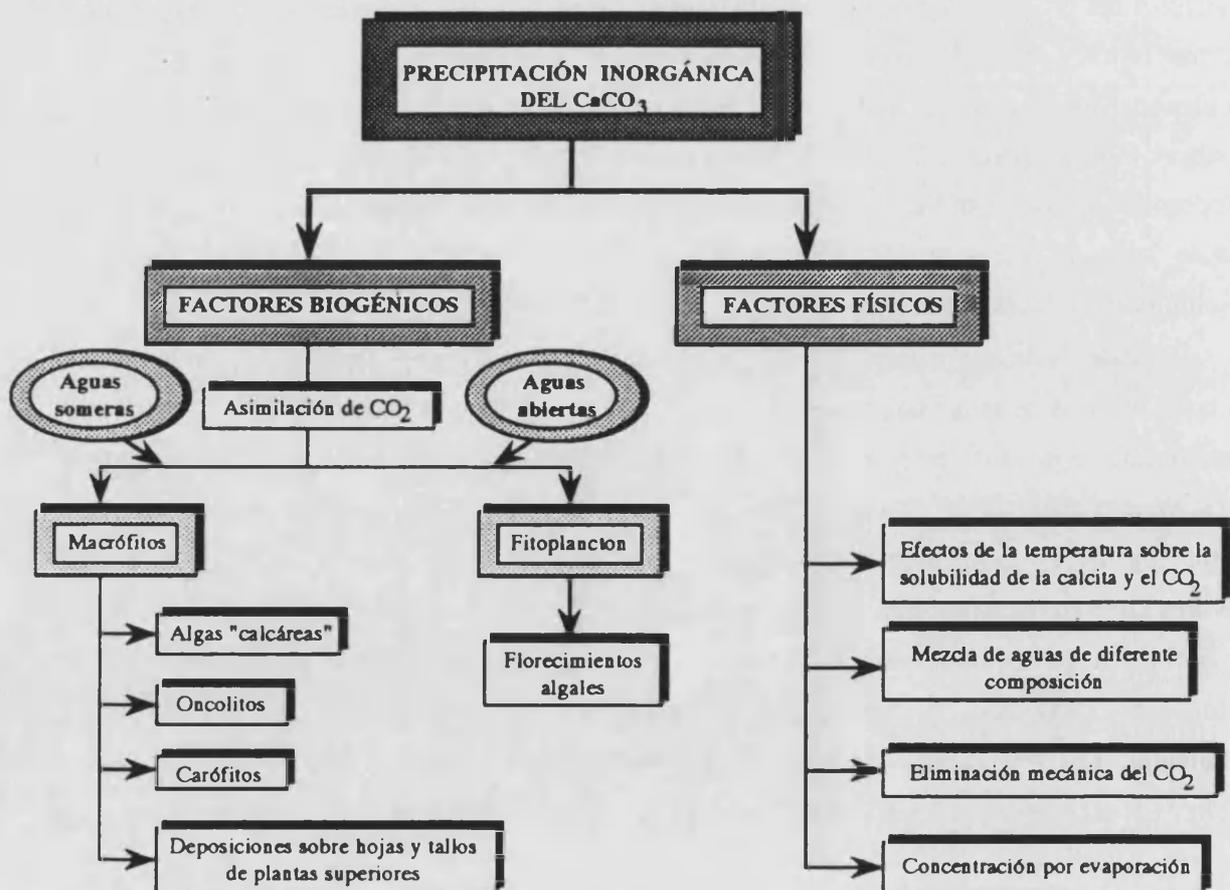


Figura 5.1. Factores que afectan a la precipitación inorgánica del carbonato cálcico
 Figure 5.1. Factors affecting the inorganic calcium carbonate precipitation.

Los fenómenos de "blanqueado" no son exclusivos de las aguas continentales, siendo frecuentes tales procesos también en el mar (Cloud, 1962; Wells y Illing, 1964). En las aguas marinas, los parámetros que allí se dan (una elevada concentración de magnesio así como una alta relación Mg/Ca; Mg ~ 50 mM y Mg/Ca= 5.1), favorecen la repentina precipitación de aragonito en forma de agujas, indicando que existe una considerable sobresaturación del carbonato cálcico en las aguas. Aunque las causas pueden ser la actividad fotosintética de las plantas marinas que consumen el CO₂ (Cloud, 1962), junto con la actividad de otros organismos como los peces, que podrían remover el sedimento aportando núcleos para la formación de aragonito, el proceso, en su conjunto, es considerado como inorgánico (Lippman, 1973).

Como hemos visto, son muchos los trabajos y algunos de ellos recientes, que tratan sobre la precipitación autóctona de la calcita. No obstante, todavía existen muchos detalles sobre este proceso y en particular sus interrelaciones con la producción primaria, las concentraciones de nutrientes y el estado trófico de los lagos, que no están totalmente esclarecidos. Especialmente en lo referente a la cristalización, la periodicidad de la precipitación y las diferentes reacciones asociadas a tal proceso.

En este capítulo se describe el proceso de precipitación del carbonato cálcico en forma de calcita magnésiana que tuvo lugar a finales del mes de julio de 1988 en la laguna de La Cruz y que se repite cada año a principios del verano. Se pretende descubrir las causas que provocan tal precipitación a partir del estudio del equilibrio químico de los carbonatos. También se discute la evolución de algunos parámetros fisicoquímicos durante el período de la precipitación comparándolos con los períodos anteriores y posteriores. Asimismo, se trata de cuantificar la densidad de cristales en suspensión y la evolución de su proceso de sedimentación, redisolución, tamaño, etc. y evaluar las consecuencias ecológicas que este proceso tiene sobre los organismos fotosintéticos de la laguna (fitoplancton y bacterias fotosintéticas).

5.2. RESULTADOS

El día 19 de julio de 1988 la laguna de La Cruz presentaba su aspecto casi normal, aunque se podía observar una coloración azul turquesa ligeramente diferente de lo habitual. Un día más tarde ya se observó el aspecto lechoso de sus aguas. El día 21 la laguna estaba totalmente "blanca", como lo muestra la lámina 5.1. donde puede apreciarse el aspecto de esta laguna en pleno momento del proceso de precipitación del carbonato.

5.2.1. Variaciones de la profundidad de visión del disco de Secchi y del coeficiente de extinción de la luz durante la precipitación de la calcita

La profundidad de visión del disco de Secchi se ve enormemente afectada por la precipitación del carbonato, observándose una reducción de esta profundidad del 80 % entre antes del proceso y durante el mismo. La profundidad del disco de Secchi en la laguna de La Cruz varía en función de las estaciones de año (apartado 4.2.2.11), alcanzándose en verano, después del proceso de precipitación, los valores máximos (10.2 m en agosto de 1987), mientras que los mínimos se dan en invierno y primavera (4.25 m, febrero y abril de 1988), exceptuando los días en que tiene lugar la precipitación del carbonato.

En junio de 1988 se midió un Secchi de 7.6 m mientras que en los días de precipitación máxima de calcita se alcanzaron valores mínimos de 0.6 m (días 21,22 y 23 de julio). El día 25, la profundidad del Secchi ya había aumentado hasta 1 m, y dos días después este valor se había duplicado. Nueve días más tarde la profundidad medida fue de 6.25 m (figura 5.10, apartado 5.2.7).

La figura 5.2 muestra los coeficientes de extinción de la luz calculados a intervalos de un metro de profundidad, así como los porcentajes de penetración luminosa. Este coeficiente en el primer medio metro de profundidad alcanzó los máximos valores al comienzo del proceso (1.91 m^{-1}), y descendió posteriormente a medida que avanzaba el proceso hasta un valor de 1.29 m^{-1} . Al calcular los coeficientes de extinción de la luz cada 0.1 m se vio que estos variaban entre 1.56 y 2.76 m^{-1} . Asimismo, se observa como los coeficientes de extinción son mayores a profundidades más superficiales (por encima de 5 m) en los primeros días del "blaqueado", mientras que, a finales de dicho proceso son más altos a profundidades mayores (por debajo de 5 m), hecho que está relacionado, como se verá más adelante, con la sedimentación del carbonato particulado.



Lámina 5.1. A: La laguna de La Cruz con su aspecto habitual y **B:** durante el proceso de precipitación de la calcita en julio de 1988.

Plate 5.1. A: Lake La Cruz with its usual aspect and **B:** during the calcite precipitation process in July 1988.



Fotografías: E. Vicente

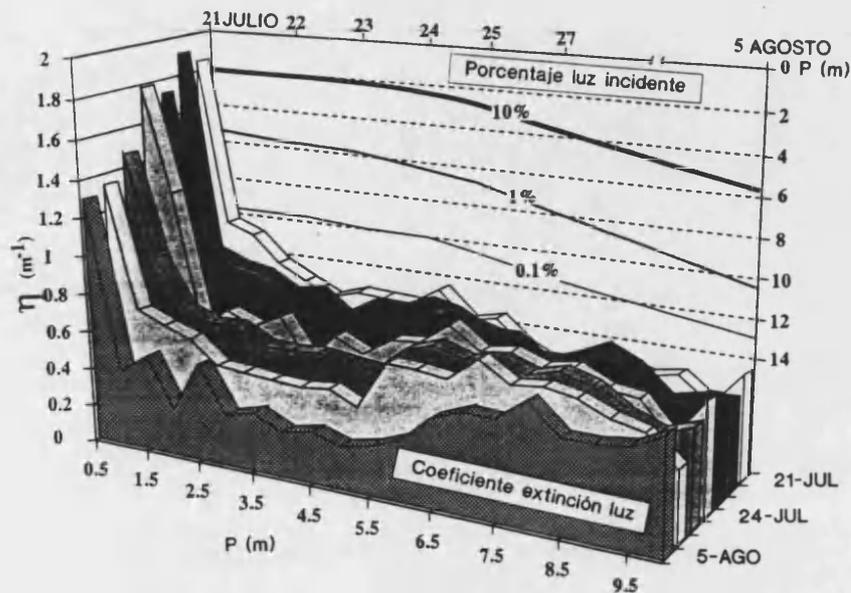


Figura 5.2. Variación vertical de los coeficientes de extinción luminosa (η , en intervalos de 0.5 m) durante el fenómeno de precipitación del carbonato cálcico en el epilimnion la laguna de La Cruz. En el panel frontal se representan las isolneas del porcentaje de luz incidente.

Figure 5.2. Vertical variation of light extinction coefficients (η , 0.5 m depth intervals) during the calcium carbonate precipitation in the epilimnion of lake La Cruz. Frontal panel shows isolines of percentage of incident light.

En lo que respecta al porcentaje de penetración luminosa, el 1 % se localizó a 5.25 m el día 21 de julio, mientras que seis días más tarde había descendido considerablemente (7.75 m). Consecuentemente, la profundidad de compensación estaba muy por encima de las poblaciones de los procariotas fotosintéticos durante dicho proceso. El 5 de agosto (finalizando el proceso) se localizó el 1 % de luz incidente a 10.25 m.

5.2.2. Evolución de la temperatura

En la figura 5.3.A se representa la distribución de la temperatura durante los días que duró el fenómeno de precipitación. La laguna en estos momentos estaba perfectamente estratificada, con la termoclina situada entre 5 y 6 m de profundidad y con gradientes máximos de alrededor de $3\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$. Los máximos de temperatura se registraron en las aguas superficiales con valores próximos a $27\text{ }^{\circ}\text{C}$. La figura 5.4 muestra los efectos del calentamiento y enfriamiento diarios en

la laguna y en ella se observan diferencias de temperatura superiores a 1.5 °C, entre las medidas efectuadas a las 19 h del día 23 y las 11 h del día 24 (hora local). Análogamente, se detectaron diferencias de temperatura de 0.5 °C entre las medidas realizadas a las 11 y 20 h del día 24. Estas diferencias de temperatura sólo son notables hasta los 2-2.5 m de profundidad, siendo a mayor profundidad mucho menores (0.25-0.30 °C).

En cuanto a las temperaturas del aire, como es normal en la estación cálida en este clima, se registraron valores muy elevados especialmente a finales del mes de julio (por encima de 35 °C y con diferencias día-noche muy grandes, cercanas 21 °C; figura 5.5).

5.2.3. Evolución del oxígeno disuelto

La figura 5.3.B muestra la distribución del oxígeno en la laguna de La Cruz durante los días de la precipitación de la calcita. Los valores superficiales están próximos a la saturación. al tiempo que se observa un pico de oxígeno muy marcado, superior a los 17 mg·l⁻¹ que corresponde a una saturación de más del 200 %, localizado alrededor de los 7.7 m de profundidad coincidiendo con los valores máximos de pH medidos en la columna de agua. Por debajo de esta profundidad la concentración de oxígeno disminuye, aunque se mantiene por encima de los 10 mg·l⁻¹ (más del 100 % de saturación) hasta los 10.75 m. La interfase óxico-anóxica durante este proceso se localizó alrededor de los 13 m de profundidad.

5.2.4. Evolución de la conductividad

Los valores de conductividad en el mixolimnion de la laguna de La Cruz durante la precipitación de la calcita se muestran en la figura 5.3.C. Como era de esperar, debido a la disminución de los carbonatos y bicarbonatos en disolución, se observa una ligera tendencia de disminución de la conductividad desde el comienzo del proceso hasta su fin. El día 21 se midieron valores de 461-465 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ en los primeros 5 m de profundidad; el día 23 se registraron valores de 449-454 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ y el día 27 de 447 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. A principios de agosto la conductividad mostraba valores de 445 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ en la parte superior del mixolimnion (0-5 m).

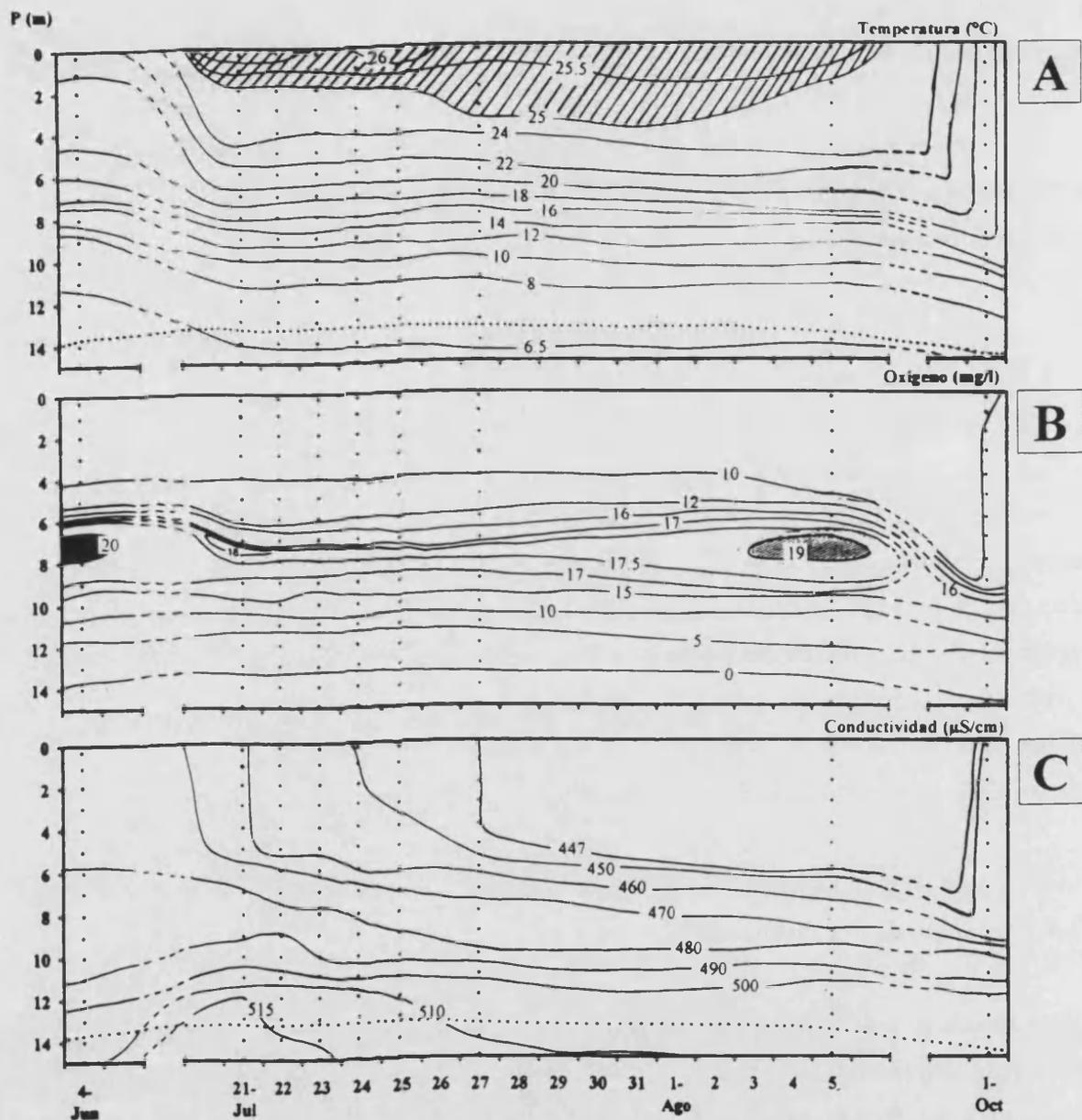


Figura 5.3. Distribución espacio-temporal de la temperatura, A, ($^{\circ}\text{C}$), el oxígeno disuelto, B, ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) y la conductividad, C, ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) en los primeros 15 m de profundidad en la laguna de La Cruz durante el fenómeno de precipitación del carbonato cálcico en julio de 1988. La línea de puntos en las gráficas de temperatura y conductividad indica la localización de la extinción del oxígeno. Los puntos de muestreo se representan también en la gráfica.

Figure 5.3. Time-depth distribution of temperature, A, ($^{\circ}\text{C}$), dissolved oxygen, B, ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) and conductivity, C, ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) of the first 15 m in lake La Cruz during the calcium precipitation process in July 1988. Dotted lines in temperature and conductivity graphs indicate oxygen extinction depth. Sampling points are also represented in the figures

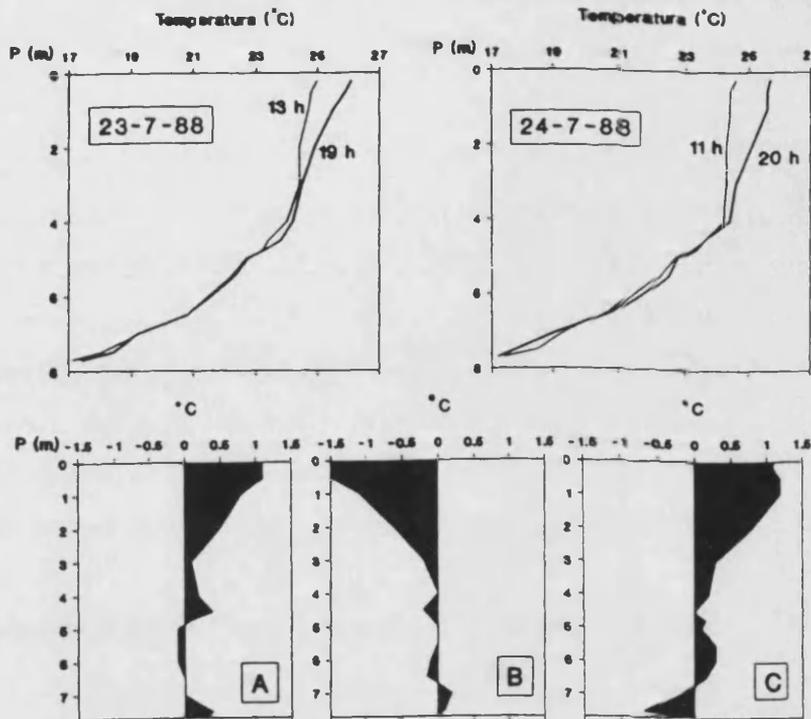


Figura 5.4. Perfiles verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de la mañana y la tarde de los días 23 y 24 de julio de 1988 en el epilimnion de la laguna de La Cruz. Las gráficas inferiores muestran las diferencias de temperatura entre las 13 y las 19 h del día 23 de julio (A), entre las 19 h del día 23 y las 11 h del 24 (B) y entre las 11 y las 20 h del día 24 de julio (C). Tiempos en horas locales (2 horas más que en UT, *Universal Time*).

Figure 5.4. Vertical profiles of temperature ($^{\circ}\text{C}$) in the morning and afternoon on 23 and 24 of July 1988 in the epilimnion of lake La Cruz. Lower pannels show temperature differences between the morning and afternoon on 23th (A), afternoon 23th and morning 24th (B) and morning and afternoon on 24th (C). Hours in local times (2 hours more than in UT).

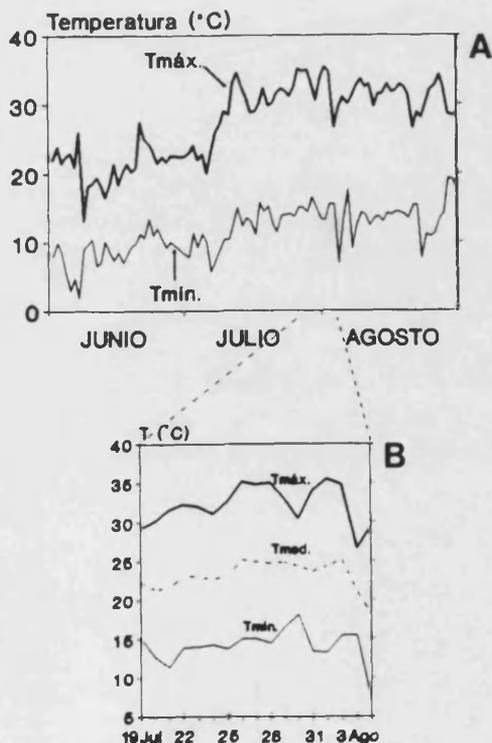


Figura 5.5. A: Temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) máximas y mínimas del aire en junio, julio y agosto de 1988. B: Temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) máximas, mínimas y medias del aire en los días del proceso de precipitación de la calcita. Datos de una estación meteorológica situada en las inmediaciones de la laguna de La Cruz.

Figure 5.5. A: Maximum and minimum air temperatures ($^{\circ}\text{C}$) in June, July and August 1988. B: Maximum, minimum and mean air temperatures in the days of the calcite precipitation. Data from a meteorological station located near Lake La Cruz.

5.2.5. Evolución del pH

La figura 5.6 muestra los perfiles de pH los días 21, 22, 23, 25, 27 de julio y 5 de agosto de 1988. Durante estos días, se midieron valores de pH superiores a 8.7 hasta los 10 m de profundidad. Los valores más superficiales eran menores de 8.75 y los valores más altos (8.84) se obtuvieron a 7.7 m en todos los días que duró el proceso, coincidiendo con el máximo de oxígeno generado por la producción primaria fitoplanctónica. Es de destacar que los valores de pH de la superficie no son los máximos medidos durante el ciclo anual, pero hay que tener en cuenta, como se verá más adelante, que el elevado pH (condicionado por una producción primaria elevada) no es el único condicionante en la precipitación de la calcita. En los meses de junio, agosto y septiembre de 1987 se alcanzaron valores de pH de 8.82-8.85. Como se vio en el capítulo anterior, durante la mezcla de la columna de agua en otoño, el pH disminuye hasta valores de 8.5.

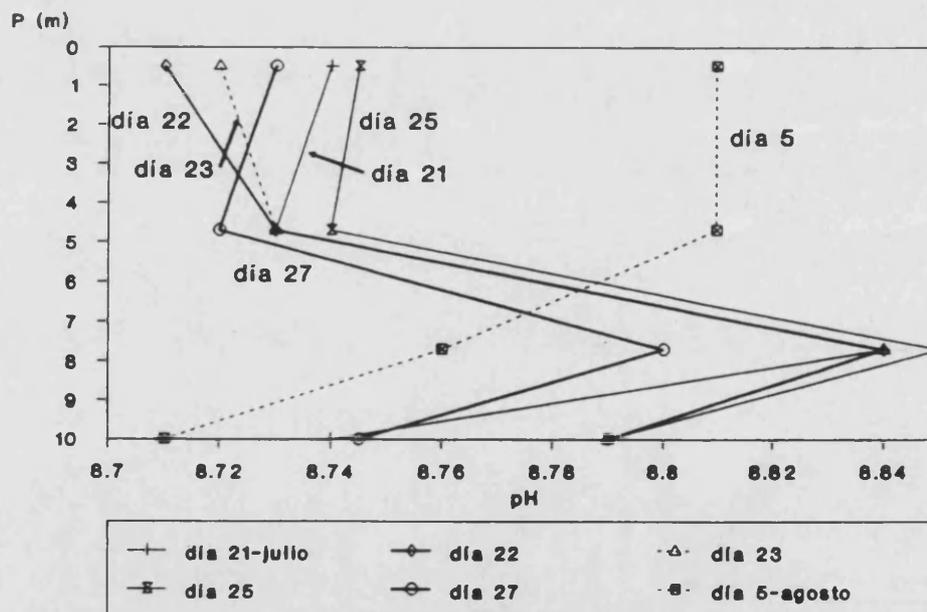


Figura 5.6. Variaciones del pH de las aguas de la laguna de La Cruz a finales de julio y el 5 de agosto de 1988.

Figure 5.6. pH variations in lake La Cruz waters at the end of July and 5 August 1988.

5.2.6. Evolución de los nutrientes

Las concentraciones epilimnéticas del **fósforo soluble** durante los días que tuvo lugar el proceso de precipitación de calcita se muestran en la figura 5.7. La coprecipitación del fósforo con la calcita es una de las reacciones acopladas que tienen lugar durante el proceso de precipitación del carbonato cálcico en los lagos de aguas duras. Sin embargo, y como ya se comentó en el capítulo 4 (apartado 4.2.2.10), las concentraciones epilimnéticas de fósforo soluble son bajas (del orden de 0.2-1 μM) en la laguna de La Cruz, al igual que las de fósforo total. Sólo se alcanzan concentraciones mayores en aquellas profundidades donde se concentran las células de bacterias fotosintéticas, es decir en la interfase óxico-anóxica, siendo marcadamente más elevadas en el monimolimnion. Durante el período de precipitación del carbonato en esta laguna, las concentraciones superficiales de fósforo variaron entre 0.18 y 0.55 μM , observándose concentraciones muy bajas los días correspondientes a la precipitación de calcita, de manera que el día 22 se observaron concentraciones mínimas de P soluble, coincidiendo con la máxima intensidad de la precipitación y las concentraciones volvieron a aumentar ligeramente conforme se atenuaba el blanqueado.

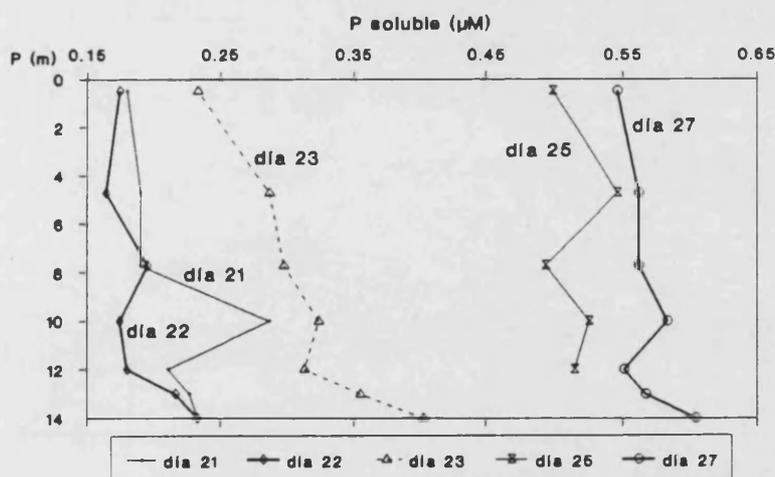


Figura 5.7. Distribución vertical del fósforo soluble (μM) en el epi-metalimnion de la laguna de La Cruz durante los días 21, 22, 23, 25 y 27 de julio de 1988.

Figure 5.7. Vertical distribution of soluble phosphorus (μM) in the epi-metalimnion of lake La Cruz on 21, 22, 23, 25 and 27 July 1988.

Respecto al **fósforo total**, se midieron bajas concentraciones en las aguas superficiales, indicando la escasa cantidad de organismos, así como de otro material particulado que contenga fósforo. El día 21 se detectó un incremento de este elemento a partir de los 8 m, coincidente con

un aumento de la biomasa fotosintética, observándose un máximo a 13 m, donde también se midió un máximo de clorofila *a*.

La figura 5.8, en la que se representan las variaciones de la concentración de **amonio** en el epi-metalimnion de la laguna, nos revela el bajo contenido en amonio de las aguas superficiales, con valores entre 0.7 y 1.5 μM . Es de destacar el máximo que se detectó a 7.7 m de profundidad en todos los días del proceso de precipitación, coincidiendo con el máximo de oxígeno. En esta profundidad se alcanzaron los valores máximos el día 22 (16 μM), mientras que la concentración mínima se registró el día 27 con 9.6 μM . El pico de amonio localizado a esta profundidad puede ser atribuible a la actividad de los organismos, por ser el amonio uno de los productos de excreción de las algas.

A los 10 m de profundidad, las concentraciones eran bajas de nuevo (0.11-2.65 μM), incluso el día 27 fueron inferiores a las de las aguas superficiales. En cambio, a los 12 m el contenido en amonio era de nuevo más elevado (27.5-66.2 μM , dependiendo de los días) y se acrecentaba al aproximarnos a las aguas anóxicas. A 15 m, ya en ausencia total de oxígeno, las concentraciones variaban entre 70 y 105 μM .

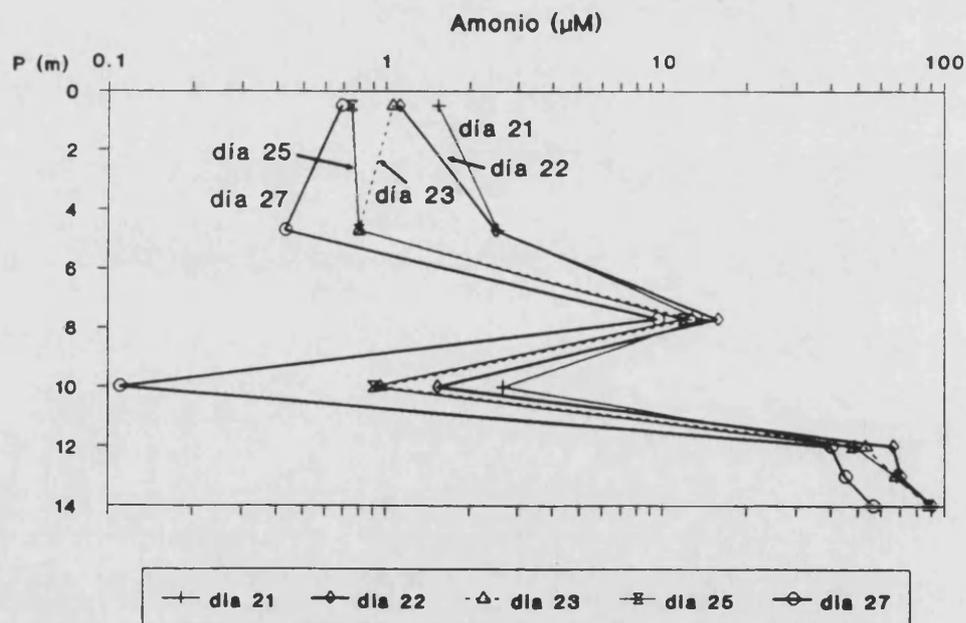


Figura 5.8. Distribución vertical de la concentración de amonio (μM) en el epi-metalimnion de la laguna de La Cruz durante el fenómeno de "blanqueado" de sus aguas.

Figure 5.8. Vertical distribution of ammonium concentration (μM) in the epi-metalimnion of lake La Cruz during the "whiting" period.

Las concentraciones de **silicato** mostraron pequeñas variaciones a lo largo del proceso de precipitación (figura 5.9). Las concentraciones de las aguas superficiales (0-5 m) variaban entre

2 y 3.9 μM de unos días a otros. Las concentraciones mínimas, con valores comprendidos entre 0.1 y 0.5 μM , se registraron entre 7.7 y 10 m (coincidiendo con los máximos fitoplanctónicos). Por debajo de esta profundidad se observó un aumento del contenido en silicato y se midieron 10-12 μM hasta el nivel de la interfase óxico-anóxica. Por debajo de ella, continua aumentando la concentración hasta alcanzar valores de más de 500 μM en el monimolimnion (apartado 4.2.2.10).

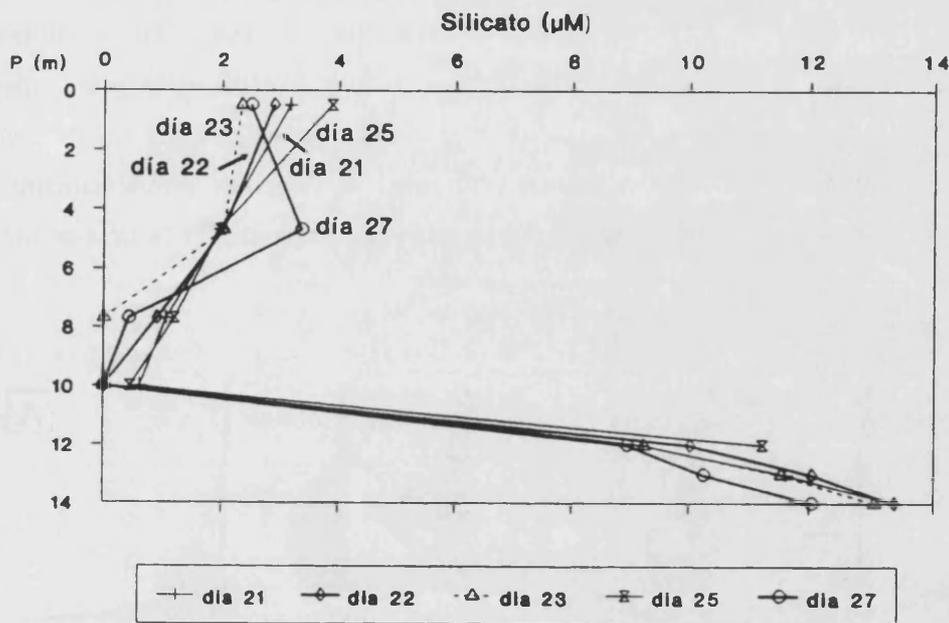


Figura 5.9. Distribución vertical del silicato soluble (μM) en el epi-metalimnion de la laguna de La Cruz durante los días de la precipitación de la calcita.

Figure 5.9. Vertical distribution of soluble silicate (μM) in the epi-metalimnion of lake La Cruz during the calcite precipitation process.

5.2.7. Distribución vertical de los organismos fotosintéticos

La reducción de la penetración luminosa afectó sensiblemente a la distribución vertical de los organismos fotosintéticos. En la figura 5.10.A, se muestran los perfiles verticales de clorofila *a* de los días en que tuvo lugar la precipitación masiva de carbonato cálcico. Puede observarse como el día 21 de julio existía un máximo de clorofila *a* localizado a 13 m de profundidad. A medida que transcurren los días y debido a la escasa penetración de la luz, el máximo algal comienza a ascender para localizarse a 7.7 m el día 25. A principios del mes de agosto, cuando las condiciones ópticas de la laguna estaban restablecidas casi por completo (profundidad del disco de Secchi de 6.25 m), los máximos de clorofila habían descendido de nuevo, localizándose

a 14 m.

Asimismo, la evolución de la profundidad media de los pigmentos algales (definida como aquella profundidad por encima y por debajo de la cual se encuentra el 50 % de la clorofila; figura 5.10.B) refleja el mismo comportamiento, pasando de profundidades medias de 11.1-11.3 m los días 21, 22, 23 de julio a 8.5 m el día 25. A partir de este día, y a medida que aumenta de nuevo la profundidad de visión del disco de Secchi, la profundidad media de la clorofila *a* aumenta para localizarse a 12.5 m. Estos datos de pigmentos fotosintéticos coinciden con los de las distribuciones verticales de la densidad de los organismos fitoplanctónicos durante este periodo (Dasi y Miracle, 1991). Estos autores observaron que diversas algas y en especial el dinoflagelado *Peridinium umbonatum* realizaban migraciones verticales tratando de conseguir las condiciones óptimas de luz. Los máximos profundos se deberían probablemente a una población de *Synechococcus* que del mismo modo podría verse afectada por la falta de luz.

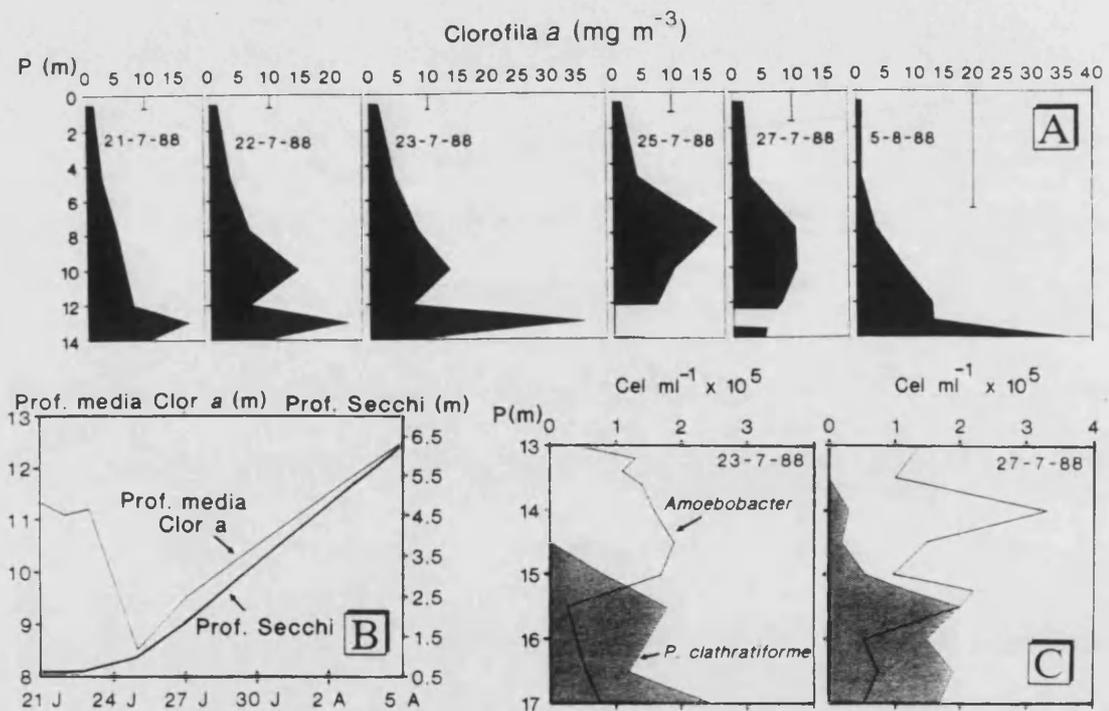


Figura 5.10. A: Distribución vertical de la clorofila *a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) en la laguna de La Cruz durante los días en que tuvo lugar la precipitación de calcita. Las líneas verticales indican la profundidad del disco de Secchi. **B:** Evolución de la profundidad media de la clorofila *a* y profundidad de visión del disco de Secchi durante los días 21 de julio-5 de agosto de 1988. **C:** Perfil vertical de la densidad celular de las bacterias fotosintéticas (*Amoebobacter* sp. y *Pelodictyon clathratiforme*) entre 13 y 17 m de los días 23 y 27 de julio de 1988.

Figure 5.10. A: Vertical distribution of chlorophyll *a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) in lake La Cruz during the calcite precipitation period. Vertical lines indicate Secchi depths. **B:** Evolution of mean depth of chlorophyll *a* and Secchi depth on 21 July-5 August 1988. **C:** Vertical profile of cellular density of phototrophic bacteria (*Amoebobacter* sp. and *Pelodictyon clathratiforme*) between 13 and 17 m on 23 and 27 July 1988.

Las distribuciones verticales de la densidad de bacterias fotosintéticas (*Amoebobacter* sp. y *Pelodictyon clathratiforme*) en los días 23 y 27 de julio, se muestran en la figura 5.10.C. Se aprecia una migración vertical ascendente por parte de las bacterias verdes, pasando de una profundidad media de 16.2 m el día 23 de julio a 15.9 m el día 27. La migración de *Amoebobacter* sp. no es tan clara, aunque el máximo se hace más superficial y más agudo. Estas bacterias, aún poseyendo vacuolas de gas como *P. clathratiforme* que le permitirían su ascenso en busca de luz, pueden ver limitada su migración por la barrera que supone la interfase óxico-anóxica para este tipo de microorganismos, al encontrarse con las condiciones aeróbicas que imposibilitarían su movimiento ascendente.

5.2.8. Equilibrio del sistema carbónico-carbonatos

La figura 5.11 muestra la distribución espacio-temporal del índice de saturación ($PAI/K_t =$ Producto de Actividad Iónica/Constante) de la calcita a lo largo del ciclo anual en la laguna de La Cruz. En ella se observa como las aguas de la laguna se encuentran sobresaturadas ($PAI/K_t > 1$) para la calcita durante todo el año, aunque este índice de saturación varía con las estaciones. Además de estar las aguas sobresaturadas para la calcita lo están también para el aragonito y la dolomita. En la estratificación térmica de 1987, las aguas epilimnéticas mostraban valores de este cociente de alrededor de 8-9, mientras que en el metalimnion los valores fueron máximos ($PAI/K_t=15.1$ en agosto a 9 m). En el mes de septiembre, cuando la termoclina había descendido considerablemente (se encontraba localizada a 9 m de profundidad), los valores epilimnéticos ($PAI/K_t=12$) superaban a los metalimnéticos ($PAI/K_t=10$). En invierno, con la mezcla de la columna de agua y su isoterminia, se registraron los mínimos mixolimnéticos del índice de saturación ($PAI/K_t=3 - 4.8$). Con la llegada de la primavera de 1988, comienza a detectarse un aumento del valor de PAI/K_t en el epilimnion de la laguna, registrándose de nuevo máximos mixolimnéticos superiores a 10, como por ejemplo a 5 m de profundidad en el mes de abril. En junio, cuando ya estaba formada la termoclina en la laguna, los máximos de sobresaturación ($PAI/K_t=12.5$) se localizaron por debajo de la misma, a 7 m de profundidad. Hasta este momento no se detectó precipitación visible del carbonato cálcico. Sin embargo, el 21 de julio de 1988, cuando la laguna mostraba valores de saturación del carbonato cercanos a 10 y con un máximo de 11.3 localizado a 7.7 m, se originó el fenómeno de blanqueado de sus aguas.

El índice de sobresaturación para la calcita disminuye rápidamente por debajo de la interfase óxico-anóxica. Sin embargo, se observaron grandes diferencias de este índice en los

dos periodos de estratificación. En 1987 los valores de sobresaturación a nivel de la interfase óxico-anóxica eran ligeramente superiores a 5. En cambio, en 1988 se midieron valores escasamente superiores a 1. En 1987, el $PAI/K_t=1$ estaba localizado alrededor de los 17.5 m, mientras que en 1988, especialmente en junio de este año, el índice con valor de 1 ascendió hasta los 14.5 m.

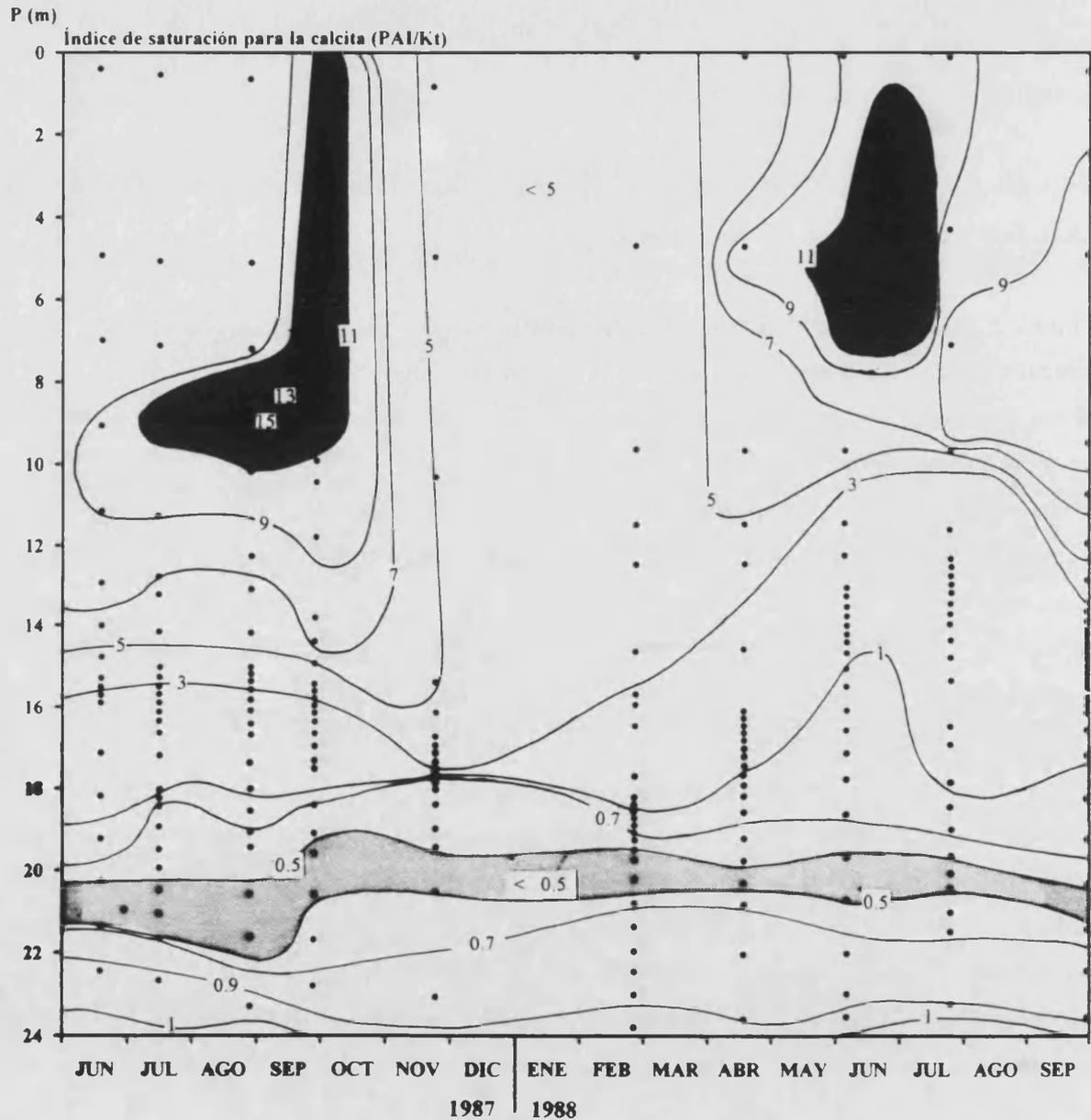


Figure 5.11. Distribución espacio-temporal del índice de saturación de la calcita (PAI/K_t) en la laguna de La Cruz durante el ciclo anual 1987-1988.

Figure 5.11. Time-depth distribution of the calcite saturation index (IAP/K_t = Ionic Activity Product/constant) in Lake La Cruz during the annual cycle 1987-1988.

A partir de los 19 m y en todo el ciclo anual, las aguas de la laguna de La Cruz estaban subsaturadas para la calcita. Se obtuvo una estrecha zona (aproximadamente 1 m) en la que la saturación se mantiene con un valor de 0.5, y a profundidades superiores a 20 m, el índice de saturación aumenta de nuevo, llegando en algunas ocasiones a situarse por encima de la saturación, en concreto en las zonas más cercanas al sedimento.

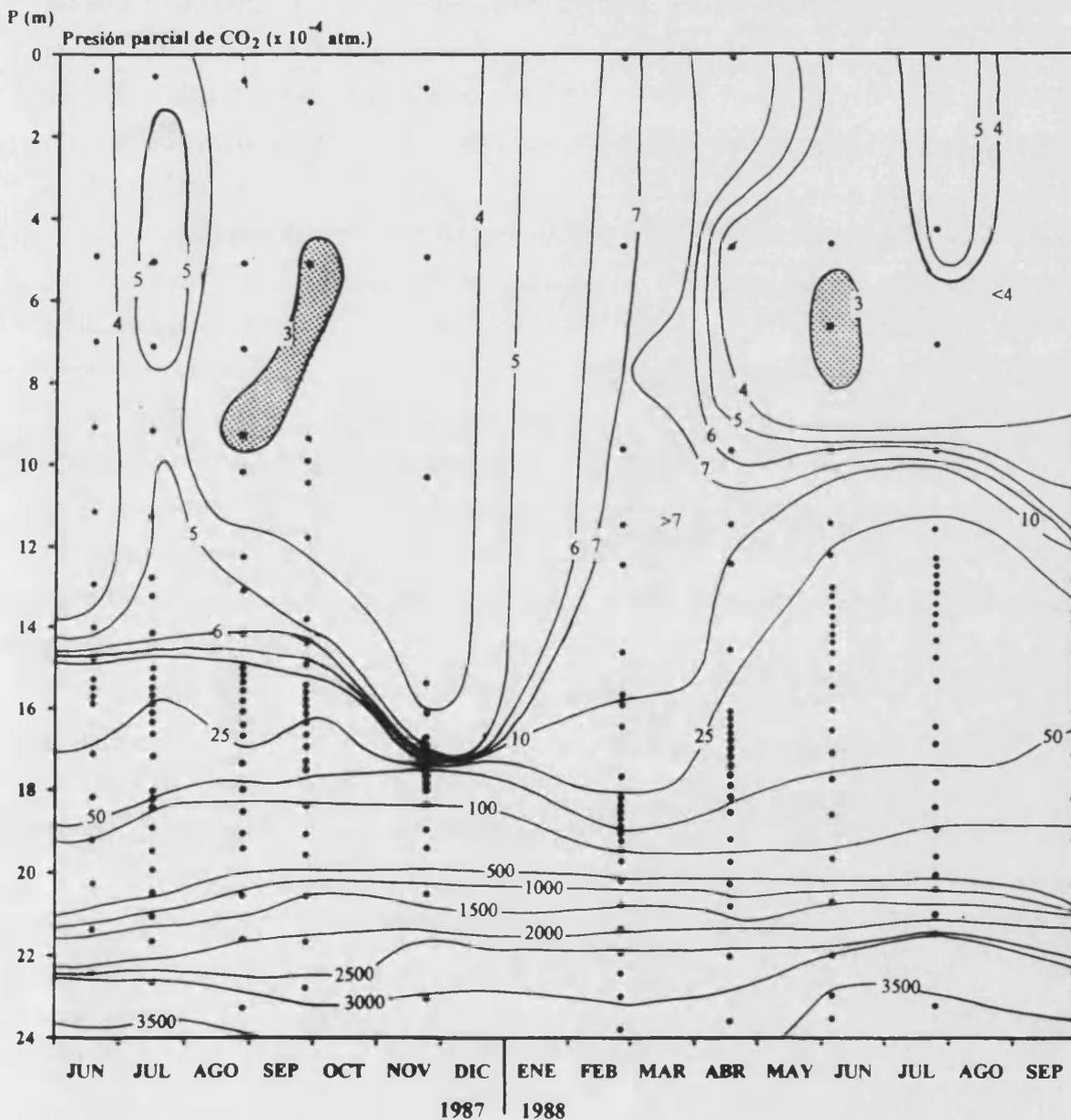


Figure 5.12. Isolíneas de la presión parcial de CO₂ durante el ciclo anual 1987-1988 en la laguna de La Cruz

Figure 5.12. Isolines of partial pressure of CO₂ during the annual cycle 1987-1988 in lake La Cruz

En cuanto a la presión de CO_2 (figura 5.12), se observa como los mínimos coinciden con los máximos del índice de saturación. Así se obtuvieron valores mínimos de 3×10^{-4} atm. en el metalimnion mientras que en el epilimnion los valores oscilaban entre 3.5 y 5×10^{-4} atm. en los períodos de estratificación térmica y de $4-6 \times 10^{-4}$ atm. durante el invierno. La presión parcial de CO_2 aumenta con la profundidad, así pues, en 1987 a nivel de la interfase óxico-anóxica se obtuvieron 6×10^{-4} atm. En cambio, en 1988, el CO_2 estaba presente a más de 25×10^{-4} atm., de ahí que los índices de saturación para la calcita fueran inferiores en este período. Ya en las capas anaeróbicas, el CO_2 experimenta un considerable aumento. De esta forma, en el hipolimnion se obtuvieron valores de $10-300 \times 10^{-4}$ atm. durante la estratificación de 1987 y de $25-150 \times 10^{-4}$ atm. en la estratificación de 1988. Por debajo de los 19 m, la presión de CO_2 alcanzó un espectacular aumento, pasando de 500×10^{-4} atm. al comienzo del gradiente de la quimioclina hasta valores superiores a 3500×10^{-4} atm. en las cercanías del sedimento.

Para estudiar el posible efecto de la actividad fotosintética sobre este fenómeno de precipitación masiva de carbonato, se ha prestado especial atención a la distribución vertical de la presión de CO_2 , el índice de saturación de la calcita, la temperatura y el contenido en oxígeno hasta los 14 m de profundidad en diferentes meses del ciclo anual 1987-1988, así como en los diferentes días en que se produjo el "blanqueado" de las aguas de la laguna estudiada (figuras 5.13 y 5.14). Es de destacar que durante el mes de agosto de 1987, el valor máximo de saturación coincide con el máximo de oxígeno, al igual que con la menor presión de CO_2 , indicando que las algas están utilizando el carbono inorgánico para su fotosíntesis. Sin embargo, en el mes de septiembre no se da la coincidencia antes comentada, estando el máximo de O_2 localizado a 9.6 m, mientras que la PCO_2 mínima y el PAI/K_t máximo se encontraban mucho más superficialmente, a 5 m. Durante el invierno no se detectaron máximos de oxígeno al producirse la mezcla vertical en el mixolimnion ni, como se ha visto anteriormente, del índice de saturación. En la siguiente primavera (muestras de abril y junio), vuelven a coincidir los mínimos de PCO_2 con el pico de O_2 y el máximo de PAI/K_t .

Durante los días que duró que el "blanqueado" en la laguna se hizo un estudio más detallado y se calcularon la PCO_2 y el PAI/K_t en el agua de la laguna sin filtrar y además después del filtrado de la misma para retirar la fase precipitada del carbonato cálcico (en el resto de los muestreos los valores de estos parámetros se obtuvieron de muestras de agua sin filtrar). Al comienzo del fenómeno de precipitación (día 21), un máximo de O_2 de 18 mg.l^{-1} coincidía con el máximo de saturación (11.3 en el agua sin filtrar y 10.5 en el agua filtrada; figura 5.14). La PCO_2 a esta profundidad era mínima y mostraba un valor de 3.9×10^{-4} atm. Las diferencias entre el índice de saturación de las muestras de agua sin filtrar y las filtradas son más acusadas

en los 8 primeros metros de profundidad, donde la fase de carbonato cálcico precipitado es importante. Se observa una tendencia de disminución del índice de saturación con el tiempo durante y después del período de "blanqueado". El día 23, éste había disminuido casi una unidad (9.8) en el agua filtrada y el día 27 era de 9.57 y a comienzos del mes de agosto los valores de saturación habían disminuido hasta alrededor de 8 en los primeros 8 m de profundidad. La presión de CO₂ también había aumentado ligeramente en estas fechas.

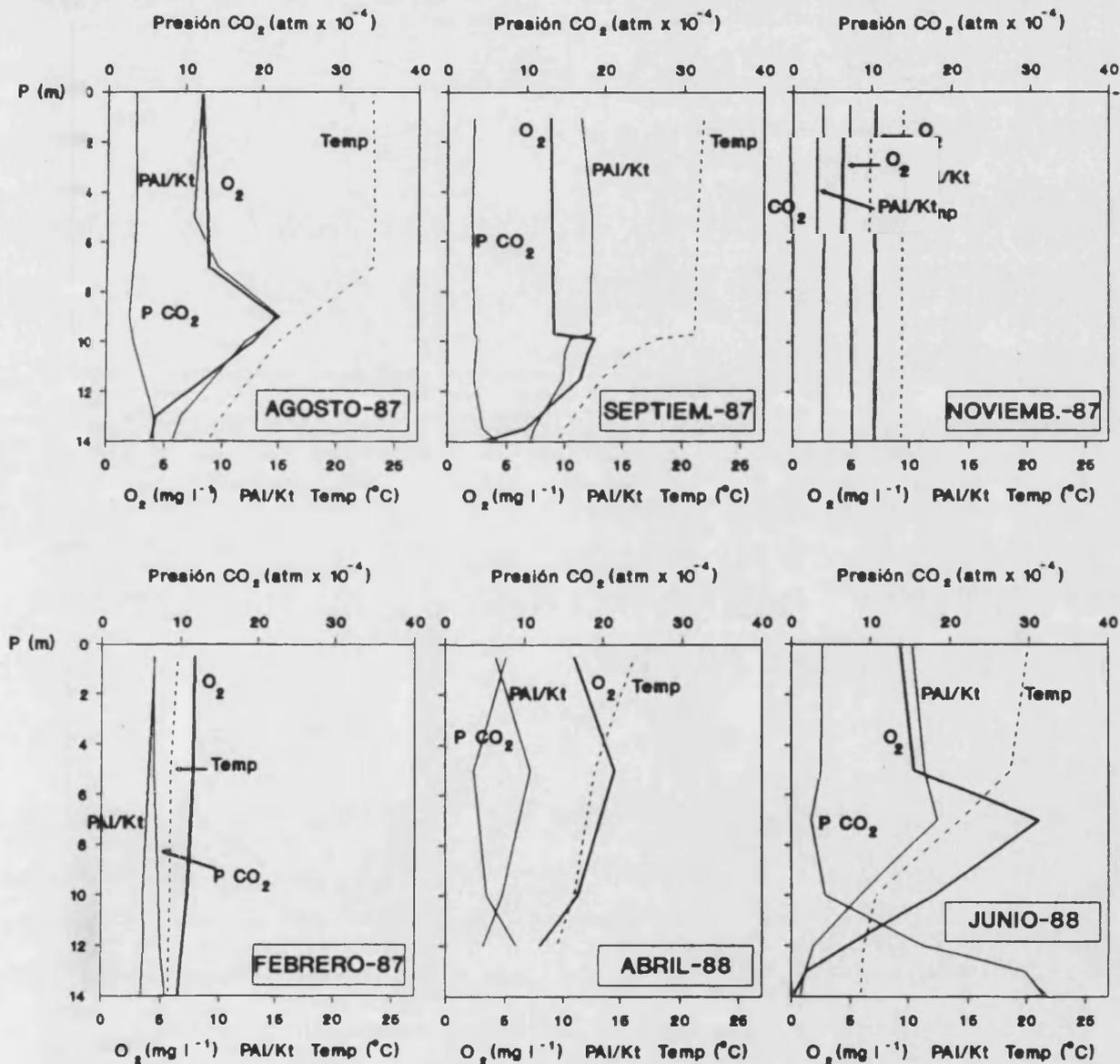


Figura 5.13. Distribución vertical de la presión de CO₂, del índice de saturación (PAI/Kt) para la calcita (en aguas sin filtrar), la temperatura y el contenido en oxígeno hasta los 14 m de profundidad en diferentes meses del ciclo anual 1987-1988 en la laguna de La Cruz.

Figure 5.13. Vertical distribution of partial pressure of CO₂, calcite saturation index (PIA/Kt) in unfiltered water samples, temperature and oxygen content (0-14 m depth) in different months of the annual cycle 1987-1988 in lake La Cruz.

El 1 de octubre de 1988, cuando todavía no se había producido la mezcla otoñal, se detectó un máximo de oxígeno de 16.3 mg.l⁻¹ a 9.75 m. A esta profundidad, no se detectó un máximo de saturación, ni un mínimo de PCO₂, aunque los valores de PAI/Kt eran todavía elevados (alrededor de 9).

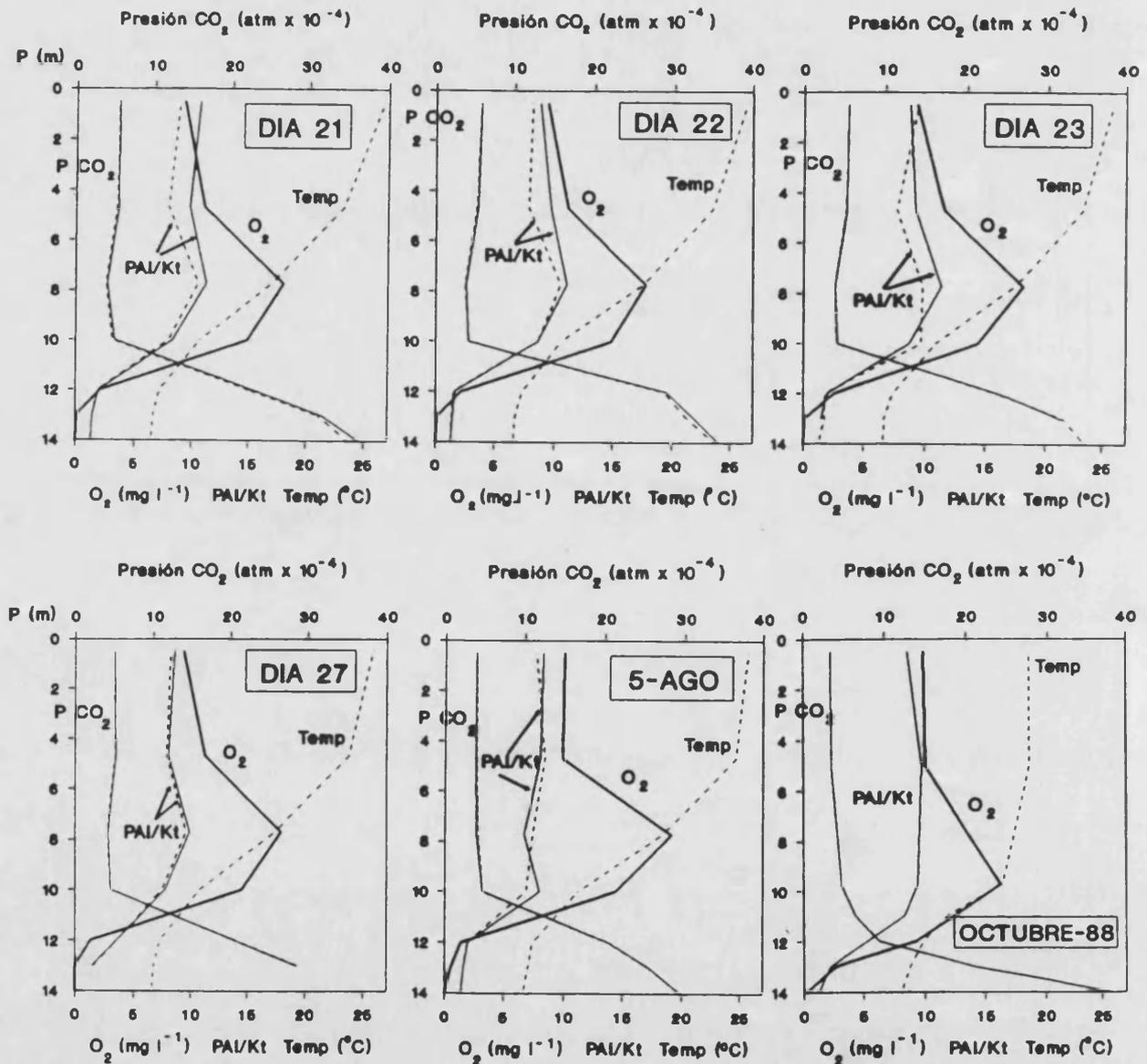


Figura 5.14. Distribución vertical de la presión de CO₂, del índice de saturación (PAI/Kt) para la calcita (en muestras de agua sin filtrar: línea continua, y filtrada: con la línea discontinua), la temperatura y el contenido en oxígeno hasta los 14 m de profundidad durante los días de la precipitación de la calcita a finales de julio de 1988 y en octubre del mismo año

Figure 5.14. Vertical distribution of partial pressure of CO₂, calcite (solid line: unfiltered water, dashed line filtered water) saturation index (PIA/Kt), temperature and oxygen content (0-14 m depth) during the calcite precipitation process at the end of July 1988 and in October the same year.

Los valores de la alcalinidad, tanto del agua filtrada para eliminar el carbonato particulado como del agua sin filtrar, se muestran en la figura 5.15. Los valores superficiales estaban por encima de los $5.7 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ el día 21, mientras que el día 27 no alcanzaban los $5.3 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ (figura 5.15.A). Se observa una tendencia a la disminución de la alcalinidad total a medida que transcurre el proceso, así como en la alcalinidad de la fracción soluble, aunque esta última no es tan clara (figura 5.15.B). Las diferencias entre dos días consecutivos así como entre el comienzo y el final del proceso de precipitación pueden observarse en la figura 5.15.D. A diferencia de lo que se observó en el caso del calcio, como se verá más adelante, las diferencias en la alcalinidad total son casi siempre negativas en todas las profundidades, con valores que varían entre $0.1\text{-}0.3 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$. Únicamente se obtuvo un incremento del valor de la alcalinidad total del día 22 al 23 a 7.7 m . Las diferencias entre el día 5 de agosto y el 21 de julio fueron de $0.6 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ hasta los 8 m y de $0.4\text{-}0.5$ por debajo de esta profundidad hasta los 12 m .

La figura 5.16 muestra las concentraciones de calcio total (agua sin filtrar) y soluble (agua filtrada) en el epi-metalimnion de la laguna de La Cruz, donde se observa una disminución del contenido en calcio con el tiempo. La concentración de Ca total a 0.5 m era de $20.33 \pm 0.56 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ (media y desviación típica de triplicados) y un día más tarde pasó a ser de $19.33 \pm 0.36 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. La diferencia entre el calcio total y el calcio soluble eran máximas en los $0\text{-}4.7 \text{ m}$ el día 21 de julio, indicando que había una cierta cantidad de calcio formando parte del material particulado (figura 5.17.A). Dicha diferencia en las aguas superficiales, disminuyó a medida que avanzaba el proceso, incrementándose a mayores profundidades. De esta forma, el día 5 de agosto, cuando las aguas superficiales habían recobrado su aspecto normal, la diferencia entre la concentración de Ca total y Ca soluble fue máxima a 10 m de profundidad, lo que hace suponer que los cristales de carbonato cálcico estaban sedimentando hacia el fondo de la laguna. Las diferencias del contenido en Ca total entre dos días de muestreo consecutivos se especifican en la figura 5.17.B. Se observa una progresiva descalcificación de las aguas epilimnéticas mientras que las aguas metalimnéticas se enriquecen paulatinamente con calcio. El 5 de agosto, a los catorce días del inicio del proceso de blanqueado, la concentración de calcio en las aguas del epilimnion era de $16.00 \pm 0.82 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. La diferencia en las concentraciones de calcio entre el inicio del "blanqueado" y dicha concentración a los 14 días de este inicio, supone una descalcificación de las aguas a 0.5 m de profundidad de por lo menos $4.33 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$, equivalente a un 22 %, debida a la sedimentación de los cristales de calcita hacia zonas más profundas de la laguna. Dicha descalcificación de las aguas se observó hasta los 7.7 m , profundidad en la que la pérdida de calcio se evaluó del mismo modo en $2.41 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$.

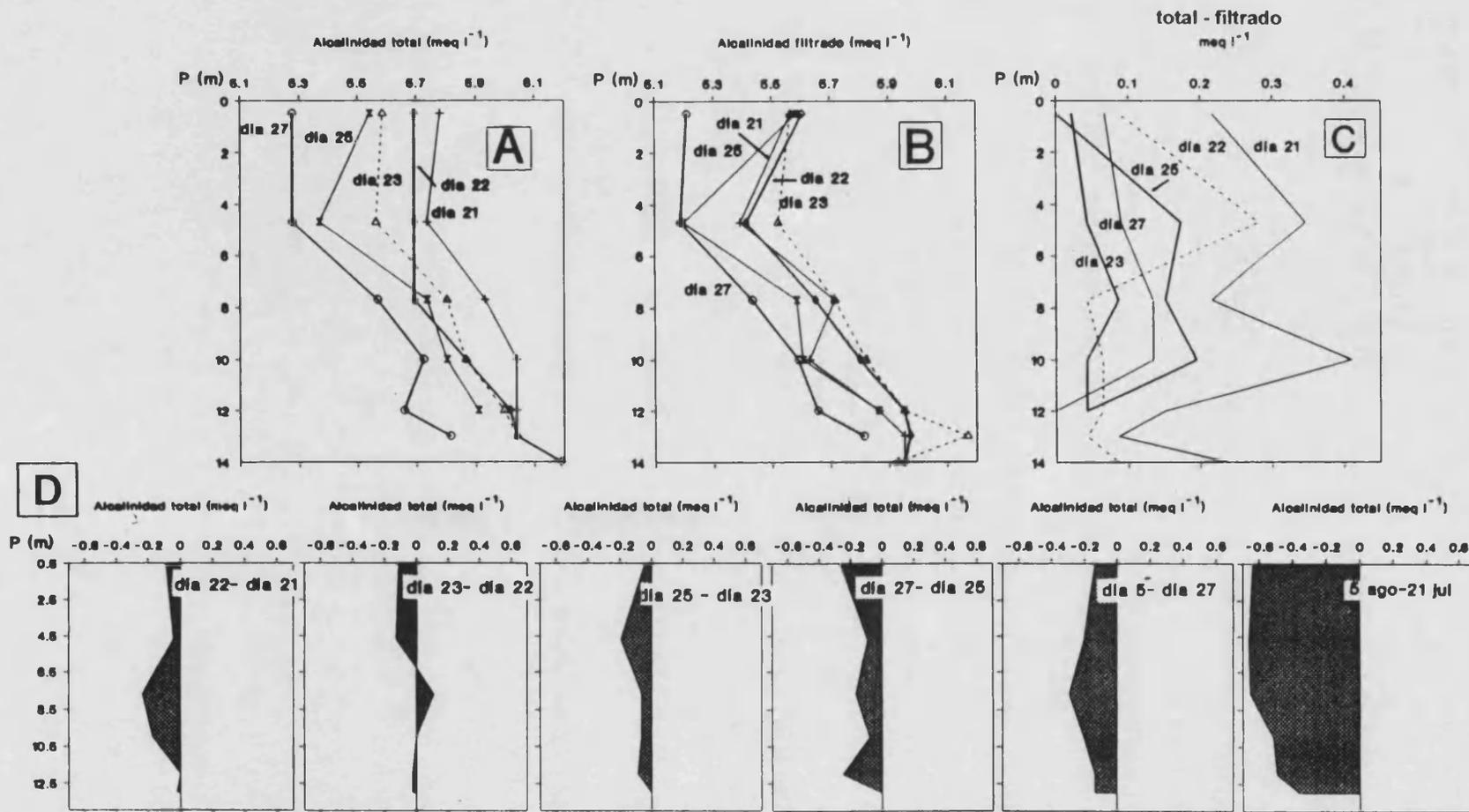


Figura 5.15. Variaciones de la alcalinidad total (agua sin filtrar) (A) y la del agua filtrada (B) en el epilimnion de la laguna de La Cruz durante los días 21, 22, 23, 25 y 27 de julio de 1988. C: Diferencias entre los valores de alcalinidad en agua sin filtrar y filtrada en los días indicados para las distintas muestras del epi-metalimnion. D: Diferencias en la alcalinidad total de las aguas de la laguna de La Cruz entre dos muestreos consecutivos, así como la resultante final entre el primer y último día de muestreo.

Figure 5.15. Variations of alkalinity in non-filtered water (A) and filtered water (B) in the epilimnion of lake La Cruz on 21, 22, 23, 25 and 27 of July 1988. The differences of the alkalinity values in the different days are shown in C. D: Differences in the total alkalinity of lake La Cruz between two consecutive samplings and the difference between the last and the first sampling.

Por el contrario, el día 5 de agosto se detectó a 10 m un aumento de la concentración de calcio total (una diferencia de $2.67 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) que indica que los cristales de calcita experimentaban una ligera retención en esta profundidad y las inmediatamente inferiores debido a la reducción de la velocidad de sedimentación a causa de los cambios de densidad de las aguas. El aumento de la concentración de calcio soluble entre el final y el inicio del proceso observado en la figura 5.17.C en aguas de 12 m con pHs más ácidos, mayor contenido en CO_2 y otros cambios que ocurren en la interfase óxico-anóxica, indicaría la posible disolución de los cristales de carbonato al tiempo que van descendiendo.

Los valores de las concentraciones de calcio, total y soluble, integradas hasta los 9 m de profundidad (epilimnion y parte superior del metalimnion) y de 9 m a 14 m, aparecen representados en la figura 5.18. La concentración de calcio total entre 0-9 m pasó de ser $176.7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ el día 21 de julio a $142.6 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ el día 5 de agosto.

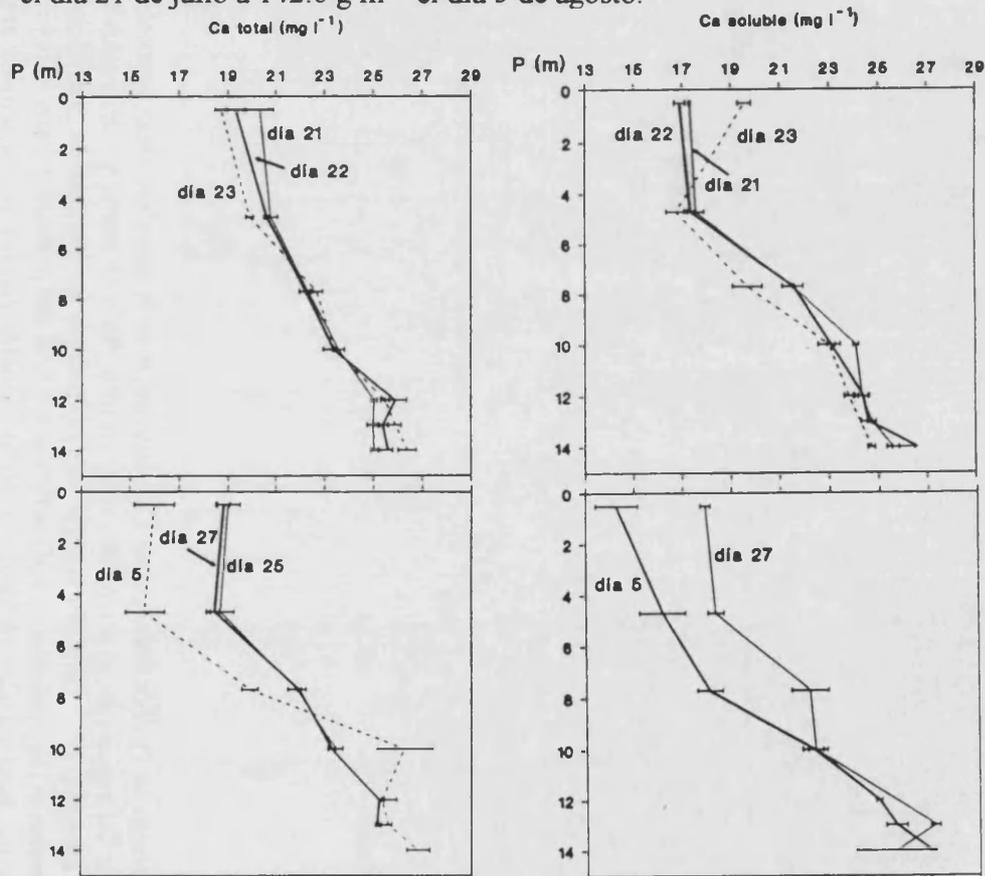


Figura 5.16. Perfiles verticales del contenido en calcio ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) de las aguas filtradas (Ca soluble) y sin filtrar (Ca total) del epi-metalimnion de la laguna de La Cruz en los días de precipitación del carbonato. Las barras horizontales indican el error típico de las determinaciones por triplicado.

Figure 5.16. Vertical profiles of Ca content ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) of prefiltered (soluble Ca) and whole (total Ca) water samples from the epi-metalimnion of lake La Cruz during the carbonate precipitation period. Horizontal bars indicate standard error of triplicates

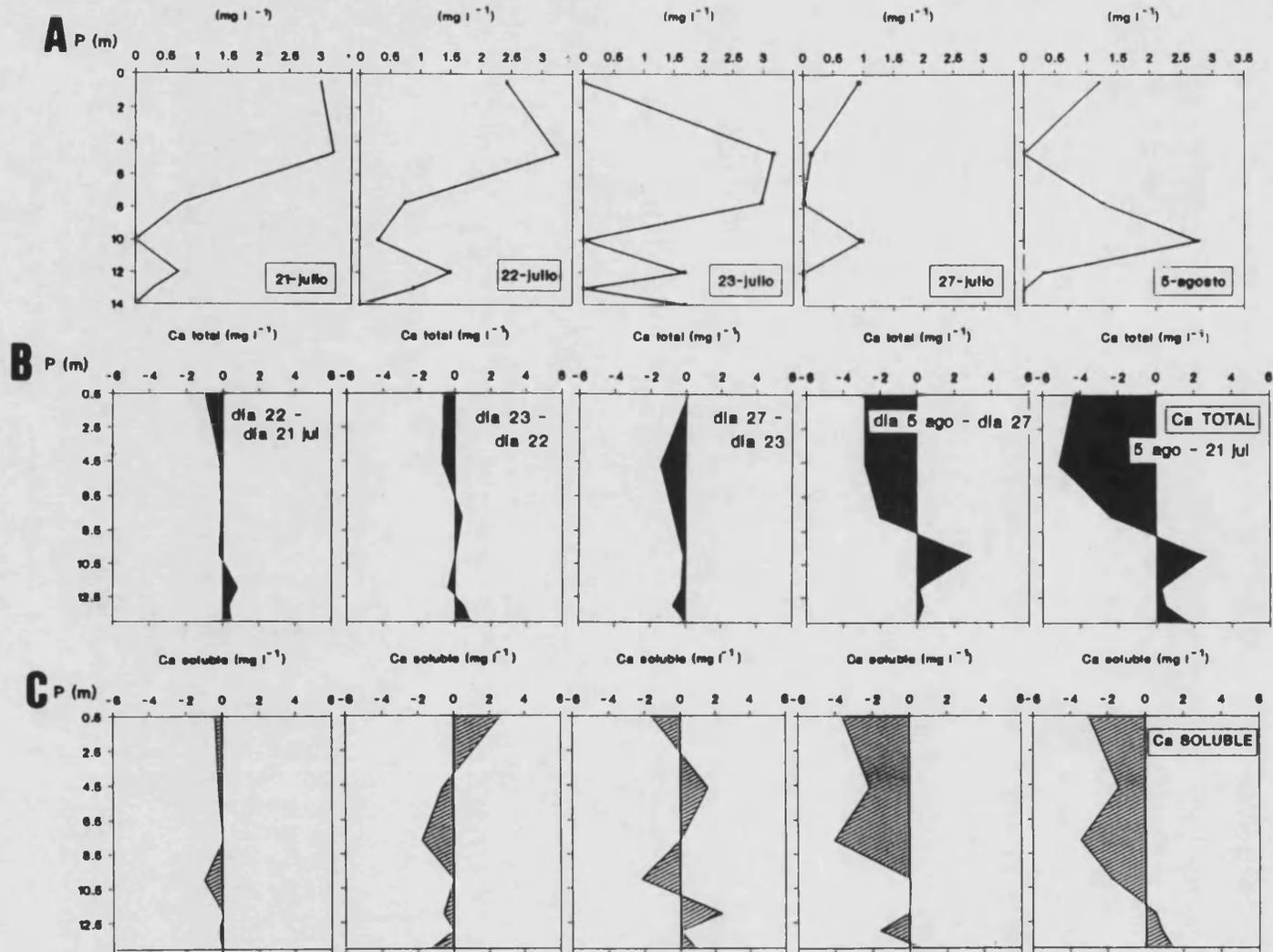


Figura 5.17. A: Diferencias en la concentración de Ca entre muestras de agua sin filtrar y muestras filtradas los días 21, 22, 23, 27 de julio y 5 de agosto de 1988. **B y C:** Diferencias en el contenido en calcio total (**B:** área negra) y calcio soluble (**C:** área rayada) de las aguas de la laguna de La Cruz entre dos días de muestreo consecutivos y entre el final del proceso de "blanqueado" y el inicio.

Figure 5.17. A: Differences in the concentration of Ca between whole and prefiltered water samples on 21, 22, 23, 27 of July and 5 of August 1988. **B and C:** Differences in the total calcium (**B:** black area) and soluble calcium (**C:** shadowed area) content of lake La Cruz waters between two consecutive days and between the end of the "whiting" period and the beginning.

La concentración de Ca soluble mostró un comportamiento similar, pasando de $156 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ al principio del proceso a $136.1 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ al final del mismo. Por tanto, la tasa de decalcificación en los primeros 9 m de profundidad fue de $2.23 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$.

Al mismo tiempo, la concentración integrada de Ca total entre 9 y 14 m, aumentó con una tasa de $0.47 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, sin embargo, la concentración de Ca soluble para este mismo intervalo permaneció más o menos invariable a lo largo del proceso, con valores entorno a los $125 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$. Esto significa que en esta capa de agua la formación de cristales probablemente no se da, siendo atravesado por cristales provenientes de aguas superficiales con tasa pequeña de redisolución, la cual parece iniciarse al final de dicha capa en la interfase óxico-anóxica.

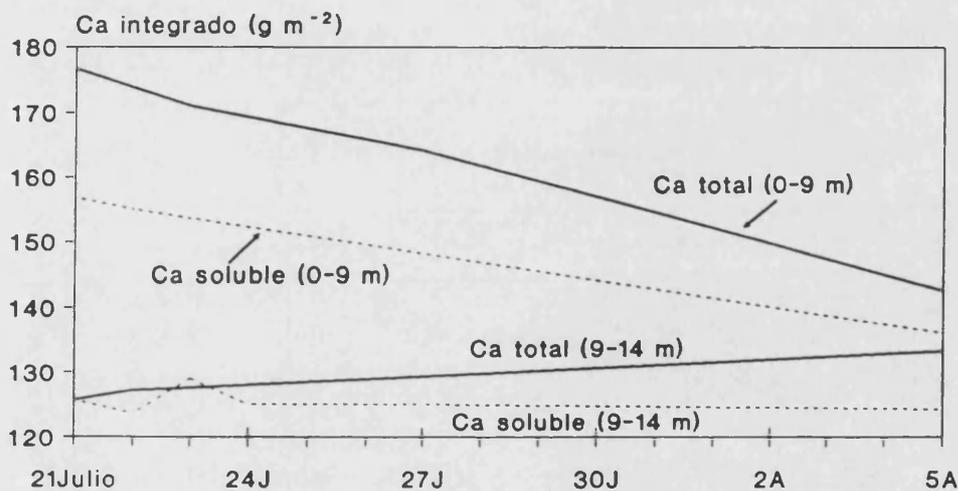


Figura 5.18. Variaciones de la concentración de Ca total y soluble integrada hasta los 9 m de profundidad y de 9 a 14 m.

Figure 5.18. Variations of the total and soluble Ca concentration integrated to 9 m and from 9 m to 14 m.

En cuanto al cation mayoritario, el magnesio, sufre algunas oscilaciones durante el proceso pero que no siguen un comportamiento fácil de interpretar. En realidad, las concentraciones de Mg total variaban poco siendo de alrededor de $59\text{-}62 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ hasta los 13-14 m de profundidad.

5.2.9. Relación molar Mg:Ca

La razón molar Mg:Ca en muestras del agua (sin filtrar) de las capas más superficiales de la laguna de La Cruz (figura 5.19) se encuentra entre valores de 4.6 y 6, con una clara tendencia de aumento a medida que avanza el proceso de precipitación del carbonato, como consecuencia de

la disminución de la concentración de calcio en las aguas. Esta disminución es claramente apreciable hasta alrededor de los 8 m. La razón molar Mg:Ca en la fracción soluble del agua es más elevada indicando que parte del Ca se encuentra formando parte de la fracción sólida, y muestra una tendencia similar al caso anterior, excepto el día 5 de agosto cuando los valores son similares a los iniciales, indicando la finalización del proceso de precipitación tumultuoso. Se da también una marcada reducción de esta razón Mg:Ca, tanto de las concentraciones totales como en disolución, con la profundidad, lo que viene a indicar que la precipitación del carbonato cálcico tiene una clara direccionalidad vertical, determinada probablemente por la temperatura y la producción primaria. Por debajo de los 14 m la razón molar Mg:Ca va disminuyendo paulatinamente hasta alcanzar valores menores de 1 a partir de los 21 m de profundidad (véase capítulo 4, apartado 4.2.2.8).

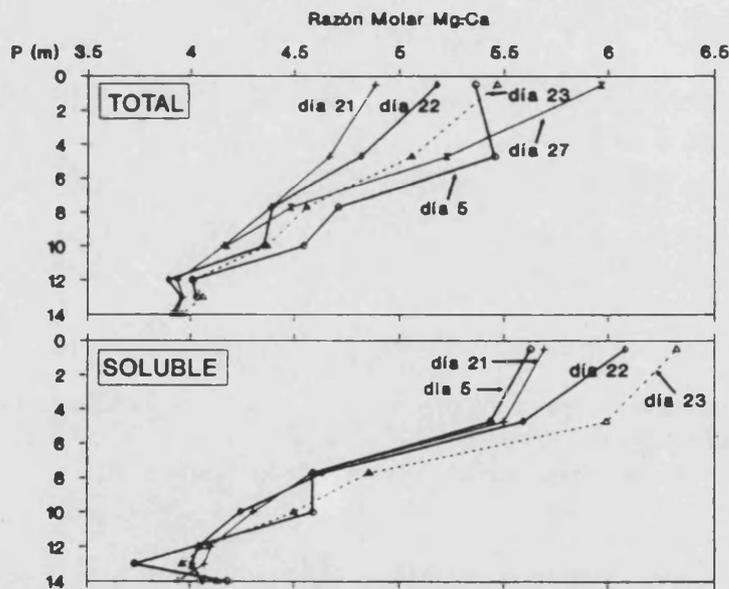


Figure 5.19. Perfiles verticales de la razón molar Mg:Ca (en la fracción total y en la soluble) en el epi-metalimnion de la laguna de La Cruz durante el "blanqueado" de 1988.

Figure 5.19. Vertical profiles of the molar ratio of Mg:Ca (in total and soluble fractions) in the epi-metalimnion of Lake La Cruz during the whiting of 1988.

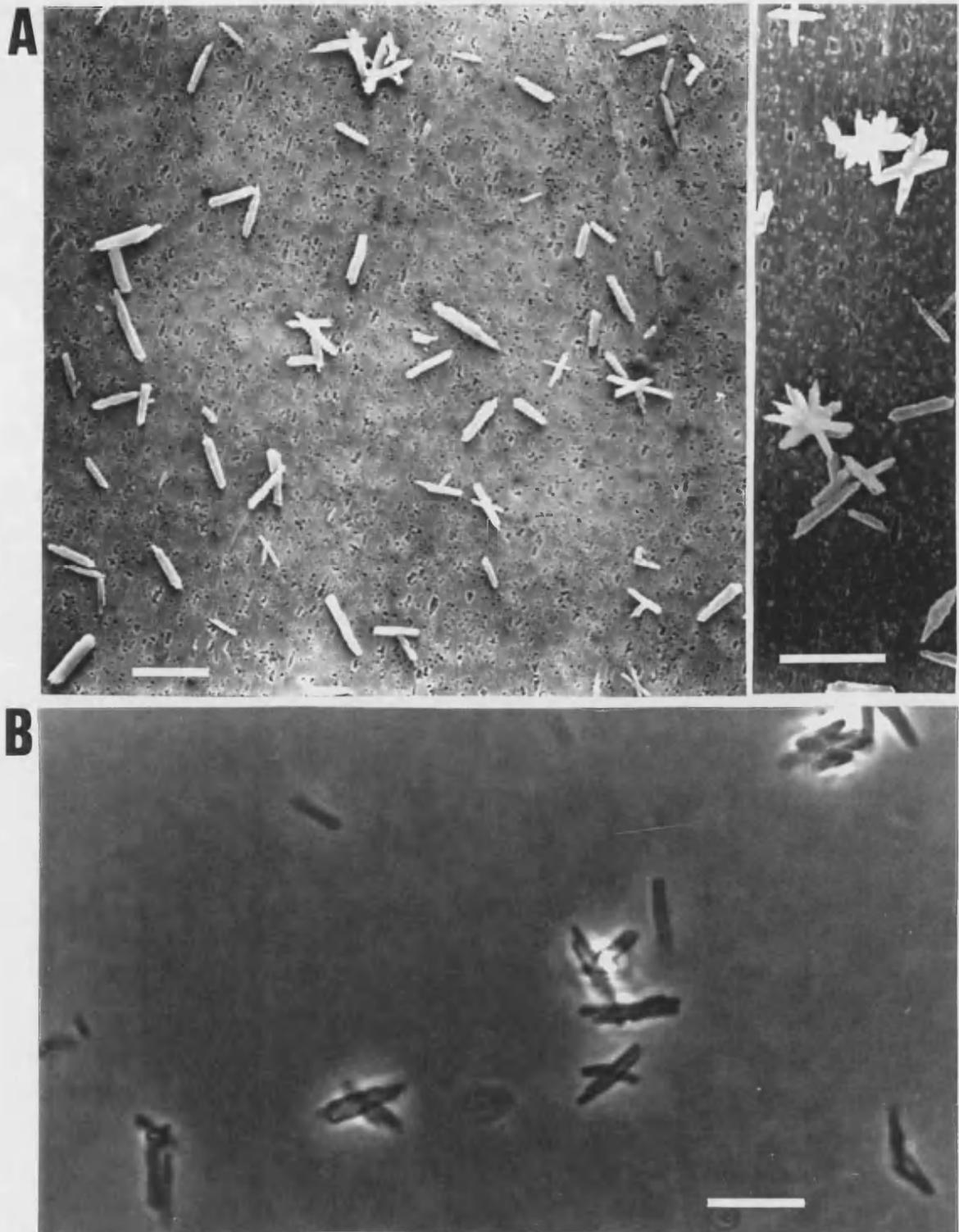
5.2.10. El carbonato particulado

El estudio al microscopio óptico y al electrónico de barrido (M.E.B) del material recogido tras filtrar un volumen de agua de la laguna, reveló la presencia de cristales de carbonato cálcico de morfología acicular (lámina 5.2).

El análisis de difracción de rayos-X de dichos cristales reveló que su estructura cristalina correspondía con la de la calcita. Por otra parte, el estudio microanalítico de los cristales (con el microscopio electrónico) dio como resultado el espectro que se presenta en la figura 5.20 en la que se observa que el Ca representa casi el 100% en composición, mientras que el Mg queda fuera de los límites de detección de este método. Sin embargo, el análisis de rayos-X reveló una baja proporción de magnesio.

Lámina 5.2. (Página siguiente) **A:** Fotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) de los cristales de calcita recogidos sobre un filtro de policarbonato de 0.2 μm de \varnothing de poro, procedentes de las aguas superficiales durante el fenómeno de precipitación de carbonato cálcico en julio de 1988 en la laguna de La Cruz (barra: 5 μm). **B:** Cristales de calcita observados al microscopio óptico (barra: 5 μm).

Plate 5.2. (Next page) **A:** Scanning electron micrographs of calcite crystals on polycarbonate 0.2 μm -pore size filter from the epilimnion of Lake La Cruz during the 1988 whiting (bar: 5 μm). **B:** Calcite crystals observed with optical microscope (bar: 5 μm).



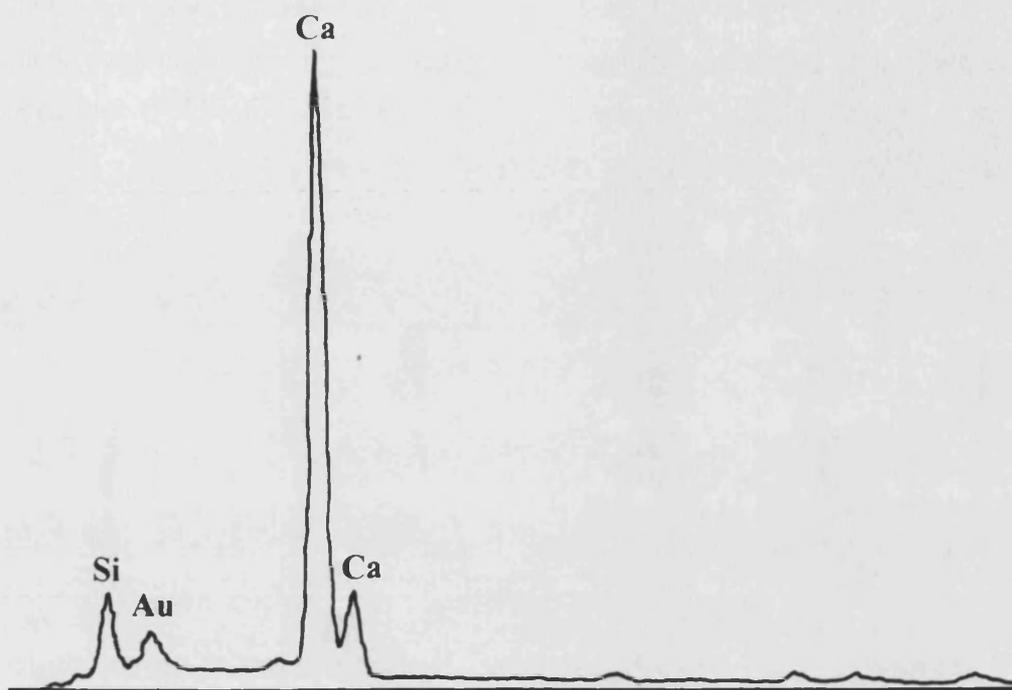


Figura 5.20. Espectro de elementos obtenido mediante la técnica de microanálisis empleada para la determinación de la composición de los cristales de carbonato precipitados en la laguna de La Cruz a finales de julio de 1988. La presencia del oro en el espectro es debida al sombreado de la muestra para su observación al microscopio electrónico de barrido.

Figure 5.20. Spectrum of elements obtained by microanalysis method for the determination of precipitated carbonate crystal composition from lake La Cruz at the end of July 1988. The gold in the spectrum is due to the shadowing for SEM observations.

La distribución vertical de la concentración de cristales aparece representada en la figura 5.21. La concentración máxima de cristales durante el día 21 se midió a 4.7 m de profundidad, con 7.3×10^6 cristales·ml⁻¹, aunque a profundidades superiores e inferiores a ésta, la concentración era muy similar (alrededor de 6×10^6 cristales·ml⁻¹). Por debajo de 8 m, se observó una acusada disminución del número de cristales. El día 22, la concentración de las aguas superficiales disminuyó considerablemente y sólo se detectaron 1.55×10^6 cristales ml⁻¹ a 0.5 m. Sin embargo, a 4.7 y 7.7 m de profundidad la densidad era similar a la del día anterior. Un día más tarde, se midió un máximo de 13.2×10^6 cristales·ml⁻¹ a 7.7 m, indicando la posible sedimentación de los cristales procedentes de las capas superiores. Dos días después, la densidad de cristales de calcita había disminuido y se registraron valores de $2.5\text{-}5 \times 10^6$ cristales·ml⁻¹. El día 27 de julio se midieron alrededor de 0.7×10^6 cristales·ml⁻¹ hasta los 5 m de profundidad. Esta disminución del número de cristales se aprecia claramente con el aumento de la profundidad de visión del Secchi. A principios de agosto, la densidad de cristales en los primeros 5 m de profundidad es muy baja ($6\text{-}7 \times 10^3$ cristales·ml⁻¹), detectándose

concentraciones de 5×10^5 cristales-ml⁻¹ entre 7 y 10 m de profundidad. Inmediatamente por debajo de estas profundidades la concentración de los cristales precipitados disminuye de nuevo hasta valores de alrededor de 1×10^5 cristales-ml⁻¹, lo que implica una posible redisolución de una fracción de los mismos, de manera que se sedimentarían sólo una parte.

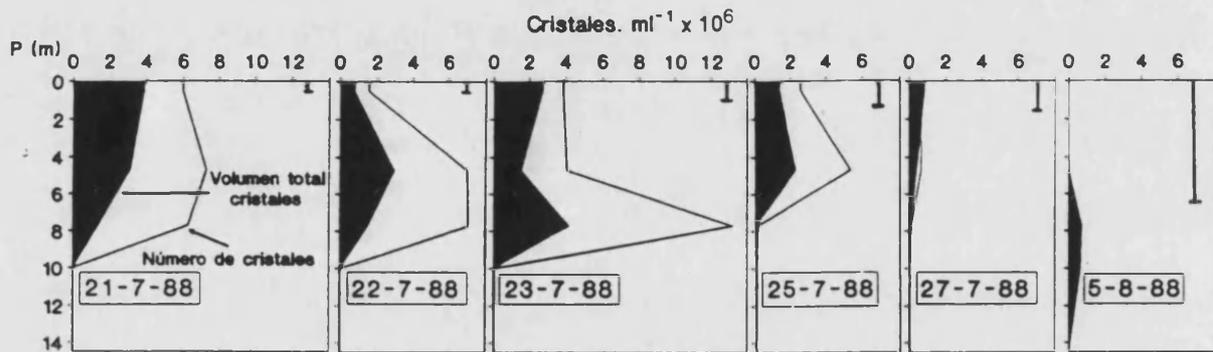


Figura 5.21. Distribución vertical del número de cristales de calcita (línea, y número de cristales por el volumen de los mismos, área negra) obtenidos por recuento con el microscopio electrónico de barrido, los días 21, 22, 23, 25 y 27 de julio y el 5 de agosto de 1988 en la laguna de La Cruz. La profundidad de visión del disco de Secchi se muestra representada por las líneas verticales.

Figure 5.21. Vertical distribution of the calcite crystal concentration (line, and the crystal numbers multiplied by their volume, black area) obtained by counting with scanning electron microscopy, on 21, 22, 23, 25 and 27 of July and 5 of August 1988 in lake La Cruz. Vertical lines indicate Secchi depths.

En las figuras 5.22 y 5.23 se muestran las distribuciones de los tamaños (longitud y anchura, respectivamente) de estos cristales en los diferentes días del fenómeno de precipitación y a distintas profundidades del mixolimnion. En ellas se puede observar como el rango de tamaños oscila entre 0.5-1 y 5.5-6 μm de longitud y 0.1 y 0.8-1.2 μm de anchura. En algunos casos se observaron cristales de 8-8.5 μm de longitud pero eran más bien escasos. Se aprecia un claro predominio de los cristales de mayor tamaño en la superficie durante todos los días del proceso. La clase de tamaños predominante a 0.5 m es la de 3-3.5 μm de longitud, con porcentajes que varían entre el 22 y el 27 % según los días. El día 27 predominaban los cristales de 3.5-4 μm de longitud con un 19.8 %.

A 4.7 m, la clase de tamaños mayoritaria varía de acuerdo con el día, siendo la de 2-2.5 μm los días 21 y 25, con un 30.5 y un 19.8 % respectivamente. En este último día, la clase de tamaño 2.5-3 μm representaba el mismo porcentaje que la anterior. El intervalo de longitud de 3-3.5 μm fue el más abundante los días 22, 23 y 27, con valores del 21.3, 23.2 y 25 %. El 5 de agosto, las aguas superficiales no contenían apenas cristales de calcita.

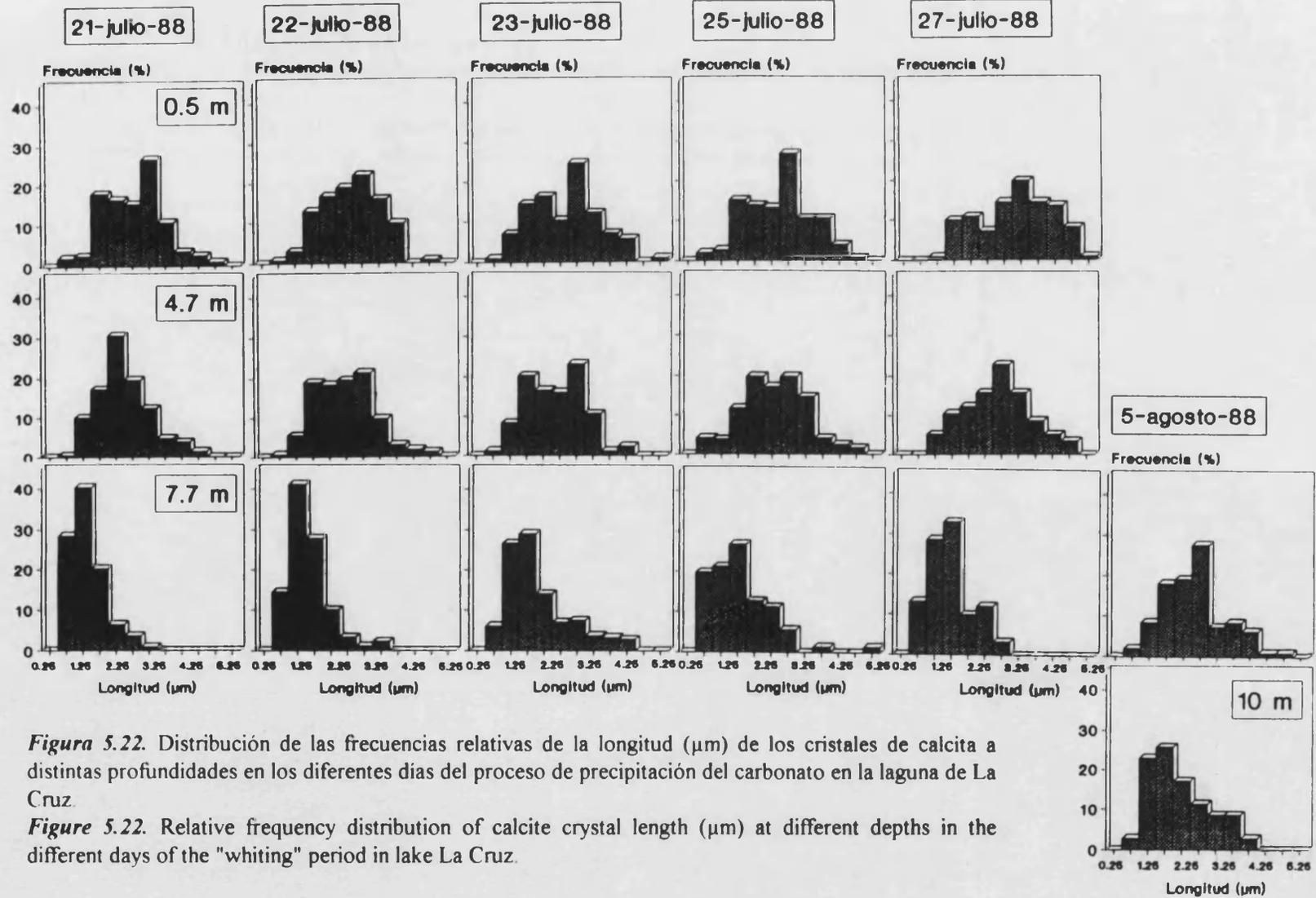


Figura 5.22. Distribución de las frecuencias relativas de la longitud (μm) de los cristales de calcita a distintas profundidades en los diferentes días del proceso de precipitación del carbonato en la laguna de La Cruz.

Figure 5.22. Relative frequency distribution of calcite crystal length (μm) at different depths in the different days of the "whiting" period in lake La Cruz.

El proceso de precipitación del carbonato cálcico en la laguna de La Cruz

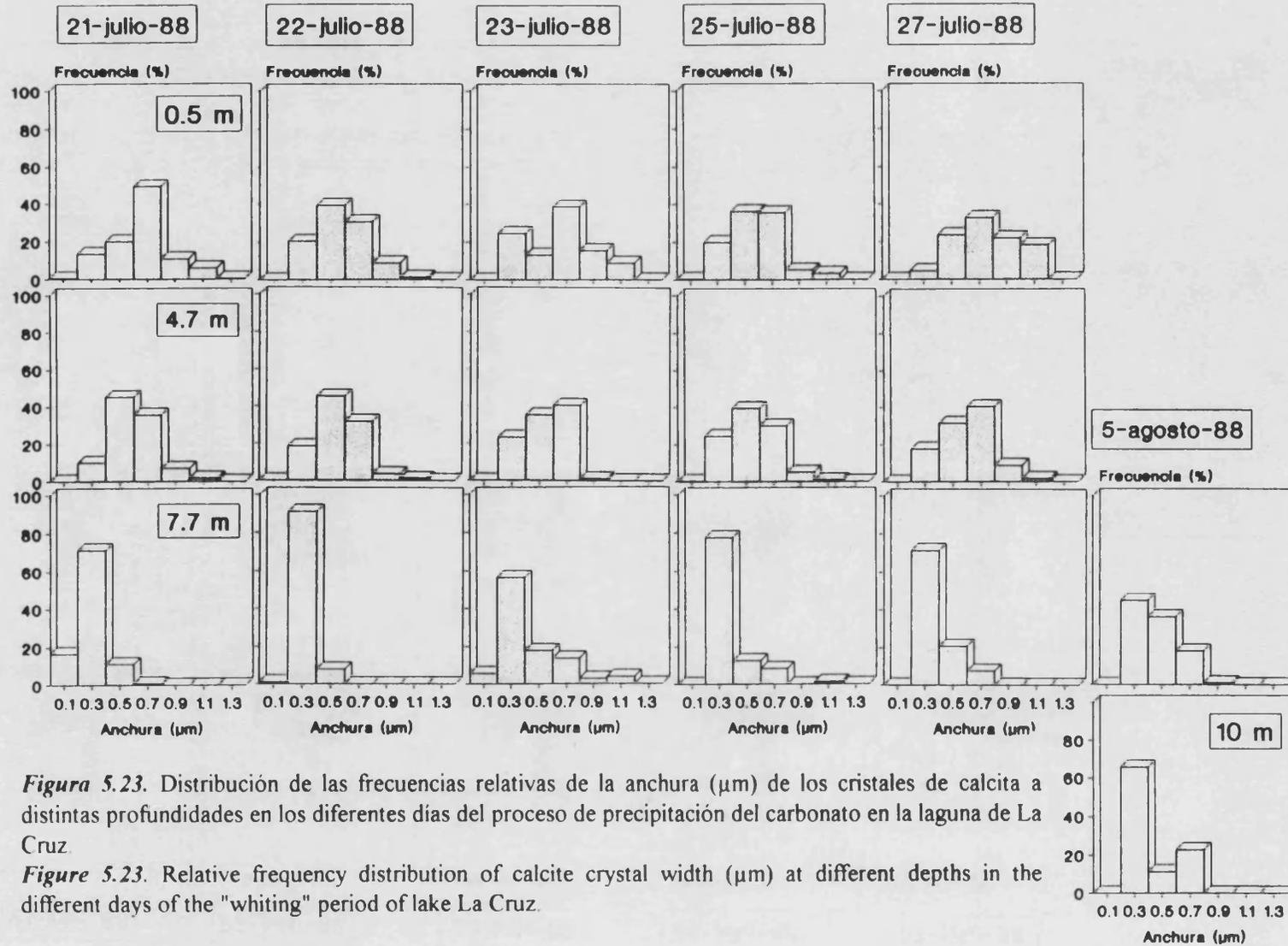


Figura 5.23. Distribución de las frecuencias relativas de la anchura (μm) de los cristales de calcita a distintas profundidades en los diferentes días del proceso de precipitación del carbonato en la laguna de La Cruz.

Figure 5.23. Relative frequency distribution of calcite crystal width (μm) at different depths in the different days of the "whiting" period of lake La Cruz.

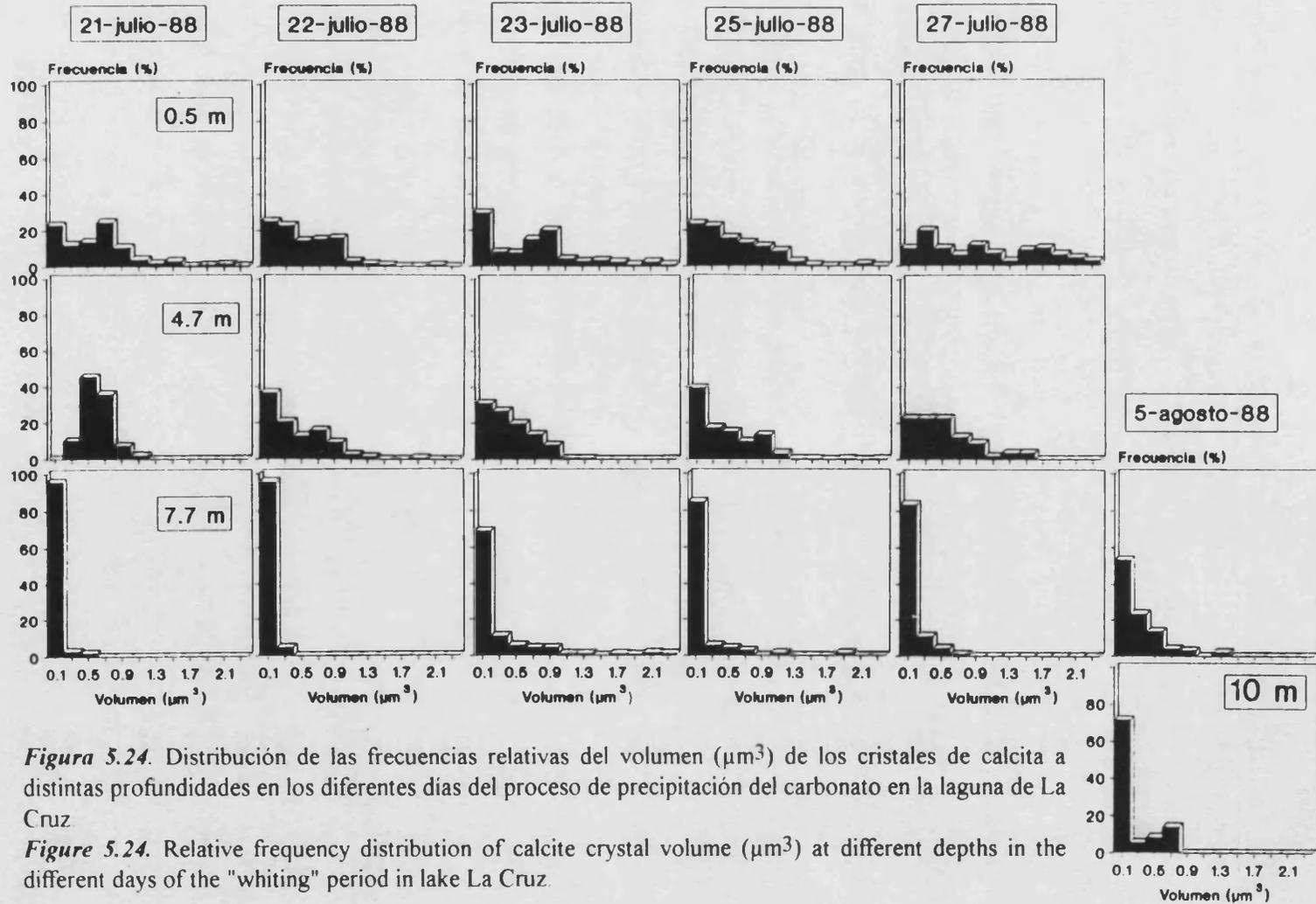


Figura 5.24. Distribución de las frecuencias relativas del volumen (μm^3) de los cristales de calcita a distintas profundidades en los diferentes días del proceso de precipitación del carbonato en la laguna de La Cruz.

Figure 5.24. Relative frequency distribution of calcite crystal volume (μm^3) at different depths in the different days of the "whiting" period in lake La Cruz.

A la profundidad de 7.7 m, los cristales de pequeño tamaño eran los mayoritarios. Los dos primeros días del fenómeno de precipitación, más del 40 % de los cristales medían entre 0.5 y 1 μm de longitud. A esta profundidad, la distribución de tamaños de los días 23, 25 y 27 se desplazó hacia cristales de un mayor tamaño, siendo los de 1.5-2 μm de longitud alrededor de un 30 %. Ya a finales del proceso, la longitud mayoritaria fue la de 2.5-3 μm . Por otra parte se observó que, mientras que la concentración de cristales a 10 m durante los días 21-27 de julio era muy baja, el día 5 de agosto se alcanzaba una densidad de 0.53×10^6 cristales. ml^{-1} y alrededor del 30 % medían entre 1.5 y 2 μm .

Las distribuciones de la anchura (figura 5.23) muestra un patrón similar al de la longitud, predominando los cristales de mayor anchura, de 0.6-0.8 μm , en las aguas superficiales de la laguna. En cambio, a 7.7 m de profundidad, entre el 75 y el 90 % de los cristales se encontraban dentro del intervalo de 0.2-0.4 μm de anchura. La tendencia al aumento de esta dimensión a medida que transcurren los días de la precipitación tumultuosa también se da, pero menos marcadamente que con la longitud.

En la figura 5.24 aparecen representadas las distribuciones de las frecuencias relativas de los volúmenes de los cristales de calcita. El menor volumen determinado está en 0.2 μm^3 y es el mayoritario a 7.7 m de profundidad en todos los días estudiados, estando casi el 100% de los cristales de calcita comprendidos en este intervalo al principio del proceso de precipitación. En la superficie, los volúmenes se distribuyen entre mínimos de 0.2 y máximos de 2.3 μm^3 . A 4.7 m y a comienzos del proceso, los cristales de 0.4-0.6 μm^3 presentaron la frecuencia máxima, con un 45 %. En cambio, a medida que avanzaba el proceso, la mayor frecuencia estaba representada por los cristales de 0-0.2 μm^3 . El día 27 de julio, las frecuencias de los cristales de 0-0.2, 0.2-0.4 y 0.4-0.6 se igualaron en torno al 23 %.

El análisis de la varianza (tabla 5.2) realizado sobre el volumen de los cristales de calcita en las distintas profundidades y en los diferentes días del proceso de precipitación del carbonato muestra que las medias de éstos son significativamente ($\alpha = 0.01$) diferentes tanto entre las distintas profundidades (0.5, 4.7 y 7.7 m) como entre los diferentes días de muestreo (21, 22, 23, 25 y 27 de julio). Además, la interacción de ambos factores, muestra también diferencias significativas en el tamaño de los cristales, con una clara tendencia a ser menores con la profundidad y mayores con el tiempo transcurrido desde el inicio del fenómeno. Por otro lado, se realizó un análisis de la varianza de una vía sobre el volumen de los cristales procedentes sólo entre dos muestras tomadas a 7.7 y 10 m de profundidad el día 5 de agosto. Dicho análisis, mostró que las medias de estas dos muestras no eran significativamente distintas.

Tabla 5.2. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores (profundidad y tiempo) del volumen (μm^3) de los cristales de calcita en las distintas profundidades y en los diferentes días del proceso de precipitación del carbonato. (* significativo, $\alpha = 0.01$).

Table 5.2. Results of two-way (depth and time) variance analysis (ANOVA) of the volume of calcite crystals at different depths and in the different sampling days of the calcium carbonate precipitation process. (* significant, $\alpha = 0.01$).

Fuente de variación	<i>g.l.</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F_S</i>
Subgrupos				
Profundidades	2	44.169	22.084	114.790*
Días	4	9.855	2.464	12.807*
Interacción	8	13.496	1.687	8.769*
Dentro de grupos	840	161.609	0.192	
Total	854	229.130		

5.2.11. El sedimento varvado de la laguna de La Cruz

El sedimento de la laguna de La Cruz en sus 30 cm más superficiales es un sapropel reducido de color negro puro que presenta a intervalos regulares laminaciones blancas muy finas dispuestas alternativamente con zonas negras de mayor espesor (lámina 5.3), siendo la deposición de los cristales de calcita la responsable de la formación de las bandas claras. Las bandas oscuras se originan por la deposición de materia orgánica y sapropel rico probablemente en FeS y también siderita en algunos momentos. Consecuencia de esta disposición alternada es la estructura en varvas de esta zona del sedimento, condicionada por el carácter meromíctico de la laguna y por la precipitación anual del carbonato cálcico (blanqueado estival de las aguas).

Observaciones al M.E.B. de las láminas claras muestran cristales de calcita semejantes a los encontrados en el agua de la laguna (lámina 5.2). Además, se observaron gran cantidad de frústulos de diatomeas, principalmente de los géneros *Cyclotella*, *Achnantes*, *Cocconeis*, *Diploneis*, *Amphora* y *Navicula* (lámina 5.4) y Desmidiáceas (*Cosmarium*) en perfecto estado de conservación, junto con fragmentos que mostraban signos de disolución. Los cristales de calcita del sedimento son alrededor de un 20 % más pequeños que los encontrados en el agua, puesto que las condiciones ligeramente ácidas de las aguas monimolimnéticas, producirían la disolución parcial del carbonato cálcico particulado hasta su estabilización en el sedimento.

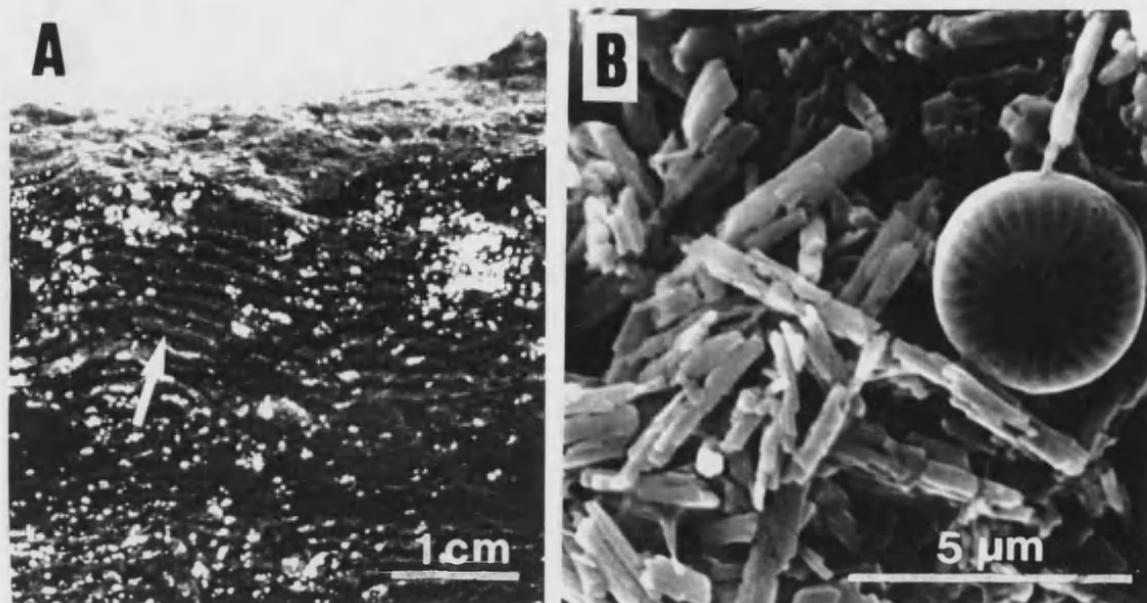
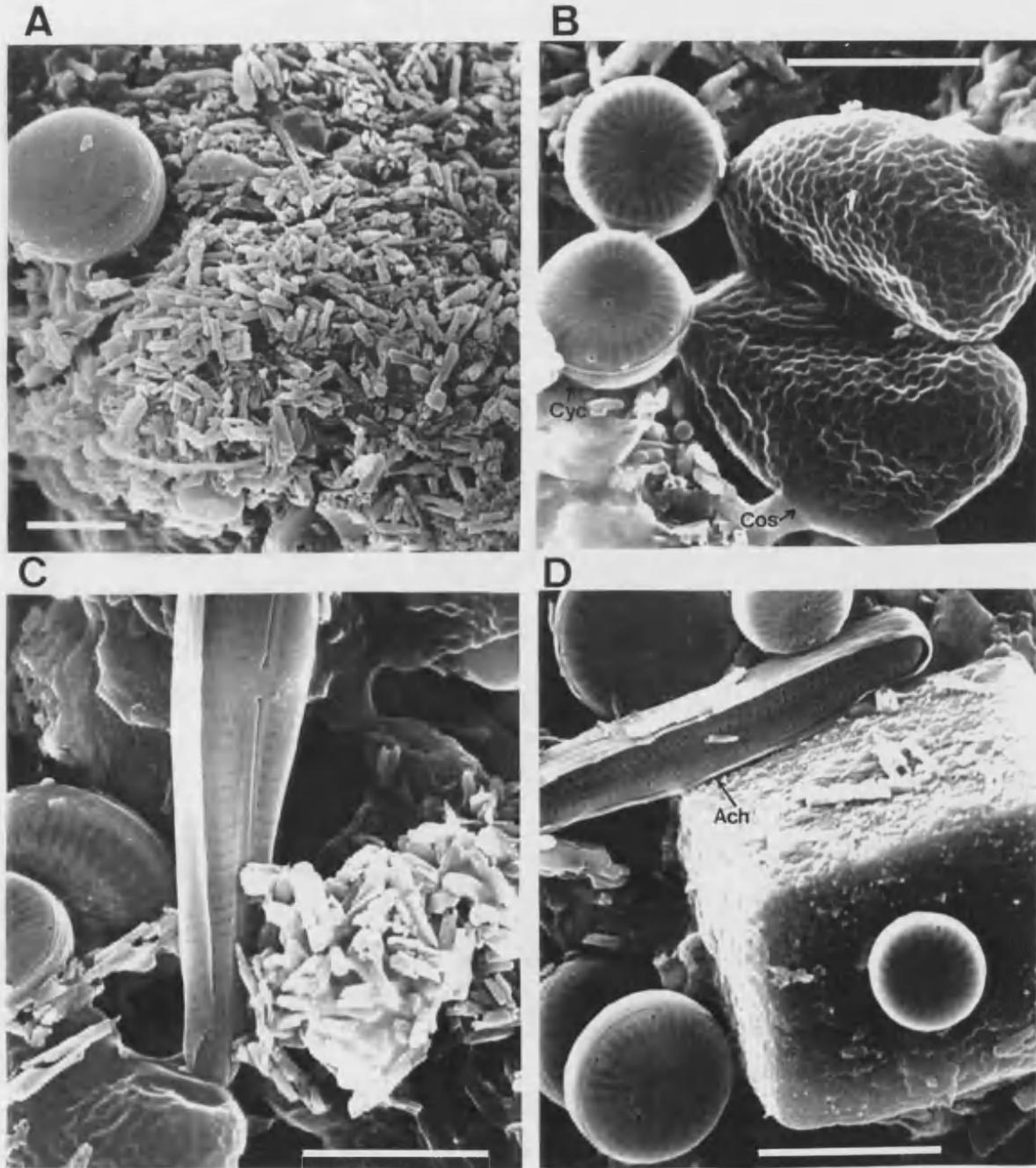


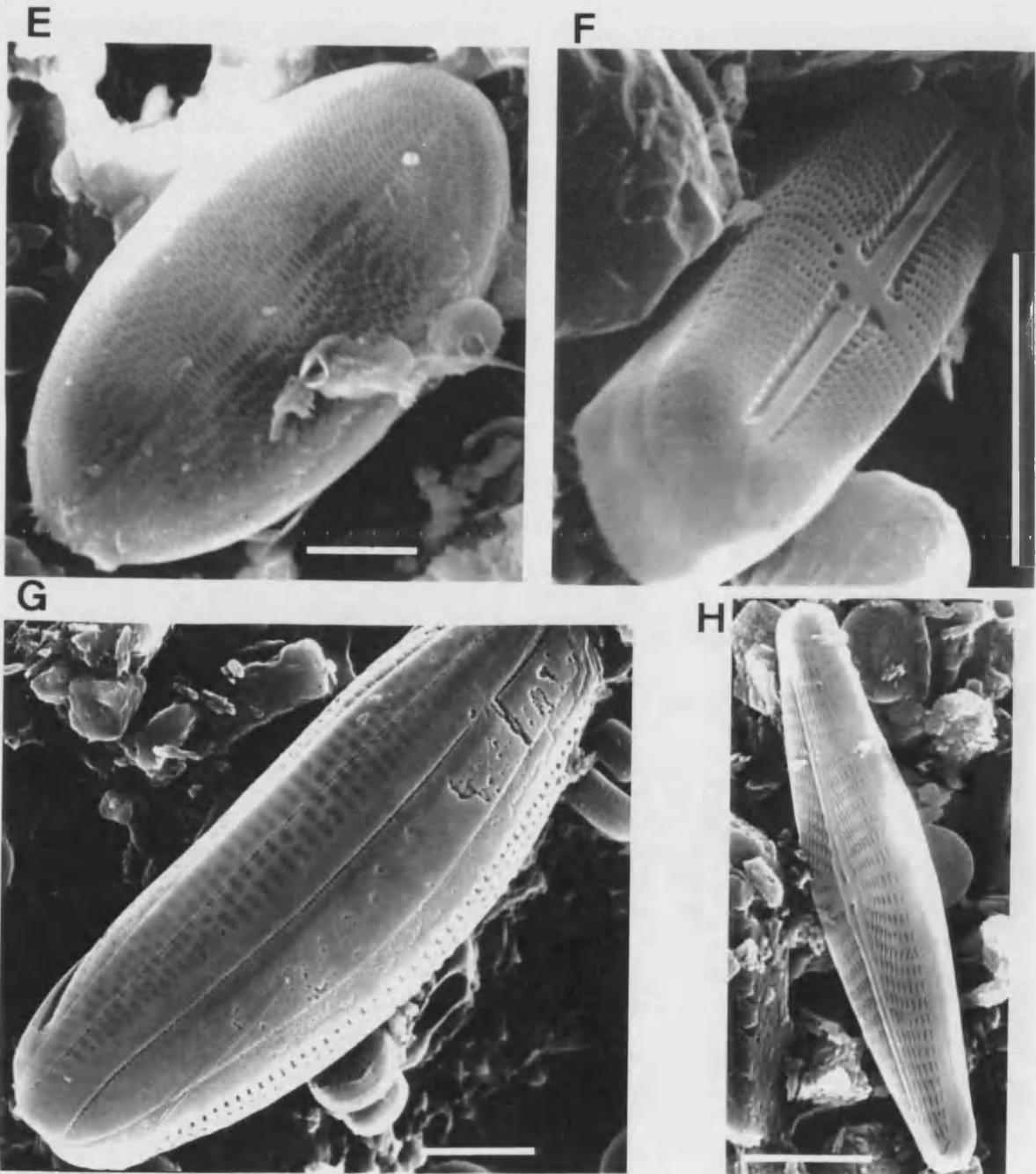
Lámina 5.3. **A:** Sedimento varvado de la laguna de La Cruz. **B:** Cristales de calcita encontrados en las varvas claras del sedimento vistos al MEB.

Plate 5.3. **A:** Varved sediment from Lake La Cruz. **B:** Calcite crystals found in a light varve of the sediment observed with SEM.

Lámina 5.4. (Páginas siguientes) Fotografías al microscopio electrónico de barrido de cristales de calcita (**A**) procedentes del sedimento de la laguna de La Cruz, así como la desmidiácea *Cosmarium* sp. (**B**, *Cos.*) y algunas diatomeas (**B**: *Cyclotella* sp., *Cyc*; **C**: *Navicula* sp.; **D**: *Achnantes* sp., *Ach.*; **E**: *Cocconeis* sp.; **F**: *Diploneis* sp.; **G**: *Amphora* sp.; **H**: *Navicula* sp.) encontradas en el sedimento (Barra: 5 μm).

Plate 5.4. (Next pages) Scanning electron micrographs of calcite crystals (**A**) from the sediment of Lake La Cruz and a desmid organism (*Cosmarium* sp., *Cos.* **B**) and some diatoms (**B**: *Cyclotella* sp., *Cyc*; **C**: *Navicula* sp.; **D**: *Achnantes* sp. *Ach.*; **E**: *Cocconeis* sp.; **F**: *Diploneis* sp.; **G**: *Amphora* sp.; **H**: *Navicula* sp.) found in the sediment (Bar: 5μm).





Continuación lámina 5.4.

5.3. DISCUSIÓN

El fenómeno de precipitación del carbonato cálcico es un proceso comúnmente observado en lagos de aguas duras de todo el mundo (Brunskill, 1969; Suess, 1970; Bathurst, 1971; Schäfer y Stapf, 1972; Otsuki y Wetzel, 1974; Kelts y Hsü, 1978; Scavia, 1979; Rossknecht, 1980; Effler *et al.*, 1981; Koschel *et al.* 1983; Murphy *et al.*, 1983; Yin y Johnson, 1984; Galat y Jacobsen, 1985; Stabel, 1986, Pulvermueller *et al.* 1995, etc.). La tabla 5.3 resume las características de estos procesos en algunos de los lagos en que tienen lugar, así como algunas características de estas masas de agua junto con las de la laguna de La Cruz. Además de los lagos citados en ella, existen muchos otros como p.e., el lago Biel (Santschi, 1975), el *Clark Reservation Green Lake* (Brunskill, 1969), el lago Littefield (Dustin *et al.*, 1986), etc., además de aquellos ecosistemas en los que tienen lugar la precipitación de aragonito, como son el Gran Lago Salado y el mar Muerto (Lippman, 1973). En esta tabla puede observarse como este proceso se origina en lagos de diferente estado trófico (desde los oligotróficos a los eutróficos), de diferente régimen térmico (de los holomícticos a los polimícticos y meromícticos), y diferente tamaño (desde lagunas tan pequeñas como La Cruz a lagos de tamaño considerable, como el lago Constanza, o los grandes lagos de San Lorenzo). Además, cabe resaltar que el proceso de precipitación masiva del carbonato que acontece en la laguna de La Cruz es el de más corta duración descrito en la bibliografía.

5.3.1. Morfología y tamaño de los cristales de carbonato cálcico

En los lagos de aguas duras, la forma cristalina predominante del carbonato cálcico precipitado es la calcita. Éste es un mineral con un gran número de formas diferentes de cristales (más de 100 formas y más de 1000 combinaciones de esas formas). Si a esto se le añade la fuerte dependencia que presenta la morfología de sus cristales de parámetros de crecimiento tales como la temperatura, la tasa de sobresaturación, la concentración de impurezas, etc., por un lado, y la variación de estos parámetros en los ecosistemas acuáticos naturales, por otro, se esperaría encontrar una gran diversidad en la forma de los cristales entre los distintos lagos. Sin embargo, muestras procedentes de diferentes tipos de lagos de aguas duras, a diferentes profundidades y en diferentes estaciones del año (Raidt y Koschel, 1988), muestran sólo una baja diversidad en la forma de los cristales.

Tabla 5.3. Características de algunos de los lagos en que tiene lugar el proceso de precipitación del carbonato cálcico. Los números entre paréntesis indican la profundidad máxima del lago.

Table 5.3. Features of some lakes in which calcium carbonate precipitation occurs. Numbers between brackets indicate maximum depth of the lake.

LAGO	Ca mg.l ⁻¹	Mg mg.l ⁻¹	Mg/Ca	TIPO CRIST.	ALCALIN meq/l	COND mS.cm ⁻¹	pH	REDUC. LUZ	ESTADO TRÓFICO	ESTRATI- FICACIÓN	DURACIÓN PROCESO	REFERENCIA
Fayetteville Green Lake (58.6)	400-560	70	0.3-0.5	calcita	3.7	2.5-3.2	--	76%	oligotróf.	meromict	> mes	Brunskill, 1969
Otisco (20.1)	48.1	9.4	0.33	calcita	2.6	--	8.38	50%	--	--	3 meses	Weidmann <i>et al.</i> , 1985
Powell	--	--	--	calcita	--	--	8.7-8.9	--	--	--	6 meses	Reynolds, 1978
Pyramid (112)	8.5	119	23	aragon	5	8.4	9.32	--	mesotróf.	monomict	8 días	Galat y Jacobsen, 1985
Ontario	40.3	--	--	calcita	1.5	--	--	--	--	--	meses	Strong y Eadic, 1978
Erie	34.9	--	--	calcita	1.5	--	--	--	--	--	meses	Strong y Eadic, 1978
Michigan	37.4	--	--	calcita	1.8	--	8.5	65%	--	--	1 mes	Strong y Eadic, 1978 Vanderploeg <i>et al.</i> , 1987
Black Lake (7)	48	--	--	calcita	3.5	0.47	>8.5	--	eutróf.	monomict	1 mes	Murphy <i>et al.</i> , 1983
Crawford	--	--	--	calcita	--	--	--	--	mesotróf.	meromict	meses	Dickman, 1985
Breiter Lucin (58.5)	--	--	--	calcita	--	--	8.4	--	meso/eutróf.	--	meses	Koschel <i>et al.</i> 1983 Koschel, 1990
Dagow (9)	--	--	--	calcita	--	--	8.2	--	eutróf.	dimíct.	meses	Koschel <i>et al.</i> 1983 Koschel, 1990
Hausee (12)	--	--	--	calcita	--	--	8.3/9.5	--	--	dimíct.	meses	Koschel <i>et al.</i> 1983 Koschel, 1990
Stechlin (68.5)	--	--	--	calcita	--	--	8.3	--	oligotróf.	dimíct.	meses	Koschel <i>et al.</i> 1983
Tollense	--	--	--	calcita	--	--	8.6	--	eutróf.	dimíct.	meses	Koschel <i>et al.</i> 1983
Dollgower See	--	--	--	calcita	--	--	8.2	--	eutróf.	polimict	meses	Koschel <i>et al.</i> 1983
Constanza (252 m)	47	4.9	0.35	calcita	2	0.3	--	--	mesotróf.	--	--	Stabel, 1986 Kleiner, 1988
La Cruz (23.5)	20	60	4	calcita	5	0.5	8.4	80%	mesotróf.	meromict	10 días	Este trabajo

Aunque la masa de agua de un lago no es homogénea, y por ello, se pueden encontrar en ocasiones diferentes formas de cristales coexistiendo en una misma masa de agua y siempre se puede definir una forma predominante para cada muestra.

En la figura 5.25 se representan esquemáticamente algunas de las formas de los cristales de calcita más comunes encontradas en lagos de aguas duras procedentes de la bibliografía, junto con los hallados en la laguna de La Cruz (fig. 25. A y B). La forma más elemental de la calcita (figura 25.C), la romboédrica $\{1\ 0\ 1\ 1\}$, está presente en casi todas las muestras estudiadas por Raidt y Koschel (1988), pero sólo con una baja frecuencia. Las distintas formas son debidas a los diferentes niveles de sobresaturación y tasas de adsorción. Así, cuando los primeros son bajos y las últimas son elevadas, se producen superficies rugosas en las paredes y las esquinas de las formas cristalinas. Este es el caso más común en los lagos eutróficos, tanto en el epilimnion como en el hipolimnion, y en las capas profundas de los lagos oligo-mesotróficos. En cambio, cuando las tasas de sobresaturación son elevadas, es frecuente encontrar un crecimiento dendrítico de los cristales. Los cristales de calcita encontrados en el lago Zürich (Kelt y Hsü, 1978) durante los procesos de precipitación del carbonato cálcico, presentaban una morfología con caras rómbicas y poliédricas.

En la laguna de La Cruz, sin embargo, se ha detectado una única morfología en los cristales de calcita con bajo contenido en magnesio en toda la columna de agua: la acicular. Dicha morfología es explicada por Folk (1974) debido al efecto de "envenenamiento" del magnesio sobre el crecimiento de los bordes de la matriz de los cristales de carbonato cálcico, limitando el diámetro de éstos a pocas micras (anchuras del cristal) y permitiendo el crecimiento únicamente en la dirección del eje *c* (alargamiento).

La dispersión de la luz, el principal mecanismo de atenuación de la luz que producen las partículas en suspensión como es el caso de la calcita y el aragonito (Kirk, 1985), y la tasa de sedimentación de la calcita, la cual afecta a la tasa de eliminación del fósforo coprecipitado, dependen fuertemente del tamaño de las partículas. Así pues, para poder hacer una evaluación de los efectos ecológicos que supone dicha precipitación, es interesante conocer el espectro de tamaños de los cristales. El tamaño de los cristales de calcita precipitados en la laguna de La Cruz, varía con la profundidad (véanse figuras 5.22, 5.23 y 5.24), donde las tasas de sobresaturación son diferentes (véase figura 5.14). Además, estas diferencias son significativas estadísticamente también para el tamaño de los cristales en los diferentes días de duración del proceso de precipitación (véase tabla 5.2). Al igual que en este trabajo, donde se han encontrado diferencias para cada profundidad, Kelts y Hsü (1978) encontraron también diferencias en el tamaño de los cristales de calcita del lago Zürich, pero en aquella ocasión, estacionales. Estos

autores encontraron que al principio de la precipitación (abril), los cristales presentaban un mayor tamaño, variando entre 5 y 15 μm (aunque en algunas ocasiones se encontraron cristales de hasta 40 μm). Sin embargo, en verano, cuando las tasas de sobresaturación habían aumentado, los cristales mostraban una media de 1-4 μm . Por tanto vemos que la tasa de sobresaturación juega un papel muy importante en el tamaño alcanzado por los cristales de calcita.

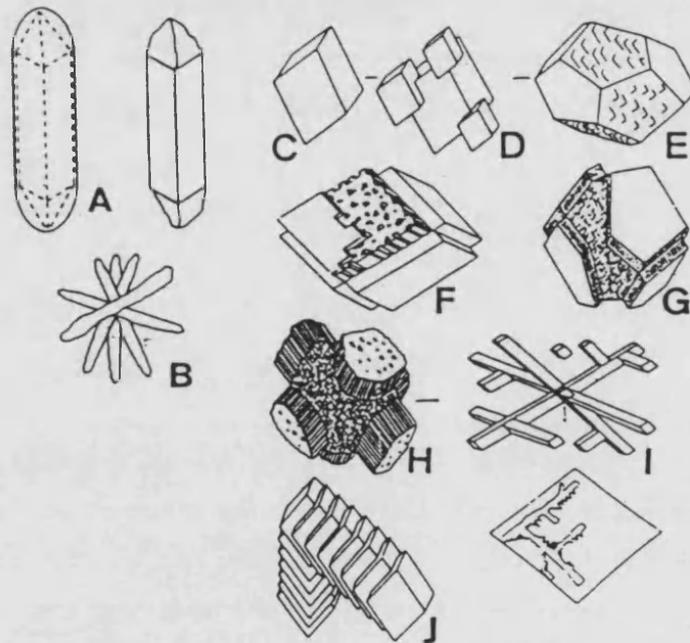


Figura 5.25. Representación esquemática de las formas de los cristales de calcita procedentes de lagos de aguas duras. **A y B:** Cristales aciculares de calcita con bajo contenido en magnesio procedentes de la laguna de la Cruz. **C-J:** Diferentes morfologías de cristales procedentes del *Mecklenburg Lake District* descritos por Raidt y Koschel (1988), con las denominaciones inglesas abajo indicadas.

Figure 5.25. Schematic diagrams of calcite crystals forms in hardwater lakes. **A and B:** Needle-shaped low Mg-calcite crystals from lake La Cruz. **C-J:** Different morphologies of crystals from Mecklenburg Lake District (Raidt y Koschel, 1988): **C:** Basic rhombohedron; **D:** Combinations of rhombohedrons; **E:** Basic plus steep rhombohedron; **F:** Form with "negative" edges and enhanced columnar growth; **G and H:** Combination of forms with columnar growth; **I and J:** Dendritic crystals.

El espectro de tamaños de los cristales de carbonato cálcico en los diferentes lagos varía considerablemente. De este modo, Brunskill (1969) encontró en el *Fayetteville Green Lake* partículas de 6 μm de diámetro medio (medidas con microscopio), Vanderploeg y colaboradores (1987) obtuvieron diámetros modales de 7 μm en el lago Michigan mediante el empleo del Coulter, Koschel y colaboradores (1983) encontraron cristales que variaban entre 0.6 y 5 μm . En

este mismo lago, los cristales de calcita eran individuales o agregados de 1 a 70 μm (Strong y Eadie, 1978). Por otro lado, Weidemann y colaboradores (1985) encontraron igual número de partículas entre las clases de tamaño 4-8, 8-16 y >16 μm en el lago Otisco. En este lago, los cristales tenían un curioso patrón de disposición dendrítico. En las trampas de sedimentación del lago Constanza se midieron cristales poliédricos de 20-40 μm de diámetro (Sturm *et al.*, 1982). Sin embargo, en ninguno de estos casos se hace referencia a diferencias de tamaño en función de las tasas de sobresaturación.

La solubilidad de un cristal iónico en disolución acuosa, puede variar con los cambios de temperatura, presión y concentración de distintas sustancias orgánicas e inorgánicas (Raidt y Koschel, 1988). En el sistema $\text{CaCO}_3\text{-H}_2\text{O-CO}_2$, la solubilidad del carbonato cálcico viene determinada por la concentración de CO_2 (Kelts y Hsü, 1978). En la figura 5.26 se muestra una representación esquemática de este comportamiento (curva A). Partiendo de una solución no saturada y disminuyendo la concentración de CO_2 , por ejemplo por fotosíntesis, el límite de solubilidad del CaCO_3 se alcanza en el punto 1. Si no existe un núcleo de calcita, la cristalización comienza únicamente en el punto crítico de saturación ΔC (curva B), puesto que la formación de la interfase de la nueva calcita necesita una energía de activación. Esta sobresaturación crítica puede alcanzar valores de cientos por cien en los sistemas $\text{CaCO}_3\text{-H}_2\text{O-CO}_2$ de aguas duras (Schröder, 1982; Koschel *et al.*, 1983, 1987; Stabel, 1986) contrariamente a la mayoría de los sistemas acuosos, donde la sobresaturación crítica es de tan sólo el 1-2 %. Después de la nucleación, se necesita únicamente una sobresaturación baja ($\Delta C'$) para el crecimiento posterior del núcleo. Partiendo del punto de nucleación 2, se pueden dar dos vías de cristalización diferentes: dependiendo de si los cristales crecen suficientemente rápidos para rebajar la sobresaturación o no, el sistema evoluciona hacia el punto 3 y 4 o el 5 respectivamente. En el primer caso, se produce un crecimiento de los núcleos formados primariamente sin posterior nucleación. En el segundo caso, se forman permanentemente nuevos núcleos de calcita. Ambos procesos de nucleación y crecimiento están fuertemente influenciados por las sustancias particuladas y disueltas que están siempre presentes en las aguas naturales (Suess, 1970; Kelts y Hsü, 1978; House, 1981).

En la laguna de La Cruz se observó como los cristales más pequeños (0.1-0.3 μm^3) se encontraban en las zonas donde había una mayor sobresaturación ($\text{PAI}/K_1 > 10$; véase tabla 5.4), concretamente donde se dieron los máximos de oxígeno, los cuales indican una actividad fotosintética y por tanto una incorporación del CO_2 del agua por los organismos fitoplanctónicos. Esta observación concuerda con el modelo propuesto por Folk (1974), en el cual se dice que la cristalización rápida favorece la formación de cristales micríticos (2-4 μm o

incluso menores) y se produce cuando la sobresaturación es elevada. Esta misma respuesta fue observada por Kelts y Hsü (1978) en el lago Zürich. A media que disminuye la sobresaturación para la calcita, la media del volumen de los cristales aumenta (tabla 5.4), tanto por este motivo como por la presencia de cristales de mayor tamaño procedentes de capas superiores que sedimentarían hacia capas más profundas.

Los cristales de calcita pueden experimentar un proceso de envejecimiento después de finalizar la cristalización primaria del carbonato cálcico: los cristales pequeños y estructuralmente imperfectos disminuyen de tamaño y los más grandes y más perfectos crecen. Este proceso tiene lugar ya sin sobresaturación y es facilitado por fluctuaciones periódicas entre estados de sub y sobresaturación, como puede ser las producidas por los cambios día-noche de la actividad fotosintética y de la temperatura. Del mismo modo, la disolución de los cristales de calcita en las regiones de alto contenido en CO_2 (o en agua de mayor acidez) comienza primero con los más pequeños y los más imperfectos.

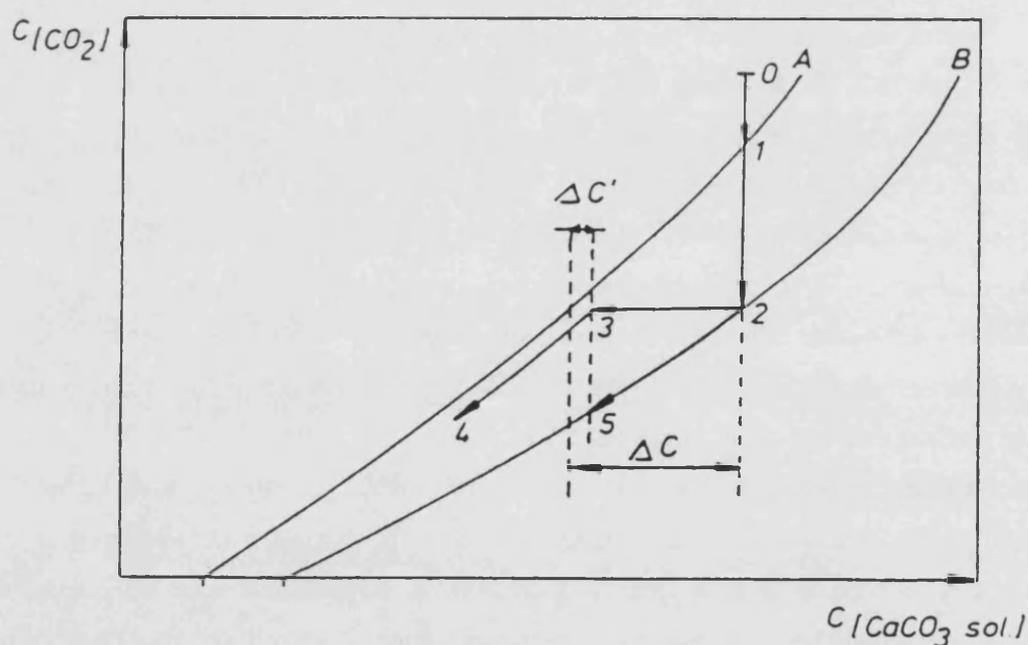


Figura 5.26. Representación esquemática de las relaciones entre la solubilidad y la nucleación del carbonato cálcico en función de la concentración de CO_2 y de carbonato cálcico en forma soluble según Raidt y Koschel (1988). A: Curva de solubilidad, B: Curva de nucleación, ΔC : Sobresaturación crítica necesaria para la nucleación, $\Delta C'$: Sobresaturación necesaria para el crecimiento.

Figure 5.26. Schematic diagram of relationship between solubility and nucleation of CaCO_3 as a function of CO_2 and soluble calcium carbonate concentrations according to Raidt and Koschel (1988). A: Solubility curve, B: Nucleation curve, ΔC : Critical supersaturation necessary for nucleation, $\Delta C'$: Supersaturation necessary for growth.

Tabla 5.4. Índice de saturación para la calcita (PAI/Kt), volumen de los cristales de calcita que aparece con más frecuencia, volumen medio de los cristales en las distintas profundidades y coeficiente de extinción de la luz entre dichas profundidades durante los días del fenómeno de precipitación del carbonato cálcico en la laguna de La Cruz.

Table 5.4. Calcite saturation index (PAI/Kt), most frequent crystal volume and mean volume for each depth and date, and light extinction coefficients between the indicated depths during the whitening

Día de muestreo	Profundidad (m)	PAI/Kt	Cristales Calcita			Coeficiente Extinción de la luz (m^{-1})
			Volumen (μm^3)	Frecuencia (%)	Vol. medio (μm^3)	
<u>21-julio</u>	0.5	8.88	0.6-0.8	30	0.86	1.85
			0-0.2	20		
	4.7	7.95	0.4-0.6	48	0.42	0.93
	7.7	10.54	0-0.2	95	0.05	0.55
<u>22-julio</u>	0.5	8.2	0-0.2	25	0.54	1.91
			0.2-0.4	23		
	4.7	7.93	0-0.2	37	0.32	0.72
	7.7	10.56	0.2-0.4	21	0.05	0.61
		0-0.2	96			
<u>23-julio</u>	0.5	9.42	0-0.2	29	0.82	1.73
			0.8-1	21		
	4.7	7.71	0-0.2	31	0.36	0.68
	7.7	9.81	0.2-0.4	26	0.54	0.65
		0-0.2	69			
<u>27-julio</u>	0.5	8.18	0.2-0.4	19	1.01	1.34
			0.8-1	11		
	4.7	7.91	0-0.2	23	0.54	0.50
			0.2-0.4	23		
			0.4-0.6	23		
7.7	9.57	0-0.2	84	0.11	0.63	
<u>5-agosto</u>	7.7	7.39	0-0.2	53	0.27	0.37
			0.2-0.4	23		
	10	6.85	0-0.2	71	0.22	0.51
			0.6-0.8	14		

5.3.2. Efectos de la precipitación de la calcita sobre las propiedades ópticas del agua de la laguna

La reducción de la profundidad de visión del disco de Secchi durante el periodo de precipitación del carbonato cálcico es muy drástica en la laguna de La Cruz (alrededor del 80%, véase

apartado 5.2.1). Esta disminución es debida al efecto de reflexión y dispersión de la luz que provocan los cristales de calcita (Ladewski y Stoermer, 1973; Kirk, 1985). Reducciones similares se han encontrado en otros casos, por ejemplo en el *Fayetteville Green Lake* (Brunskill, 1969) donde la reducción de la profundidad de visión del disco de Secchi fue muy similar a la encontrada en la laguna de La Cruz (de un 76%, pasando de 17 m antes de proceso de precipitación a 4 m durante el mismo). En otros lagos, en cambio, dicha reducción es mucho menos espectacular. Así por ejemplo, en el lago Otisco de los Estados Unidos (Weidemann *et al.*, 1985), la disminución del disco de Secchi fue tan sólo del 50 % (tabla 5.3). Del mismo modo, estos autores determinaron un coeficiente de extinción de la luz de 0.45-0.5 m⁻¹ cuando todavía no había tenido lugar el fenómeno, el cual aumentó posteriormente a 0.7 m⁻¹ en el momento de máxima precipitación del carbonato en este lago, en el cual, la forma cristalina encontrada fue calcita de disposición dendrítica tridimensional. Por otro lado, en el lago Pyramid de los Estados Unidos, Galat y Jacobsen (1985) observaron como la profundidad de la zona eufótica pasaba de 10.4 m en julio, el mes previo a la precipitación masiva, a 7 m en agosto, aumentando a 9.8 m en septiembre, cuando ya había finalizado el proceso. De esta forma, el volumen de la zona trofógena del mes de agosto quedó reducido al 32 % del que existía en el mes previo. En la laguna de La Cruz, la zona trofógena llegaba alrededor de los 10 m de profundidad en el mes previo al fenómeno de precipitación de la calcita, en cambio, durante dicho proceso se localizó a tan solo 5 m, estimándose una reducción del volumen de agua de dicha zona del 55 %.

Uno de los lugares en que el fenómeno de precipitación del carbonato se ha estudiado más, es en el lago Michigan. Vanderploeg *et al.* (1987) observaron en este lago como la profundidad de visión del disco de Secchi era afectada en gran medida por la calcita precipitada, viendo como disminuía en un 65 %, pasando de 12 m antes de la precipitación a valores de alrededor de 5 m durante ella. Valores similares fueron aportados por Scavia y colaboradores (1986) en un seguimiento de 10 años en este mismo lago. Por el contrario, estos autores encontraron un aumento del coeficiente de extinción de 0.17-0.2 m⁻¹ durante julio de 1984 a tan solo 0.23 m⁻¹ durante la precipitación de agosto del mismo año. Así mismo, Ladewski y Stoermer (1973) detectaron únicamente un aumento del 10% durante los procesos de precipitación de 1971 y 1972. Vanderploeg *et al.* (1987) comprobaron en su estudio que el tamaño de las partículas que producía una máxima dispersión de la luz era el de 1 µm de diámetro. En el lago Michigan, la mayor frecuencia de tamaños según estos autores se encontraba alrededor de las 7 µm, explicando por ello el escaso aumento del coeficiente de extinción en este lago. En la laguna de La Cruz, los coeficientes de extinción experimentan un

gran aumento, especialmente en las capas de aguas superficiales (1.91 m^{-1} en el momento álgido del proceso). Además, el valor de dichos coeficientes de extinción está correlacionado negativamente con el volumen medio de los cristales de calcita (véase tabla 5.4), especialmente en el primer metro de profundidad, de manera que cuando los cristales poseían un volumen medio mayor, el coeficiente de extinción era menor. Todo esto corrobora la relación del tamaño de los cristales con la reducción del espesor de la zona fótica.

5.3.3. Factores que influyen en la precipitación de la calcita en la laguna de La Cruz

Kelts y Hsü (1978) y Koschel y colaboradores (1983) proponen varios mecanismos controladores de la saturación del carbonato cálcico, de su precipitación y de la deposición del carbonato particulado en ecosistemas acuáticos. Este conjunto de factores se encuentra esquematizado en las figuras 5.1 (en el apartado Introducción) y 5.27. Los mecanismos que actúan sobre la precipitación se agrupan bajo dos ramas principales determinadas por factores biogénicos y fisico-químicos. A continuación analizamos la importancia de estos factores sobre el proceso de precipitación del carbonato cálcico en la laguna de La Cruz.

FACTORES BIOGÉNICOS

La asimilación del CO_2 durante la fotosíntesis de macrófitos, perifiton y sobre todo fitoplancton, haría disminuir el dióxido de carbono libre en la zona fótica de los lagos, causando de este modo sobresaturación del carbonato cálcico e induciendo la precipitación del mismo. Frecuentemente los macrófitos causan sedimentación del carbonato (Müller, 1971; Hutchinson, 1975; Brammer, 1978; Rossknecht, 1980). Sin embargo, en la laguna de La Cruz los macrófitos son muy poco abundantes y sólo ocupan zonas muy reducidas en el litoral con individuos dispersos, por tanto no son los responsables de dicha precipitación. La precipitación del carbonato supuestamente debida a la acción del perifiton está localizada en estromatolitos (Logan *et al.* 1964). Dicha precipitación se observa bien por el recubrimiento de tobas que presentan las rocas y troncos sumergidos, pero no se generaliza ni se extiende al agua que los baña.

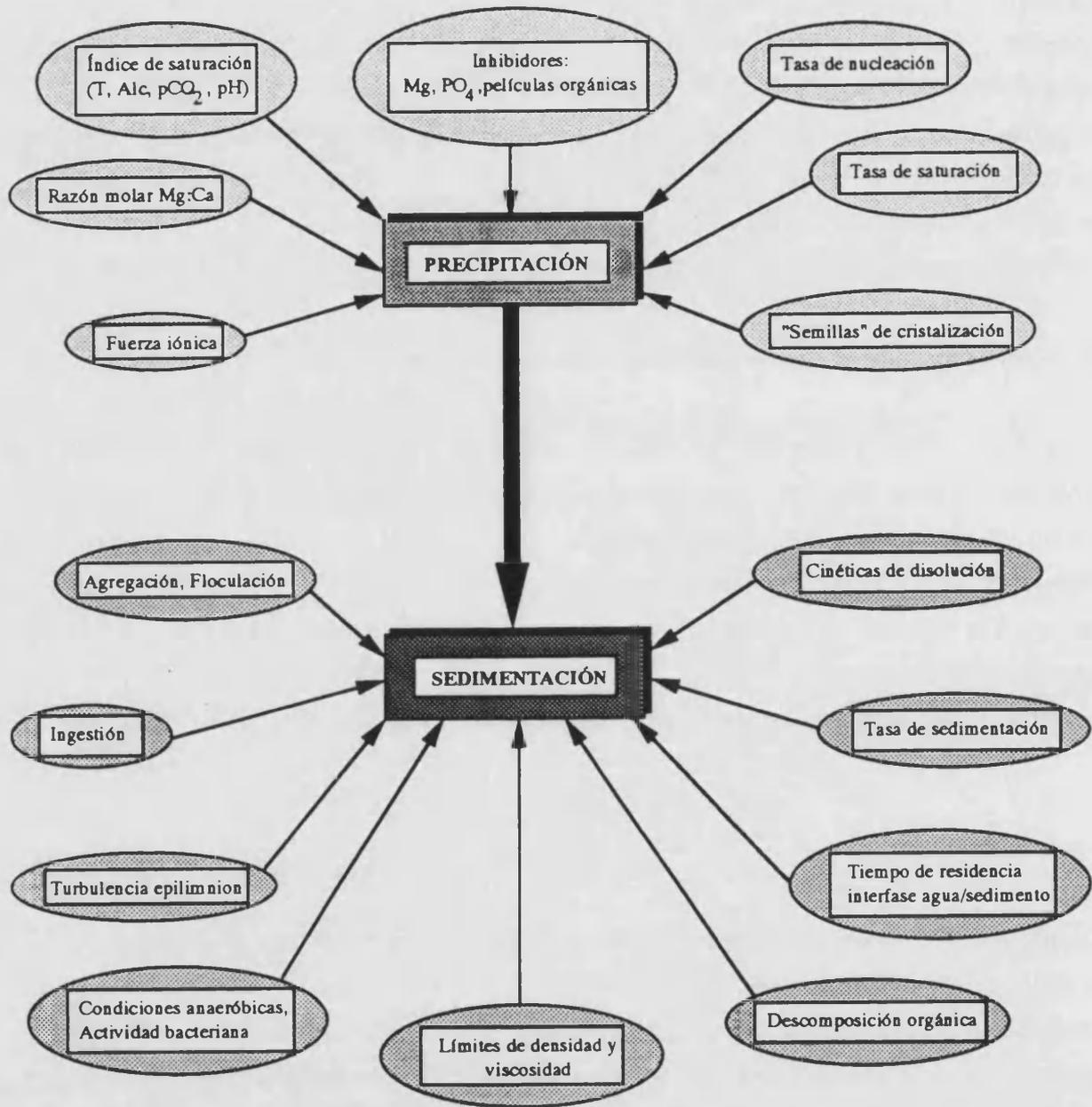


Figura 5.27. Resumen de los factores que influyen en la precipitación y deposición del carbonato cálcico en las masas de agua

Figure 5.27. Summary of factors influencing the precipitation and further deposition of calcium carbonate in water bodies.

La fotosíntesis fitoplanctónica es la causa más frecuentemente citada del "blanqueado" de los lagos (Otsuki y Wetzel, 1974; Koschel *et al.*, 1983). Murphy y colaboradores (1983) relacionaron el florecimiento estacional de la cianobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* con el comienzo de la precipitación masiva del carbonato cálcico en el *Black Lake*. Sin embargo, Galat

y Jacobsen (1985) no atribuyen la precipitación del aragonito en el lago Pyramid a la actividad fotosintética por la floración del alga *Nodularia spumigena*, puesto que los máximos de producción no coinciden con los blanqueados del agua de este lago. Por otro lado, estos autores consideran probable la actuación de otra alga, *Aphanotece clathrata*, como un centro de nucleación en la formación de los cristales de aragonito. Las células de *A. clathrata* son suficientemente pequeñas (0.8-1.2 μm de diámetro, 3-6 μm de longitud) para servir de "semillas" de cristalización (Nielsen, 1964). Además, la matriz mucilaginosa que rodea las células de este alga produciría una microzona donde se podrían dar aumentos localizados de pH, facilitando así la precipitación del carbonato (Murphy *et al*, 1983). En este lago se han observado agujas de aragonito adheridas a pequeñas colonias de *A. clathrata*.

Existen estudios que demuestran la influencia de especies concretas de fitoplancton en las tasas máximas de sedimentación del calcio. Stabel (1986), observó como en el lago Constanza, el primer período de precipitación de la calcita parece estar inducido por el alga *Fragilaria crotonensis* o por *Stephanodiscus hantzschii*. Sin embargo también se produce un segundo período de precipitación que no está relacionado con ningún máximo de biomasa algal y el tercer período de precipitación de este mismo período anual lo relaciona con las especies fitoplanctónicas *Mougeotia thylespora* y *S. hantzschii*. En la precipitación de 1981 y 1982 las mismas especies de algas están implicadas en el proceso (*Chlorella* sp., *S. hantzschii*, *Asterionella formosa*, *M. thylespora*, *F. crotonensis* y *P. morum*). También observa como otras especies no interfieren nunca en el equilibrio del calcio es sus hábitats (son los flagelados *Rhodomonas lens*, *Rhodomonas minuta* y *Cryptomonas ovata* así como *Ceratium hirundella* y *Dinobryon divergens* entre otras).

En la laguna de La Cruz, las especies fitoplanctónicas predominantes en el epilimnion de la laguna durante el proceso de precipitación del CaCO_3 fueron *Crucigenia rectangularis*, *Monoraphidium minutum* y *Rhodomonas lacustris* las cuales representan el 64, 12 y 7 % respectivamente del total de la población algal (Dasí, 1990; Dasí y Miracle, 1991). *C. rectangularis* es un alga que forma cenobios agrupados de gran tamaño por lo que resulta difícil creer que éstos puedan actuar de centros de nucleación. Con respecto a las dos últimas, aunque su tamaño es menor (1.6 x 6-7 μm y 5 x 10 μm respectivamente), éste es todavía demasiado grande para actuar de "semillas" de precipitación (Nielsen, 1964). Sin embargo, también estaba presente la minúscula cianobacteria *Synechococcus*, la cual forma grandes poblaciones a profundidades metalimnéticas, pero que no fue evaluada por estas autoras. Las células de esta especie de cianobacteria, que alcanzan aproximadamente una micra de diámetro, podrían ser importantes en la nucleación de los cristales de calcita. En la laguna de La Cruz puede que la

producción fotosintética no sea la causante exclusiva de la precipitación masiva del carbonato, puesto que las aguas de la laguna estudiada están sobresaturadas todo el año, independientemente de la estación del año, pero sí jugar un papel fundamental en la aparición de tal fenómeno.

Finalmente comentar que unos autores han introducido el término "precipitación organísmica" del carbonato cálcico, la cual está causada por varias especies de los fitoflagelados verdes del género *Phacotus* (Krienitz *et al.*, 1993; Hepperle y Krienitz, 1996). Estas clamidomonas incorporan el CaCO_3 en concentraciones apreciables en sus lóricas de dos valvas (Pocratsky, 1982; Giering *et al.*, 1990). Krienitz y colaboradores diferencian este tipo de precipitación del carbonato de la precipitación autogénica o biogénica causada por las algas de manera indirecta al tomar el CO_2 presente en las aguas para su fotosíntesis, desplazando, de este modo, el equilibrio e induciendo la precipitación del CaCO_3 . En la laguna de La Cruz no se ha detectado este tipo de algas y los únicos organismos con caparazón calcáreo son los désmidos pero éstos no están en densidades importantes en la laguna de La Cruz (Dasí y Miracle, 1991).

FACTORES FÍSICO-QUÍMICOS

a) Temperatura, índice de saturación para la calcita

La temperatura es indudablemente un importante factor físico regulador de la precipitación del carbonato cálcico, puesto que la solubilidad de la calcita es dependiente de la temperatura (un aumento de temperatura provoca una disminución de su solubilidad). Además, la temperatura tiene otro efecto indirecto, aunque no por ello menos importante, puesto que la temperatura disminuye la solubilidad del CO_2 . El índice de saturación para la calcita está siempre por encima de 1 en la laguna de La Cruz, alcanzando incluso valores muy elevados (véase figura 5.11); sin embargo, la precipitación tumultuosa de la calcita se produce en esta laguna sólo en momentos muy determinados, los cuales coinciden con los momentos en los que el ambiente y el agua presentan las temperaturas más elevadas del ciclo anual (véase figura 5.5). Podemos decir, por tanto, que la temperatura es la causante directa del inicio de precipitación de la calcita en la laguna de La Cruz, con la actividad fotosintética jugando un papel sinérgico puesto que también se detecta un importante máximo de oxígeno, acompañado de un máximo de pH (véase figura 5.14). Al igual, en otros lagos, como es el caso del *Fayetteville Green Lake*, Brunskill (1966) describió como el aumento de temperatura produce un

aumento de la proporción PAI/K_t , tanto porque aumentaba la actividad del carbonato como porque disminuía la K_t . De este mismo modo, en el lago Michigan, Vanderploeg y colaboradores (1985) observaron precipitación de calcita en respuesta a un descenso de la solubilidad del carbonato cálcico, causado por un aumento de la temperatura del agua y por aumento de la actividad del CO_3^{2-} resultante de la incorporación del CO_2 (y aumento del pH) por el fitoplancton. Los "blanqueados" en este lago eran particularmente intensos en septiembre, cuando las temperaturas epilimnéticas excedían los 20 °C y los valores de pH eran superiores a 8.4.

Las condiciones de sobresaturación varían considerablemente entre los diferentes lagos donde tienen lugar fenómenos de blanqueado. Así por ejemplo, Stumm y Stumm-Zollinger (1968) encontraron que las aguas epilimnéticas del lago Zürich están por debajo de la saturación para la calcita durante el invierno y pasaban a estar sobresaturadas en el verano. Asimismo, en el lago Constanza, los valores de PAI/K_t eran de alrededor de 0.94-1.03 en el período de mezcla invernal y aumentaban hasta 31 con el desarrollo de la estratificación térmica (Stabel, 1986). A diferencia de los dos casos anteriores, Brunskill (1969) vio que las aguas del Fayetteville Green Lake de Nueva York estaban, como en el caso de la laguna de La Cruz, sobresaturadas para la calcita permanentemente y esta condición de sobresaturación aumentaba por un factor de 3-4 desde la primavera hasta finales del verano.

Del mismo modo, las aguas del lago Pyramid (Galat y Jacobsen, 1985) estaban sobresaturadas para el aragonito, con valores del índice de saturación superiores a 13.2 al comienzo del proceso de precipitación.

Tras analizar los diversos factores que influyen sobre la precipitación del carbonato en los lagos, se puede sintetizar la secuencia temporal de los sucesos que tuvieron lugar en las aguas superficiales de la laguna de La Cruz durante 1988, de la siguiente forma: durante el invierno, en pleno período de mezcla de la columna de agua, las temperaturas son bajas (alrededor de 5 °C) y no se observa actividad fotosintética significativa (no existe ningún máximo de O_2), manteniéndose esta situación hasta abril (figura 5.13). A partir de entonces, la población algal comienza a desarrollarse con el aumento de las temperaturas ambientales y por tanto del agua, la intensidad luminosa y las horas de luz. El calentamiento de la masa de agua comienza a ser importante formándose la termoclina, la cual se sitúa entre los 6 y 7 m en junio y entre los 7 y 8 m en julio. Se crea un máximo de O_2 a 5 m coincidente con un mínimo de PCO_2 a esta misma profundidad. Probablemente entonces existe ya una precipitación incipiente y muy poco generalizada. El índice de saturación (PAI/K_t) aumenta hasta 10.3, sin darse todavía precipitación masiva del carbonato. A medida que avanza el verano, la producción fotosintética

aumenta como se ve reflejado en el máximo de O_2 a 7 m, coincidiendo de nuevo con el mínimo de la presión de CO_2 y el índice de saturación continua aumentando (figura 5.13). Las elevadas temperaturas registradas a finales del mes de julio serían el desencadenante de la repentina aparición de los cristales de calcita en la columna de agua a finales del mes de julio, con más del 80 % del total de los mismos por encima de la termoclina y la producción fitoplanctónica ejerciendo un papel sinérgico en este proceso, además del posible efecto de los *Synechococcus*. A principios de agosto, ya no se detectan grandes cantidades de cristales de calcita en las aguas epi y metalimnéticas (véase figura 5.21), sino que los formados días antes se van sedimentando hacia en fondo de la laguna, disolviéndose parte de ellos en el camino, especialmente en las aguas profundas y ricas en CO_2 a partir de la interfase óxico-anóxica, causando el aumento de la concentración de calcio en aguas de las capas anóxicas (véanse figuras 5.17 y 5.18). Con la llegada del otoño, el enfriamiento de la columna de agua empieza, y con él la mezcla vertical, quedando todo el mixolimnion casi isoterma y con índices de saturación con los valores más bajos medidos (menores de 5) y uniformes para toda la columna de agua. Estos coeficientes se mantienen con valores mínimos hasta principios de la siguiente primavera en que vuelven a aumentar.

b) Relación Mg:Ca

La fase de carbonato que precipita en el agua de los lagos está controlada por la relación Mg:Ca (Bathurst, 1971; Kelts y Hsü, 1978; House *et al.* 1988). Diversos autores han propuesto diferentes valores de esta proporción como límites de la precipitación de las fases calcita-aragonito. Lippman (1960) observó que a una proporción molar Mg/Ca entre 3 y 4, se suprimía la formación de calcita y únicamente aparecía en el medio aragonito. Sin embargo, datos posteriores indicaban que lo que realmente decidía la formación de una u otra forma cristalina era la concentración absoluta de Mg en la disolución (Lippman, 1973). Müller y colaboradores (1972) generalizaron que cuando esta proporción molar excedía de 12, el aragonito era la fase precipitada. Sin embargo, House y colaboradores (1988) proponen una proporción Mg/Ca mayor de 4 para que el aragonito sea precipitado preferentemente a la calcita. Como puede observarse, no se puede decir que exista un valor concreto que origine una forma cristalina u otra. Lo cierto es que, en la laguna de La Cruz esta proporción es de alrededor de 4 en las aguas mixolimnéticas y la calcita magnesiana es la única forma cristalina encontrada en sus aguas durante el proceso de precipitación del carbonato. Observando la tabla 5.3, puede verse que el único caso en el que se da precipitación en forma de aragonito es el del lago Pyramid (Galat y

Jacobsen, 1985) donde la proporción Mg:Ca es muy elevada (23). Los casos en los que se produce precipitación en forma de aragonito en las aguas continentales son más bien escasos (Müller *et al.*, 1972).

Como se ha visto anteriormente, el magnesio es incorporado en la matriz de la calcita ocupando el lugar del calcio, formándose así las calcitas magnesianas (Folk, 1974). Incluso, se han observado calcitas pobres en magnesio en aguas dulces que presentaban una relación Mg/Ca inferior a 1. A su vez, el Mg influye en la cinética de precipitación y disolución de la calcita, de manera que las calcitas magnesianas son más solubles que la calcita pura, siendo más fácil que lleguen disueltas al fondo del monimolimnion. Este podría ser también uno de los factores que expliquen el elevado contenido en calcio de las aguas monimolimnéticas de la laguna de La Cruz (véase apartado 4.2.2.8).

5.3.4. Deposición del carbonato cálcico particulado en el sedimento

En la laguna de La Cruz el sedimento se dispone en capas horizontales de bandas claras y oscuras dispuestas alternativamente (sedimentos varvados) como en algunos otros lagos del mundo p.e. el lago Crawford (Dickman, 1985), el *Fayetteville Green Lake* (Brunskill, 1969) o el lago Malawi (Pilskañ y Johnson, 1991). Las bandas claras son debidas a la deposición masiva de cristales de carbonato cálcico formados en el epilimnion de la laguna durante los fenómenos anuales de blanqueado de sus aguas que suceden cada verano durante unos pocos días. Por contra, las bandas oscuras son causadas por los monosulfuros ferrosos que se originan al combinarse con el azufre elemental procedente de las células de bacterias fotosintéticas, que al morir y descomponerse, se libera al medio (Garrels y Christ, 1965; Dickman y Hartman, 1979), junto con la piritita (FeS_2) y otros sulfuros metálicos insolubles que precipitan por la acción del sulfhídrico liberado en el monimolimnion y en el sedimento anaerobio, además de la sedimentación de materia orgánica normal que tiene lugar en dicha laguna.

Takahashi y colaboradores (1968) y Brunskill (1969) evidenciaron la formación en el epilimnion de los cristales de calcita que aparecían en el hipolimnion y el sedimento de sus lagos. Los primeros se basaron en los datos mostrados por Deevey y colaboradores (1963) sobre el contenido en C^{13} de la calcita de los sedimentos superficiales. Este contenido era similar al del CO_2 inorgánico disuelto en las aguas superficiales y distinto de aquel procedente del monimolimnion, confirmando de esta forma que el epilimnion actúa como un reservorio generador de cristales. Brunskill también opina que el epilimnion es un medio lo suficientemente

turbulento para mantener durante un cierto tiempo los cristales en suspensión. Sin embargo, cuando los cristales pasan la termoclina, se encuentran con un medio mucho menos turbulento en el cual las tasas de sedimentación serían más rápidas. En el caso de la laguna de La Cruz, la sedimentación de los cristales de calcita se encuentra, además, con un gradiente de densidad debido principalmente a compuestos de hierro cuando llegan al monimolimnion, el cual dificultaría o ralentizaría esas tasas de sedimentación.

Una vez los cristales de calcita entran en las aguas anóxicas, el pH ligeramente ácido (algo superior a 6, véase apartado 4.2.2.5) y las elevadas presiones de CO₂ (superiores a 3000 x 10⁻⁴ atm., véase figura 5.12) tienden a disolver los cristales de calcita. De hecho, existen evidencias de que se produce disolución de los cristales de calcita al atravesar las aguas monimolimnéticas de la laguna de La Cruz, puesto que éstos son de tamaño inferior al encontrado en las aguas oxigenadas y además existe un alto enriquecimiento del contenido en calcio en las aguas monimolimnéticas (véase capítulo 4). Kelts y Hsü (1978) apreciaron, mediante observaciones al microscopio electrónico que aproximadamente un 10 % de cada cristal se disolvía a medida que atravesaba la columna de agua, observando del mismo modo un ligero aumento de la concentración de calcio en las aguas profundas. De la misma forma, Degens y Stoffers (1976) proponen que por debajo de la quimioclina de los lagos meromícticos, los cristales de carbonato cálcico empiezan a disolverse. Esta disolución ha sido también apreciada por Bolin y colaboradores (1979) y Dickman (1985) en el lago Crawford, así como por Vanderploeg y colaboradores (1987) en el lago Michigan.

No obstante, una parte importante de los cristales es depositada en el sedimento anaeróbico de la laguna, como puede observarse en las láminas 5.3 y 5.4, donde se muestran los cristales de calcita junto con frústulos de diatomeas, principalmente. De acuerdo con Bolin y colaboradores (1979), es difícil explicar porqué y cómo los cristales de carbonato cálcico evitan dicha redisolución al traspasar el monimolimnion, donde los pHs son tan ácidos. Suess (1973) sostiene que se produce una especie de capa fina de materia orgánica que envuelve a las partículas, haciéndoles menos vulnerables a la disolución. Esta particularidad ha sido observada también en las trampas de sedimento del lago Crawford (Dickman, 1985), junto con diatomeas cubiertas de misma forma. También hay que tener en cuenta el gradiente de concentración que se forma por la propia disolución del cristal, tanto en su sedimentación pero sobre todo cuando se integra en el sedimento.

Como hemos comentado anteriormente, el aumento de densidad del monimolimnion de la laguna de La Cruz, junto con el pequeño tamaño de las partículas, ralentizaría la sedimentación de éstas y por tanto aumentaría el riesgo de ser disueltas. Sin embargo, es probable que la

agregación de éstas con otros materiales, o simplemente su floculación, podría aumentar la velocidad de sedimentación (Kelts y Hsü, 1978; Vanderploeg *et al.*, 1987). Honjo (1977) apuntó que los cristales de calcita incorporados a *pelets* fecales de microcrustáceos sedimentaban mucho más rápidamente y su disolución era mucho menor.

Una vez los cristales forman parte del sedimento, se pueden originar también cambios postdeposicionales. Davaud (1976) observó que la media del tamaño de los cristales de calcita era de 16 μm en la interfase agua-sedimento, mientras que dicha media descendió hasta un valor de 2 μm a una profundidad de 150 cm en el sedimento.

5.3.5. Consecuencias ecológicas del fenómeno de precipitación de la calcita

Durante el proceso de precipitación del carbonato cálcico en la laguna de La Cruz se produce una importante decalcificación de las aguas epilimnéticas. Los cristales que sedimentan hacia el fondo de la laguna suponen un 22 % de decalcificación del epilimnion, con una tasa de $2.23 \text{ g Ca}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, valor integrado en los 9 primeros metros de la columna de agua. En cambio, en niveles más profundos se registraron aumentos en la concentración de calcio, con una tasa de $0.47 \text{ Ca}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Tasas similares de decalcificación han sido citadas por otros autores, p.e. Galat y Jacobsen (1985) en el lago Pyramid, donde la decalcificación supuso un 19 %. La decalcificación puede alcanzar casos extremos como el sucedido en el lago Wintergreen de Michigan (Wetzel, 1981) donde el contenido en carbonato cálcico pasó de $50 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ a casi niveles indetectables en pocas semanas.

La pérdida de calcio en la laguna de La Cruz no supone cambios tan drásticos para la laguna puesto que el substrato que la alberga, principalmente dolomías, permite un continuo aporte de calcio por disolución de estas rocas. De este modo, a finales de septiembre de 1988 las concentraciones de calcio estaban totalmente dentro del rango habitual de concentración de este catión ($22\text{-}32 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) en la laguna.

Como hemos visto en la introducción de este capítulo, como consecuencia de la precipitación del carbonato cálcico, tienen lugar, en general, una serie de reacciones acopladas y efectos ecológicos sobre los lagos (Koschel *et al.* 1983, 1987). Así pues, la calcita influye en la dinámica y la producción del plancton de las formas siguientes: (i) disminuye la disponibilidad de compuestos orgánicos e inorgánicos debido a su coprecipitación con la calcita, como es el caso del fósforo (Otsuki y Wetzel, 1972) con la consiguiente sedimentación (Koschel *et al.* 1983, Kleiner, 1988; Krienitz *et al.*, 1996); (ii) limitación de la luz para la fotosíntesis y por tanto para

el crecimiento del fitoplancton, debido al efecto de los cristales de calcita sobre la transmisión de la luz (Weidemann *et al.* 1985); (iii) aumento de la sedimentación del seston debido a su agregación con los cristales de calcita (Koschel *et al.* 1983) y (iv) tasas de alimentación y reproducción de los cladóceros afectadas (Vanderploeg *et al.* 1987). Obviamente, la eficacia sobre los lagos de estas reacciones asociadas es diferente de uno a otro y depende de la estructura con la que el carbonato cristaliza, de la cantidad y de la deposición en los sedimentos, entre otros.

(i) Muchos autores han citado la precipitación del carbonato como un proceso en el cual se reduce el contenido en fosfato de las aguas de los lagos. Así por ejemplo, Otsuki y Wetzel (1972), sugieren que la coprecipitación del fosfato con los carbonatos es uno de los diversos factores que controlan indirectamente las poblaciones fitoplanctónicas y de macrófitos en los lagos. Estos autores encontraron que un 45 % de los iones fosfato coprecipitan con los carbonatos. Del mismo modo, Koschel y colaboradores (1983) han sugerido que el efecto ecológico más importante de la precipitación de la calcita es la reducción de los nutrientes particulados y la pérdida de biomasa causada por agregación y aumento de las tasas de sedimentación. A su vez, Kleiner (1988) estimó la cantidad de fósforo que puede ser extraída del epilimnion del lago Constanza por coprecipitación con calcita y fue del 37 % y del 35 % del total del fósforo que desaparece del epilimnion del lago en dos períodos distintos de precipitación de la calcita (mayo y julio, respectivamente). Koschel y colaboradores (1990) encontraron una relación entre el estado trófico de los lagos y la precipitación del CaCO_3 . Vieron que las tasas más altas de precipitación y sedimentación de la calcita se daban en los lagos mesotróficos y ligeramente eutróficos. Por el contrario, las más bajas se encontraban en los lagos oligotróficos y en los fuertemente eutróficos. Así mismo, las características de los cristales de calcita también variaban en función del estado trófico del lago.

Además, también se ha descrito como la precipitación del carbonato puede reducir la disponibilidad de la vitamina B_{12} , lo cual podría afectar sobre el desarrollo algal y la sucesión de especies (White y Wetzel, 1985).

En la laguna de La Cruz no se ha observado reducción de la concentración de fósforo soluble durante el blanqueado de las aguas que tuvo lugar a finales de julio de 1988, si bien este elemento está siempre en muy bajas concentraciones en esta laguna. En otros lagos calcáreos como el Balaton (Dobolyi y Herodek, 1980), en el cual se produce una continua precipitación del carbonato cálcico, se ha visto que el agotamiento del fósforo de las aguas de este lago es debido a la asimilación por parte del fitoplancton en lugar de ser coprecipitado con el carbonato o adsorbido en las partículas del sedimento que son continuamente resuspendidas por su carácter

somero. Cabe pensar que, en la laguna de La Cruz, la actuación de otros componentes del agua pudieran competir con el fósforo en su precipitación sobre la superficie de los cristales de carbonato y así, influir en la cantidad de fósforo precipitado. Se sabe que el magnesio reduce la adsorción del fosfato y la magnitud de dicha reducción depende de la razón molar P:Mg en la solución. Esto es el resultado directo de la competencia del Mg y el P por los sitios de crecimiento de la calcita. Alternativamente, el Mg puede sustituir al Ca en la superficie de los cristales, como es el caso de la laguna de La Cruz, donde aparece calcita magnesiana. Puesto que la afinidad del P es menor por el Mg que por el Ca, esta sustitución tiene como consecuencia una menor capacidad de unión de los iones fosfato. Así mismo, House y colaboradores (1986) en su trabajo citan principalmente al magnesio como inhibidor de la precipitación de la calcita y como competidor del fosfato por la superficie de crecimiento de los cristales.

En otros lagos donde el Mg es muy abundante (véase tabla 5.3), como es el caso del lago Pyramid (Galat y Jacobsen, 1985), tampoco se ha observado coprecipitación del fosfato con, en este caso, el aragonito, el cual es la forma cristalina precipitada.

(ii) La reducción de la luz es muy importante en la laguna de La Cruz durante el proceso de precipitación del carbonato y como consecuencia de ello, los organismos fotosintéticos, tanto algas como bacterias, reaccionan migrando en busca de luz. El dinoflagelado *Peridinium umbunatum* migró hacia las capas de agua superficiales después de varios días en los que la penetración de la luz había disminuido drásticamente, pasando de una profundidad media de 11.2 m el día 21 a una de 7.1 m el día 25 (Dasí, 1990). Las *Cryptomonas*, que tienen máximos poblacionales profundos cercanos a la interfase óxido-anóxica, también mostraron un ascenso del pico de población. Otras especies fitoplanctónicas, por el contrario no presentaron una respuesta al descenso de radiación luminosa. Sin embargo, este factor de aumento de la turbidez del agua, junto con el descenso en dióxido de carbono, limitarían la productividad de la laguna durante el tiempo de precipitación masiva.

(iii) Algunos autores (Ohle, 1980; Cervenka y Eissa, 1980; Koschel *et al.*, 1983) admiten que hay un aumento en la velocidad de sedimentación del fitoplancton que es debida a un efecto de floculación por partículas minerales, proponiéndolo como un importante mecanismo de control en los ecosistemas acuáticos. En la laguna de La Cruz, la biomasa fitoplanctónica disminuyó (Dasí, 1990) en el mes de agosto, lo que podría estar relacionado con la sedimentación de las células algales durante la precipitación del carbonato. De hecho, la penetración de la luz a comienzos de agosto fue la mayor detectada en todo el año 1988, con un valor del disco de Secchi de 6.25 m.

Por otro lado, la deposición de calcita en los sedimentos con las reacciones acopladas (formación de minerales carbonatados, redisolución de nutrientes, etc.) podrían tener efectos a más largo plazo.

LA LAGUNA ARCAS-2

6.1. INTRODUCCIÓN

La laguna denominada por nosotros Arcas-2 (una de las integrantes del grupo llamado Los Cedazos) por sus especiales características ha sido motivo de un estudio detallado de sus parámetros físico-químicos a través del ciclo anual 1987-1988. Entre estas peculiares características se encuentra la formación de una marcada estratificación estival que conduce a la anoxia hipolimnética durante todo el período cálido, durante el cual se desarrolla una densa comunidad de organismos fotosintéticos a nivel de la interfase óxico-anóxica (el estudio de esta comunidad es el objetivo del capítulo 8). Por tanto, se han estudiado las características morfométricas que condicionan la estabilidad de dicha laguna, se ha seguido la evolución de los parámetros físico-químicos principales durante el proceso de estratificación térmica, concentrando el trabajo en el estudio del hipolimnion anóxico de la laguna. Por último, se comparan las características de la laguna Arcas-2 con las que posee la laguna de La Cruz.

6.2. RESULTADOS

6.2.1. Parámetros morfométricos. Balance térmico

La tabla 6.1.A resume los principales parámetros morfométricos de la cubeta 1 de la laguna Arcas-2. Se trata de una pequeña laguna de elevada profundidad relativa y de fuertes pendientes. Su profundidad máxima es de 14.3 m, aunque sóloamente y como se observa en la figura que representa su mapa batimétrico, se alcanza este máximo en un pequeño hundimiento localizado ligeramente desplazado del centro de la laguna.

El balance térmico de la laguna, calculado éste desde julio de 1987 a febrero de 1988, fue de $-7635 \text{ cal}\cdot\text{cm}^{-2}$.

Tabla 6.1.A. Parámetros morfo-métricos según Hutchinson (1957) de la laguna Arcas-2.

Table 6.1A. Hutchinson's morpho-metrical para-meters of Lake Arcas-2.

Diámetro máximo	45.6 m
Área	1612 m ²
Volumen	9377 m ³
Área/Volumen	0.17
Zr	31
Zmax	14.3 m
Zm	5.82 m
Zm/Zmáx	0.41

Tabla 6.1.B. Distribución de las áreas y volúmenes parciales de la laguna Arcas-2.

Table 6.1B. Distribution of partial areas and volumes of Lake Arcas-2.

Z (m)	Az (m ²)	Vz (m ³)	% total
0	1612		
2	1307	2914	31
4	1043	2346	25
6	726	1760	19
8	507	1226	13
9	382	443	5
10	141	251	3
12	20	419	4
14	1	18	0.2
Volumen total		9377	

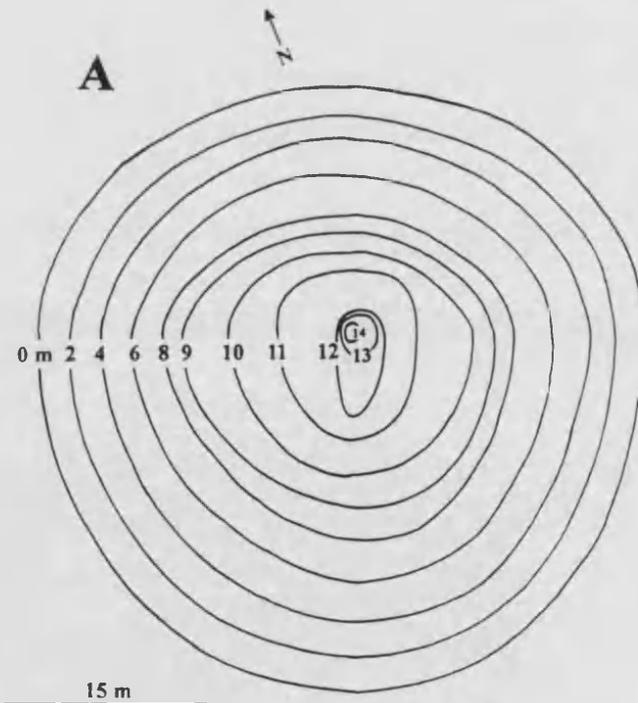
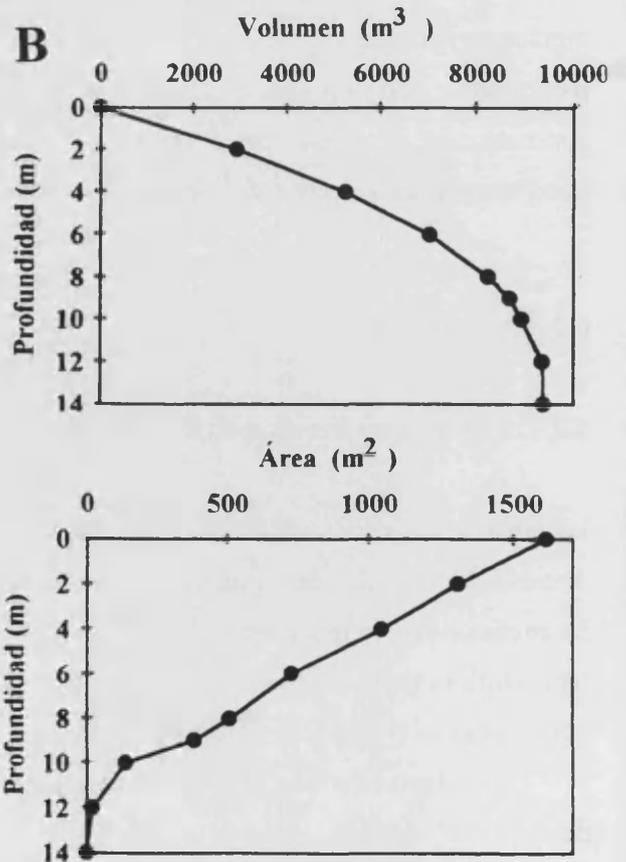


Figura 6.1. A: Mapa batimétrico de la cubeta 1 de la Laguna Arcas-2. **B:** Curvas profundidad-volumen (arriba) y profundidad-área (abajo)

Figure 6.1. A: Bathymetric map of the basin 1 of Lake Arcas-2. **B:** Depth-volume (top) and depth-area (bottom) curves



El nivel de las aguas de la laguna fluctuó muy poco durante el período de estudio, midiéndose el nivel más alto en junio de 1988 y el más bajo en mayo de 1989, cuando era 7 cm más bajo.

6.2.2. Evolución de los parámetros limnológicos

Las aguas de la laguna Arcas-2 presentan un alto contenido en sulfatos y una elevada reserva alcalina. Se trata de aguas con concentración baja-media de aniones nutritivos (fosfatos y nitratos respectivamente) y abundancia de iones divalentes, calcio y magnesio. En los siguientes apartados se presentan los principales parámetros físico-químicos y su variación estacional a lo largo del ciclo anual estudiado.

6.2.2.1. Temperatura

La distribución de la temperatura en los lagos es de vital importancia, pues determina la velocidad de todos los procesos biológicos que en él se producen. Por otro lado, la estratificación térmica durante los períodos cálidos del año da lugar a la formación de gradientes de densidad en los cuales se produce un enriquecimiento en nutrientes y se favorece la formación de florecimientos de microorganismos (Montesinos, 1978). En la figura 6.2.A se muestra la variación espacio-temporal de la temperatura durante el período de estudio. La laguna presenta un régimen holomíctico (monomíctico) con un período de mezcla desde finales de octubre a finales de marzo, cuando se forma una incipiente estratificación que puede sufrir desestratificaciones y que continúa con una termoclina bien definida por la estratificación estival. Dicha termoclina se localizó en junio de 1987 alrededor de los 4 m de profundidad y se fue estableciendo más profundamente a medida que avanzaba el verano. Ésta mostraba un espesor de 4 m en junio, el cual aumentó hasta 5 m durante los dos meses siguientes (véase tabla 6.2 que muestra los gradientes de temperatura durante las estratificaciones estivales de 1987 y 1988, así como las diferencias de temperatura entre la superficie y el fondo de la laguna). En junio del primer año, los gradientes eran de $2.6-2.7\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ entre 5-6 y 6-7 m, mientras que en julio se detectó un gradiente máximo de $5.1\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ entre 4 y 5 m. En septiembre comenzó la erosión de la parte superior de la termoclina la cual estaba localizada bastante profundamente, a 7 m, y era bastante aguda. En aquellos momentos su espesor era de 3 m únicamente (la

termoclina mostraba un gradiente máximo de $3.8\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$, aunque entre 9 y 10 m todavía se encontraron gradientes de alrededor de $2\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$). En octubre, el enfriamiento superficial causado por una menor irradiación solar y favorecido por los vientos y las entradas de agua freática a las zonas profundas de la laguna, originaron la destrucción total de la estratificación. De esta forma, la columna de agua permaneció isoterma durante el invierno de 1987-88.

Las máximas diferencias de temperatura entre el epilimnion y el hipolimnion se dieron en julio de 1987, con un valor de $17\text{ }^{\circ}\text{C}$. En el resto de los meses en que permaneció la estratificación, esta diferencia era siempre superior a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. La temperatura del agua máxima alcanzada el verano de 1987 fue de $25.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ en superficie y se dio en el mes de julio. Las temperaturas mínimas no descendieron por debajo de los $6\text{ }^{\circ}\text{C}$, siendo la mínima registrada de $6.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ entre 9 y 10 m en febrero de 1988.

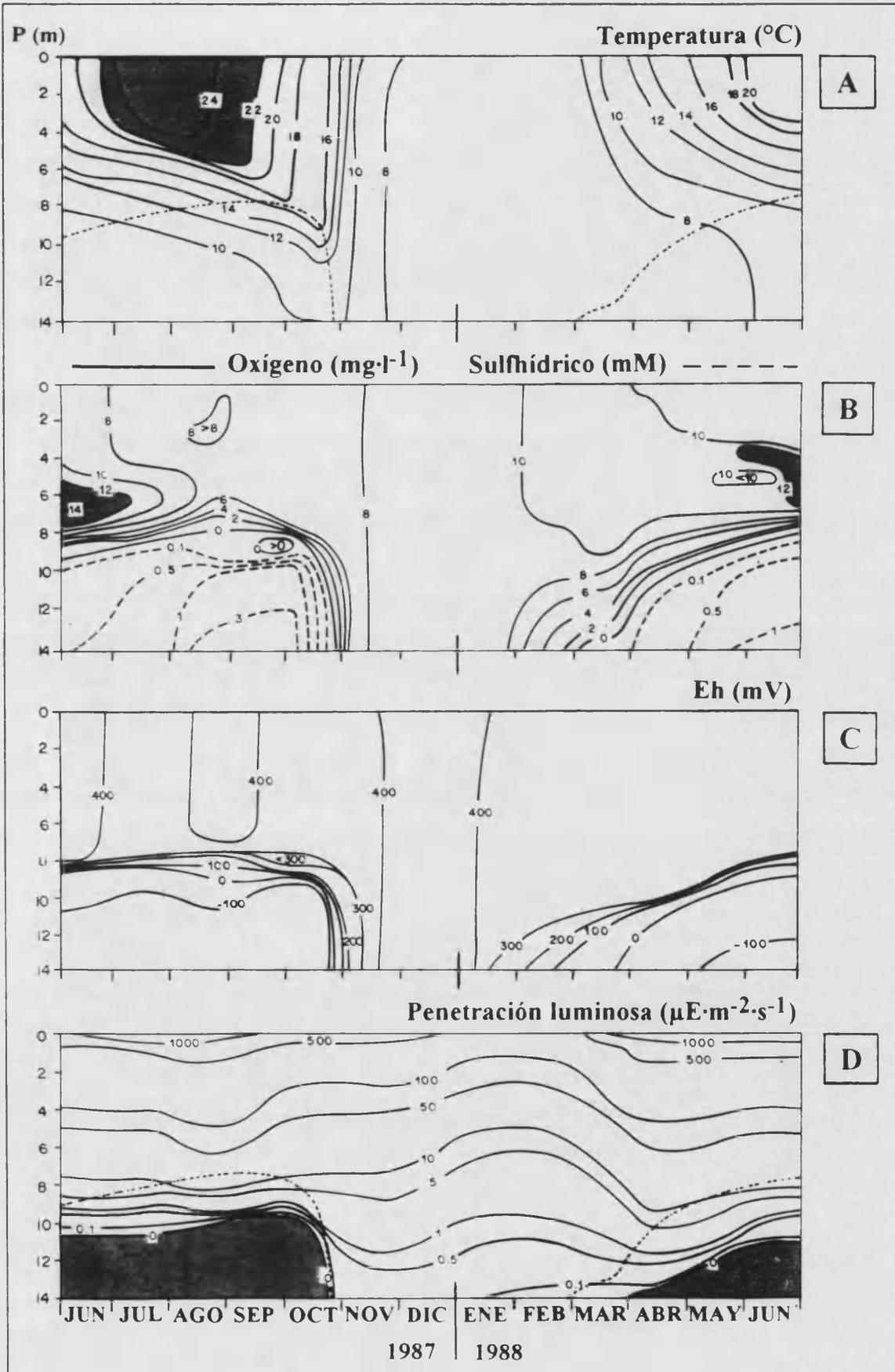
Tabla 6.2. Gradientes de temperatura ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$) durante los periodos de estratificación térmica de la laguna Arcas-2. El último número de cada columna representa la diferencia de temperatura entre la superficie y el fondo de la laguna.

Table 6.2. Temperature gradients ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$) during the periods of thermal stratification in Lake Arcas-2. The last value in each column represents the temperature difference between surface and bottom lake waters.

INTERVALO PROFUND. m	GRADIENTE $^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$						
	1987				1988		
	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Abril	Junio	Octubre
4-5	1.8	5.1	0.1	0.2	0.9	2.2	0.1
5-6	2.8	2.8	2.8	0.0	0.5	1.5	0.0
6-7	2.6	2.4	3.3	0.1	0.5	2.1	0.0
7-8	1.3	1.8	2.3	3.8	1.3	1.5	0.1
8-9	0.9	1.2	1.9	2.5	1.0	0.9	2.5
9-10	0.4	0	1.7	2.1	0.3	0.4	2.7
10-11	0	0.4	0.4	0.2	0.1	0.1	0.7
	11.3	17.0	12.9	10.8	8.4	12.5	7.0

Figura 6.2. (Página siguiente) Isolíneas de temperatura (A), oxígeno y sulfhídrico (B), potencial de óxido- reducción (C) y penetración luminosa (D), durante el periodo junio 1987-junio 1988 en la laguna Arcas-2. La línea punteada en las gráficas A y D indica la localización de la interfase óxido-anóxica.

Figure 6.2. (Next page) Isolines of temperature (A), oxygen and sulphide (B), redox potential (C) and light penetration (D), during the period June 1987-June 1988 in Lake Arcas-2. Dashed line in graphs A and D represents oxic-anoxic interphase position.



En el período cálido de 1988, sólo se obtuvieron medidas de temperatura a comienzos y finales del proceso de estratificación térmica. Este año, la laguna ya estaba estratificada en abril, con gradientes máximos de $2.3\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ (entre 7 y 8 m) y con un espesor de la termoclina de más de 2 m (tabla 6.2). En junio de este año, los gradientes máximos fueron ligeramente inferiores a los obtenidos el año anterior por estas mismas fechas y la termoclina estaba situada en la misma posición que el año anterior. En cuanto al período final del proceso de estratificación, y como sucedió en 1987, la termoclina estaba situada muy profundamente (entre 8 y 9 m) y sólo mostraba 2 m de espesor. En estos momentos, la diferencia de temperatura entre las capas superficiales y las del fondo era de tan sólo $7\text{ }^{\circ}\text{C}$. El hipolimnion aumentaba su temperatura media a medida que avanzaba el proceso de estratificación.

La figura 6.3 presenta los valores medios de temperatura en las distintas capas de agua (cuyas profundidades en cada mes se especifican en la tabla 2.1 del capítulo 2 y en la 6.3) durante las estratificaciones de 1987 y 1988. En ella se observa un aumento de las temperaturas epilimnéticas conforme avanza el verano, para descender de nuevo en los meses de agosto y septiembre. Los valores oscilaban entre mínimos de $19.3 \pm 0.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ en junio y máximos de $24.6 \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ en julio. En el metalimnion, las medias guardan una cierta constancia, manteniéndose alrededor de los $14\text{-}15\text{ }^{\circ}\text{C}$, aunque lógicamente las desviaciones típicas son grandes por tratarse de un acusado gradiente. El hipolimnion, en cambio, muestra un aumento de temperatura a medida que se estabiliza la estratificación, siendo la temperatura media en junio de $8.9 \pm 0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$, la cual aumentó hasta $10.2 \pm 0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ en septiembre. En esta parte de la laguna no se observó inversión térmica (figura 6.2. A) como es usual en algunos de los lagos estratificados, debido posiblemente a la baja temperatura del nivel freático que abastece la laguna.

Tabla 6.3. Intervalos de profundidad de la capa aerobia de la columna de agua (epilimnion más la parte aerobia del metalimnion) y en la anaerobia (hipolimnion) durante los períodos de estratificación térmica de 1987 y 1988 en la laguna Arcas-2.

Table 6.3. Depth intervals in the aerobic (epilimnion and the aerobic part of the metalimnion) and anaerobic water layers (hypolimnion) during the periods of thermal stratification in 1987 and 1988 in Lake Arcas-2.

	CAPA AEROBIA	CAPA ANAEROBIA
	EPILIMNION + METALIMNION	HIPOLIMNION
	m	m
Estratificación 1987		
Junio	0-9	9-14
Julio	0-8.5	8.5-14
Agosto	0-7.8	7.8-14
Septiembre	0-7.8	7.8-14
Estratificación 1988		
Abril	0-10.3	10.3-14
Junio	0-9	9-14
Octubre	0-9.2	9.2-14

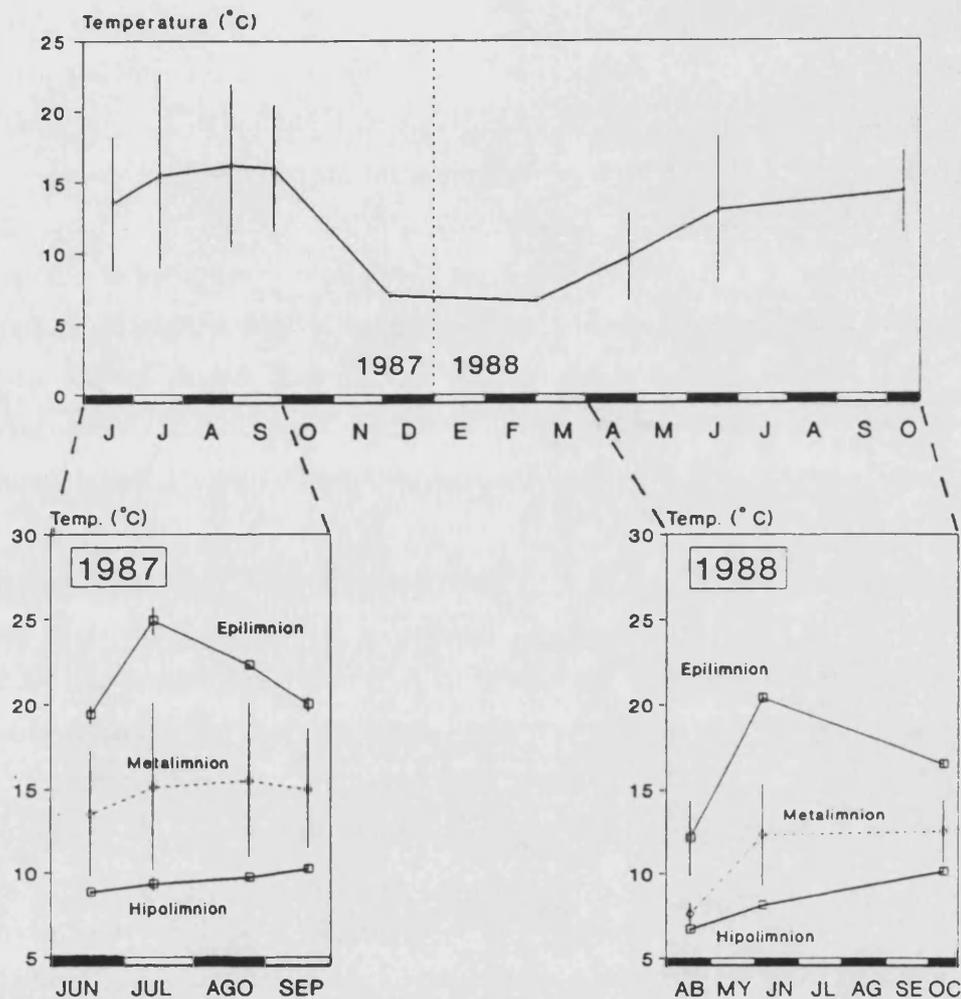


Figura 6.3. Evolución de las medias de temperatura en el epilimnion, metalimnion e hipolimnion definidos por la termoclina durante la estratificación estival de 1987 en la laguna Arcas-2. Las barras indican la desviación típica.

Figure 6.3. Evolution of the mean temperature in the epi, meta and hypolimnion, defined by the thermocline, during the summer stratification in 1987 in Lake Arcas-2. Vertical bars show standard deviation.

6.2.2.2. Oxígeno

La cantidad de oxígeno disuelto en una masa de agua depende de factores tales como la temperatura, la intensidad de la mezcla con las capas superficiales, que son las que están en equilibrio con la atmósfera, la producción y el consumo de oxígeno por parte de los organismos. El aporte fotosintético de O₂ por los florecimientos algales, especialmente en primavera, ocasiona frecuentemente sobresaturaciones en las aguas (Hutchinson, 1957). En la figura 6.2.B se presenta la evolución de la concentración de oxígeno disuelto en la laguna Arcas-2 durante el

período comprendido entre junio de 1987 y junio de 1988, junto con la distribución complementaria del sulfhídrico. Las isolíneas de oxígeno muestran claramente los períodos de estratificación estival, caracterizados por la aparición de un hipolimnion anóxico, y de mezcla invernal, con la presencia de la columna de agua completamente oxigenada.

Durante la estratificación de 1987, las concentraciones de oxígeno más superficiales (1 m de profundidad) variaban entre mínimos de $7.3 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en julio y máximos de $9.3 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en junio. En cuanto a la forma de los perfiles de oxígeno en la laguna Arcas-2, es interesante destacar que ésta es variable en los distintos momentos del período estival. Así por ejemplo, se observó un perfil heterogrado positivo en junio de 1987, con un máximo de oxígeno en la parte superior-media del metalimnion (6 m), que alcanzó un valor de $14.1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. Por el contrario, en julio se observaron dos máximos, uno de ellos localizado a 4.5 m, justo al inicio de la termoclina, y con un valor de $10.3 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ y el segundo de ellos, de $10.5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$, situado unos metros por debajo (6.25 m). A esta misma profundidad se registró un máximo de pH como consecuencia de la incorporación de CO_2 por parte del fitoplancton (véase apartado 6.2.2.4). En los meses sucesivos (agosto y septiembre), el perfil de oxígeno era simplemente clinogrado, pues no se detectó ningún máximo de oxígeno y las concentraciones epilimnéticas mostraban una distribución homogénea, con un valor de $7.6\text{-}7.9 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en agosto y de $7\text{-}7.6 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en septiembre.

La interfase óxico-anóxica, situada a los 9 m en junio de 1987, fue ascendiendo paulatinamente hasta finales del proceso de estratificación, de forma que en septiembre estaba localizada alrededor de los 8 m. En este último mes, la oxiclina era extraordinariamente abrupta, pasando de $6.1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de oxígeno a 7.2 m a $1.9 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ a 7.4 m y 20 cm más abajo ya no se detectó oxígeno. En el perfil de oxígeno de septiembre 1987 (figura 6.4) se detectaron dos extinciones de oxígeno a distintas profundidades (a 8 m la primera de ellas y a 9 m la segunda), y entre ellas una zona oxigenada donde se midió $1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de oxígeno. Este suceso se repitió en otras ocasiones y como se verá más adelante (Capítulo 8) es debido a la actividad fotosintética de las poblaciones de la cianobacteria *Oscillatoria* y de la criptoficea *Cryptomonas*, localizadas a dicha profundidad. En este intervalo de profundidad se observó un ligero aumento del pH, así como un aumento del potencial de oxidación-reducción que ya había comenzado a descender bruscamente (véanse apartados 6.2.2.4 y 6.2.2.5).

Durante el invierno, la columna de agua mostraba concentraciones homogéneas de $9\text{-}10 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de oxígeno, con valores de saturación del 80-90 %. En la primavera de 1988, la interfase $\text{O}_2/\text{H}_2\text{S}$ comenzó a formarse otra vez en abril, y se localizó alrededor de los 11 m. De nuevo, como el año anterior, se observó actividad fotosintética que se vio reflejada en la producción de

máximos de O_2 de 10.2 y $10.4 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ a 3 y 6 m de profundidad (tabla 6.4) y con porcentajes de saturación del 104 y 100 % respectivamente. En junio de 1988 se observaron también dos máximos de oxígeno en la columna de agua, con valores de $11-12 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$, situados a 3.5 y 6.4 m de profundidad, y como aconteció a finales del período estival de 1987, en octubre no pudo detectarse ningún máximo de oxígeno en la columna de agua oxigenada.

Como se ha visto que sucedía en la laguna de La Cruz, los máximos de oxígeno están localizados en la laguna Arcas-2 en la termoclina y pueden coincidir con una producción algal situada en el metalimnion, de manera que el oxígeno resultante de la fotosíntesis se acumula allí. Además, hay picos de clorofila en la interfase óxico-anóxica que están mucho más abajo y deben contribuir poco a estos máximos de oxígeno; probablemente la biomasa es grande pero la actividad fotosintética deber estar limitada principalmente por la baja intensidad de luz a estas profundidades. En cambio, la actividad descomponedora por parte de las bacterias heterótrofas debe ser grande y por ello el balance positivo es exíguo.

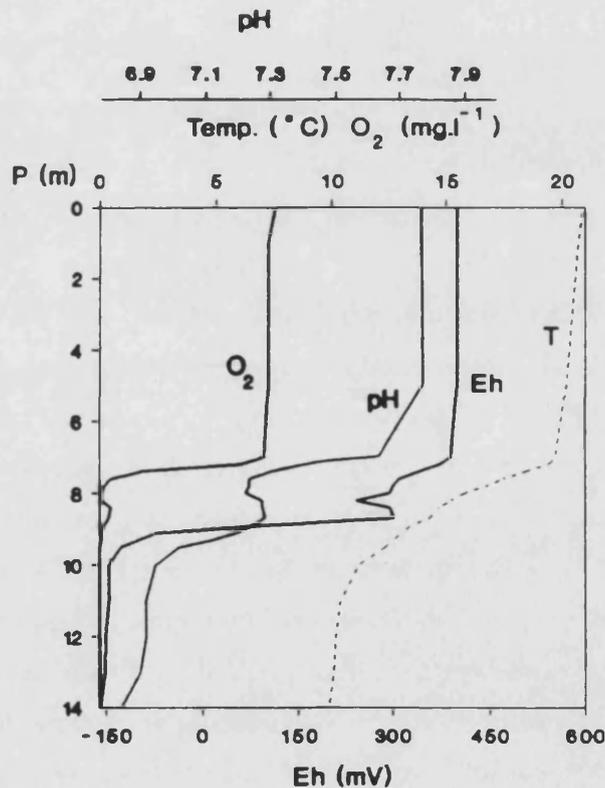


Figura 6.4. Distribución vertical del oxígeno, la temperatura, el potencial redox y el pH, el 23 de septiembre de 1987 en la laguna Arcas-2. Muestreo realizado a las 16:00 h.

Figure 6.4. Vertical distribution of oxygen, temperature, redox potential and pH on 23 of September 1987 in Lake Arcas-2. Sampling performed at 16:00 h.

Tabla 6.4. Profundidades en las que se dieron el máximo contenido en oxígeno y las máximas concentraciones de clorofila *a* en la laguna Arcas-2. (entre paréntesis: intensidad luminosa, en $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, y % de luz incidente a las profundidades indicadas).

Table 6.4. Depths of maximum of oxygen and chlorophyll *a* concentrations in Lake Arcas-2 during the study period (in brackets: light intensity, in $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and % of incident light at the indicated depths).

MUESTREO	Prof.	MÁXIMO O ₂			MÁXIMO CLOR <i>a</i>			
		mg·l ⁻¹	Clor <i>a</i> (mg·m ⁻³)		Prof.	mg·m ⁻³	O ₂ (mg·l ⁻¹)	
1987								
JUNIO	6	14.1	7.2	--	8	16	3.2	--
JULIO	6	11.3	6.1	(30;2.3%)	8.2	8.1	0.2	(7.8;0.6%)
AGOSTO	0-0.5	7.9/7.6	3/5.5		8	11.1	0.2	(16.5;1.1%)
SEPTIEMB.	0-6	7.6/-7.1	4/4.5		7.6	9.6	0.5	(12;1.3%)
1988								
ABRIL	3/6	10.2/10.4	3/5	(200/51;13/3%)	9/10.8	8/14	5.3/0.2	(11/3;0.3/0.2%)
JUNIO	3.5/6.4	12.3/11.4	7.4/7.3	(120/16;7/2%)	8.5/8.8	24/60	0.5/0.2	(7.9/6.3;0.5/0.4%)

6.2.2.3. Sulfhídrico

El sulfhídrico proviene principalmente de la reducción anaeróbica del sulfato en las aguas estratificadas anaerobias de Arcas, y en una pequeña parte de la descomposición de la materia orgánica que contiene azufre proteínico. El ciclo del azufre interactúa con el ciclo de otros nutrientes, la productividad y la distribución de organismos (Wetzel, 1975). En las aguas ricas en sulfatos este ciclo tiene gran importancia, produciéndose cantidades elevadas de sulfhídrico, producto principal de la reducción del sulfato y uno de los compuestos más característicos de los ecosistemas anaerobios. Su importancia es vital para el desarrollo de bacterias fotosintéticas del azufre puesto que éstas lo utilizan como dador de electrones en el proceso fotosintético.

La presencia de sulfhídrico en la laguna Arcas-2 se restringe, lógicamente, al período de estratificación térmica, durante el cual se origina un hipolimnion anóxico. Su distribución espacio-temporal aparece representada en la figura 6.2.B. En ella se aprecia como la profundidad a la que comienza a detectarse el H₂S es variable en función del desarrollo de la estratificación. Las concentraciones de este compuesto en la estratificación de 1987 superaban 1 mM a partir de los 9.5 m desde julio, registrándose máximos absolutos de 3 mM (agosto-septiembre de 1987) durante la época de expansión máxima de la zona anaerobia y en profundidades cercanas al sedimento. A nivel de la interfase óxico-anóxica, lugar en el que las poblaciones de bacterias fotosintéticas alcanzan su máximo desarrollo, las concentraciones de sulfhídrico medidas fueron de 0.2-0.4 mM. Los gradientes obtenidos durante el período

de máxima estabilidad de la estratificación de 1987 fueron máximos entre 8.5 y 9 m y entre 9 y 9.5 m, midiéndose una diferencia de 0.7 mM.

En las determinaciones del sulfhídrico en el inicio de la estratificación de 1988 (abril), se obtuvieron concentraciones hipolimnéticas con una media inferior a 0.1 mM hasta los 13 m y sólomente justo encima del sedimento se alcanzó un valor de 0.7 mM. Dos meses más tarde se detectó una concentración cercana a 2 mM a 14 m. A finales de la estratificación (mediados de octubre), las concentraciones medias de sulfhídrico eran superiores a 1 mM.

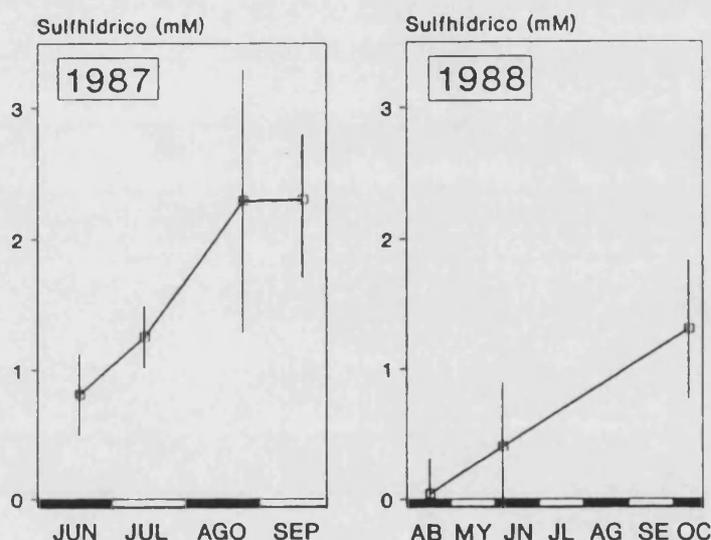


Figura 6.5. Evolución de la concentración promedio de sulfhídrico en el hipolimnion anóxico de la laguna Arcas-2 durante los periodos estratificados de 1987 y 1988. Las barras indican la desviación típica.

Figure 6.5. Mean sulfide concentrations in the anoxic hypolimnion of Lake Arcas-2 waters during the anoxic stratification periods 1987 and 1988. Bars indicate standard deviation.

6.2.2.4. pH

Las aguas de la laguna Arcas-2 presentan un pH ligeramente alcalino, en la mayoría de los casos inferior a 8. Durante la estratificación estival, las aguas epi-metalimnéticas mostraban un pH medio que variaba entre 7.9 ± 0.3 en junio de 1987 y 7.5 ± 0.2 - 7.6 ± 0.3 el resto de los meses (figura 6.6). En el hipolimnion los valores medios de pH variaban entre 6.9 ± 0.03 y 7.3 ± 0.1 . Esta disminución del pH del hipolimnion es debida a la acumulación de sulfhídrico procedente de la sulfato-reducción que tiene lugar en el sedimento y en la columna de agua anóxica, y del CO_2 producto de las fermentaciones anaerobias (en la tabla 6.3 se indican las profundidades que corresponden a cada capa de agua en los distintos meses de los periodos de estratificación de la

laguna). De hecho, los pHs más bajos eran los de las aguas situadas inmediatamente por encima del sedimento.

Tabla 6.5. Gradientes de pH durante los periodos de estratificación térmica en la laguna Arcas-2. El último número de cada columna representa la diferencia entre el pH de la superficie y el del fondo de la laguna.

Table 6.5. pH gradients during the periods of thermal stratification in Lake Arcas-2. The last value in each column represents the difference between pH values at the surface and at the bottom.

INTERVALO PROFUND. m	GRADIENTE pH unidades pH·m ⁻¹					
	1987				1988	
	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Abril	Octubre
7-8	0.28	0.30	0.30	0.41	0.10	--
8-9	0.17	0.12	0.03	0.1	0.27	0.25
9-10	0.10	0.13	0.29	0.27	0.09	0.26
10-11	0.04	0.02	0.03	0.03	0.07	0.30
11-12	0.03	0.01	0.01	0.00	0.02	0.05
12-13	0.02	0.01	0.08	0.02	0.03	0.01
13-14	0.22	0.03	--	0.06	0.23	0.02
	1.02	0.85	0.99	0.94	0.94	0.72

Los máximos gradientes de disminución del pH (tabla 6.5) se localizaron entre 7 y 8 m en junio y agosto de 1987 (0.28 y 0.30 unidades de pH·m⁻¹, respectivamente) y entre 9 y 10 en agosto (0.29 unidades de pH·m⁻¹). En septiembre de este mismo año se observaron dos gradientes máximos, el primero de ellos y más importante (0.41 unidades de pH·m⁻¹) localizado entre 7 y 8 m y el segundo entre 9 y 10 m (0.27 unidades de pH·m⁻¹).

Del mismo modo que hemos visto que sucedía con el oxígeno, se localizó un máximo relativo de pH en dicho mes a nivel de la interfase óxico-anóxica, relacionado con la actividad fotosintética fitoplanctónica.

La diferencia entre el pH superficial y el del fondo del hipolimnion fue máxima (1.02 unidades de pH) en junio de 1987 y en el resto de los meses eran cercanas a la unidad. Es de destacar la existencia de gradientes de pH importantes (0.22 y 0.23 unidades de pH·m⁻¹) en el intervalo de profundidad de 13 a 14 m en los muestreos de comienzos del período de estratificación, en los dos años, hecho que no fue observado durante el resto del estudio y que podría estar relacionado con una intensa producción de sulfhídrico y la acumulación de CO₂ en la interfase agua-sedimento.

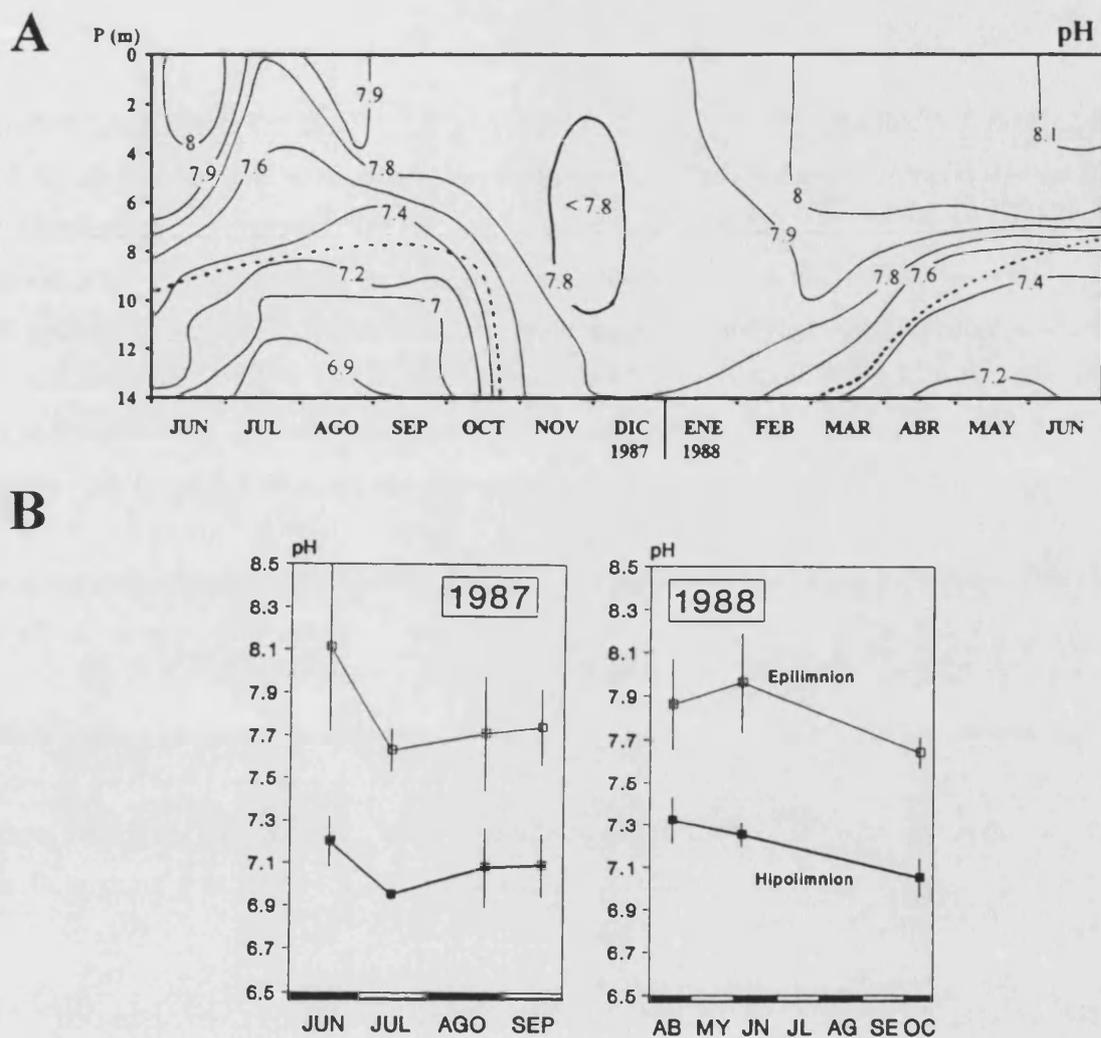


Figura 6.6. A: Distribución espacio-temporal del pH en la laguna Arcas-2 (la línea punteada indica la localización de la interfase óxico-anóxica). **B:** Evolución de las medias de pH en el epi-metalimnion e hipolimnion definidos por la termoclina durante las estratificaciones estivales de 1987 y 1988 en la laguna Arcas-2. Las barras indican la desviación típica.

Figura 6.6. A: Time-depth distribution of pH in Lake Arcas-2 (dotted line indicates oxic-anoxic interphase). **B:** Evolution of the mean pH values in the epi-metalimnion and hypolimnion, defined by the thermocline, during 1987 and 1988 summer stratification periods in Lake Arcas-2. Vertical bars indicate the standard deviation.

En el mes de julio de 1987 se detectó un ligero aumento de pH a 4.5 m coincidente con un máximo de oxígeno. Sin embargo, aunque en superficie existía también un máximo del mismo orden que el anterior (alrededor de $10 \text{ mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1}$) en este caso no se observaron valores más altos de pH.

6.2.2.5. Potencial redox

La evolución de los valores del potencial de oxidación-reducción está representada en la figura 6.2.C, donde se observa como los valores de este parámetro se mantienen alrededor de los 400 mV en las aguas superficiales. Sin embargo, la estratificación estival origina la aparición de un acusado gradiente de redox como consecuencia de los procesos de descomposición de la materia orgánica y el consiguiente agotamiento de oxígeno. En la tabla 6.6 pueden observarse los gradientes de redox durante las estratificaciones térmicas de 1987 y 1988, al igual que las diferencias de redox entre las aguas superficiales y el fondo del hipolimnion. Esta redoxclina era muy abrupta en junio de 1987, presentando un gradiente máximo superior a 400 $\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$ entre 8 y 9 m. En agosto, la redoxclina se localizaba más superficialmente, entre 7 y 8 m de profundidad, aunque el gradiente era menos acusado. En este mismo mes, se observó un gradiente de 151 $\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$ entre 9 y 10 m, mientras que entre 8 y 9 m la diferencia de Eh no alcanzaba los 100 $\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$.

A finales de la estratificación de 1987, la redoxclina aumentó de nuevo su profundidad y se localizó entre 8 y 9 m con un gradiente máximo de 289 $\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$. Entre 8.4 y 8.6 m, el redox sufrió un aumento de 35 mV, debido a las condiciones más oxidadas que originaba, como hemos apuntado anteriormente, la actividad fotosintética de las cianobacterias y las criptofíceas (consúltese también apartado 8.2.8.1).

Tabla 6.6. Gradientes de potencial redox ($\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$) durante los periodos de estratificación térmica de 1987 y 1988 en la laguna Arcas-2. El último número de cada columna representa la diferencia del potencial redox entre la superficie y el fondo de la laguna.

Table 6.6. Redox potential gradients ($\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$) during the periods of thermal stratification of 1987 and 1988 in Lake Arcas-2. The last value in each column represents the Eh difference between the surface and the bottom.

INTERVALO PROFUND. m	GRADIENTE Eh $\text{mV}\cdot\text{m}^{-1}$						
	1987				1988		
	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Abril	Junio	Octubre
7-8	2	42	223	67	--	2	--
8-9	406	300	93	289	7	267	157
9-10	68	23	151	164	3	111	342
10-11	29	5	29	0	338	28	2
11-12	16	5	5	5	44	4	2
12-13	7	0	2	1	10	13	2
13-14	14	1	--	8	42	30	--
	553	456	509	526	409	430	500

En el hipolimnion se daban valores de Eh electronegativos (potenciales más reductores que el hidrógeno), estando en la mayoría de los casos por debajo de los -100 mV y a medida que avanzaba el verano estos valores disminuían, haciéndose cada vez más negativos. Con la mezcla invernal, toda la columna de agua mostraba valores positivos de alrededor de +300 mV. En abril de 1988, con la condición de anoxia restablecida, una incipiente pero abrupta redoxclina se localizó entre 10 y 11 m de profundidad, la cual ascendió hasta los 8 m en junio de este año, mes durante el cual la redoxclina mostró un gran espesor (2 m).

6.2.2.6. Conductividad

Los valores de conductividad en la laguna de Arcas-2 están casi siempre por encima de los 2500 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (véase figura 6.7.A), con lo que podemos considerar a las aguas de la laguna Arcas-2 como fuertemente mineralizadas. Esta elevada conductividad viene dada por la elevada concentración de sulfatos presentes en el agua (véase apartado 6.2.2.7). La figura 6.7.B presenta la evolución de los valores medios de la conductividad para toda la columna de agua, así como en el epi-metalimnion e hipolimnion durante los períodos de estratificación. Los valores mínimos se dieron durante el mes de agosto de 1988 y por el contrario, la máxima conductividad se observó durante el mes de noviembre, con valores de 2800 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$.

La conductividad de las aguas del fondo de la laguna era ligeramente superior a la de las aguas superficiales, puesto que se trata de una laguna de disolución. Además, durante la estratificación estival, la conductividad de las aguas del hipolimnion es siempre superior a las del epilimnion, con diferencias que oscilan entre 10 y 240 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, puesto que la disminución del pH y del redox facilita la solubilización de diferentes compuestos, causando consecuentemente una mayor conductividad. Únicamente durante el mes de abril la conductividad del hipolimnion fue menor que la del epi-metalimnion (figura 6.7.B).

6.2.2.7. Mineralización de las aguas

ALCALINIDAD TOTAL

La laguna Arcas-2 presenta una alcalinidad bastante alta, con valores medios superiores a 3 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$. El responsable principal de esta alcalinidad es el ion bicarbonato cuyas variaciones en la concentración media se muestran en la figura 6.8. Durante la estratificación, las aguas epi-metalimnéticas muestran valores medios ligeramente superiores a 3 $\text{meq}\cdot\text{l}^{-1}$.

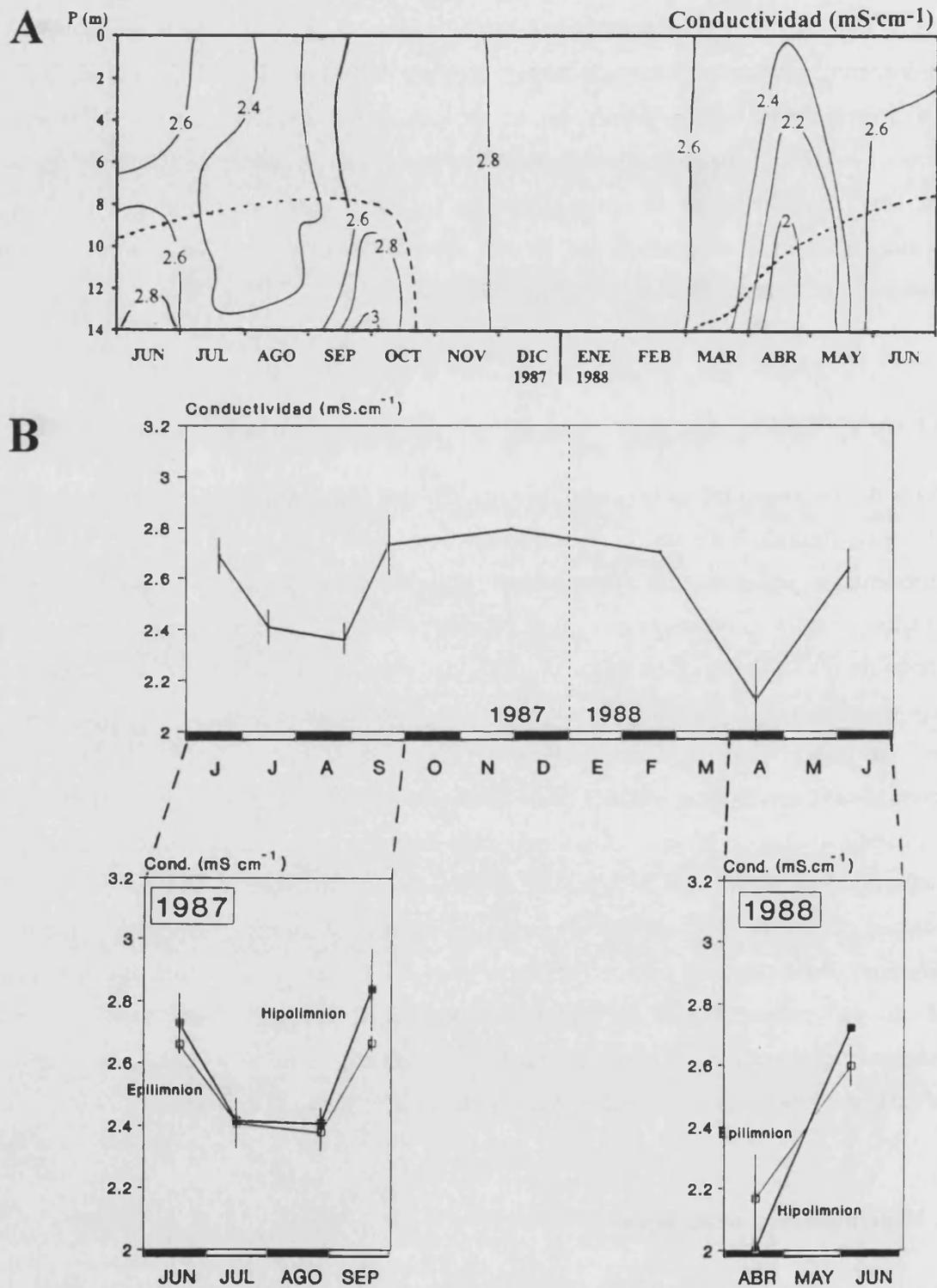


Figura 6.7. A: Distribución espacio-temporal de la conductividad en la laguna Arcas-2. **B:** Evolución de la conductividad promedio de las aguas de la laguna. Las barras verticales indican la desviación típica. En las gráficas inferiores aparece la conductividad media en el epi-metalimnion e hipolimnion de la laguna durante los periodos de estratificación estival de 1987 y 1988.

Figura 6.7. A: Time-depth distribution of conductivity in Lake Arcas-2. **B:** Mean conductivity of lake waters. Vertical bars indicate the standard deviation. Lower panels show the mean conductivity in the epi-metalimnion and hypolimnion during the stratification periods 1987/1988.

Por su parte, las aguas del hipolimnion experimentan un gran aumento de la alcalinidad total, debido, principalmente, a la acumulación de sulfhídrico, una gran parte del mismo en forma de HS^- , procedente de la sulfatoreducción, que tiene lugar a estos niveles. El fosfato y silicato que también se concentran durante dicho período (véase apartado 6.2.2.9), contribuyen al aumento de la alcalinidad. Con la mezcla otoñal, los valores de alcalinidad se uniformizan en toda la columna, disminuyendo en el mes de noviembre, momento en el que se determinó un valor medio de $2.67 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ (figura 6.8).

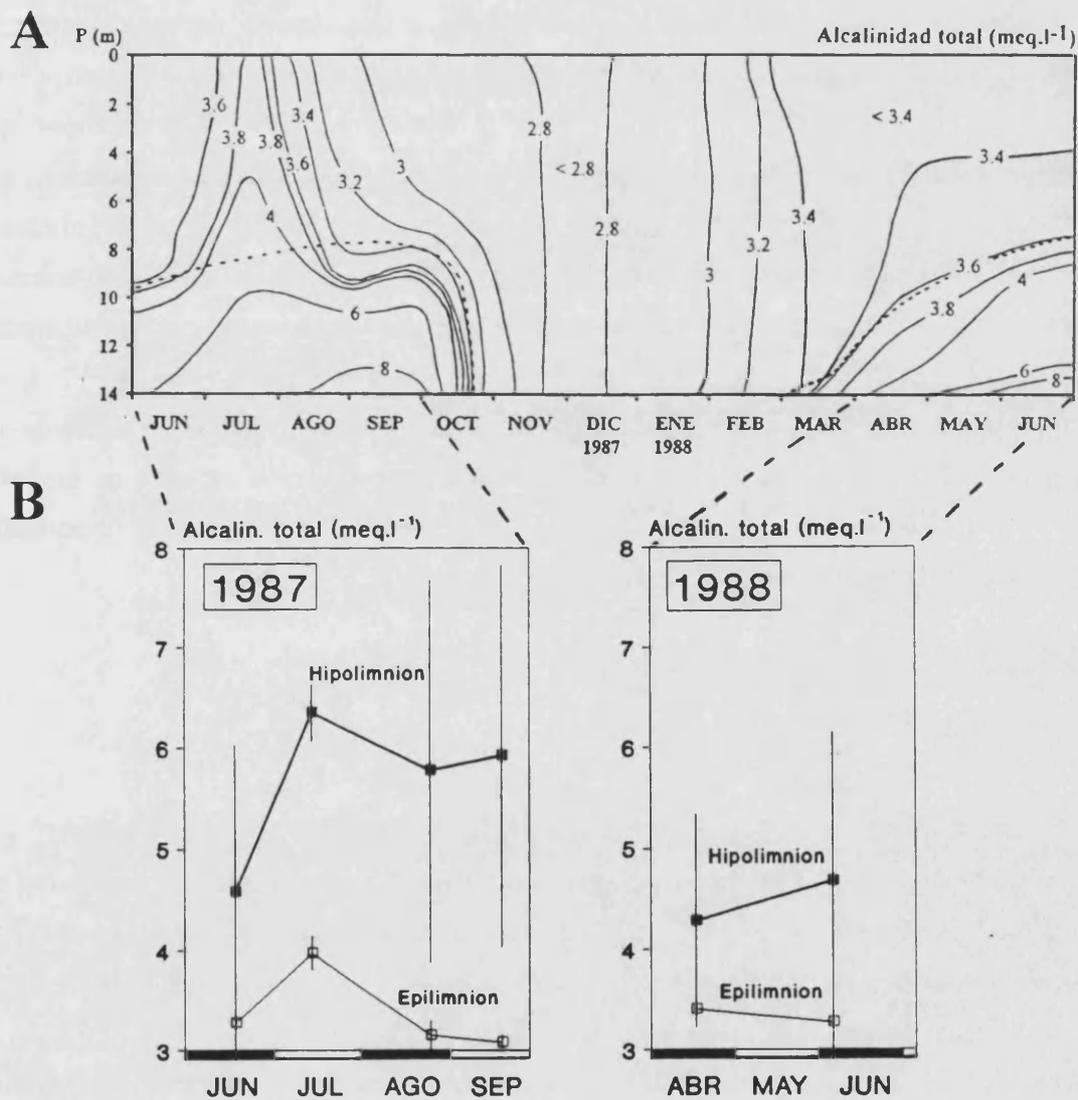


Figura 6.8. A: Distribución espacio-temporal de la alcalinidad total durante el periodo de estudio. **B:** Media de la alcalinidad en el epi-metalimnion e hipolimnion de la laguna durante los periodos de estratificación estival. Las barras verticales indican la desviación típica.
Figure 6.8. A: Time-depth distribution of total alkalinity during the period of study. **B:** Mean total alkalinity in the epi-metalimnion and hypolimnion during the stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

SULFATO

Las concentraciones de sulfato en la laguna Arcas-2 son muy elevadas (figura 6.9.A y B) y son las principales responsables de los altos valores de conductividad que muestran las aguas de esta laguna, debido principalmente al sulfato de calcio el cual procede de la disolución de los yesos que constituyen el substrato sobre el que se asienta la misma.

La evolución del contenido medio en sulfato en toda la columna de agua, así como en la zona óxica y en la zona anóxica de la laguna, se muestran en la figura 6.9.B. La concentración de sulfato aumenta ligeramente durante el verano en superficie, debido probablemente a la mayor evaporación de las aguas. Las concentraciones medias eran de 32.9 y 33.3 meq·l⁻¹ en junio y julio, y de 36.9 y 37.1 meq·l⁻¹ en agosto y septiembre. Las concentraciones epimetalimnéticas e hipolimnéticas durante los primeros meses del verano son muy semejantes. Sin embargo, tras varios meses de estratificación, la concentración media en el hipolimnion desciende unos 2-3 meq·l⁻¹ respecto de la encontrada en el epi-metalimnion, como consecuencia de los procesos de sulfatorreducción que acontecen en la zona anaeróbica. La mezcla otoñal ocasionó un ligero descenso de la media de la concentración de sulfato (36.6 meq·l⁻¹). Al comienzo de la nueva estratificación, las concentraciones medias de sulfato presentaron un nuevo aumento (33.1 meq·l⁻¹), el cual se transformó en una disminución en junio de este año cuando la concentración media fue de 31.8 meq·l⁻¹, puesto que fue un año con importantes lluvias primaverales (véase Capítulo 3, apartado 3.2).

CLORURO

Las aguas de la laguna Arcas-2 presentan bajas concentraciones de cloruro, como se observa en la figura 6.10. Los valores medios del perfil vertical variaban entre 0.22 y 0.28 meq·l⁻¹ al comienzo del primer período de estratificación, los cuales aumentaron ligeramente hasta 0.32-0.38 meq·l⁻¹ al final de la misma, como sucedía en el caso del sulfato.

Una vez tuvo lugar la mezcla otoñal, las concentraciones medias de cloruro disminuyeron escasamente (0.27 ± 0.02 meq·l⁻¹); sin embargo, en febrero aumentaron de nuevo, ésta vez hasta valores de 0.48 ± 0.12 meq·l⁻¹. En abril, como sucedía en la laguna de La Cruz, se obtuvieron las mínimas concentraciones de cloruro (0.17 ± 0.01 meq·l⁻¹) del período de estudio, mientras que en junio volvieron a aumentar, obteniéndose valores de 0.56 ± 0.05 meq·l⁻¹.

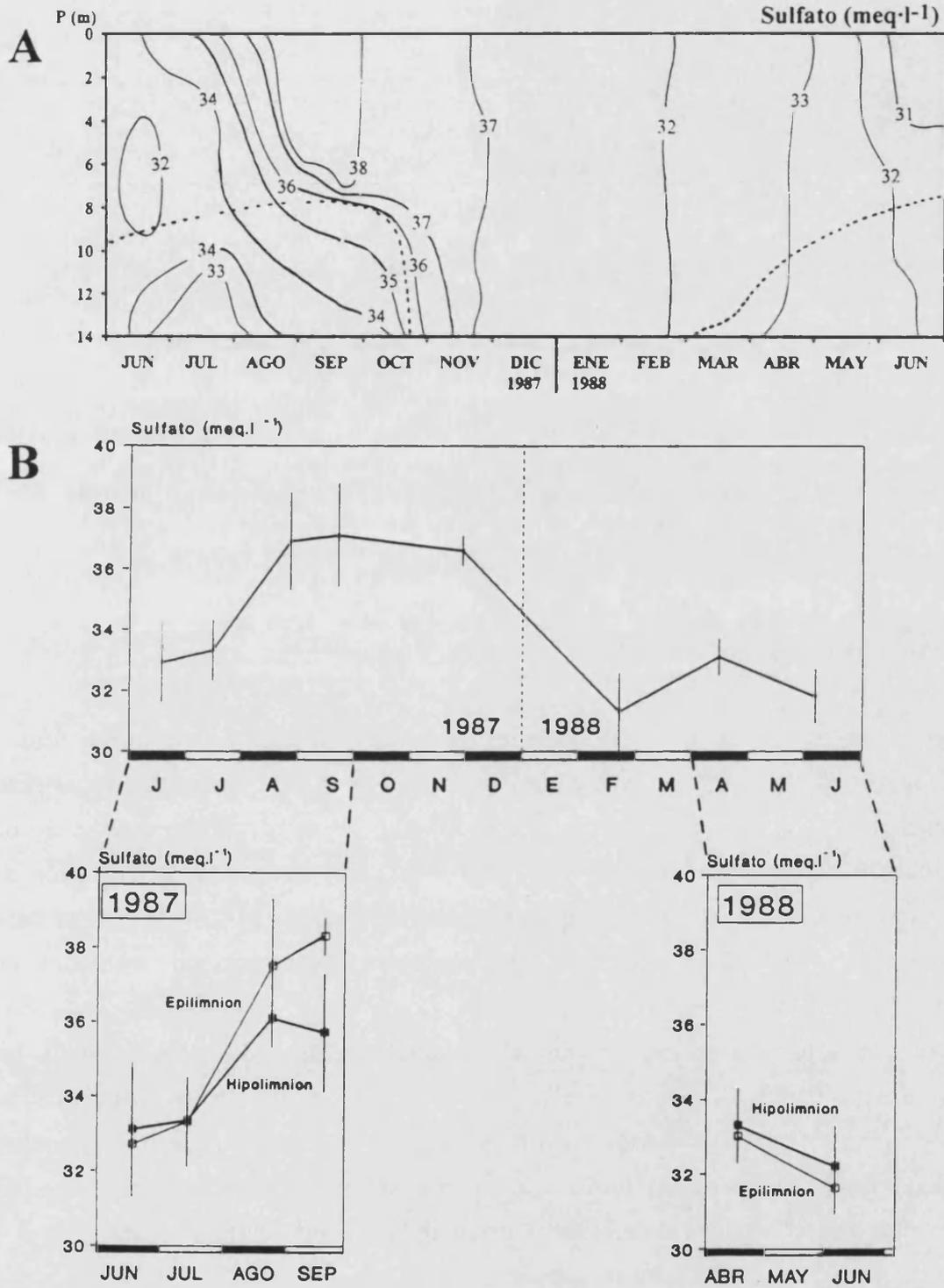


Figura 6.9. A: Isolíneas de la concentración de sulfato (meq.l⁻¹) en la laguna Arcas-2. **B:** Concentración promedio del sulfato de la columna de agua en la laguna durante el periodo de estudio, así como las medias en el epi-metalimnion e hipolimnion durante los periodos de estratificación térmica. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.9. A: Sulphate concentration (meq.l⁻¹) isolines in Lake Arcas-2. **B:** Mean concentration of sulphate in the water column of the lake. Values in the epi-metalimnion and hypolimnion are shown during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

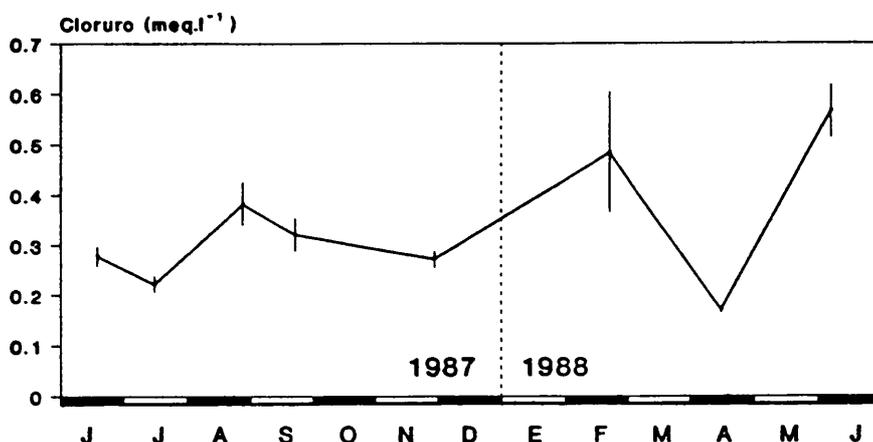


Figura 6.10. Concentración promedio de cloruro en la laguna Arcas-2 durante el período de estudio. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.10. Mean chloride concentration in Lake Arcas-2 during the period of study. Vertical bars indicate standard deviation.

6.2.2.8. Cationes principales: calcio, magnesio, sodio y potasio

El calcio es, con mucho, el catión predominante en las aguas de Arcas-2. Este elemento alcanza concentraciones muy elevadas, con valores medios de 20 mM. Su evolución durante el ciclo anual se muestra en la figura 6.11. Es de destacar la disminución de la concentración media de Ca en la columna de agua desde mediados de 1987 y en 1988. Durante la estratificación de 1987, los valores medios para la columna de agua estaban alrededor de 21-23 mM, con un claro máximo en agosto (27.6 mM). En septiembre, las concentraciones disminuyeron para situarse en 17 mM.

Durante la primera parte del período de estratificación de 1987 (junio y julio), las concentraciones medias hipolimnéticas de calcio superaban a los valores medios del epilimnion, si bien, las desviaciones típicas se solapaban. Sin embargo, en los meses de agosto y septiembre el epilimnion mostró concentraciones medias superiores a las del hipolimnion (figura 6.11). Las diferencias entre el hipolimnion y el epilimnion fueron de 1.1-1.7 mM en junio y julio y de -3.4 y -1.7 mM en agosto y septiembre respectivamente.

En cambio, en 1988 los valores medios del hipolimnion superaron a los epilimnéticos en las dos ocasiones en las que se determinó dicho catión, aunque las diferencias eran menos acusadas (0.9 y 0.3 mM en abril y junio respectivamente).

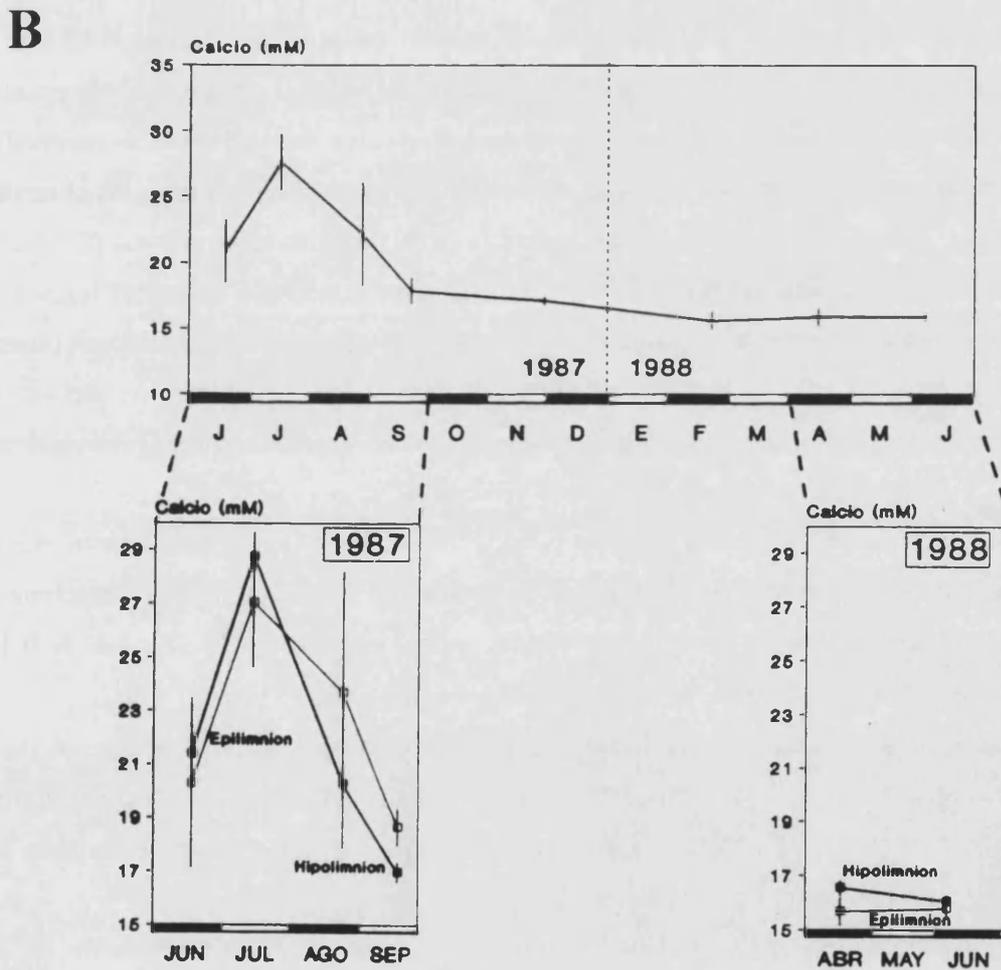
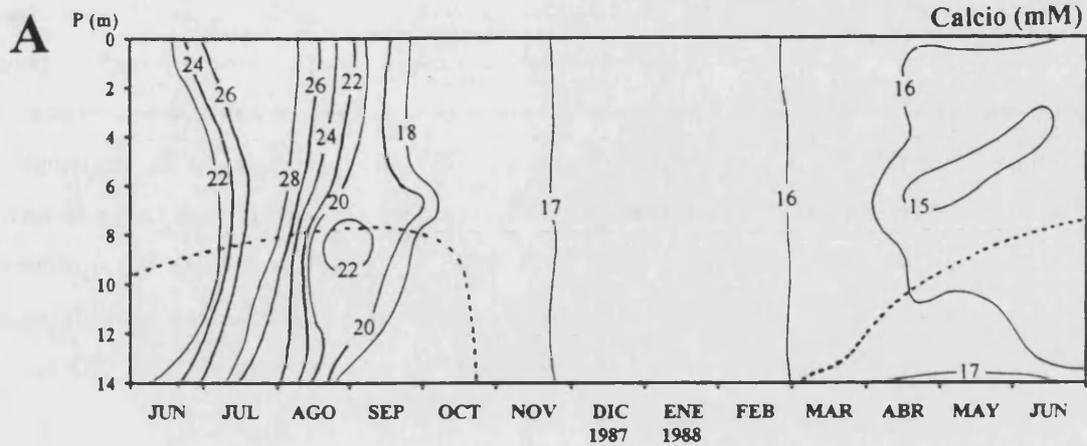


Figura 6.11. A: Isolíneas de la concentración de calcio (mM) en la laguna Arcas-2. **B:** Concentración promedio de calcio en la columna de agua de la laguna durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece esta media en el epilimnion e hipolimnion durante los dos periodos de estratificación térmica. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.11. A: Calcium concentration (mM) isolines in Lake Arcas-2. **B:** Mean calcium concentration in the water column. Lower panels show the mean concentration in the epilimnion and hypolimnion during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

El **magnesio** es el segundo catión en importancia en la laguna Arcas-2, donde aparece con concentraciones medias de 3.4 mM. La evolución de sus concentraciones promedio aparece reflejada en la figura 6.12. Como sucedía en el caso del Ca, las concentraciones medias de magnesio durante la primera parte del ciclo anual de 1987 son superiores a las registradas a partir de septiembre de este año y hasta junio de 1988. También como hemos visto más arriba, las concentraciones promedio hipolimnéticas (3.7-4 mM) son superiores a las del epilimnion (3.5-3.6 mM) en junio y julio, e inferiores el resto del período de estratificación (con diferencias de 0.5-0.2 mM en agosto y septiembre). El máximo absoluto se dio en agosto de 1987 con un valor medio de 4.29 mM en las aguas aerobias.

Los cationes monovalentes **sodio** y **potasio**, son minoritarios en la laguna Arcas-2, y presentan concentraciones medias de 0.21 y 0.07 mM respectivamente. Las figuras 6.13 y 6.14 muestran dichos valores medios con sus desviaciones típicas a lo largo del período de estudio. Siguiendo la misma tendencia descrita para los cationes divalentes, las concentraciones medias de Na y K registradas al comienzo de la estratificación de 1987 fueron superiores a las obtenidas a finales de 1987 y durante 1988. El Na mostró concentraciones medias epilimnéticas (0.18-0.26 mM) inferiores a las del hipolimnion (0.22-0.28) durante todo el período de estratificación de 1987. También, como con los restantes cationes, se detectó un aumento del contenido en potasio a partir de la oxiclina (figura 6.14). Durante el período de mezcla, las concentraciones de sodio y potasio se mantuvieron uniformes en la columna de agua, como lo indica la bajas desviaciones típicas de los datos durante los meses de noviembre y febrero.

En cuanto a las razones molares entre los cationes, se observa que la razón molar media Mg/Ca en la laguna Arcas-2 para toda la columna de agua es de 0.18, con ligeras variaciones a lo largo del ciclo anual (figura 6.15). El valor mínimo se dio en julio de 1987 y fue de 0.14, mientras que el valor máximo de 0.21 se registró en febrero de 1988.

La relación molar K/Na para toda la columna de agua mostró valores medios de 0.32, como se observa en la figura 6.15 que muestra la evolución de esta razón en las distintas épocas del año. Los mínimos (0.28) se obtuvieron en junio de 1987, mientras que en septiembre del mismo año se computaron valores máximos de 0.36.

Como se deduce de lo expuesto hasta el momento, existe un claro predominio de los cationes divalentes sobre los monovalentes, con proporciones en equivalentes Na+K/Ca+Mg medias de 0.006 (figura 6.15). Los valores máximos de esta relación se dieron en febrero de 1988 (0.007) y los mínimos se observaron en julio de 1987 con un valor de 0.005.

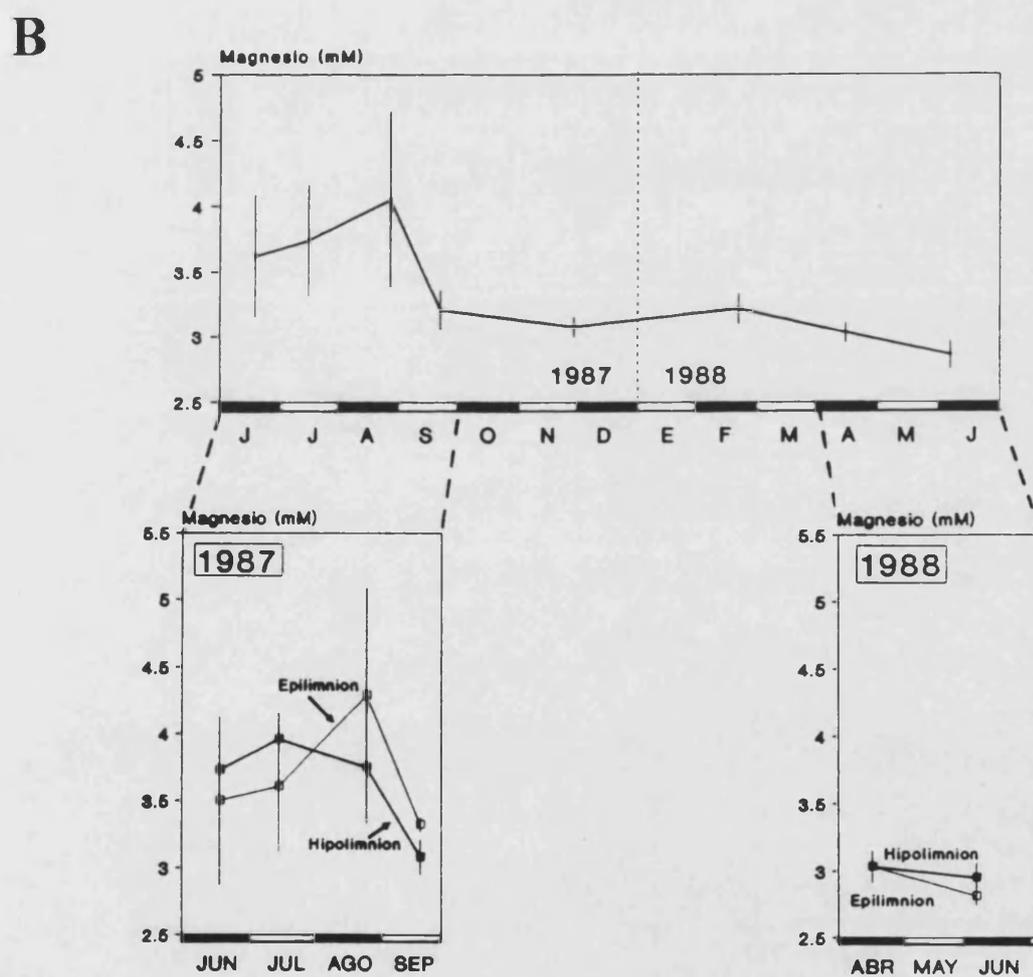
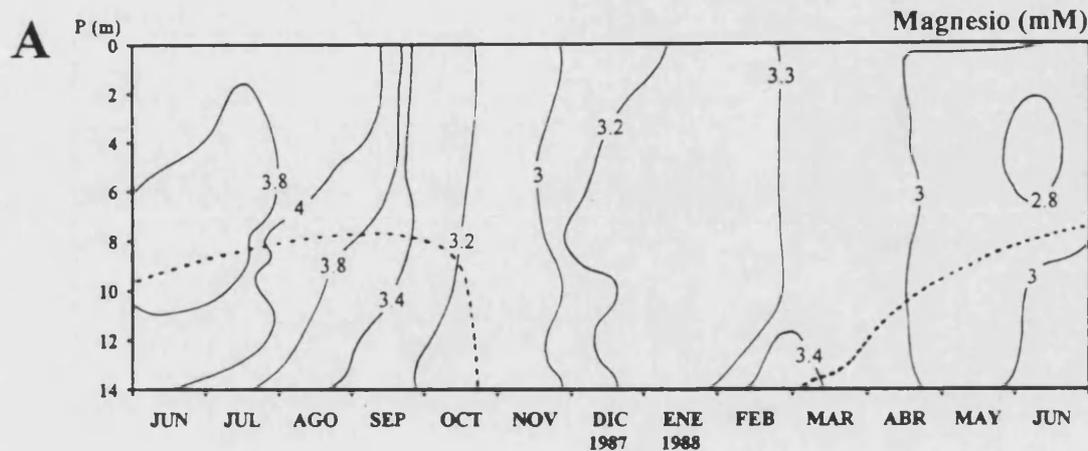


Figura 6.12. A: Isolíneas de la concentración de magnesio (mM) en la laguna Arcas-2. **B:** Concentración promedio de magnesio en la columna de agua de la laguna durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece esta media en el epilimnion e hipolimnion durante los dos periodos de estratificación térmica. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.12. A: Magnesium concentration (mM) isolines in Lake Arcas-2. **B:** Mean magnesium concentration in the water column. Lower panels show the mean concentration in the epilimnion and hypolimnion during thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

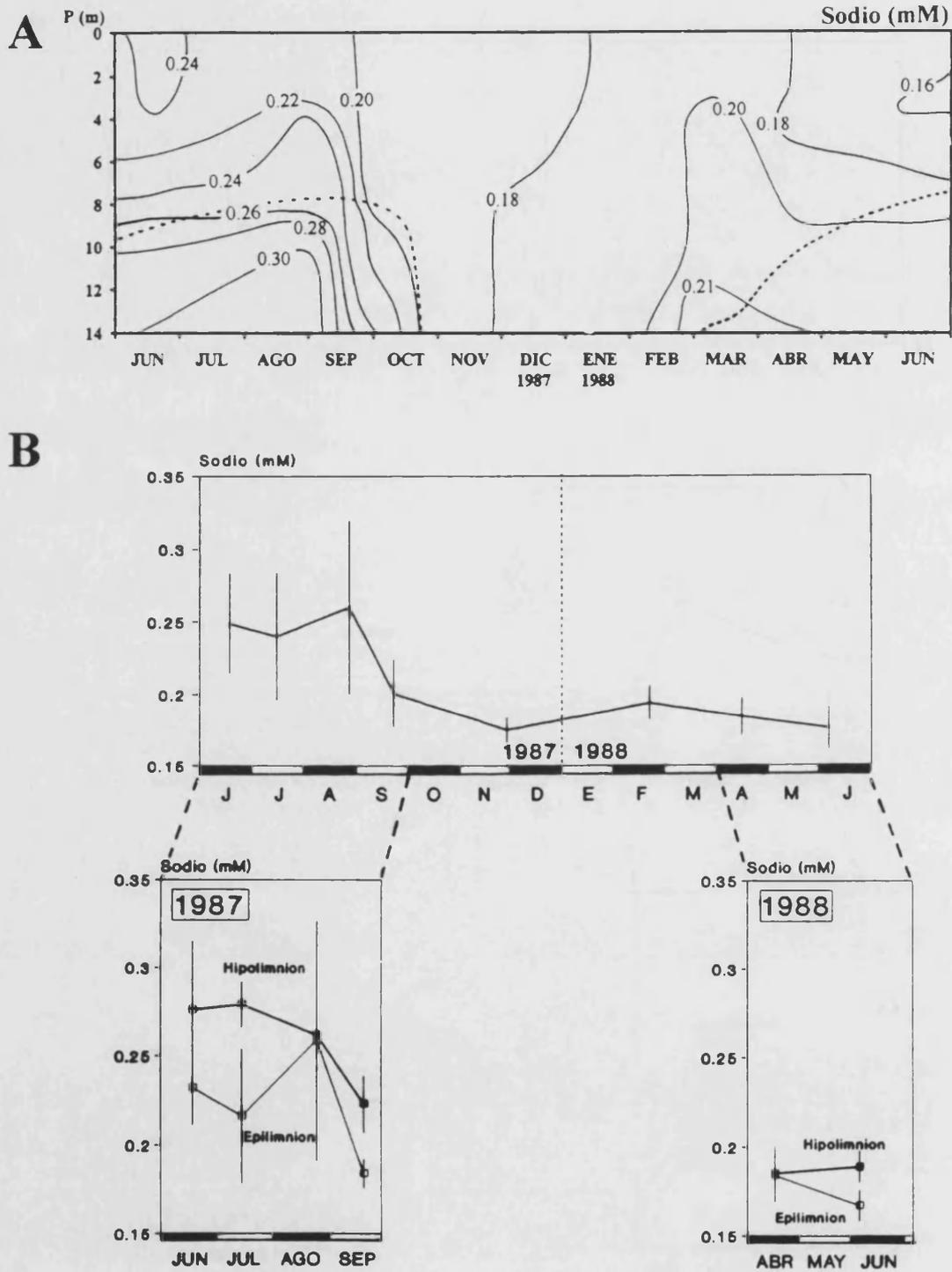


Figura 6.13. A: Isolneas de la concentración de sodio (mM) en la laguna Arcas-2. **B:** Concentración promedio de sodio en la columna de agua de la laguna durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece esta media en el epilimnion e hipolimnion durante los dos periodos de estratificación térmica. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.13. A: Sodium concentration (mM) isolines in Lake Arcas-2. **B:** Mean sodium concentration in the water column. Lower pannels show the mean concentration in the epilimnion and hypolimnion during thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

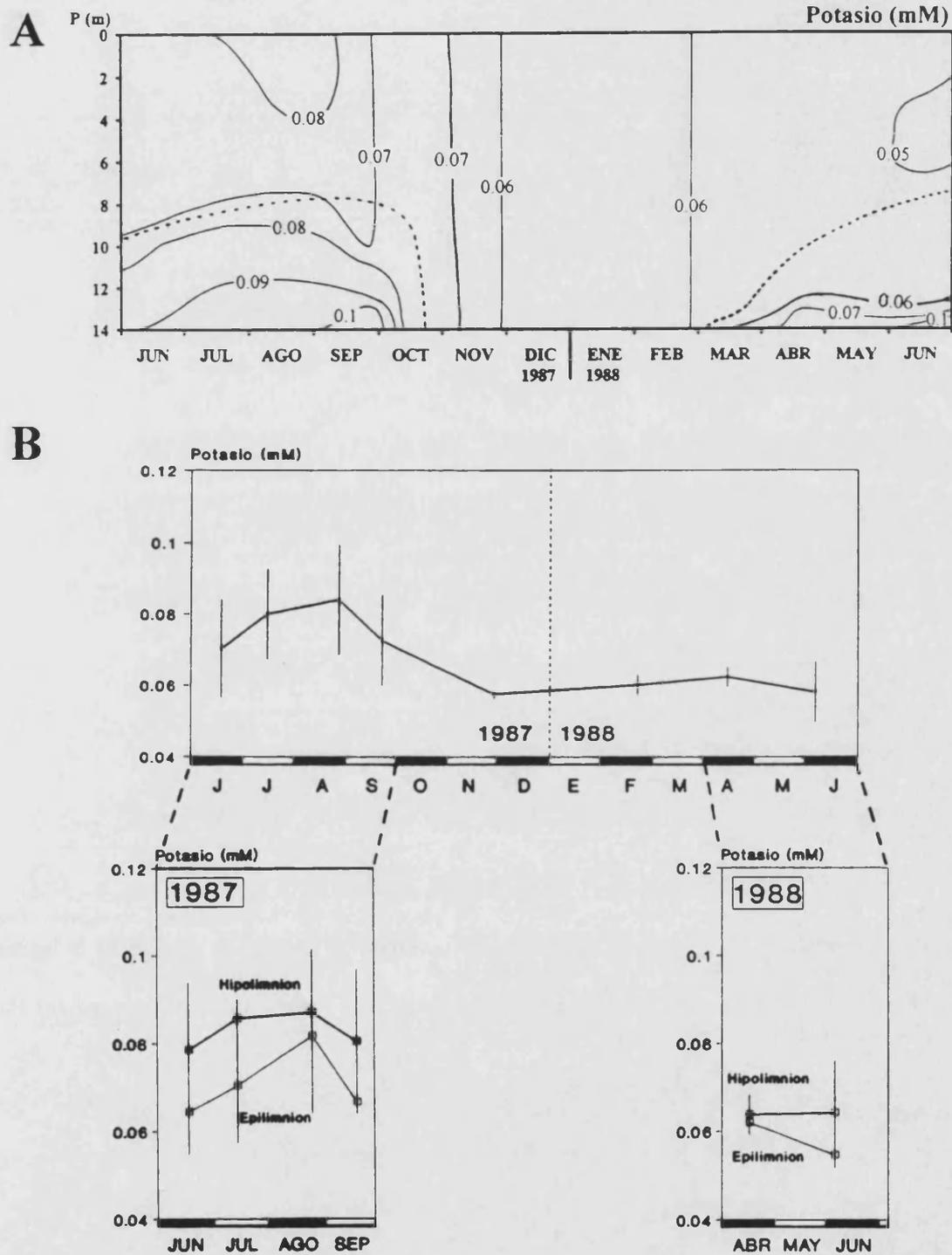


Figura 6.14. A: Isolíneas de la concentración de potasio (mM) en la laguna Arcas-2. B: Concentración promedio de potasio en la columna de agua de la laguna durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece esta media en el epilimnion e hipolimnion durante los dos periodos de estratificación térmica. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.14. A: Potassium concentration (mM) isolines in Lake Arcas-2. B: Mean potassium concentration in the water column. Lower panels show the mean concentration in the epilimnion and hypolimnion during thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

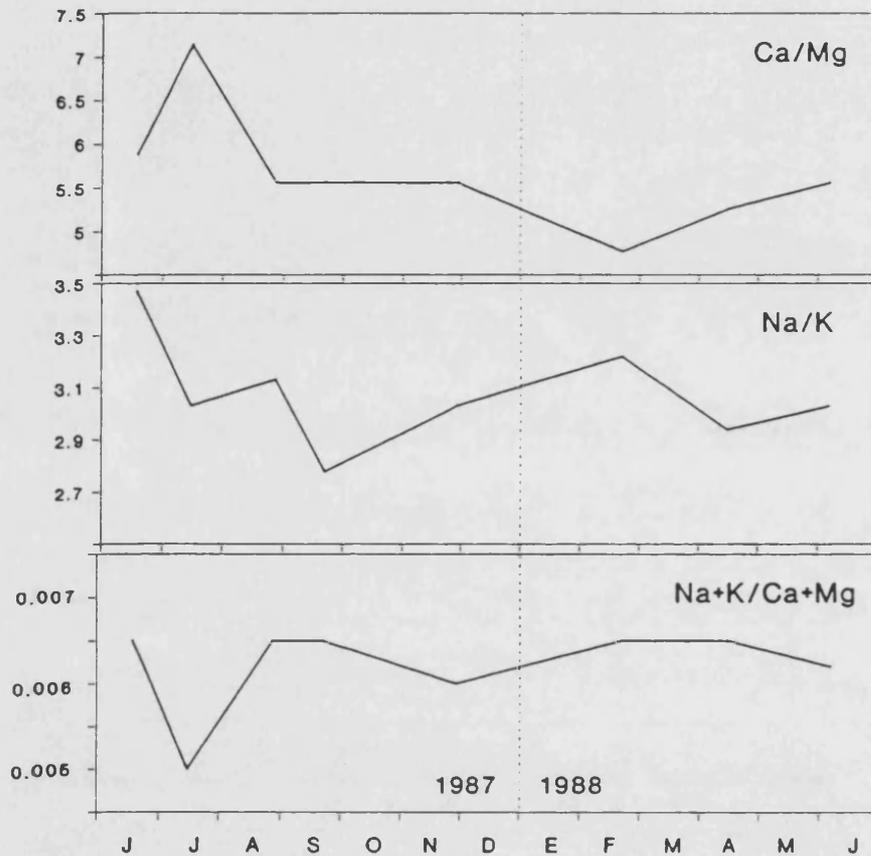


Figura 6.15. Razones molares Mg/Ca, Na/K y cationes monovalentes/cationes divalentes (en equivalentes) promediadas para toda la columna de agua durante el periodo de estudio en la laguna Arcas-2.

Figure 6.15. Molar ratios of Mg/Ca, Na/K and (Na+K)/(Ca+Mg) (in equivalents) averaged for the whole water column during the studied period in Lake Arcas-2.

6.2.2.9. Nutrientes

FOSFATO

Contrariamente a las numerosas formas que adquiere el nitrógeno en los sistemas acuáticos, la única forma inorgánica del fósforo significativamente importante es el ortofosfato (Wetzel, 1981), aunque se sabe que las algas pueden utilizar ésteres orgánicos del ácido fosfórico, como glicerofosfatos y pirofosfatos y son capaces de obtener grupos fosfato endoenzimáticamente o por liberación de exoenzimas al medio. La figura 6.16 muestra la evolución del contenido medio en fosfato soluble durante el periodo de estudio. En ella se puede observar que las

concentraciones son bajas en todo el ciclo anual, aunque fluctuantes. Mientras que, como veremos más adelante, el nitrógeno no supone un factor limitante para el desarrollo del fitoplancton en la laguna Arcas-2, el fósforo puede actuar como un limitante del crecimiento poblacional en el epilimnion. Las concentraciones medias hipolimnéticas eran siempre superiores a las medias del epilimnion en los periodos de estratificación térmica y anoxia hipolimnética (a excepción de abril de 1988, cuando la estratificación era todavía muy reciente). Durante el período de mezcla invernal se obtuvieron valores más elevados, cercanos a $1 \mu\text{M}$, en toda la columna de agua.

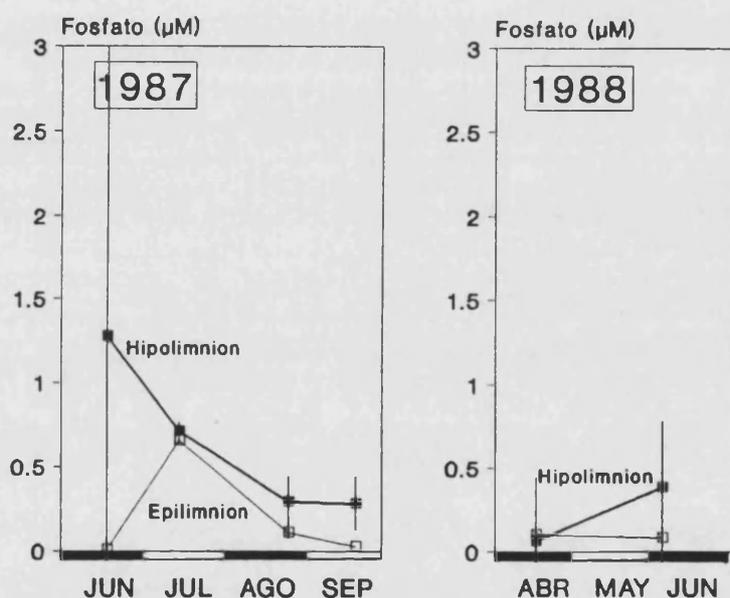


Figura 6.16. Concentración promedio del fosfato soluble (μM) en el epilimnion e hipolimnion de la laguna Arcas-2 durante los periodos de estratificación. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.16. Mean concentration of soluble phosphate (μM) in the epilimnion and hypolimnion of Lake Arcas-2 during the stratified periods. Vertical bars indicate standard deviation.

El fósforo total se determinó solamente en ciertas ocasiones durante el período de estudio. La figura 6.17 muestra dos perfiles verticales de la concentración de fosfato soluble y total correspondientes a los meses de septiembre de 1987 y junio de 1988. Tanto las concentraciones de P soluble como total son bajas en el epilimnion, aumentando considerablemente a partir de la interfase óxico-anóxica. Ya en el hipolimnion, y debido a la gran densidad celular que allí se encuentra, principalmente de bacterias fotosintéticas y también al acúmulo de materia orgánica, el P total experimenta un gran aumento, llegándose a medir concentraciones superiores a $3 \mu\text{M}$

en el fondo.

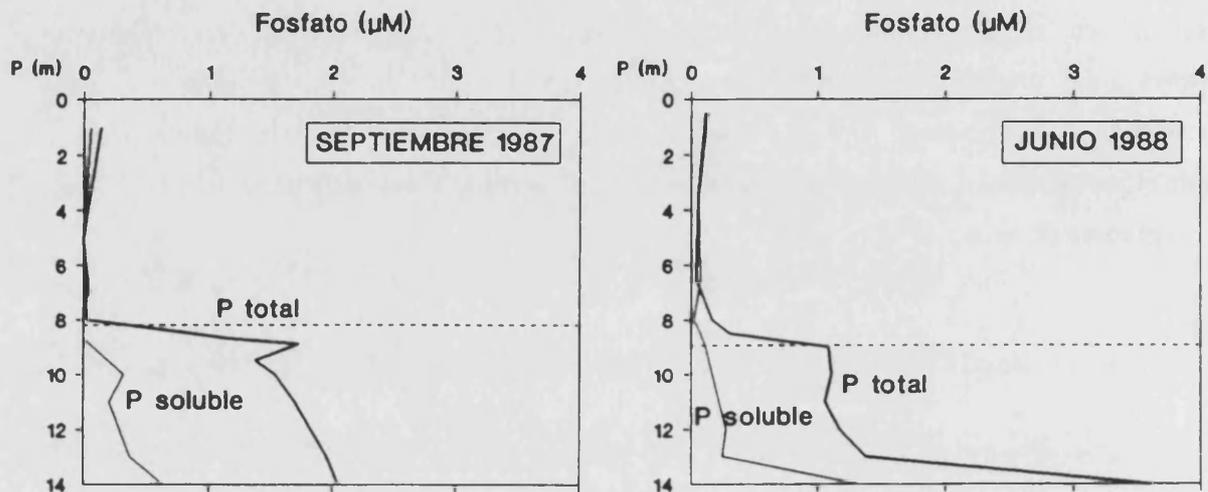


Figura 6.17. Perfiles verticales de la concentración de ortofosfato y fósforo total en la laguna Arcas-2. Datos de septiembre 1987 y junio de 1988. La línea punteada indica la localización de la interfase óxico-anóxica.

Figure 6.17. Vertical profiles of orthophosphate and total phosphorus concentration in Lake Arcas-2. Data from September 1987 and June 1988. Dotted line indicates oxic-anoxic interphase.

SILICATO

En la figura 6.18, que muestra la concentración promedio de silicato en toda la columna de agua y en el epilimnion e hipolimnion durante los períodos de estratificación térmica, se puede observar que el contenido de este compuesto en las aguas de la laguna Arcas-2 es elevado. Los niveles en el epilimnion y metalimnion durante el período de estratificación de 1987 fueron de alrededor de $150 \mu\text{M}$, aumentando notablemente sólo por debajo de la interfase óxico-anóxica, bajo las condiciones de anoxia reinantes en el verano y principios del otoño.

Las variaciones en el contenido en silicato en un lago son debidas principalmente a la intensa asimilación de dicho compuesto por las diatomeas y a la sedimentación de éstas desde la zona trofógena hasta la parte trofólita de la laguna durante el período de estratificación de verano, aumentando su concentración notablemente en el agua inmediatamente superior a los sedimentos. De este modo, las concentraciones máximas de silicato en la laguna Arcas-2 se dieron en el fondo de la laguna en septiembre de 1987 y eran cercanas a $500 \mu\text{M}$. Como veremos que sucede con el amonio, a medida que avanzaba la estratificación estival, el contenido de silicato hipolimnético se incrementaba.

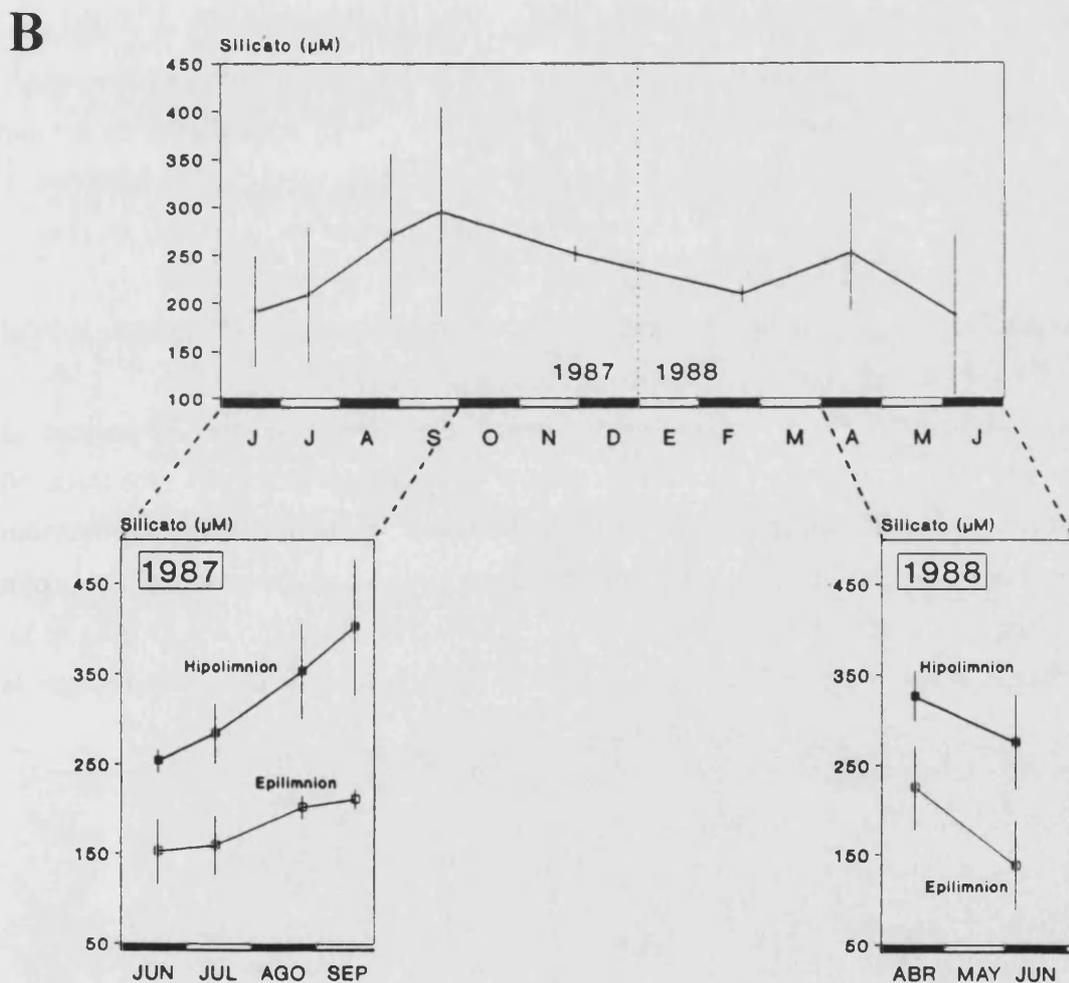
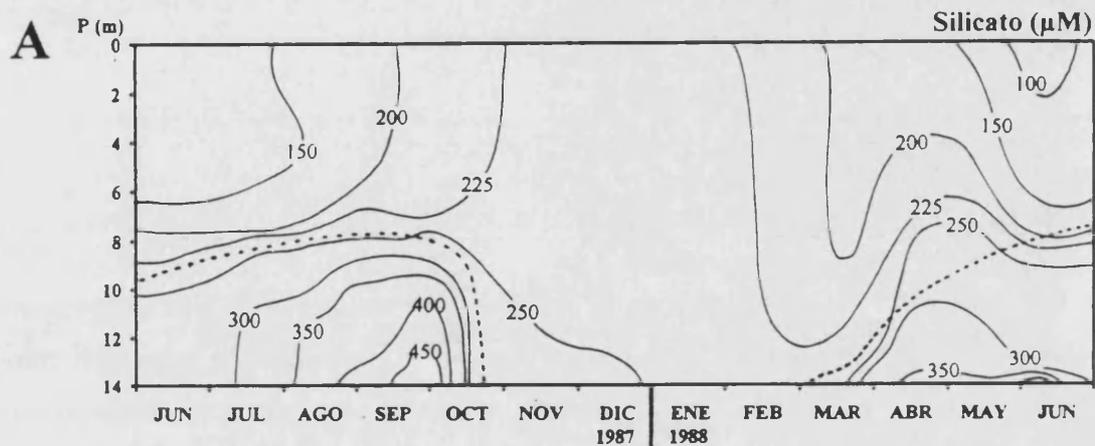


Figura 6.18. A: Isolíneas de la concentración de silicato (μM) en la laguna Arcas-2. **B:** Concentración promedio del silicato en la columna de agua de la laguna durante el período de estudio. En las gráficas inferiores aparece esta media en el epilimnion e hipolimnion durante los dos periodos de estratificación térmica. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.18. A: Silicate concentration (μM) isolines in Lake Arcas-2. **B:** Mean silicate concentration in the water column. Lower panels show the mean concentration in the epilimnion and hypolimnion during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

En invierno, las concentraciones de silicato se distribuían uniformemente en toda la columna y mostraban valores medios entre 200 y 250 μM .

AMONIO

En la figura 6.19 se observa la evolución de la concentración media de amonio en la laguna Arcas-2. Las concentraciones epilimnéticas medias durante la estratificación oscilaban entre valores de 20 y 30 μM . Al final de ésta, el contenido en amonio se redujo considerablemente, presentando un valor medio de 3.4 μM . Siguiendo el ciclo de estratificación, el amonio se acumula en las zonas anaerobias de la laguna, alcanzando concentraciones máximas hipolimnéticas cercanas a los 900 $\mu\text{moles l}^{-1}$ (julio de 1987). Este incremento va acompañado de una desnitrificación simultánea del NO_3 en el hipolimnion. Dicha acumulación de amonio comienza a nivel de la interfase óxico-anóxica, donde empiezan las condiciones reductoras, y por tanto, el aumento progresivo de este compuesto, única especie de nitrógeno inorgánico estable en ambientes reductores.

Las concentraciones hipolimnéticas medias en la estratificación de 1987 variaban entre el mínimo de 200 μM medido en agosto y el máximo de 531 μM en julio.

Durante el período de circulación de las aguas, las concentraciones de amonio se mantuvieron más o menos uniformes en toda la columna de agua con valores elevados (entre 50 y 70 μM). A comienzos de la estratificación de 1988, el amonio se acumulaba en el hipolimnion de la laguna con un contenido medio de 106 μM , el cual aumentó hasta 235 μM en junio de este año. Las desviaciones típicas de los valores medios son elevadas, indicando que se trata de un parámetro que se distribuye siguiendo un fuerte gradiente de concentración (creciente con la profundidad) en el hipolimnion de la laguna (fig. 6.19.A).

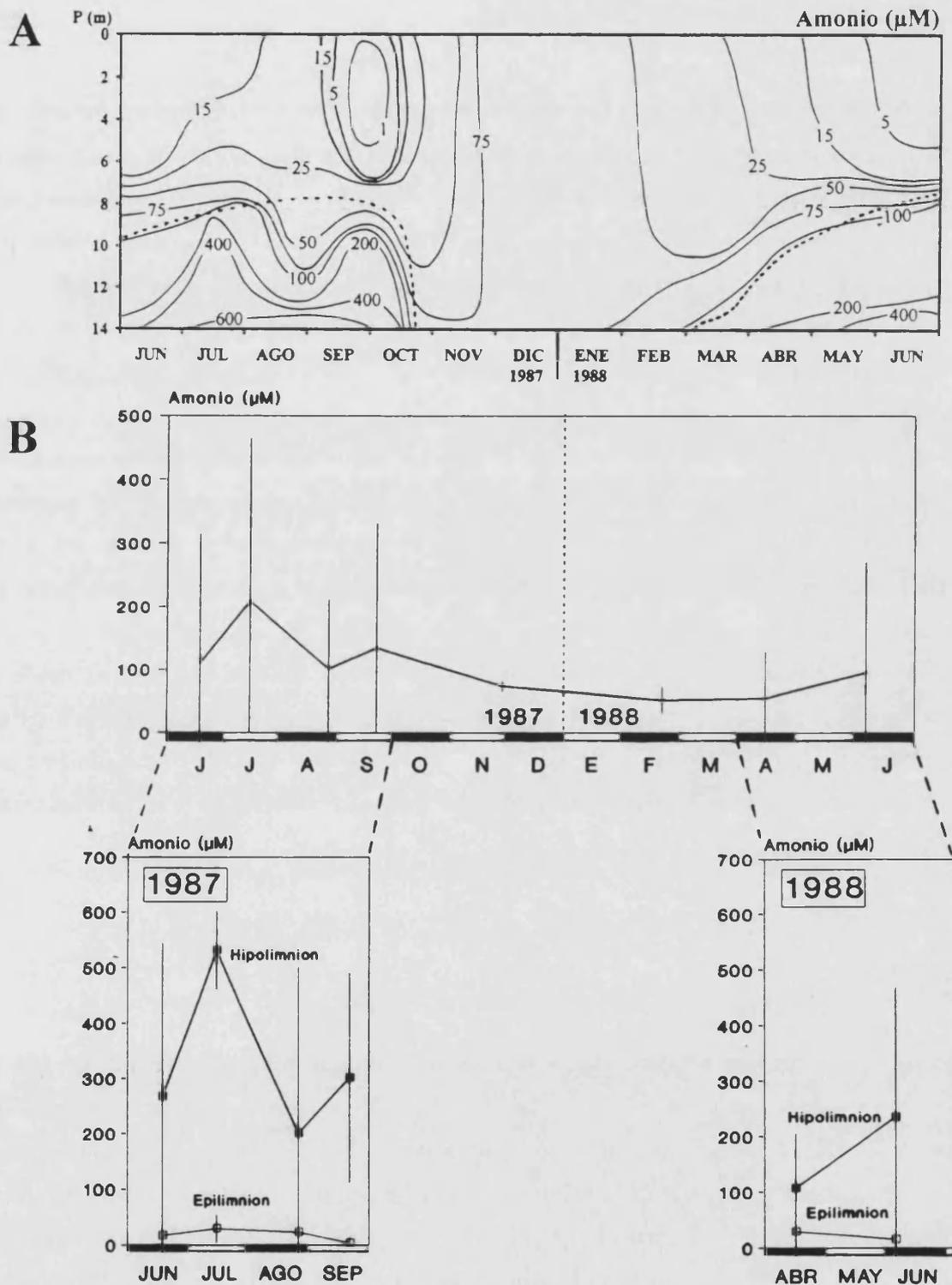


Figura 6.19. A: Isolneas de la concentración de amonio (μM) en la laguna Arcas-2. B: Concentración promedio del amonio en la columna de agua de la laguna durante el periodo de estudio. En las gráficas inferiores aparece esta media en las distintas capas de la laguna (epi-metalimnion e hipolimnion) durante los dos periodos de estratificación térmica. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.19. A: Ammonia concentration (μM) isolines in Lake Arcas-2. B: Mean concentration of ammonia during the studied period. Lower pannels show mean concentration in the epi-metalimnion and hypolimnion during the thermal stratification periods. Vertical bars indicate standard deviation.

NITRATO

Como se ha visto en el Capítulo 2 (descripción de la zona de estudio), la laguna Arcas-2 está rodeada por un área de terrenos de cultivo, que causan un importante aporte externo de nitratos. De esta manera, el agua de la laguna mostraba concentraciones de nitrato muy fluctuantes, que variaban entre mínimos de 15 μM y máximos superiores a los 90 μM (figura 6.20). Vemos, por tanto, que en la laguna Arcas-2, el nitrato no es un factor limitante para el desarrollo algal.

Los cambios estacionales del nitrógeno muestran gran variabilidad en lagos que están sometidos a un período alternado de condiciones óxicas y anóxicas de sus aguas profundas. Cuando la laguna está estratificada, en las zonas anaerobias no se observa nitrato debido a las condiciones reductoras reinantes, apareciendo en su lugar, como hemos apuntado anteriormente, el compuesto reducido del nitrógeno inorgánico, el amonio. En las capas aerobias, los máximos encontrados no eran superficiales, sino que se daban generalmente entorno de los 4 m, profundidad alrededor de la cual se iniciaba la termoclina y en la que podría localizarse en algunas ocasiones la actividad de las bacterias nitrificantes que sumarían al nitrato de origen agrícola, el que procede de la oxidación biológica del amonio que pueda difundir desde el hipolimnion. En el período de mezcla invernal, las concentraciones superficiales (hasta los 4 m) eran inferiores (15-20 μM) a las de las aguas más profundas (40-60 μM) probablemente por incorporación debida al fitoplancton superficial sumada a los aportes de aguas subterráneas ricas en nitratos en las aguas más profundas.

NITRITO

La figura 6.21 muestra las concentraciones medias de nitrito en la laguna Arcas-2. En ella se observa como, durante el primer período de estratificación, dichas concentraciones variaban entre máximos de $0.56 \pm 0.1 \mu\text{M}$ en junio y mínimos de $0.30 \pm 0.13 \mu\text{M}$ a finales de este período. Con la mezcla completa de la columna de agua en otoño, el contenido medio de nitrito aumenta considerablemente, alcanzando valores de $0.79 \pm 0.06 \mu\text{M}$. Además, la concentración es muy uniforme en todo el perfil vertical como lo indica la baja desviación típica de la media. A medida que avanza el invierno, las concentraciones medias disminuyen ligeramente ($0.68 \pm 0.19 \mu\text{M}$ en febrero de 1988). Durante la primavera se registró un notable aumento en la concentración media de nitrito siendo, de hecho, la máxima encontrada en todo el período de estudio, coincidiendo además con un aumento en la concentración de nitrato (hecho lógico

puesto que el nitrito es un compuesto de tránsito en la nitrificación, así como en la desnitrificación). Así, en abril, con la incipiente estratificación, se midió un valor medio de $0.88 \pm 0.24 \mu\text{M}$, y una vez establecida ésta, las concentraciones medias de nitrito sufrieron una acusada disminución ($0.30 \pm 0.18 \mu\text{M}$).

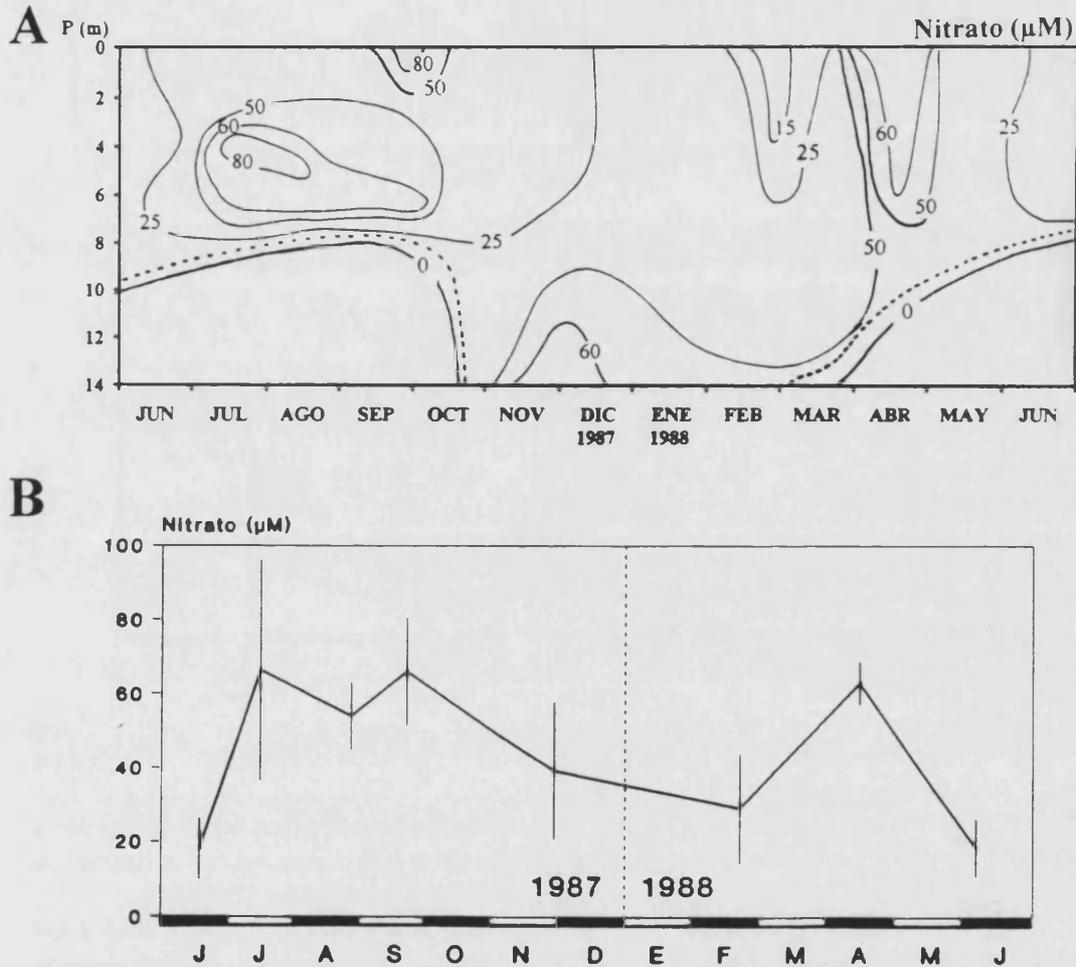


Figura 6.20. A: Distribución espacio-temporal de la concentración de nitrato (μM) en la laguna Arcas-2. La línea puntada indica la posición de la interfase óxico-anóxica. **B:** Concentración promedio de nitrato en el epilimnion y metalimnion de la laguna durante la época de estratificación y en toda la columna de agua durante la mezcla invernal. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.20. A: Time-depth distribution of nitrate concentration (μM) in Lake Arcas-2. Dotted line indicates oxico-anoxic interphase. **B:** Mean concentration of nitrate in the epilimnion and metalimnion of the lake during the stratification period and in the water column during de mixing. Vertical bars indicate standard deviation.

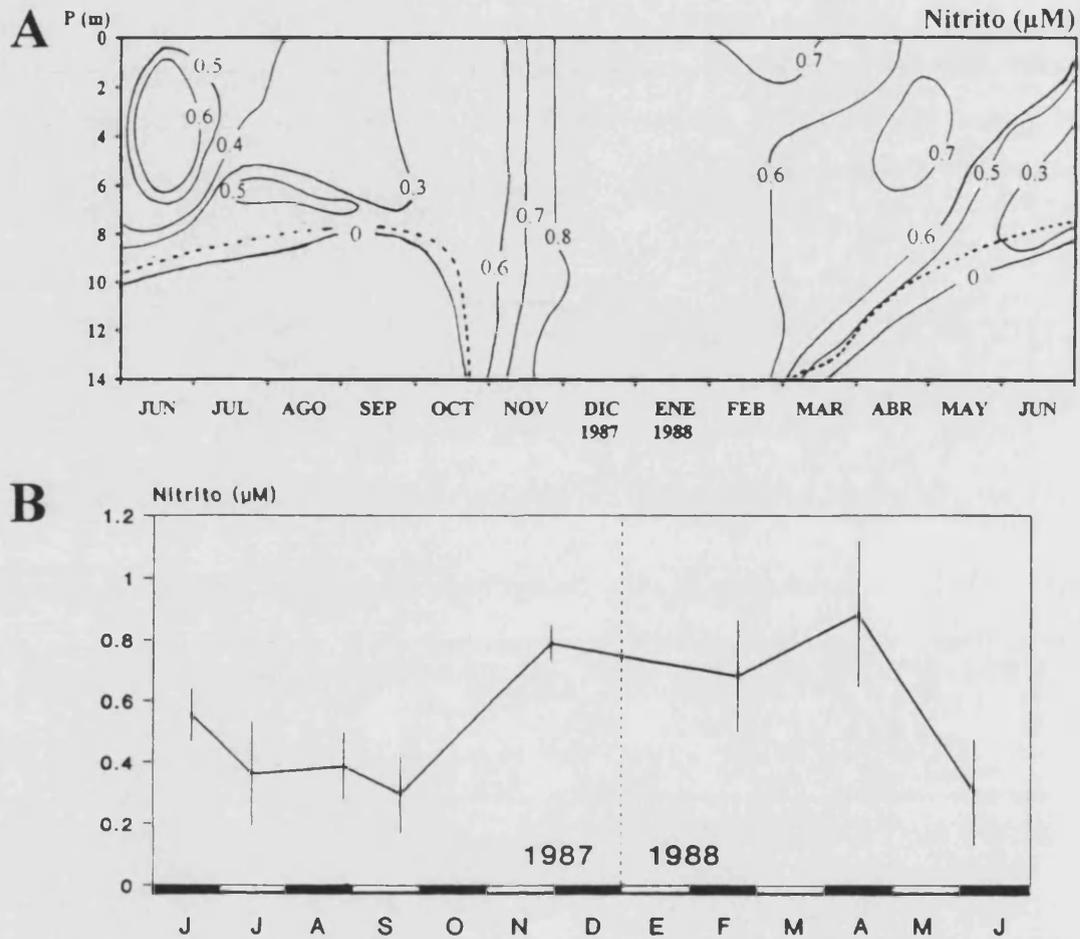


Figura 6.21. A: Distribución espacio-temporal de la concentración de nitrito (μM) en la laguna Arcas-2. La línea punteada indica la posición de la interfase óxico-anóxica. **B:** Concentración promedio de nitrito en el epilimnion y metalimnion de la laguna durante la época de estratificación y en toda la columna de agua durante la mezcla invernal. Las barras verticales indican la desviación típica.

Figure 6.21. A: Time-depth distribution of nitrite concentration (μM) in Lake Arcas-2. Dotted line indicates oxico-anoxic interphase. **B:** Mean concentration of nitrite in the epilimnion and metalimnion of the lake during the stratification periods and in the whole water column during the mixing period. Vertical bars indicate standard deviation.

6.2.2.10. Penetración luminosa

La penetración luminosa en la laguna Arcas-2 a lo largo del periodo de estudio se muestra en la figura 6.2.D. En ella se observa la variación de este parámetro en función del ciclo anual de la laguna, de forma que durante el periodo de estratificación estival, la luz no alcanza el fondo de la laguna mientras que en el periodo de mezcla, la luz, aunque escasa, fue detectada cerca del sedimento.

Los perfiles de extinción de la luz constituyen una consecuencia del efecto de las poblaciones de microorganismos planctónicos y de otras partículas en suspensión sobre las propiedades ópticas del medio siendo, por tanto, resultado de la distribución y composición de las comunidades fotosintéticas, en especial, en este caso, de las bacterias fotosintéticas, las cuales alcanzan concentraciones celulares muy elevadas. En la figura 6.22, que muestra dos perfiles de penetración de la luz en dos momentos diferentes del ciclo anual de la laguna, se observa con más detalle el hecho comentado anteriormente. Uno de ellos refleja las condiciones otoñales de después de la mezcla de la columna de agua, cuando la luz alcanza el fondo de la laguna. En el otro caso, la luz es extinguida rápidamente a la altura de la densa lámina de bacterias fotosintéticas del azufre. En este último se aprecian tres componentes de extinción, un coeficiente alto justo en la superficie, en los primeros centímetros, otro de menor extinción que abarca todo el epi-metalimnion ($\eta_{Z_{eu}} = 0.51 \text{ m}^{-1}$) y otro con una fuerte extinción ($\eta_{\text{resto}} = 3.61 \text{ m}^{-1}$) correspondiente a la zona bacteriana fotosintética.

La zona eufótica (la profundidad a la cual llega el 1 % de luz incidente en superficie) no muestra grandes variaciones en función de las distintas estaciones (tabla 6.7) y su límite siempre se encuentra situado por debajo de la profundidad del epilimnion, Z_{ep} , (véase tabla 6.3). Esta situación, $Z_{eu} > Z_{ep}$, favorece la formación de florecimientos algales a nivel del metalimnion, donde se acumulan los nutrientes. La Z_{eu} se sitúa alrededor de 8 m durante la mayor parte del año. El valor máximo de Z_{eu} se dio en febrero de 1988 (8.75 m).

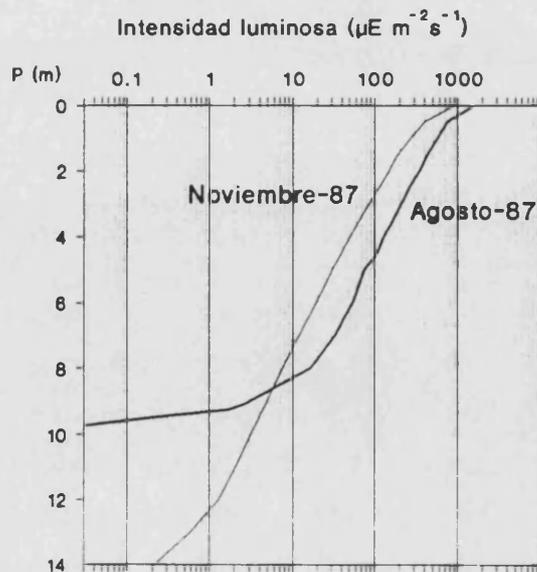


Figura 6.22. Perfiles de penetración luminosa en dos momentos del ciclo anual de la laguna Arcas-2: agosto y noviembre de 1987.

Figure 6.22. Light penetration profiles in two moments of the annual cycle in Lake Arcas-2: August and November 1987.

Los valores del coeficiente de extinción de la luz correspondientes a la zona eufótica de la laguna ($\eta_{Z_{eu}}$) eran elevados en julio de 1987 (0.61 m^{-1}) pero en los meses siguientes se redujeron ligeramente hasta un valor de $0.56\text{-}0.58 \text{ m}^{-1}$. Después de la mezcla otoñal, éste aumentó de nuevo hasta 0.61 m^{-1} , momento tras el cual se inició una nueva reducción de dicho coeficiente. Después de la primavera de 1988, los coeficientes de extinción de la luz aumentaron de nuevo y a finales del proceso de estratificación, dicho coeficiente se redujo otra vez. En 1989 la tendencia es aproximadamente la misma, con aumentos del coeficiente de extinción de la luz relacionados con la época primaveral y el florecimiento algal.

En cuanto a los coeficientes de extinción por debajo de la zona fótica y hasta la extinción total de la luz, se observa que éstos son muy elevados y que se acentúan a medida que avanza el período estival y por tanto las poblaciones de bacterias fotosintéticas se hacen más densas, causando dicha extinción brusca de la luz. De esta forma, en septiembre de 1987, se obtuvo un η_{resto} de 4.82 m^{-1} , similar al obtenido en octubre del año siguiente (4.30 m^{-1}).

Es interesante seguir la evolución de los coeficientes de extinción calculados a intervalos de 1 m de profundidad a lo largo del ciclo anual (figura 6.23). Se observa que dichos coeficientes son máximos en el primer metro de profundidad variando alrededor de 1 m^{-1} en todas las ocasiones. En algunos meses, coincidiendo con los máximos de oxígeno encontrados en la columna de agua (véase apartado 6.2.2.2) se observaron incrementos del coeficiente de extinción en algunos de los intervalos de profundidad. Este es el caso del mes de julio, donde el coeficiente entre 4 y 5 m era de 0.7 m^{-1} , mientras que en el intervalo anterior y posterior era de 0.54 y 0.55 m^{-1} respectivamente. Los meses siguientes de la estratificación (agosto y septiembre) mostraron perfiles bastante uniformes.

En el mes de noviembre, los coeficientes de extinción de la luz por intervalos de 1 m mostraron valores descendentes hasta los 11 m, profundidad en la que experimentaron un aumento, midiéndose un coeficiente de 0.99 m^{-1} entre 13 y 14 m. En febrero, en cambio, la situación fue diferente: los coeficientes disminuyen con la profundidad sólo hasta los 5 m, punto en el cual experimentan una tendencia a aumentar que se mantiene hasta el fondo de la laguna. Sin embargo, el coeficiente entre 13 y 14 m fue menor en esta ocasión (0.77 m^{-1}).

La situación observada en julio de 1987 se repite de nuevo en abril de 1988, esta vez con dos máximos de extinción, entre 3 y 4 m (0.51 m^{-1}) y entre 6 y 7 m (0.50 m^{-1}). Recuérdese que en este mes se detectaron dos poblaciones fitoplanctónicas fotosintetizando de manera que produjeron dos máximos de oxígeno a 3 y 6 m de profundidad. En junio de este año se detectó un máximo de extinción de la luz entre 3 y 4 m (0.61 m^{-1}), del cual podrían ser responsable las algas que causan el máximo de O_2 a 3.5 m en esta ocasión. En cambio, la población

fitoplanctónica que causó el otro máximo de O₂ observado a 6.5 m, produjo una extinción menor (0.51 m⁻¹). En la figura 6.23 se observan claramente los grandes coeficientes de extinción de la luz causados por la comunidad de los organismos fotosintéticos que se desarrollan en la interfase óxico-anóxica de esta laguna en los meses de verano.

Tabla 6.7. Profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}) en las diferentes épocas del año en la laguna Arcas-2. Coeficientes de extinción de la luz en la zona eufótica y en el resto de la columna de agua hasta el punto de extinción de la luz. La profundidad a la que llega una intensidad luminosa de $1 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ aparece también indicada.

Tabla 6.7. Depth of the euphotic zone in the different seasons in Lake Arcas-2. Light extinction coefficients in the euphotic zone and in the rest of the water column till the extinction depth. The depth at which $1 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ reaches is also shown.

Muestreo	Prof Z_{eu} m	ηZ_{eu} m ⁻¹	η_{resto} m ⁻¹	Prof $1 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ m
Julio-87	7.5	0.61	2.14	9.20
Agosto-87	8.1	0.56	3.61	9.35
Septiembre-87	8.1	0.58	4.82	9.10
Noviembre-87	7.5	0.61	0.98	12.50
Febrero-88	8.8	0.52	0.61	9.75
Abril-88	8.2	0.55	0.98	11.85
Junio-88	7.2	0.64	1.96	9.60
Octubre-88	8.1	0.57	4.30	8.95
Marzo-89	8.0	0.58	1.32	12.25
Abril-89	7.3	0.64	0.80	12.50
Mayo-89	7.1	0.65	0.97	11.25
Junio-89	7.8	0.59	1.52	10.10
Media	7.8±0.5	0.59±0.04	3.37±1.28*	10.5±1.4

* Sólo se han promediado los coeficientes de extinción de la época de estratificación.

* Only the extinction coefficients during the stratification have been averaged.

La profundidad del disco de Secchi varía dependiendo de las épocas del año, si bien esta variación no es tan acusada como en el caso de la laguna de La Cruz. El mínimo valor registrado en todo el periodo de seguimiento de esta laguna (junio 1987-octubre 1989) se dio en junio de 1987 con 1.5 m y el máximo se obtuvo en octubre de 1989 (4.25 m). La relación entre las medidas de profundidad de visión del disco de Secchi y las obtenidas con el luxómetro indica que en la laguna Arcas-2, la profundidad de visión del disco de Secchi representa el 10.4 ± 1.7 % de la luz incidente en la superficie de la laguna (1% luz incidente = $2.4 (\pm 0.3) \times$ Secchi). Del mismo modo, la constante (N) que relaciona el coeficiente de extinción de la luz y la profundidad de visión del disco de Secchi para la laguna Arcas-2 es de 2.39. La relación entre la clorofila y el disco de Secchi sigue la siguiente expresión: $Ds * \text{Clor}^{0.626} = 7.80$.

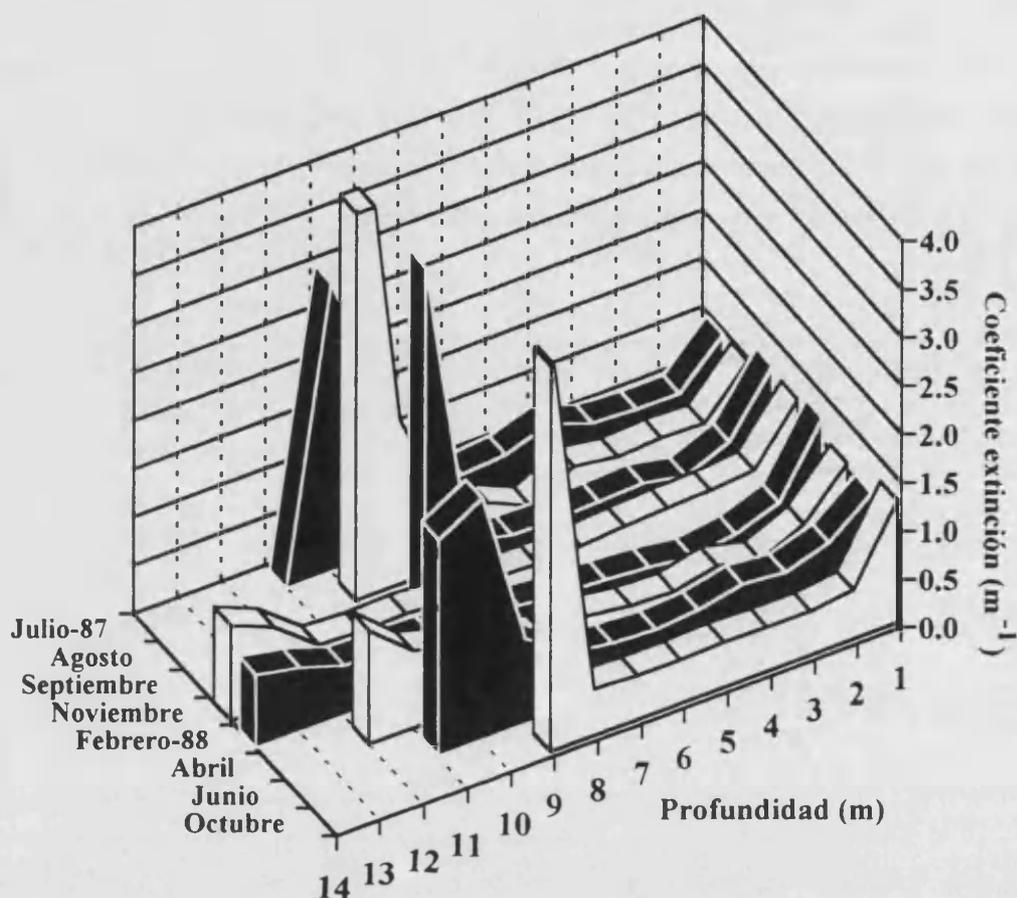


Figura 6.23. Perfiles verticales de los coeficientes de extinción de la luz calculados a intervalos de 1 m en distintos momentos del ciclo anual de la laguna Arcas-2.

Figure 6.23. Vertical profiles of the light extinction coefficients calculated at 1 m intervals in several seasons of the annual cycle of Lake Arcas-2.

6.2.2.11. Pigmentos algales

La figura 6.24 muestra la distribución espacio-temporal de la concentración de clorofila *a* durante el período de estudio en la zona aerobia de la laguna. Las aguas epilimnéticas de la laguna Arcas-2 se pueden clasificar de mesotróficas en cuanto al contenido en clorofila *a*. Las concentraciones superficiales se mantienen entre los 2-5 $\mu\text{gClor}\cdot\text{l}^{-1}$ y sin embargo, las metalimnéticas durante las épocas de estratificación térmica son mayores. En esta laguna se detectaron elevadas concentraciones de clorofila *a* en las capas de agua microaeróbicas y anóxicas, debido a la presencia de criptofíceas y especialmente cianobacterias filamentosas (véase capítulo 8).

La figura 6.25 muestra la distribución, como porcentaje de la Clor *a* total en las aguas aeróbicas, presente en el epilimnion y en el metalimnion aerobio de la laguna. Al principio de la

estratificación, con la parte superior de la termoclina situada a los 4 m de profundidad, el contenido en clorofila *a* en el metalimnion supone alrededor del 75 %. En agosto, con la estratificación plenamente establecida, y con el avance en profundidad de la termoclina, la clorofila metalimnética representa el 50-65 %, porque el espesor del epilimnion es mucho mayor. Los valores de Clor *a* integrados en toda la columna de agua aerobia fueron máximos en junio de ambos años y cercanos a 70 mgClor·m⁻².

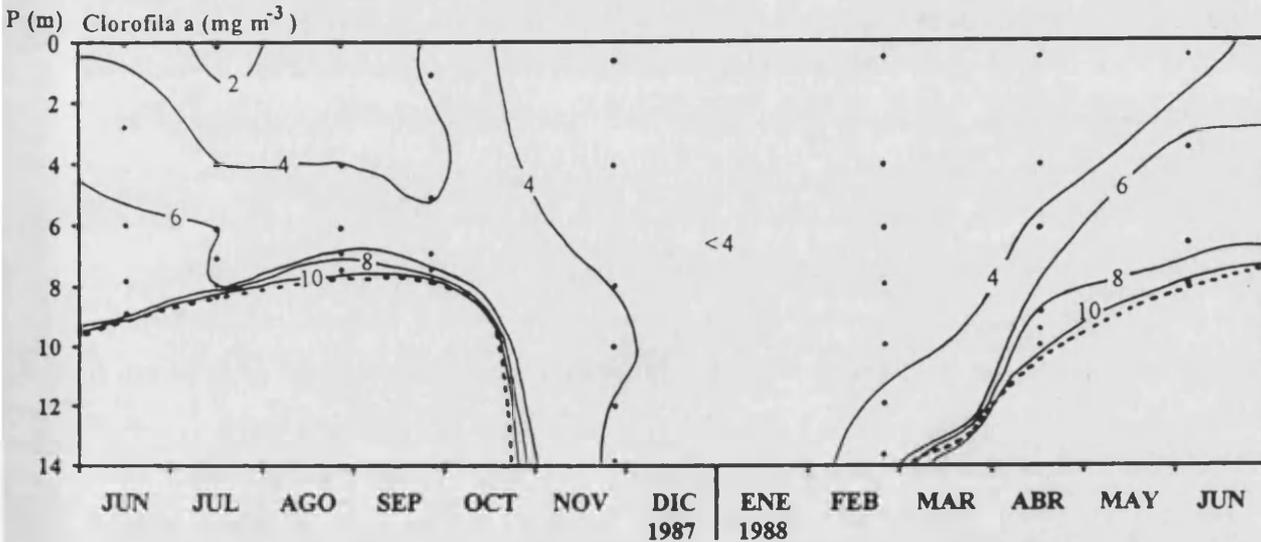


Figura 6.24. Distribución espacio-temporal de la concentración de clorofila epilimnética y la metalimnética aerobia en la laguna Arcas-2 durante el periodo de estudio. La línea punteada representa la interfase óxico anóxica. La clorofila *a* hipolimnética está representada en el capítulo 8.
Figura 6.24. Time-depth distribution of epilimnetic and metalimnetic (aerobic) chlorophyll in Lake Arcas-2 during the period of study. Dotted line represents oxic-anoxic interphase position. Hypolimnetic chlorophyll *a* is represented in Chapter 8.

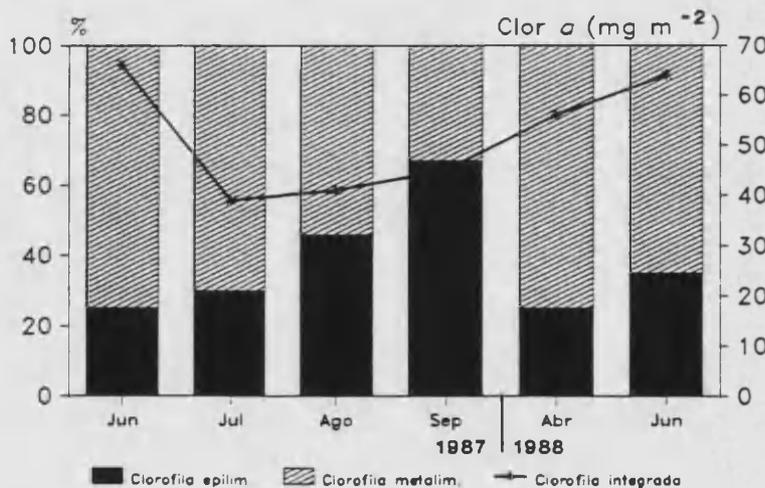


Figura 6.25. Porcentaje del total hasta la interfase óxico-anóxica que corresponde a la clorofila epilimnética y a la metalimnética. La línea representa la clor *a* integrada (mg·m⁻²) en la columna de agua hasta dicha interfase.
Figura 6.25. Percentage of epilimnetic and metalimnetic (from the upper part of the thermocline to the oxic-anoxic interphase) chlorophyll. The line represents integrated chlorophyll *a* (mg·m⁻²) in the water column to this interphase.

6.3. DISCUSIÓN

La estabilidad de un lago está muy influenciada por su tamaño y morfometría. Una característica morfométrica interesante de la laguna Arcas-2 es la fuerte pendiente de las paredes de la cubeta en la que se encuentra y dada su elevada profundidad relativa, esta laguna tiene una estabilidad elevada y se estratifica temprana y fácilmente. En cuanto al régimen hidrológico, al tratarse de una dolina a ras del suelo, presenta una salida de agua, no habiendo prácticamente oscilaciones de nivel del agua y solamente en los períodos más secos del verano su nivel descendió a escasos centímetros por debajo del cauce de salida. La laguna Arcas-2 presenta un régimen térmico monomítico, durante el cual se produce la formación de una termoclina, que, a comienzos del proceso de estratificación, su parte superior se sitúa bastante en superficie (4 m, en junio de 1987) y que a medida que avanza el verano se localiza a mayor profundidad (a 7 m en septiembre del mismo año). Cabe destacar el gran espesor de la termoclina, de 5 m en el momento de máximo desarrollo de la estratificación. Además, es de reseñar el hecho de que la termoclina profundiza más que la interfase óxico-anóxica a finales del proceso de estratificación. Ya en otoño, la disminución de las temperaturas del aire produce un balance negativo de calor en la laguna, siendo mayores las pérdidas de calor que los aportes procedentes de la radiación solar. Las aguas superficiales así enfriadas, al ser más densas que las metalimnéticas, que todavía están calientes, se hunden y mezclan debido a un conjunto de corrientes de convección y a la circulación epilimnética inducida también por el viento. La penetración de las aguas superficiales continúa mientras la laguna va enfriándose. Se puede observar una erosión progresiva del metalimnion desde arriba, de forma que se va reduciendo el estrato del gradiente, mientras el epilimnion isotérmico aumenta en grosor. La circulación continúa con el enfriamiento gradual de la columna de agua la cual no alcanzó temperaturas inferiores a los 6 °C.

En cuanto a la distribución de **oxígeno** en esta laguna, cabe destacar la formación de dos máximos metalimnéticos durante los meses de julio de 1987, abril y junio de 1988. Además, estos máximos solían situarse, uno de ellos al comienzo de la termoclina y el otro 2-3 metros por debajo, ambos con un valor superior a 10 mg·l⁻¹. Estos dos máximos separados en el perfil vertical indicarían la existencia de dos poblaciones fitoplanctónicas activas fotosintéticamente, como lo sugiere también el aumento de pH coincidente con dichos máximos.

La **penetración de la luz** en la laguna Arcas-2, está estrechamente ligada al desarrollo de las poblaciones algales, de manera que ésta es mayor durante el período de estratificación (comparando solo la zona aerobia). Los coeficientes de extinción son máximos en el primer

metro de profundidad (figura 6.23), a excepción de los encontrados a nivel de la interfase óxico-anóxica, donde la luz es extinguida bruscamente por las densas poblaciones de bacterias fotosintéticas que allí se desarrollan (véase capítulo 8). La mezcla vertical de la columna de agua durante el otoño causa la desaparición de la lámina bacteriana, y entonces la luz puede alcanzar el fondo de la laguna. Se ha visto que resulta interesante analizar los coeficientes de extinción de la luz a intervalos de 1 m de profundidad para confirmar la presencia de poblaciones algales.

Las aguas epilimnéticas no presentan una concentración de **clorofila a** muy elevada en la laguna Arcas-2, pudiendo ser consideradas como mesotróficas; en cambio, el contenido en clorofila *a* metalimnético, y sobre todo en la proximidad de la interfase óxico-anóxica, es mucho más elevado. Además, se observa una evolución estacional de la concentración de clorofila, de manera que a comienzos de la estratificación (junio de 1987), en el metalimnion que comprende la oxiclina se concentra alrededor del 75 % de la clorofila total de la zona oxigenada, a la vez que el contenido integrado en la columna de agua es el más elevado de todo el período de estratificación. A finales de la estratificación térmica el contenido metalimnético se vio disminuido a menos del 40 % (figura 6.25).

Dadas las elevadas concentraciones de sulfato en las aguas de la laguna Arcas-2, ésta es un buen ejemplo de *sulfuretum* (Baas-Becking, 1925) y en ella se dan una serie de poblaciones encadenadas que afectan al estado de oxidación-reducción de los **compuestos del azufre**. En ambientes anaerobios sulfatados como el estudiado, el sulfhídrico es el elemento más importante en el mantenimiento de las condiciones reductoras. El equilibrio dinámico O_2/H_2S a nivel de la interfase se establece en función de: (i) la producción de sulfhídrico, que tiene lugar tanto en el sedimento como en la capa de agua anaeróbica, (ii) el proceso de auto-oxidación en la zona de contacto con el oxígeno, (iii) la difusión e intensidad de producción de O_2 en la zona aeróbica y por último (iv) del consumo del sulfhídrico por parte de las poblaciones bacterianas fotosintéticas. Además, en la concentración final de sulfhídrico intervienen la velocidad de producción de éste y la tasa de difusión en el agua, así como la actividad oxidadora de las bacterias fotosintéticas y quimiolitotrofas, además de la morfometría y el área de sedimentos productores y demás zonas productoras. Todas estas características explicarían diferentes resultados finales en casos de igual concentración de sulfato. Por otro lado, como el sulfato en la zona cárstica de Arcas no es un factor limitante para la sulfatoreducción ($30-35 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$, unas 130 veces superior a la de las aguas continentales dulces, $0.24 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$ y sólo unas dos veces inferior al agua del mar, $50-60 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$), lo sería la disponibilidad de materia orgánica, la cual depende de la zona trofogénica. En la laguna Arcas-2, la presencia de H_2S depende de la existencia de la termoclina, y con ella de la interfase óxico-anóxica, las cuales estructuran la

columna de agua. Con el desarrollo de ambas, se establece un intenso gradiente de H_2S , el cual aumenta en profundidades cercanas al fondo, hasta valores máximos de 3 mM en algunas ocasiones. Este gradiente de H_2S es utilizado por las bacterias fotosintéticas, ocupando las Cromatiáceas las zonas donde se dan las concentraciones menores, y las Clorobiáceas, escasamente desarrolladas por la falta de luz, por debajo de las primeras y a concentraciones de sulfhídrico más elevadas. El desarrollo de estas poblaciones de bacterias fotosintéticas será abordado en el capítulo 8.

La estratificación estival origina la aparición de un acusado gradiente de **redox** como consecuencia de los procesos de mineralización de la materia orgánica, el consiguiente agotamiento de oxígeno y la liberación de compuestos reductores. La redoxclina establecida en esta laguna es especialmente abrupta, con máximos gradientes de $400 \text{ mV}\cdot\text{m}^{-1}$ a comienzos de la estratificación. Además, su posición cambia a medida que se estabiliza dicho proceso, situándose más superficialmente en el mes de agosto (entre 7 y 8 m). El hundimiento de la termoclina a finales de la estratificación, y con él el de la interfase óxico-anóxica, causan el consiguiente hundimiento de la redoxclina que pasó a estar situada de nuevo a 8-9 m (figura 6.2.C).

La acumulación de compuestos ácidos en el hipolimnion causa un descenso de **pH** considerable, estableciéndose los gradientes de pH máximos inmediatamente antes de la redoxclina. Es destacable el hecho de la aparición de dos gradientes máximos de pH en el mes de septiembre localizados entre 7 y 8 m ($0.41 \text{ unidades pH}\cdot\text{m}^{-1}$) y entre 9-10 m ($0.27 \text{ unidades pH}\cdot\text{m}^{-1}$), con una zona intermedia entre 8 y 9 m donde no se registró gradiente de pH. Esta circunstancia está relacionada con el máximo de oxígeno encontrado a 8.5 m, procedente de la actividad de las poblaciones de cianobacterias y *Cryptomonas* que estarían realizando fotosíntesis. En el capítulo 8 se discute más detalladamente el papel de estos organismos fotosintéticos.

La diferencia de pH entre las aguas epilimnéticas e hipolimnéticas es acusada (alrededor de una unidad de pH), sobre todo si se tiene en cuenta la capacidad tamponante de las aguas de esta laguna que presentan alcalinidades medias superiores a $3 \text{ meq}\cdot\text{l}^{-1}$.

El **fósforo** también se acumula en el hipolimnion de la laguna Arcas-2, alcanzándose concentraciones superiores a $3 \mu\text{M}$ (figura 6.16), mientras que en el epilimnion no se superó una concentración de $0.6 \mu\text{M}$. Las condiciones reinantes con pH más ácido y potencial reductor en esta zona de la laguna, facilitan la liberación del fósforo del sedimento que pasa al agua inmediatamente superior. Tras la mezcla otoñal, este fósforo queda repartido por toda la columna de agua con concentraciones de aproximadamente $1 \mu\text{M}$, con lo que se induce un

desarrollo algal mayor que el encontrado en la época de estratificación. Asimismo, el fósforo total (figura 6.17) es mucho más elevado en la zona de la interfase óxico-anóxica y el hipolimnion donde se dan concentraciones elevadas de algas y bacterias fotosintéticas (en la interfase) y de materia orgánica en descomposición (hipolimnion).

El **amonio**, principal producto final de la descomposición de la materia orgánica nitrogenada realizada por las bacterias heterótrofas, se acumula en el hipolimnion de la laguna Arcas-2 en cantidades considerables, llegando a concentraciones puntuales superiores a 900 μM . Aunque el amonio constituye uno de los principales productos de excreción de los animales acuáticos, la cantidad de nitrógeno obtenido por esa vía es muy inferior a la derivada de la descomposición. Cuando tiene lugar la mezcla otoñal, las concentraciones se mantienen uniformes en toda la columna de agua, a la vez que más elevadas (50-70 μM) que las de la columna aerobia durante a la estratificación (20-30 μM), debido a que el amonio concentrado en el hipolimnion, queda distribuido por toda la laguna. El **nitrateo** es un compuesto abundante en la laguna Arcas-2, al estar ésta rodeada de campos de cultivo donde con bastante probabilidad se usarán fertilizantes nitrogenados. Este nitrato será asimilado en la zona trofогénica de la laguna. Además, en la zona anóxica este compuesto desaparece por desnitrificación. El **nitrito** es abundante en aquellas épocas en que las concentraciones de nitrato aumentan, puesto que se trata de un compuesto de tránsito tanto de la nitrificación: $\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$, como en la desnitrificación: $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2$.

Como hemos visto en el apartado anterior, las concentraciones de **silicato** en la laguna Arcas-2 son elevadas. Además existe una variación estacional de manera que las concentraciones epilimnéticas durante el año 1987 tendían a aumentar a medida que se establecía la estratificación, del mismo modo que lo hacían las del hipolimnion. En cambio, en 1988, las concentraciones de silicato de las aguas óxicas tendían a disminuir con el avance de la estratificación (figura 6.18). Estas variaciones están asociadas al desarrollo estacional de las algas diatomeas en esta laguna (Miracle, com. pers.). El sedimento es un reservorio de sílice la cual proviene de los frústulos de las diatomeas que tras morir sedimentan hasta el fondo de los lagos. El intercambio de la sílice entre el agua intersticial de los sedimentos y el agua inmediatamente superior provoca un aumento de la concentración de sílice en ésta última (Wetzel, 1981). Estos procesos se ven incrementados en el caso de los hipolimnia anóxicos y están facilitados por la formación de las burbujas de gas que producen las fermentaciones anaerobias que crean una turbulencia que facilita la difusión de las aguas ricas en silicato. En esta laguna, el silicato experimenta en el hipolimnion durante la época de estratificación, un enriquecimiento mucho más marcado que el del fósforo.

La evolución de los cationes en la laguna Arcas-2 es muy similar a la ofrecida por la laguna de La Cruz (véase capítulo 4), y en concreto la distribución anual del calcio, catión mayoritario de esta laguna. En general, todos los cationes tienden a disminuir a partir de agosto (excepto el calcio que disminuye a partir de julio), hecho que está relacionado con la pluviosidad que fue elevada durante este mes y que también estaría relacionado con la precipitación del carbonato cálcico al coincidir las elevadas temperaturas estivales con la mayor actividad fotosintética algal. Por otro lado, los cationes tienden también a acumularse en el hipolimnion anóxico de los lagos estratificados (Meriläinen, 1970; Campbell y Torgensen, 1980) y este es el caso de la laguna Arcas-2.

La laguna Arcas-2 comparte muchas características con otras lagunas, en especial con las lagunas del Cisó y del Vilar (o Vilà), dos pequeñas lagunas situadas en la zona cárstica de Banyoles (Abellà *et al.*, 1980; Guerrero *et al.*, 1980). Son de composición química similar, tamaño semejante y también coinciden en el hecho de que se desarrollan en todas ellas densas poblaciones bacterianas fotosintéticas. Aunque por supuesto, también existen grandes diferencias: el Vilar presenta un carácter meromíctico, así como un mayor grado de eutrofia y la laguna del Cisó permanece anóxica hasta su superficie durante parte del año.

Para finalizar, la tabla 6.8 reúne las características que asemejan y diferencian a la laguna Arcas-2 y la laguna de La Cruz que han sido estudiadas en el presente trabajo.

Se trata de dos lagunas cársticas originadas por disolución del substrato sobre el que se asientan, siendo su alimentación por aguas subterráneas. Es de destacar las escasas variaciones del nivel de las aguas en la laguna Arcas-2 comparadas con las elevadas oscilaciones de dicho nivel acontecidas en la laguna de La Cruz. Además, el entorno físico de ambas cubetas es notablemente diferente, puesto que en la laguna de La Cruz existen unas paredes laterales que la protegen de la acción de los vientos, mientras que en la laguna Arcas-2 este tipo de protección es inexistente. Sin embargo, la relación superficie/volumen en ambas lagunas es baja en ambas, lo que permite que se establezca una estratificación térmica en ambas lagunas durante el período cálido. La irradiación en ellas es diferente puesto que en el caso de la laguna Arcas-2 no existen impedimentos (del tipo vegetación arbórea, etc.) que dificulten la penetración de la luz en la laguna, mientras que en la laguna de La Cruz, las paredes verticales que la rodean sí que producen sombra. Además, la laguna de La Cruz es de aguas más transparentes que Arcas-2.

Una importante diferencia es la diferente composición química de sus aguas, con la abundancia de bicarbonato magnésico en la laguna de La Cruz y de sulfato cálcico en la laguna Arcas-2, de lo que se deriva que la metanogénesis sea el proceso dominante en las capas

anaeróbicas de la primera de ellas y la sulfato-reducción en la segunda, con la consiguiente diferencia en la concentración de sulfhídrico en los hipolimnia (y monimolimnion) de ambas.

En las dos lagunas se producen las condiciones adecuadas para que se desarrollen densas poblaciones de bacterias fotosintéticas, a pesar de las bajas concentraciones de sulfhídrico (dador de electrones para la fotosíntesis) de la laguna de La Cruz, durante el período de estratificación térmica en la laguna Arcas-2 y durante todo el año en la laguna meromíctica La Cruz.

Tabla 6.8. Semejanzas y diferencias entre la laguna de Arcas-2 y la laguna de La Cruz.

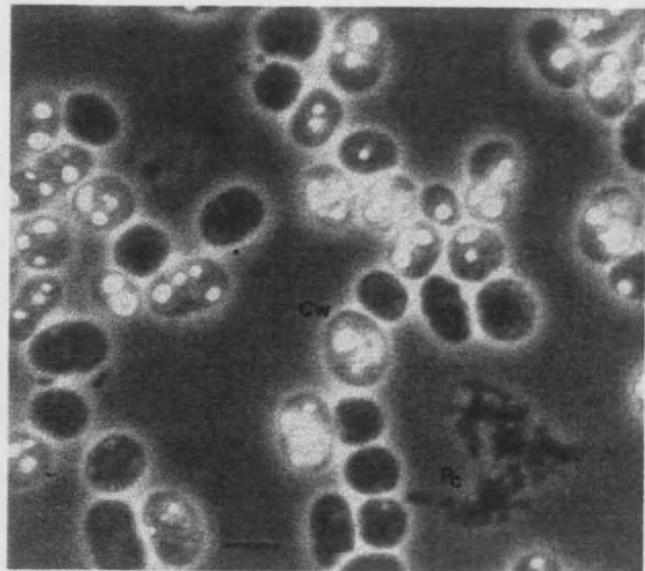
Table 6.8. Similarities and differences between Lake La Cruz and Lake Arcas-2.

	La Cruz	Arcas-2
Origen	Cárstico.....	Cárstico
Superficie/Volumen	0.076.....	0.17
Zr	18 m.....	31 m
Régimen mictico	Meromíctica.....	Holomíctica (monomict.)
Estado trófico	Mesotrófico.....	Mesotrófico
Bacterias fotosintéticas	Si.....	Si
Predominantes	Cromatiáceas/Clorobiáceas.....	Cromatiáceas
Media Prof. zona eufótica	11.1 m ± 2.6 m.....	8.2 m ± 1.4 m
Coef. extinc. zona eufótica	Mín: 0.29 m ⁻¹ (jun. 87)..... Máx: 0.58 m ⁻¹ (abr. 88)	Mín: 0.52 m ⁻¹ (feb. 88) Máx: 0.64 m ⁻¹ (abr. 89)
Mineralización	Menos mineralizada..... Mixolimnion: 480 μS·cm ⁻¹ Monimolimnion: 1500 μS·cm ⁻¹	Fuertemente mineralizada > 2500 μS·cm ⁻¹
Predominancia aniones	Alc>Cl>SO ₄	SO ₄ >Alc>Cl
Predominancia cationes	Mixolim: Mg>Ca>Na>K..... Monimolim: Ca>Mg>Na>K	Ca>Mg>Na>K
Concentración H₂S	5-10 μM.....	800-1500 μM

SEGUNDA PARTE

**ECOLOGÍA MICROBIANA DE LAS
BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS
DEL AZUFRE**

Second Part/ MICROBIAL ECOLOGY OF PHOTOSYNTHETIC BACTERIA



LAS BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DE LA LAGUNA DE LA CRUZ

7.1. INTRODUCCIÓN

Las bacterias fotosintéticas del azufre son organismos fotolitotrofos, puesto que utilizan la luz como fuente de energía y compuestos reducidos del azufre (sulfhídrico, azufre, tiosulfato, tetracionato, etc.), hidrógeno molecular y/o algunos compuestos orgánicos, como dadores de electrones para la fotosíntesis (Pfennig y Trüper, 1989). Se trata pues de microorganismos por lo general anaerobios, en su mayoría anaerobios estrictos, aunque algunos de ellos pueden soportar condiciones de microaerofilia, y en menor proporción las condiciones aerobias. Este tipo de microorganismos es predominantemente acuático, aunque actualmente se están descubriendo cada vez más especies procedentes de los llamados tapetes microbianos que no habían sido descritas previamente (Caumette *et al.*, 1988; Caumette, 1989).

Las bacterias fototróficas anoxigénicas comprenden dos grandes grupos (Bacterias Púrpuras y Bacterias Verdes), los cuales están relativamente distanciados filogenéticamente (Pfennig y Trüper, 1989), además de un grupo donde se incluyen dos géneros que poseen bacterioclorofilas pero que, por el momento, no pueden ser adscritos a las bacterias púrpuras o verdes:

- **Bacterias Púrpuras**, donde se incluyen las bacterias Púrpuras del Azufre (CHROMATIACEAE), la familia ECTOTHIORHODOSPIRACEAE, y las bacterias Púrpuras No del Azufre (RHODOSPIRILLACEAE). En todas ellas los pigmentos fotosintéticos están dispuestos en los sistemas intracitoplásmicos de membrana.

- **Bacterias Verdes**, donde se incluyen las Bacterias Verdes del Azufre y las Bacterias Verdes Filamentosas Multicelulares (con los géneros *Chloroflexus*, *Heliothrix*, "*Oscillochloris*" y *Chloronema*). Pfennig (Pfennig y Trüper, 1989) suspendió el valor taxonómico de la familia

CHLOROBACEAE, (modificando así una clasificación anterior) puesto que no se dispone de estudios moleculares ni de relaciones filogenéticas entre los diferentes géneros y especies. En todas ellas, con la excepción del género *Heliobacterium*, los pigmentos fotosintéticos se encuentran situados en los clorosomas. Además, se han incorporado a las Bacterias Verdes del Azufre los consorcios (como por ejemplo, *Chlorochromatium aggregatum*, *Pelochromatium roseum*, *Chloroplana vacuolata*, etc.), que sin valor taxonómico, existen entre estas bacterias y otros microorganismos.

- **Géneros *incertae sedis*** : Incluye los géneros *Heliobacterium* y *Erythrobacter*.

La presencia de bacterias fotosintéticas en los lagos es un fenómeno ampliamente descrito (Lyalikova, 1957; Trüper y Genovese, 1968; Caldwell y Teidje, 1975; Cohen *et al.*, 1977a; Lawrence *et al.*, 1978; Abellà, 1980; Guerrero *et al.*, 1980, 1987b; Steenbergen y Korthals, 1982; Parker *et al.*, 1983; Croome y Tyler, 1984; Puchkova, 1984; Baker *et al.*, 1985; Caumette, 1984, 1986; Matsuyama, 1986; Vicente y Miracle, 1988; Overmann y Tilzer, 1989; Overmann *et al.*, 1991; etc.). En los lagos y lagunas de origen cárstico (Guerrero *et al.*, 1980; Pedrós-Alió *et al.*, 1984; Brugada y Montesinos, 1987; Miracle y Vicente, 1988; Miracle *et al.*, 1992; Vicente *et al.*, 1993), las características morfométricas que en algunas ocasiones se dan, permiten el establecimiento de una estratificación de las aguas muy estable, lo que conlleva el desarrollo de interfases en las que se desarrollan multitud de organismos, estableciendo lo que se podría llamar una *cenoclina*, o gradiente de comunidades (Gasol, 1990). Además, la presencia de condiciones de anoxia durante todo el año en los lagos meromícticos, permite la presencia de bacterias fotosintéticas en todo este tiempo, con lo que es posible seguir la dinámica de estos microorganismos bajo un escala espacio-temporal.

En este capítulo se ha prestado especial atención a los microorganismos de la interfase y las capas anaeróbicas de la laguna meromíctica de La Cruz, resaltando principalmente el papel de las bacterias fotosintéticas del azufre. En este trabajo se han aislado e identificado, por primera vez, las especies de estos microorganismos presentes en dicha laguna, es decir, se ha procedido a un estudio "estático" de la población, diciendo qué especies aparecen y con qué abundancias y cómo se distribuyen en el espacio. Además, bajo un enfoque "cinético" se ha estudiado cómo esta comunidad "estática" evoluciona en el tiempo, y por último, lo que sería un enfoque "dinámico" el porqué y cómo se han dado los cambios de las poblaciones de bacterias fotosintéticas. Por tanto, los resultados obtenidos en este trabajo, se han tratado bajo el enfoque de la ecología microbiana, por lo que se han discutido finalmente intentando relacionarlos con los parámetros limnológicos descritos en el capítulo 4.

Por último, se han realizado experiencias de crecimiento poblacional en el laboratorio de algunas de las especies de bacterias fotosintéticas aisladas de la laguna, bajo intensidades luminosas diferentes para calcular sus tasas intrínsecas de crecimiento, con el fin de observar las diferentes adaptaciones de los distintos grupos de bacterias fotosintéticas a la intensidad luminosa recibida.

7.2. RESULTADOS

7.2.1. Composición específica de las bacterias fotosintéticas en la laguna de La Cruz

Como sucede en la mayoría de los sistemas acuáticos anaeróbicos, la diversidad en la laguna de La Cruz es baja y únicamente se han encontrado dos especies en elevadas densidades celulares, *Pelodictyon clathratiforme* y *Amoebobacter* sp. y en menor proporción *Chlorobium phaeobacteroides*. La tabla 7.1 recoge las características sistemáticas más significativas de estas especies de bacterias fototróficas aisladas durante este trabajo.

Tabla 7.1. Principales características sistemáticas de las bacterias fotosintéticas aisladas de la laguna de La Cruz. Okn: Okenona; Chl: Clorobacteno; Irt: Isorrenierateno.

Tabla 7.1. Main systematic features of the phototrophic bacteria isolated from Lake La Cruz. Okn: Okenone; Chl: Chlorobactene; Irt: Isorenieratene.

ORGANISMO	COLOR CÉLULAS EN SUSPENSIÓN	FORMA Y TAMAÑO	DIVISIÓN	AGREGADOS	BCLOR	CAROTENOS	APARATO FOTOSINTÉTICO
<i>Amoebobacter</i> sp.	púrpura	esférica 2-3 µm	binaria	grupos	a	okn	vesicular
<i>P. clathratiforme</i>	verde	bacilo 0.9x2 µm	binaria/ ternaria	cadena/ redes	d	chl	clorosomas
<i>C. phaeobacteroides</i>	marrón	bacilo 0.8x1 µm	binaria	cadena	e	irt	clorosomas

Amoebobacter sp. (lámina 7.1) es una especie de bacteria fotosintética perteneciente a la familia de las Chromatiaceae. Su morfología es esférica, con un diámetro de 2-3 µm y un

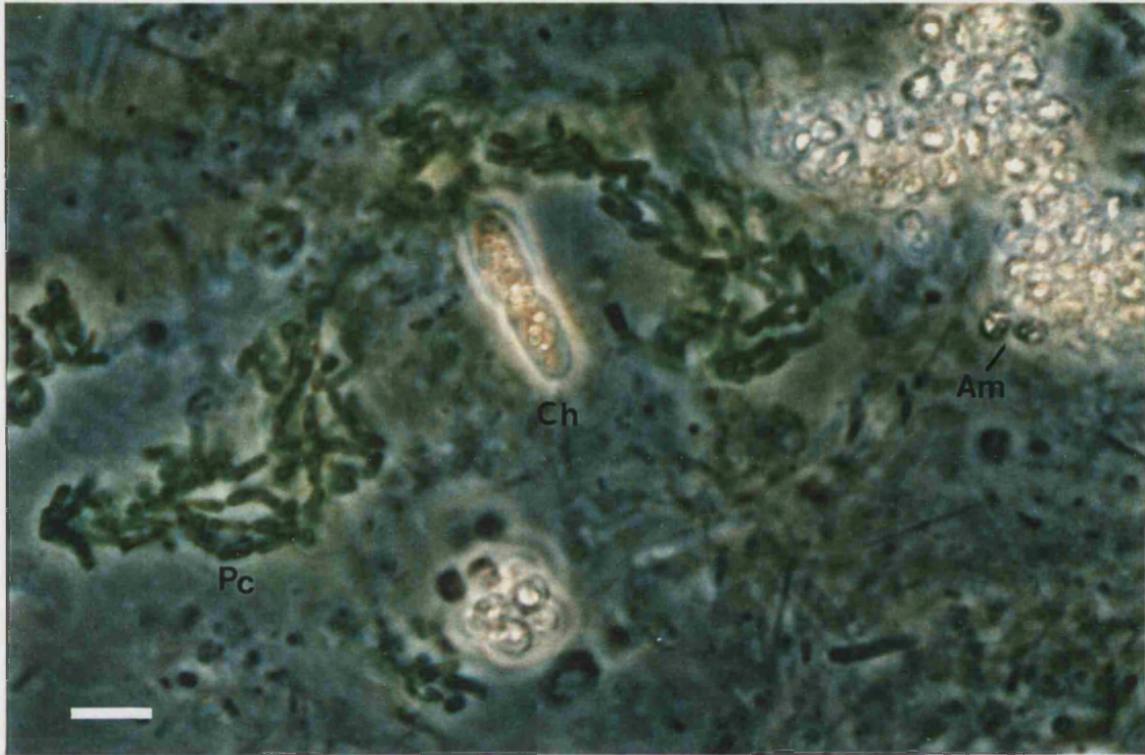
volumen medio de $8.6 \mu\text{m}^3$. Posee vacuolas de gas y rodeándolas se encuentran los gránulos intracitoplásmicos de azufre elemental, producto intermedio en el proceso de oxidación del sulfuro a sulfato. Las células individuales poseen una cápsula mucilaginosa rodeando la pared celular que causa la formación de grandes agregados muy difíciles de separar incluso tras agitación de una suspensión celular. Posee bacterioclorofila *a* y okenona como carotenoide principal. En la figura 7.1 se muestran los espectros de absorción *in vivo* y del extracto acetónico de un cultivo puro de esta especie de *Amoebobacter* aislada de la laguna. En el espectro del extracto acetónico (figura 7.1.A) dos de los máximos de absorción se localizan a los 772 y 360 nm, los cuales corresponden a la bacterioclorofila *a*. Los máximos situados a 520 y 489 nm corresponden al carotenoide okenona. Por otro lado, en el espectro *in vivo* de esta especie (figura 7.1.B) se encontraron los picos de absorción máxima a 835 y 380 nm (Bclor *a*) y a 510-520 y 585 nm (Okn). El espectro del extracto en eter de petróleo de los carotenos (figura 7.2.A) mostró los máximos a 460, 485 y 515 nm correspondientes al carotenoide okenona.

Las características morfológicas y la composición de pigmentos fotosintéticos de esta especie la hacen muy semejante a la especie descrita por Eichler y Pfennig (1988) como *Amoebobacter purpureus*. Sin embargo, la cepa aislada de la laguna de La Cruz no ha sido caracterizada todavía ni ha sido determinado su contenido en G+C por lo que no podemos asegurar que se trate de la misma especie.

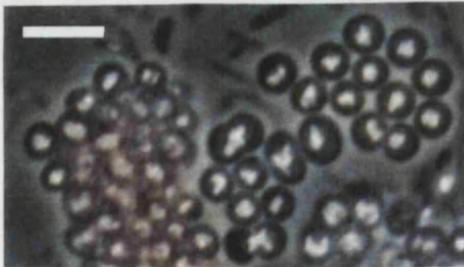
Lámina 7.1. (Página siguiente) **A:** Fotografía al microscopio óptico de una muestra de agua procedente del hipolimnion de la laguna de La Cruz donde aparecen especies de bacterias fotosintéticas (Pc: *Pelodictyon clathratiforme*; Am: *Amoebobacter* sp.; Ch: *Chromatium*). **B:** Cultivo de *Amoebobacter* sp. donde se aprecian las vacuolas de gas. **C:** Cultivo de *Pelodictyon clathratiforme* sobre filtro de membrana donde se aprecia la división ternaria (flecha blanca) de esta especie. **D:** Microorganismo TM1. **E:** Microorganismo TM2. (Barra 5 μm)

Plate 7.1. (Next page) **A:** Light microscope microphotographs of a water sample from the hypolimnion from Lake La Cruz where phototrophic bacteria are shown (Pc: *Pelodictyon clathratiforme*; Am: *Amoebobacter* sp.; Ch: *Chromatium*). **B:** Culture of *Amoebobacter* sp. where gas vesicles are observed. **C:** Culture of *Pelodictyon clathratiforme* on membrane filter where ternary division is observed (white arrow). **D:** Microorganism TM1. **E:** Microorganism TM2. (Bar 5 μm)

A



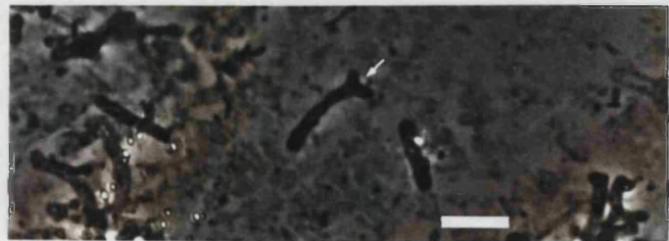
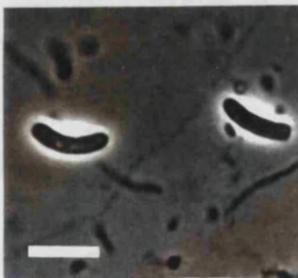
B



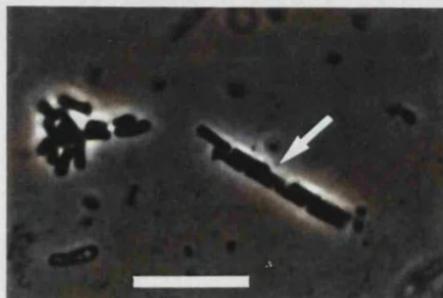
C



D



E



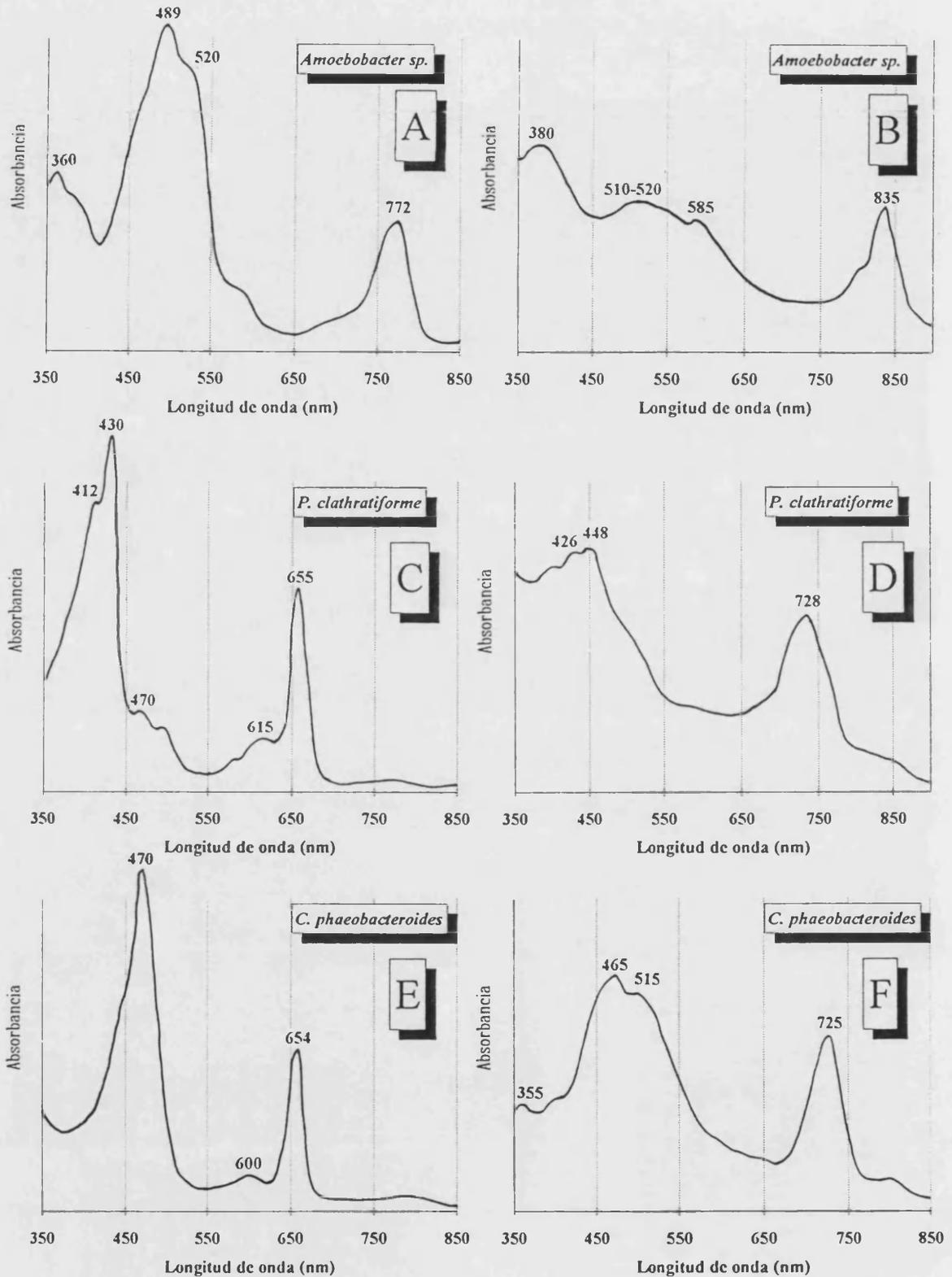


Figura 7.1. Espectros de absorción del extracto acetónico (izquierda: A-C-E) e *in vivo* (derecha: B-D-F) de los pigmentos fotosintéticos de las especies de bacterias fototróficas aisladas de la laguna de La Cruz.

Figure 7.1. Acetonic extract (left, A, C and E) and *in vivo* (right B, D and F) absorption spectra from the phototrophic bacterium species isolated from Lake La Cruz.

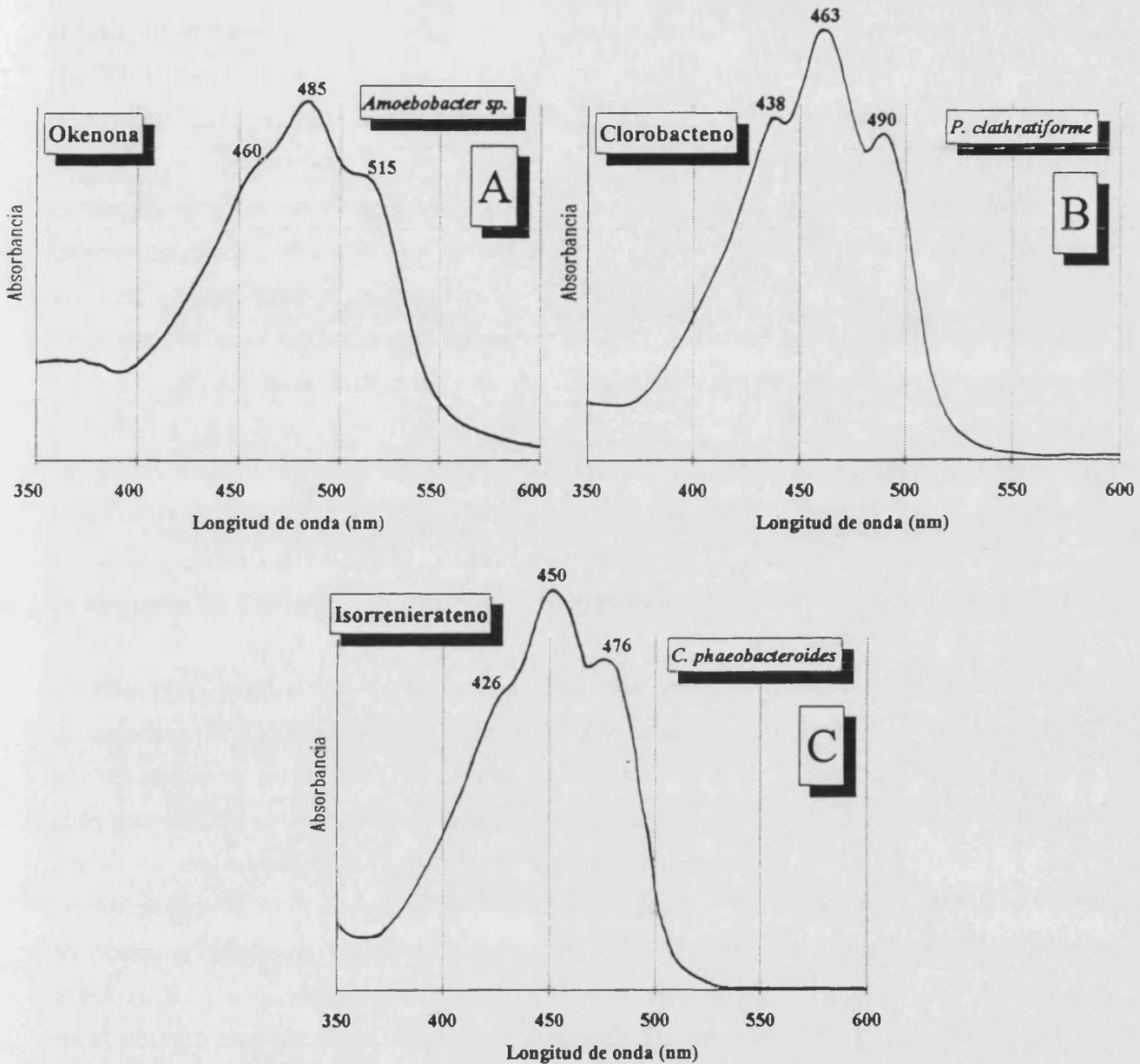


Figura 7.2. Espectros de absorción de los carotenoides extraídos en éter de petróleo de las especies de bacterias fototróficas aisladas de la laguna de La Cruz. A: Okenona (*Amoebobacter* sp.). B: Clorobacteno (*P. clathratiforme*). C: Isorrenierateno (*C. phaeobacteroides*).

Figure 7.2. Absorption spectra of the petroleum ether extract of the carotenoids from the phototrophic bacterium species isolated from Lake La Cruz. A: Okenone (*Amoebobacter* sp.). B: Chlorobactene (*P. clathratiforme*). C: Isorrenieratene (*C. phaeobacteroides*).

Pelodictyon clathratiforme (lámina 7.1.A y C) es una especie perteneciente a las Bacterias Verdes del Azufre (en el presente trabajo se les denomina también con el sinónimo de Clorobiáceas aunque hay que precisar que no tiene el mismo valor taxonómico que cuando se nombra a la familia de las Cromatiáceas) que posee bacterioclorofila *d* y clorobacteno como carotenoide principal. Presenta células con morfología bacilar de 0.6-1.3 x 1.4-2.5 μm , aunque

en algunas ocasiones se midieron células más largas (2.8 μm). El volumen celular medio de esta especie es de 0.77 μm^3 . Las células desarrollan vacuolas de gas que les permiten situarse donde concurren las condiciones óptimas de luz y concentración de sulfhídrico. Esta especie se caracteriza por desarrollar redes tridimensionales (Pfennig y Cohen-Bazire, 1967), puesto que, aún siendo la división binaria la más frecuente en estos microorganismos, en algunas ocasiones tiene lugar la división ternaria, dando lugar a estas estructuras en forma de malla tridimensional (*clathros*). Utiliza el sulfhídrico como dador de electrones para la fotosíntesis, aunque es bastante oligosulfidófila. En figura 7.1 (C y D) aparecen los espectros del extracto acetónico e *in vivo* de los cultivos puros de esta especie. En el espectro del extracto acetónico (fig. 7.1.C) se observan máximos de absorción a 655 nm correspondiente a la bacterioclorofila *d* y a 470 y 430 nm correspondientes al carotenoide clorobacteno. Además, el espectro muestra dos picos secundarios a 615 (bacterioclorofila *d*) y 412 nm (clorobacteno). En el espectro *in vivo* (figura 7.1.D) los máximos se localizan a 728 (bacterioclorofila *d*), 426 y 448 nm (clorobacteno). El clorobacteno de esta especie fue extraído en eter de petróleo y su espectro de absorción se muestra en la figura 7.2. B, con tres máximos localizados a 438, 463 y 490 nm.

Además de estas dos bacterias predominantes, se aisló otra especie de procariota fotosintético, fue *Chlorobium phaeobacteroides* (Bacteria Verde del Azufre). Sin embargo, su aislamiento sólo tuvo lugar tras enriquecimientos selectivos. El espectro de absorción del extracto acetónico de los pigmentos de esta especie, junto con el espectro *in vivo* aparecen en la figura 7.1.E y F. En la 7.1.E se observa el espectro acetónico con un máximo a 654 nm procedente de la bacterioclorofila *e*. Aunque el máximo real de absorción de este pigmento está en los 647-649 nm, el corrimiento de este pico se explica por la abundante presencia de bacteriofeofitina *e* la cual posee el máximo a 654 nm en acetona (Gloe *et al.*, 1975). Estos autores apuntan la extrema inestabilidad de esta bacterioclorofila, fácilmente degradable en acetona. Sin embargo, el espectro *in vivo* corrobora la presencia de Bclor *e* en esta especie (figura 7.1.F), puesto que el máximo de absorción aparece a 725 nm junto con el situado a 355 nm, característicos de la Bclor *e*. Además, los picos situados a 470 nm en el extracto acetónico (figura 7.1.E) y a 465 y 515 nm en el espectro *in vivo* (figura 7.1.F) de esta especie confirman que presenta isorrenierateno como carotenoide principal, responsable de su coloración marrón.

En ciertas ocasiones, se detectaron otras especies de bacterias fotosintéticas al observar al microscopio óptico en contraste de fases preparaciones en fresco de muestras de agua procedentes de la laguna, como es el caso de células de gran tamaño que se asemejaban a *Chromatium* (por sus características morfológicas podría tratarse de *C. okenii*, lámina 7.1.A) si bien, ha sido imposible su aislamiento hasta el momento.

Los representantes de la familia Rhodospirillaceae no fueron detectados nunca en números elevados, por lo que no se les ha prestado una mayor atención. Se trata de fototrofos acompañantes que aparecen en los enriquecimientos sea cual fuere la muestra.

Otro tipo de microorganismos abundantes en la comunidad bacteriana anaeróbica del hipolimnion y monimolimnion de esta laguna eran lo que denominamos tipo morfológico 1 (TM1, lámina 7.1.D). Se trata de un microorganismo de 1.5-1.6 μm de ancho y 4-9 μm de largo con morfología bacilar generalmente curvada. La curvatura de las células variaba ampliamente, tanto así que en algunos casos se presentaban casi rectos. No se observaron vacuolas de gas en su interior ni gránulos intracelulares de azufre elemental. Este organismo se asemeja enormemente al descrito por Caldwell y Tiedje (1975a y b) procedente del hipolimnion de dos lagos de Michigan.

A nivel de la interfase óxico-anóxica e incluso por debajo de ella, ya en aguas hipolimnéticas anóxicas, se observaron células algales de los géneros *Cryptomonas* y *Cyclotella*, que sin ser bacterias fotosintéticas destacamos en este capítulo por su abundancia. Tres fueron las especies de *Cryptomonas* identificadas a nivel de la interfase óxico-anóxica y parte del hipolimnion (Dasí, 1990): *Cryptomonas erosa*, *Cryptomonas obovata* y *Cryptomonas phaseolus*.

Las cianobacterias unicelulares eran también abundantes en la interfase óxico-anóxica de la laguna y en los niveles inferiores encontrándose junto con las bacterias fotosintéticas. *Microcystis cf. firma* (Dasí, 1990) fue una de las especies mayoritaria entre las cianobacterias Croococcales. Asimismo, abundaba a estos niveles la cianobacteria cocal *Synechococcus* sp.

Ya en las profundidades cercanas al fondo de la laguna, aparecía un microorganismo (tipo morfológico 2, TM2) formando cadenas adosadas unas a las otras. Las células individuales presentaban una morfología muy peculiar (lámina 7.1.E). Se trataba de bacilos rectangulares de 0.8 x 1.2 μm , carentes de cualquier estructura intracelular visible al microscopio óptico. Su distribución se restringe a las aguas monimolimnéticas y podrían estar relacionadas con el hierro o ser bacterias metanogénicas. Recordemos el alto contenido en hierro (500-600 μM) y metano en estas aguas.

7.2.2. Distribución de los pigmentos y de la densidad celular

La cuantificación diferencial de las bacterioclorofilas y los carotenoides permite el estudio de la adaptación de las poblaciones a su hábitat y los fenómenos de competencia que se desarrollan

cuando se presentan los dos tipos de bacterias fotosintéticas (Cromatiáceas y Clorobiáceas), que son capaces de desarrollarse masivamente en los ecosistemas anaerobios iluminados. Sin embargo, se ha observado que estos microorganismos suelen aparecer en las interfases aeróbico-anaeróbicas coexistiendo con otros tipos de organismos tales como, distintas especies de algas eucariotas (criptofíceas, crisofíceas, etc.) y principalmente cianobacterias. La figura 7.3 ilustra los espectros de absorción del extracto acetónico de muestras procedentes de diferentes profundidades de la laguna de La Cruz en octubre de 1988. En ella se observa como uno de los máximos de absorción en la muestra procedente de 14.2 m estaba localizado a 665 nm, el cual corresponde a la Clor *a*. Sin embargo, en la siguiente profundidad (14.6 m) dicho máximo se localizaba a 663 nm. Esta tendencia de desplazamiento del máximo de absorción hacia longitudes de onda inferiores continuó en las siguientes muestras hasta localizarse exactamente a 655 nm a 16 m, máximo correspondiente a la Bclor *d* de *P. clathratiforme*. Vemos pues, que en este intervalo de profundidad (1.8 m) hay una transición gradual del máximo de absorción desde el extremo de la clorofila *a* al extremo de la bacterioclorofila *d*, y en las muestras intermedias es donde reside la dificultad de determinar qué parte de ese máximo corresponde a clorofila *a* y qué proporción a la Bclor *d*.

Como se comentó en el capítulo 2 (Material y Métodos), existen en la bibliografía varias formulaciones para el cálculo de los pigmentos fotosintéticos bacterianos, así como aquellas que tratan de diferenciar cuantitativamente los pigmentos algales (clorofila *a*) de los bacterianos. La concentración de pigmentos en la laguna de La Cruz se ha calculado con algunas de estas formulaciones y los valores obtenidos se muestran en la tabla 7.2.

Con esta tabla se quiere hacer notar la importancia de aplicar una u otra de las distintas formulaciones que aparecen en la bibliografía, sobre todo si se quiere comparar los resultados con datos procedentes de otros autores. En la tabla se observa como partiendo de una cantidad de pigmentos dada, ésta puede variar, tanto en el caso de la bacterioclorofila *a* como en la Bclor *c*/*d* según la formulación empleada. Además, utilizando fórmulas diferentes, los máximos poblacionales puede parecer que estén localizados a profundidades distintas (en todos ellos el máximo de Bclor *d* se encuentra situado a 16.25 m de profundidad, con la excepción de la formulación de Parkin y Brock que se localiza a 16 m).

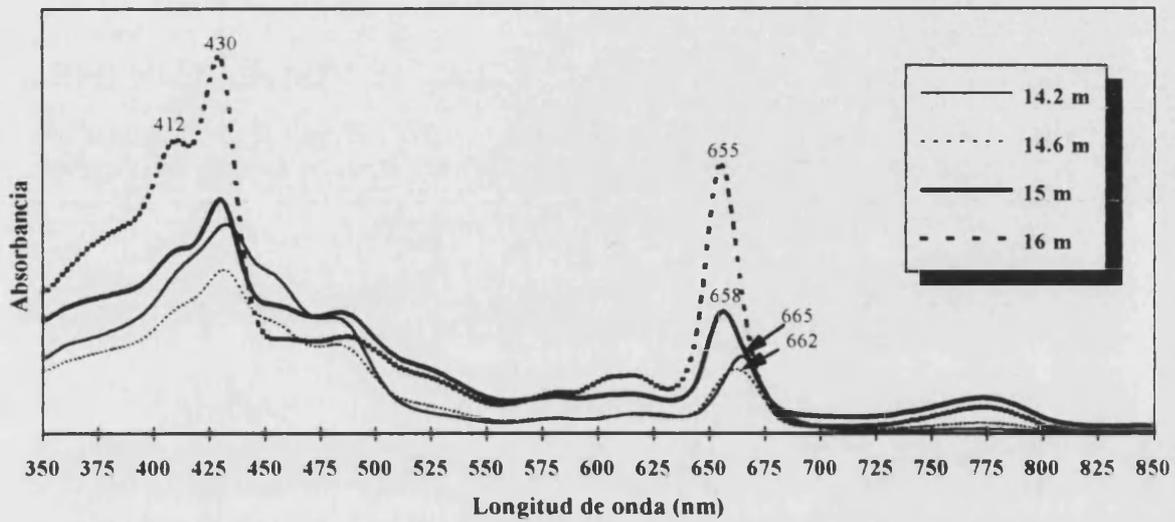


Figura 7.3. Espectros de absorción del extracto acetónico de los pigmentos procedentes de muestras tomadas en la laguna de La Cruz a distintas profundidades. Los datos corresponden al muestreo realizado en octubre de 1988.

Figure 7.3. Absorption spectra of pigments in acetonic extract of lake water samples from different depths of Lake La Cruz. Sampling was performed in October 1988.

Se ha observado que los valores de concentración de pigmentos que más se ajustan a la realidad al compararlos con los datos de los recuentos celulares son los que ofrecen las fórmulas clásicas de Takahashi y Ichimura (1970) para la Bclor *a*, que por otra parte son las más utilizadas en la bibliografía, y las fórmulas de Parkin y Brock para el caso de la Bclor *d*, sobre todo cuando coexisten pigmentos algales o de cianobacterias con los de Clorobiáceas. Por tanto, los valores obtenidos con estas formulaciones son los que se presentarán como resultados a continuación.

Las figuras 7.4 y 7.5 representan la evolución espacio-temporal de la concentración de las bacterioclorofilas *a* y *d*, así como de los carotenoides okenona y clorobacteno, en la laguna de La Cruz durante el período estudiado. Cabe destacar que la meromixis estable de la laguna y la permanente anoxia monimolimnética permite el desarrollo de bacterias fotosintéticas durante todo el año.

Las Cromatiáceas se desarrollan justo por debajo de la interfase óxico-anóxica, a intensidades luminosas muy bajas (véase tabla 7.3) y con concentraciones de sulfhídrico también muy bajas, formando en ciertos períodos (junio-septiembre de 1987) una lámina bacteriana muy fina donde se alcanzan elevadas concentraciones celulares (10^5 - 10^6 cel·ml⁻¹).

Tabla 7.2. Concentraciones de bacterioclorofila *a* y *d* calculadas a partir de datos de absorbancia de los extractos acetónicos de las muestras de la laguna de La Cruz según distintas formulaciones propuestas por diferentes autores.

Table 7.2. Bacteriochlorophyll *a* and *d* concentrations calculated from absorbance data of the pigment acetonic extract from Lake La Cruz samples according to different formula proposed by several authors.

Muestra	Bclor <i>a</i>		Bclor <i>d</i>			
	Tyl	SyK	Tyl	CyP	PyB	Ov
Agosto 1987						
14.5	3.4	12.4				
14.7	7.9	28.9	49.6	neg	10.9	neg
14.9	14.0	51.4	71.1	neg	3.0	23.8
15	26.6	97.3	92.2	1.9	32.3	26.3
15.2	44.7	163.6	101.1	5.9	42.1	61.4
15.5	73.5	269.4	101.9	24.7	65.1	76.6
15.75	61.2	224.1	140.6	59.9	111.0	118.4
16	52.4	191.9	218.8	109.9	273.6	187.0
16.25	45.5	166.8	245.9	116.0	133.0	208.9
17	19.6	71.9	172.7	87.2	216.4	148.9
17.5	15.9	58.2	166.1	79.1	136.1	141.5
18	11.1	40.7	105.5	--	89.0	137.9
18.5	9.2	33.7	85.5	--	75.5	112.3
19	8.0	29.5	55.9	--	50.6	73.1
20	7.8	28.4	40.4	--	38.6	55.3
21	11.3	41.3	34.8	--	32.4	47.9
22.5	21.6	78.9	46.3	--	40.5	63.3

Tyl: Takahashi y Ichimura, 1970

CyP: Caraco y Puccoon, 1986

PyB: Parkin y Brock, 1981

Ov: Overmann, 1987

Así, en junio de 1987 se observó un máximo de Bclor *a* a 17 m, el cual alcanzó un valor de 25 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Dicho máximo fue ascendiendo lentamente hasta situarse a 15.5 m en agosto del mismo año, profundidad a la que se midieron 74 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. A partir de esta fecha, y acompañando al hundimiento de la termoclina, el máximo de Bclor *a* se localizó a profundidades paulatinamente crecientes, de manera que en septiembre se detectó a 15.6 m y fue cuando se alcanzaron los valores máximos de Bclor *a* (111 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, Fig. 7.4.A).

Durante todo el período de estratificación estival, la luz que alcanzaba las profundidades donde se localizaban las Cromatiáceas fue inferior a 1 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En concreto (tabla 7.3), el

máximo medido fue en agosto de 1987 con un valor de $0.62 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, correspondiente al 0.05 % de la luz incidente en superficie.

Tabla 7.3. Régimen luminoso de *Amoebobacter* sp. y *P. clathratiforme* en la laguna de La Cruz. El índice Carotenoides/Bacterioclorofila (*a* o *d*) es el de A_{520}/A_{772} para *Amoebobacter* y de A_{430}/A_{655} para *P. clathratiforme*. Las concentraciones de sulfhídrico a las profundidades indicadas aparecen también en la tabla.

Table 7.3. Light regime of *Amoebobacter* sp. and *P. clathratiforme* in Lake La Cruz. The index Carotenoids/Bchl (*a* or *d*) is A_{520}/A_{772} for *Amoebobacter* and A_{429}/A_{655} for *P. clathratiforme*. The sulfide concentrations at the indicated depth are also shown.

MES	MAXIMO BCLOR		LUZ		INDICE Caroten/Bclor	S ²⁻ μM
	Prof. (m)	μg·l ⁻¹	μE·m ⁻² ·s ⁻¹	%		
<i>Amoebobacter</i> sp.						
		Bclor a				
Jun. 1987	17	25	0.51	0.03	3.27	0.56
Jul. 1987	16.5	53	sd	sd	2.81	sd
Agos. 1987	15.5	74	0.62	0.05	2.94	0.67
Sept. 1987	15.6	111	0.23	0.02	2.53	1.88
Nov. 1987	18	24	0.03	0.004	3.75	3.36
Abr. 1987	18.5	6	0.03	0.002	3.5	2.23
Jun. 1988	13.8	12	0.07	0.004	2.38	1.00
Oct. 1988	15	35	1.30	0.150	1.91	1.10
<i>P. clathratiforme</i>						
		Bclor d				
Jun. 1987	18	178	0.04	0.002	1.32	4.35
Jul. 1987	17	240	sd	sd	1.36	7.60
Agos. 1987	16.25	246	0.03	0.002	1.44	7.00
Sept. 1987	15.8	362	< 0.001	< 0.001	1.40	4.00
Nov. 1987	17.1	233	0.26	0.033	1.43	1.27
	18	267	0.03	0.004	1.36	3.36
Feb. 1988	22.5	483	< 0.001	< 0.001	1.36	10.09
Abr. 1988	21	253	< 0.001	< 0.001	1.40	9.83
Jun. 1988	21	170	< 0.001	< 0.001	1.42	1.30
Jul. 1988	21.5	118	< 0.001	< 0.001	1.62	6.68
Oct. 1988	16	131	0.14	0.016	1.42	8.00

sd = sin dato/no data

Una vez tuvo lugar la mezcla invernal, las Cromatiáceas quedaron relegadas a zonas más profundas y no se detectó ningún máximo aparente durante los meses de invierno. Las concentraciones de Bclor *a* eran del orden de 15-20 μg·l⁻¹ y las intensidades luminosas de alrededor de $0.03 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En el fondo de la laguna se registraban aumentos en las concentraciones de Bclor *a* debidos, probablemente, a la sedimentación de células no activas.

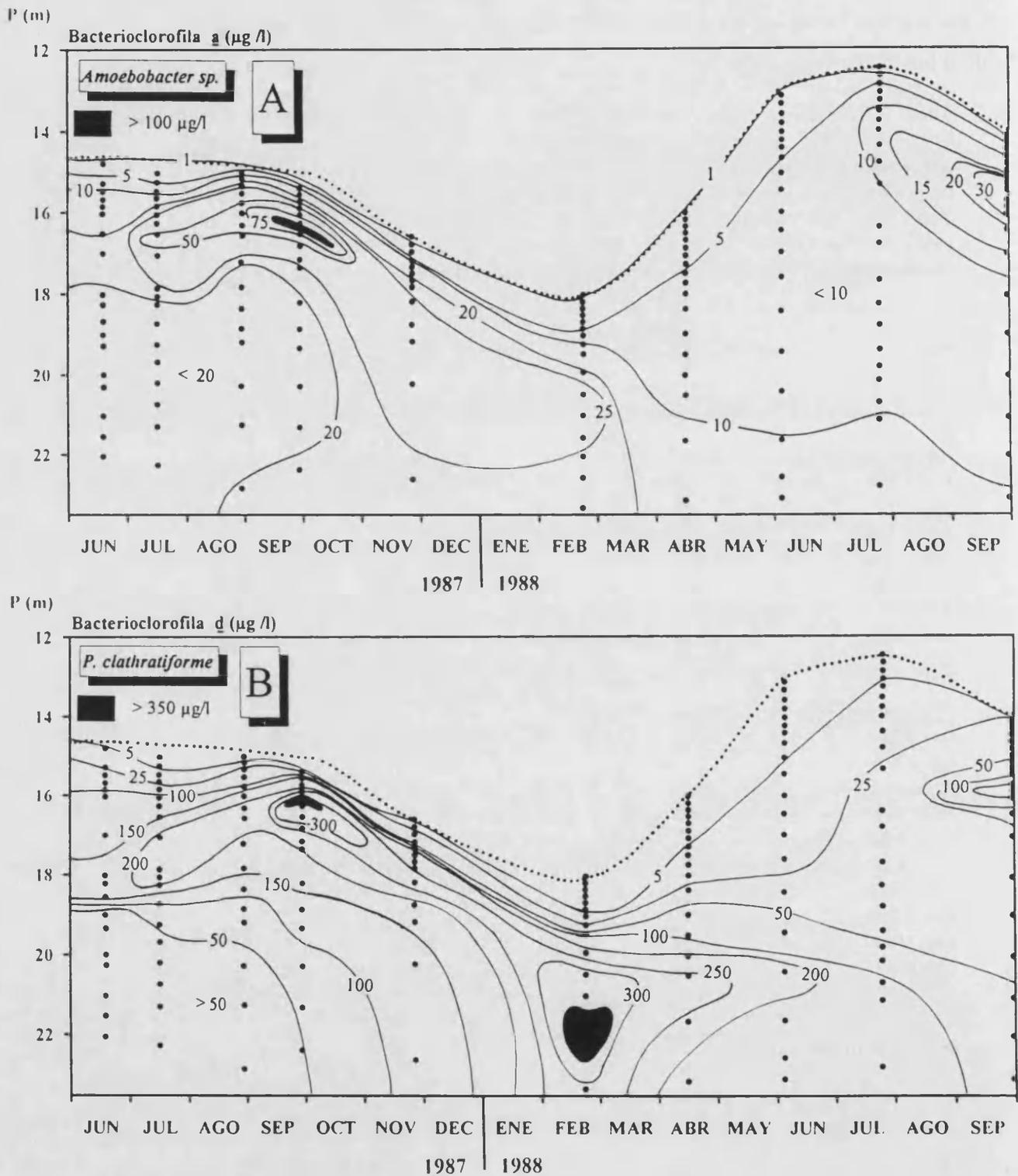


Figura 7.4. Distribución espacio-temporal de la concentración de bacterioclorofila a (A) y d (B) durante el periodo junio 1987-octubre 1988 en la laguna de La Cruz. La línea punteada indica la localización de la interfase óxico-anóxica. Los puntos indican las profundidades muestreadas.

Figure 7.4. Time-depth distribution of bacteriochlorophyll a, (A) and d, (B) concentrations during the period June 1987-October 1988 in Lake La Cruz. Dotted line represents oxic-anoxic interphase location. Dots indicate sampling depths.

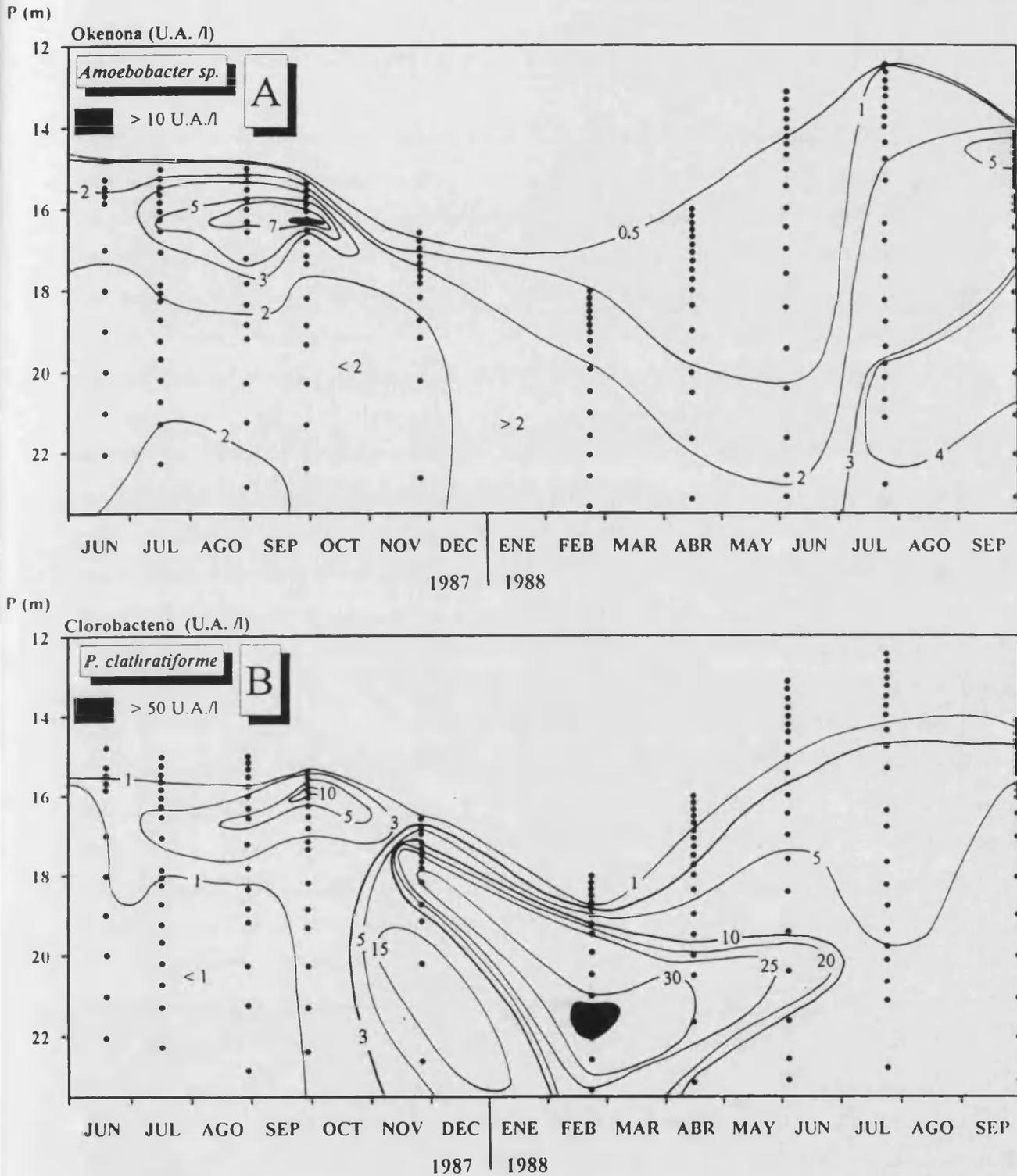


Figura 7.5. Distribución espacio-temporal de la concentración de los carotenoides okenona (A) y clorobacteno (B) durante el período junio 1987-octubre 1988 en la laguna de La Cruz. Los puntos indican las profundidades muestreadas

Figure 7.5. Time-depth distribution of carotenoids okenone (A) and chlorobactene (B) concentrations during the period June 1987-October 1988 in Lake La Cruz. Dots indicate sampling depths.

Esta sedimentación era lenta debido al gradiente de densidad por el que tenían que atravesar las células.

El año 1988 fue muy diferente en lo que respecta a la distribución de Bclor *a*, como hemos visto que sucedía con otros parámetros físico-químicos y biológicos (véase Capítulo 4) y debido, probablemente, a que las diferentes condiciones meteorológicas causaron diferencias en el funcionamiento hidrológico de la laguna. Este año fue mucho más productivo, registrándose máximos de oxígeno mayores que el año anterior. La biomasa fitoplanctónica también fue mayor (apartado 4.2.2.12) al mismo tiempo que la interfase óxico-anóxica se situó a menor profundidad (alrededor de 13.5 m). En junio de este año únicamente se dieron concentraciones de Bclor *a* de 2-5 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ y el máximo de Bclor *a*, que fue únicamente de 35 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, se dio el 1 de octubre (figura 7.4.A). En julio, donde el año anterior se midieron más de 50 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, en 1988 se registraron solamente 4 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. La luz que alcanzaba la zona de las Cromatiáceas fue muy baja durante todo el período estival ($< 0.1 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) debido a la elevada biomasa algal desarrollada en las capas de agua óxicas. A principios de octubre de 1988 la concentración de Bclor *a* era superior a la que existía antes del fenómeno de blanqueado de las aguas de la laguna, debido a la mayor disponibilidad de luz en las capas anaerobias que se produjo a partir de dicho acontecimiento.

En la figura 7.5. A. se muestra la variación de la concentración del carotenoide okenona en unidades arbitrarias (UA), procedente de *Amoebobacter*. Dicho carotenoide variaba entre mínimos de 0.5 $\text{UA}\cdot\text{l}^{-1}$ hasta máximos de 10.5 $\text{UA}\cdot\text{l}^{-1}$. Los mínimos se localizaban en las profundidades más cercanas a la interfase óxico-anóxica, mientras que los máximos coincidían con los máximos de Bclor *a* a finales del proceso de estratificación de 1987. En el período comprendido entre noviembre de 1987 y junio de 1988, la okenona no superó el valor de 2 $\text{UA}\cdot\text{l}^{-1}$.

Como aconteció con la Bclor *a*, después del proceso de precipitación del carbonato cálcico en julio de 1988 (Capítulo 5), las concentraciones de okenona se incrementaron hasta valores máximos de 7 $\text{UA}\cdot\text{l}^{-1}$.

En cuanto a la relación Okenona/Bclor *a*, expresada como el cociente entre la absorbancia a 520 nm y la absorbancia a 772 nm, vemos que ofrece valores de entre 1.5 y 7, estando la mayoría de las veces entre 3 y 5 (figura 7.6.A, tabla 7.3). En un gran número de ocasiones se obtuvieron los valores mínimos en aquellas profundidades donde se localizaba la máxima concentración de Bclor *a*. Además, en casi todas las épocas del año, se detectó un aumento de esta relación con la profundidad, dándose los valores más elevados a partir de los 19 m en julio de 1987.

La figura 7.4.B muestra la evolución en el tiempo y en el espacio de la concentración de bacterioclorofila *d*, pigmento fotosintético de *P. clathratiforme*. Este pigmento muestra un máximo de absorción a 655 nm (véase figura 7.1). Sin embargo, como puede observarse en la figura 7.3, existe una transición en el pico máximo de absorción desde los 665 nm, que corresponde a la clorofila *a* de las algas, a los 655 nm que corresponden al pigmento bacteriano. Como hemos comentado anteriormente, el pico de absorción que aparece desde los 14.5 m a los 16 m sería la suma de estos dos pigmentos, ya que en determinados puntos del gradiente se localizan juntas las algas, las cianobacterias y las bacterias fotosintéticas.

Las concentraciones de Bclor *d* reflejan un claro predominio de las Clorobiáceas sobre las Cromatiáceas en la laguna de La Cruz en lo que a la concentración de pigmentos fotosintéticos se refiere. Las bacterias verdes del azufre desarrollan poblaciones muy concentradas, localizándose los máximos entre los 15.8 y los 18 m durante el período de estratificación estival de 1987. A principios del verano de 1987 el máximo de *P. clathratiforme* se localizó a los 18 m (tabla 7.3), para ir ascendiendo progresivamente, al igual que hemos visto con anterioridad en el caso de *Amoebobacter*, hasta los 15.8 m en septiembre de este mismo año. Las concentraciones máximas de Bclor *d* durante este verano fueron de $362 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ y se midieron en septiembre a 15.8 m. Como puede suponerse de lo comentado previamente, la luz que alcanza esta zona de la laguna es de muy baja intensidad. A comienzos de la estratificación de 1987, la luz registrada al nivel de las bacterias verdes era de $0.03\text{-}0.04 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (tabla 7.3), lo que suponía el 0.002 % de la luz incidente en superficie. En cambio, en septiembre de este mismo año, cuando se registró el máximo de la concentración de Bclor *a*, la luz era indetectable, con los aparatos de medida utilizados, a la profundidad donde se localizaban las Clorobiáceas. En noviembre, con la lámina de Cromatiáceas ya desaparecida, la luz medida a nivel de la población de *P. clathratiforme* fue mayor. En este momento se detectaron dos máximos de Bclor *d*, uno de ellos localizado a 17.1 m y el siguiente a 18 m con valores de 233 y $267 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ respectivamente. En febrero de 1988, se obtuvo el máximo absoluto de Bclor *d*, con $483 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, pero situado a una gran profundidad (22.5 m). También en el caso de las bacterias verdes, el año 1988 fue muy diferente con respecto a 1987, encontrándose todos los máximos de pigmentos a gran profundidad (tabla 7.3 y figura 7.4). Durante prácticamente toda la estratificación térmica de 1988, no se detectó luz a nivel de las bacterias verdes y únicamente en octubre de 1988, se obtuvo un valor de $0.13 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a la profundidad a la que se localizó el máximo de Bclor *d* ($118 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), puesto que ya había tenido lugar el fenómeno de precipitación del carbonato cálcico y con él, el aumento de la transparencia del agua del mixolimnion (véase capítulo 5).

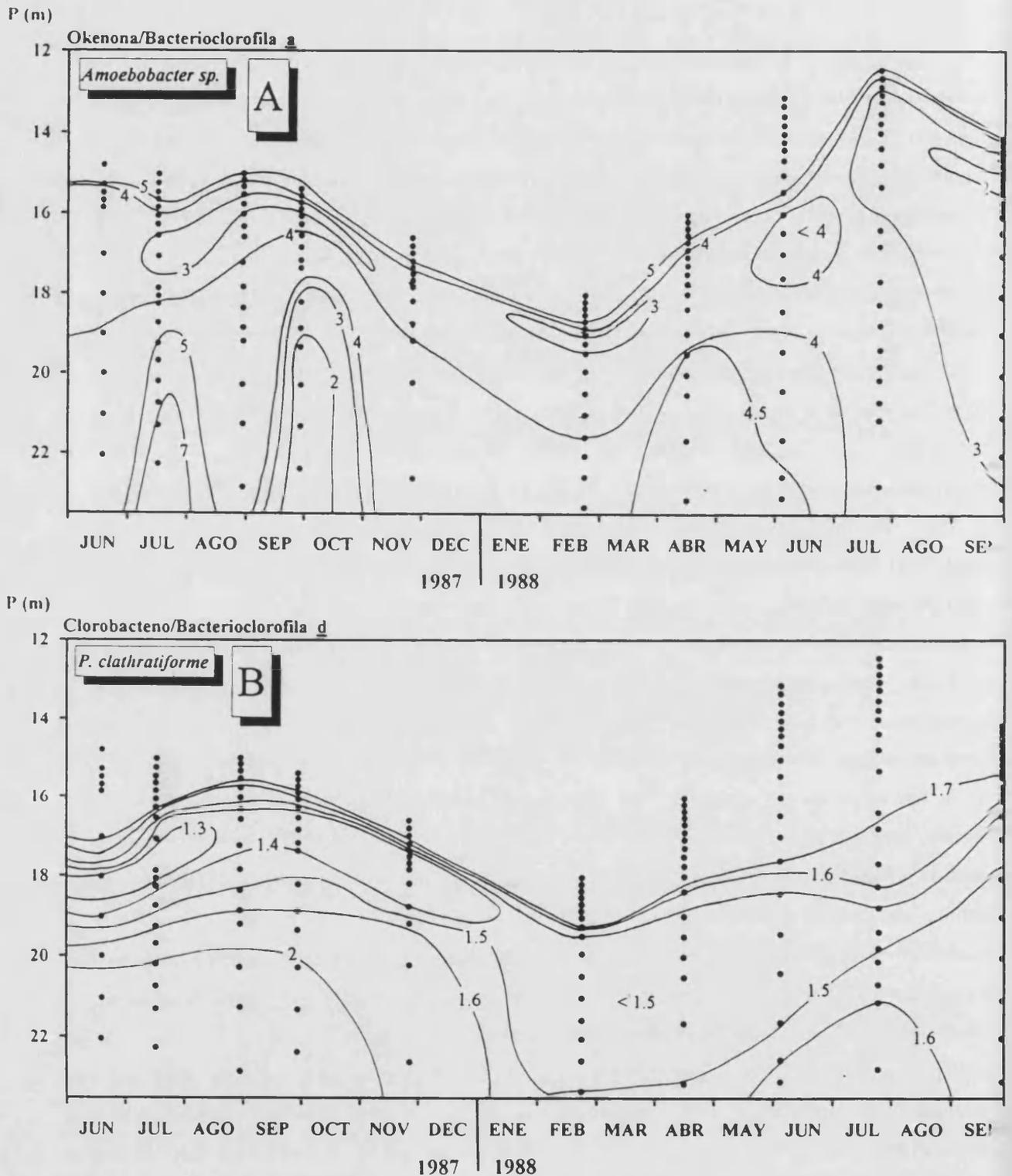


Figura 7.6. Distribución espacio-temporal de la relación entre la okenona y la bacterioclorigila *a* (A) y el clorobacteno y la bacterioclorigila *d* (B) durante el periodo junio 1987-octubre 1988 en la laguna de La Cruz. Los puntos indican las profundidades muestreadas.

Figure 7.6. Time-depth distribution of okenone/Bchl *a* (A) and chlorobactene/Bchl *d* (B) ratios concentrations during the period June 1987-October 1988 in Lake La Cruz. Dots indicate sampling depths.

Por lo que respecta al índice Clorobacteno/Bclor *d* (figura 7.6.B), calculado según la relación Abs_{430}/Abs_{655} éste mostró valores entre 1.3 y 2, y, al igual que con *Amoebobacter*, los valores mínimos de este índice coincidían con los valores máximos de Bclor *d*. El valor máximo de este índice de entre los máximos de Bclor *d*, se obtuvo en julio de 1988 (1.62, véase tabla 7.3), y el mínimo se dió en junio de 1987. El resto de las ocasiones variaba entre 1.36 y 1.44.

También en este caso, se observó un aumento del índice en profundidad, así como en aquellas profundidades más cercanas a la interfase óxico-anóxica.

En cuanto al clorobacteno de *Pelodictyon*, se observa en la figura 7.5. B que éste carotenoide oscilaba entre $< 1 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$ y $57 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$. Los valores mínimos correspondían a las profundidades por debajo de los 18-19 m al comienzo de la estratificación de 1987. En septiembre de este año se obtuvo un máximo de $10 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$ a 15.8 m, coincidente con el máximo de Bclor *d*. Tras la mezcla otoñal, el contenido en clorobacteno aumentó considerablemente, sobre todo alrededor de los 21 m, donde se midió el máximo de $57 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$ comentado con anterioridad. Las concentraciones de clorobacteno se redujeron drásticamente con el comienzo de la nueva estratificación, manteniéndose bajas ($1-5 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$) hasta el final del estudio. Únicamente en las profundidades cercanas al fondo de la laguna se registraron alrededor de $10 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$.

En la tabla 7.4 se muestra, junto al valor integrado de clorofila *a* en la zona óxica, el contenido integrado de bacterioclorofilas en toda la columna de agua anóxica en las distintas estaciones del año. En ella se observa como, durante 1987, los procariotas fotosintéticos superan en una proporción que variaba entre 1.4 y 7.7 veces (Bclor *a* y Bclor *d*, respectivamente) a los eucariotas fotosintéticos (y cianobacterias), es decir las algas de la zona óxica de esta laguna. En cambio, durante 1988, la concentración de Clor *a* integrada fue 2.2 veces superior a la de Bclor *a*, pero continuó siendo casi 4 veces inferior a la de Bclor *d*. Las concentraciones integradas de todos estos pigmentos reflejan el ciclo anual, así como la diferencia en el desarrollo de las bacterias fotosintéticas en los dos años de estudio.

Durante junio de 1987, cuando la población bacteriana fotosintética no estaba totalmente desarrollada, se obtuvieron 92 y $521 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ de Bclor *a* y Bclor *d* respectivamente. El máximo de ambas poblaciones durante el período de estratificación de 1987 se obtuvo en septiembre (178 y $918 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$). En febrero de 1988 se alcanzó el máximo absoluto de Bclor *d*, llegándose a medir $1194 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$. Sin embargo, durante la estratificación de este año, las concentraciones integradas disminuyeron considerablemente y el máximo de Bclor *a* se registró a finales del proceso de estratificación con $114 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$. Las concentraciones de Bclor *d* fluctuaron en este período entorno a los $500 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$.

Tabla 7.4. Contenido en clorofila *a* por m² de una columna de agua desde la superficie hasta la profundidad de extinción del oxígeno, y bacterioclorigila *a* y *d* por m² del resto de la columna de agua. ($\bar{X}_{1987/1988}$: promedio de las concentraciones de 1987/1988; $\bar{X}_{estr.}$: promedio de las concentraciones durante el periodo de estratificación térmica).

Table 7.4. Chlorophyll *a* contents per m² of a water column from the surface to oxygen extinction depth and bacterioclorigyll *a* and *d* per m² of the rest of the water column. ($\bar{X}_{1987/1988}$: average of concentrations in 1987/1988; $\bar{X}_{estr.}$: average of concentrations during the thermal stratification periods).

	1987					1988								
	Jn	Jl	Ag	Sp	Nv	\bar{X}_{1987}	$\bar{X}_{estr.}$	Fe	Ab	Jn	Jl	Oct	\bar{X}_{1988}	$\bar{X}_{estr.}$
Clor <i>a</i> (mg m ⁻²)	55	92	76	152	112	97	94	203	246	152	121	sd	179	136
Prof. ext. O ₂ (m)	14.8	14.9	14.7	14.6	17			18.7	16.5	13.8	12.8	14		
Bclor <i>a</i> (mg m ⁻²)	92	116	165	178	103	131	138	108	56	50	82	114	82	82
Bclor <i>d</i> (mg m ⁻²)	521	716	747	918	845	749	726	1194	800	576	491	511	714	526

Basándose en la morfología y tamaño de *Amoebobacter* sp. y *P. clathratiforme* se realizaron los recuentos del número total de células mediante microscopía óptica para la estima de la densidad celular y la biomasa. La formación de redes tridimensionales y la presencia de vacuolas de gas hacían muy fácil la identificación de *P. clathratiforme*, distinguiéndose así de otros microorganismos de morfología bacilar y tamaño similar presentes en la comunidad anaeróbica. Sin embargo, las células de *C. phaeobacteroides* eran muy difíciles de distinguir del resto de los microorganismos, por tanto, y puesto que en el extracto pigmentario no aparecían concentraciones significativamente elevadas de Bclor *e*, no se tuvo en cuenta esta especie a la hora de los recuentos celulares. Las células de *Amoebobacter* también se identificaban con mucha facilidad.

En la figura 7.7. A y B aparecen las distribuciones en el perfil vertical del número total de células de *Amoebobacter* sp. y *P. clathratiforme*. La dinámica presentada por la densidad celular es muy similar a la que ofrecen los pigmentos. De esta forma, los máximos del número total de células de ambas especies coinciden con los máximos de sus respectivos pigmentos bacterianos. *Amoebobacter* mostró concentraciones máximas superiores a 10⁶ cel.·ml⁻¹ durante la formación de la lámina bacteriana, con máximos absolutos de 2.2 x 10⁶ cel.·ml⁻¹ a 15.6 m en septiembre de 1987, coincidiendo con el máximo absoluto de Bclor *a* (véase tabla 7.3). Por debajo de las profundidades de concentración máxima, la densidad celular disminuye drásticamente, hasta valores de 10⁴ cel.·ml⁻¹. La concentración celular volvió a mostrar un aumento en profundidad como sucedía también con la Bclor *a*. Durante la mezcla invernal, las concentraciones de *Amoebobacter* no superaron los 4 x 10⁴ cel.·ml⁻¹.

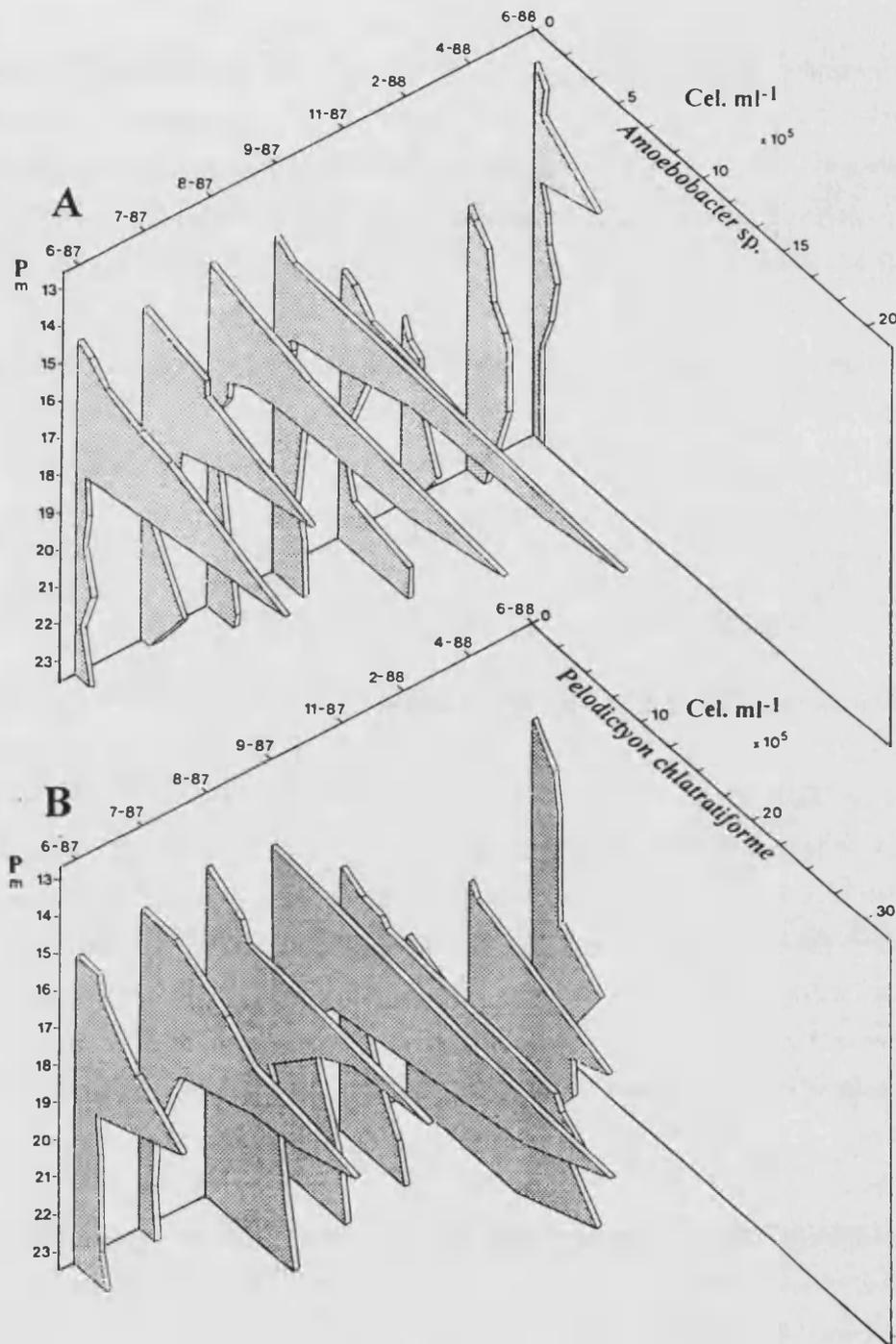


Figura 7.7. Distribuciones de la abundancia de *Amoebobacter* sp. (A) y de *P. clathratiforme* (B) desde la interfase O₂/H₂S hasta el fondo de la laguna durante el ciclo anual.

Figure 7.7. Abundance distribution of *Amoebobacter* sp. (A) and *P. clathratiforme* (B) from the oxic-anoxic interphase to the lake bottom.

En junio y julio no se alcanzaron las concentraciones del año anterior, así, en el primero de los meses citados, la densidad celular fue del orden de 10⁴ cel.·ml⁻¹. Sin embargo, en julio ya se obtuvo un máximo de 1.9 x 10⁵ cel.·ml⁻¹ a 14.5 m. En octubre, las concentraciones

aumentaron ligeramente hasta valores de 2.3×10^5 cel. \cdot ml $^{-1}$ y en ningún caso se superó el valor de 10^6 cel. \cdot ml $^{-1}$.

Respecto a *P. clathratiforme*, este microorganismo mostró valores máximos de 3.1×10^6 cel. \cdot ml $^{-1}$ en el período de estratificación térmica, coincidiendo en este caso también con los máximos de Bclor *d*. La lámina formada por esta especie mostró un espesor de alrededor de 1 m, descendiendo considerablemente las concentraciones celulares por debajo de los máximos. Durante el invierno la densidad celular de *P. clathratiforme* es elevada, como hemos visto también que sucedía con la Bclor *d*, de forma que en febrero se registró un máximo de 2.7×10^6 cel. \cdot ml $^{-1}$ (coincidiendo con los $480 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ de Bclor *d*). Sin embargo, en la nueva estratificación estival, las concentraciones celulares se redujeron de tal forma que en junio de 1988 los valores máximos fueron de 6.3×10^5 cel. \cdot ml $^{-1}$ a 21 m y en julio, de 4×10^5 cel. \cdot ml $^{-1}$ a 21.5 m.

7.2.3. Evolución de la biomasa bacteriana fotosintética

La evolución de la biomasa ($\text{mgC}\cdot\text{l}^{-1}$) de las dos poblaciones principales de bacterias fotosintéticas de la laguna de La Cruz aparece reflejada en la figura 7.8 (A y B). Este parámetro sigue lógicamente una distribución similar a la ofrecida por la concentración celular de estos microorganismos. De esta forma, los máximos de biomasa para la población de *Amoebobacter* se registraron a finales del proceso de estratificación térmica de la laguna y fueron de alrededor de $2 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ en 1987. Después de la mezcla otoñal, la población vio drásticamente disminuida su biomasa y solo se midieron $0.04\text{-}0.14 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$. Esta situación se mantuvo hasta finales de la nueva estratificación de 1988, donde la biomasa se recuperó solo hasta valores de $0.16\text{-}0.2 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$.

Respecto a *Pelodictyon*, su biomasa, debido a su pequeño tamaño (aproximadamente 11 veces inferior al de *Amoebobacter*) y a pesar de su mayor número, es inferior a la de las bacterias purpúreas (figura 7.8.B). A principios del proceso de estratificación la biomasa oscilaba entre 0.02 y $0.16 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ y como sucedía con la población de Cromatiáceas, la biomasa máxima se registró en septiembre de 1987, con $0.25 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$. La biomasa invernal de nuevo presentó valores de $0.01\text{-}0.16 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$, correspondiendo los valores más elevados a las mayores profundidades. Con la nueva estratificación, la biomasa de redujo todavía más y únicamente se obtuvieron valores comprendidos entre 0.01 y $0.04 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$. La biomasa de *P. clathratiforme* no aumentó a finales de la estratificación de 1988 como lo hizo la de *Amoebobacter*.

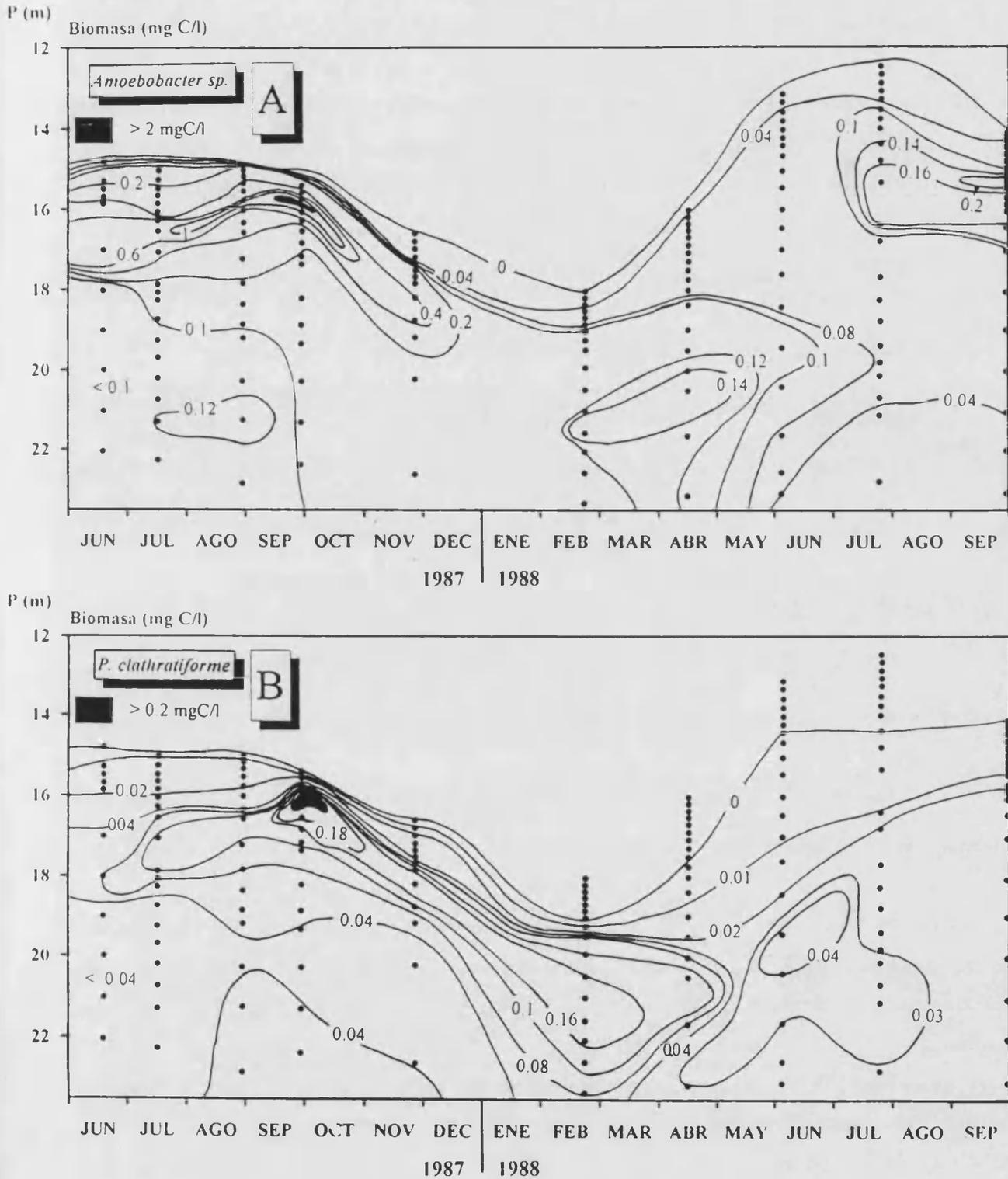


Figura 7.8. Evolución de la biomasa de las distintas especies de bacterias fotosintéticas (A: *Amoebobacter*, B: *Pelodictyon*) a lo largo del ciclo anual en la laguna La Cruz. Los puntos indican las profundidades muestreadas.

Figure 7.8. Time-depth distribution of the different phototrophic bacterium biomass (A: *Amoebobacter*, B: *Pelodictyon*) along the annual cycle in Lake La Cruz. Dots indicate sampling depths.

El contenido integrado medio en peso fresco de la población de Cromatiáceas (figura 7.9, en el que aparece expresado en porcentaje) durante la 1ª estratificación fue de 19.4 g PF·m⁻², o lo que es lo mismo 7.8 g PS·m⁻². En cambio, en la estratificación de 1988 sólo se obtuvieron 5.6 g PF·m⁻² (2.2 g PS·m⁻²). Por lo que respecta a las Clorobiáceas, se obtuvo una biomasa media de 3.6 g PF·m⁻² (1.5 g PS·m⁻²) y de 1.4 g PF·m⁻² (0.57 g PS·m⁻²) durante las estratificaciones de 1987 y 1988 respectivamente.

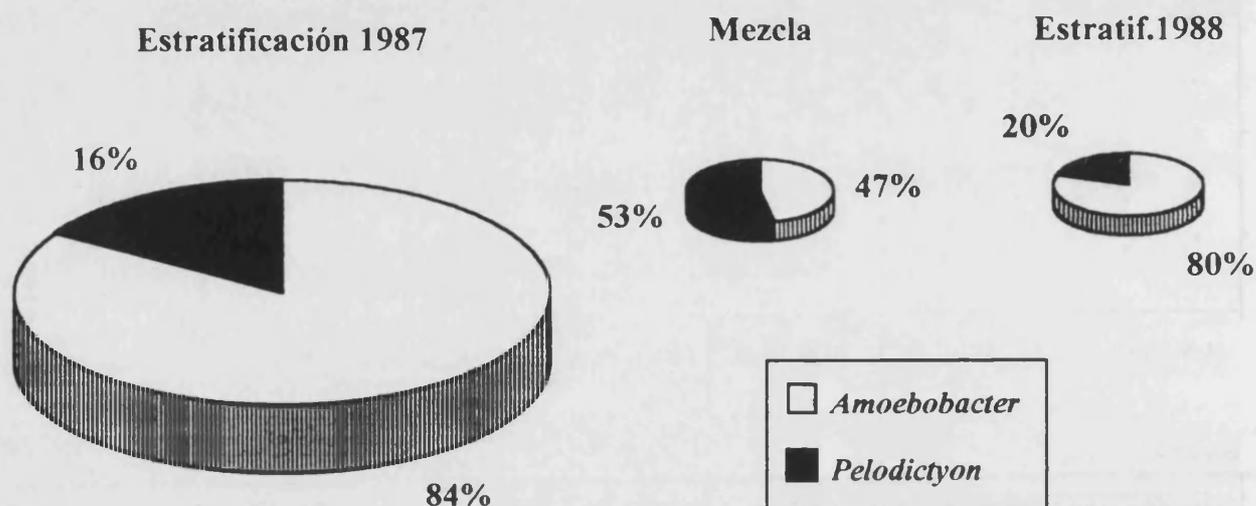


Figura 7.9. Porcentaje que representa la biomasa integrada media de las dos poblaciones de bacterias fotosintéticas de la laguna de La Cruz en los dos períodos de estratificación y durante la época de mezcla de la columna de agua. El tamaño de las gráficas es proporcional a la biomasa total en los diferentes periodos.

Figure 7.9. Percentage of the mean integrated biomass of the two populations of phototrophic bacteria in Lake La Cruz during the two thermal stratification periods and the mixing of the water column. Graph size is proportional to the total biomass in each period.

Durante el período de mezcla, la situación se invirtió, y la biomasa de las Clorobiáceas superó ligeramente a la de las bacterias purpúreas, con los 4.1 g PF·m⁻² (1.6 g PS·m⁻²) de contenido medio integrado de las primeras frente a los 3.7 g PF·m⁻² (1.5 g PS·m⁻²) de las últimas.

En la figura 7.10.A aparece la tasa con la que evolucionan las poblaciones de bacterias fotosintéticas (expresada como los incrementos y decrementos de la biomasa integrada en g PF·m⁻²·día⁻¹). Se observa que la población de Cromatiáceas presenta un evolución muy fluctuante a lo largo del ciclo anual. Durante la primera estratificación, las tasas fueron principalmente negativas, con la excepción ocurrida entre el mes de julio y el de agosto donde se obtuvo una tasa de crecimiento de +0.07 g PF·m⁻²·día⁻¹. La disminución más acusada de la población se produjo entre el período inmediatamente anterior a la mezcla invernal y el mes de

noviembre, la cual alcanzó un valor de $-0.27 \text{ g PF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. Al comienzo de la nueva estratificación, se observó un aumento de la población de Cromatiáceas, con una tasa de $+0.047 \text{ g PF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ entre febrero y abril. Sin embargo, este aumento se tradujo en una nueva disminución entre abril y junio 1988.

La población de Clorobiáceas (figura 7.10. A) sigue una evolución menos fluctuante que la presentada por la biomasa de Cromatiáceas, de forma que durante el período de estratificación térmica de 1987, dicha población muestra una tasa de crecimiento positivo continuado que alcanza valores máximos de $+0.04 \text{ g PF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. Como sucedía con las Cromatiáceas, una vez tuvo lugar la mezcla otoñal de la columna de agua, la población de *P. clathratiforme* se vió disminuida con una tasa no muy elevada ($-0.015 \text{ g PF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) sobre todo si se compara con la de *Amoebobacter*. Curiosamente se registró un aumento en la población de Clorobiáceas de noviembre a febrero, pero a partir de entonces, esta población empezó a verse mermada con tasas variables ($-0.005, -0.04 \text{ g PF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) hasta el fin de este estudio.

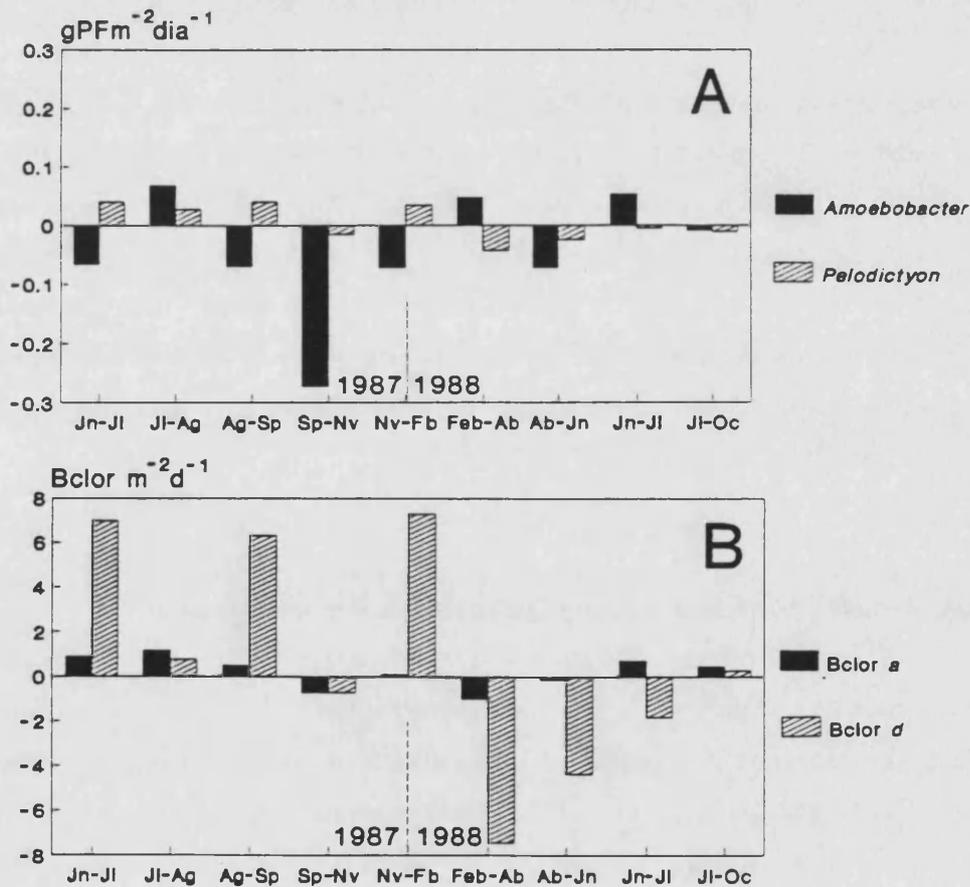


Figura 7.10. Incrementos y decrementos de la biomasa integrada (A) y la concentración integrada de bacterioclorofilas (B) de *Amoebobacter* y *Pelodictyon*.

Figure 7.10. Increments and decreases of the integrated biomass (A) and integrated bacteriochlorophylls (B) from *Amoebobacter* and *Pelodictyon*.

También se ha seguido la evolución de la población procariota fotosintética (figura 7.10.B) a través de los incrementos y decrementos de la concentración integrada de sus pigmentos fotosintéticos característicos (bacterioclorofilas *a* y *d*). El crecimiento de la concentración de Bclor *d* fue muy elevado ($+6.97 \text{ g Bclor } d \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$) entre junio y julio de 1987, mientras que la Bclor *a* creció con una tasa mucho menor ($+0.87 \text{ g Bclor } a \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$). Por el contrario, entre julio y agosto, el crecimiento de la población de Clorobiáceas fue más lento ($+0.76 \text{ g Bclor } d \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$) que el ofrecido por las Cromatiáceas el cual mostró una tasa de $+1.16 \text{ g Bclor } a \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$. Desde finales del mes de agosto hasta el mes de septiembre, la población de *Pelodictyon* mostró un nuevo y rápido desarrollo (tasa = $+6.3 \text{ g Bclor } d \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$), mientras que *Amoebobacter* relentizó su crecimiento ($+0.48 \text{ g Bclor } \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$). Como consecuencia de la mezcla otoñal y como sucedía con la biomasa, ambas poblaciones de bacterias fotosintéticas vieron disminuida la concentración de sus pigmentos, con una tasa que fue muy semejante en ambas ($-0.7 \text{ g Bclor } \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$). Sin embargo, de noviembre a febrero, mientras que la Bclor *a* se mantuvo con una tasa de crecimiento aproximadamente 0, la Bclor *d*, al igual que con la biomasa, experimentó un gran aumento, esta vez con una tasa de $+7.3 \text{ g Bclor } \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$. A partir de este momento ambas poblaciones disminuyeron hasta junio (las Cromatiáceas) y hasta julio de 1988 (las Clorobiáceas). De julio a octubre, las tasas de crecimiento fueron bajas ($+0.28 \text{ g Bclor } d \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ en las verdes y $+0.69$ y $+0.45 \text{ g Bclor } a \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ en las púrpuras).

Los tiempos de generación calculados en las poblaciones naturales presentaron unos valores de 76 y 159 días para las poblaciones de *Amoebobacter* y *Pelodictyon* respectivamente, en lo que podríamos llamar la fase exponencial de crecimiento en términos de cinética de laboratorio. Estos valores se alcanzaron de junio a julio en el caso de *Amoebobacter* y de agosto a septiembre en el caso de *P. clathratiforme*.

7.2.4. Relación entre la biomasa y la concentración de pigmentos

En la figura 7.11 se presenta la relación existente entre la concentración de biomasa ($\text{mg PF} \cdot \text{l}^{-1}$) y la de bacterioclorofilas ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) de las poblaciones de Cromatiáceas y Clorobiáceas en la laguna de La Cruz. En la figura 7.11 A y C aparecen representados los valores puntuales de cada profundidad estudiada a lo largo del período seguido, mientras que en las figuras 7.11 B y D se muestran estos mismos valores pero agrupados en los días de muestreo en las diferentes estaciones e integrados en un área de 1 m^2 para toda la columna de agua ocupada por las bacterias fotosintéticas. Se observa que existe una relación logarítmica directa entre la biomasa

y la concentración de bacterioclorofilas *a/d*, con un coeficiente de correlación más elevado ($r = 0.94$) para el caso de las Clorobiáceas que para las Cromatiáceas ($r = 0.65$).

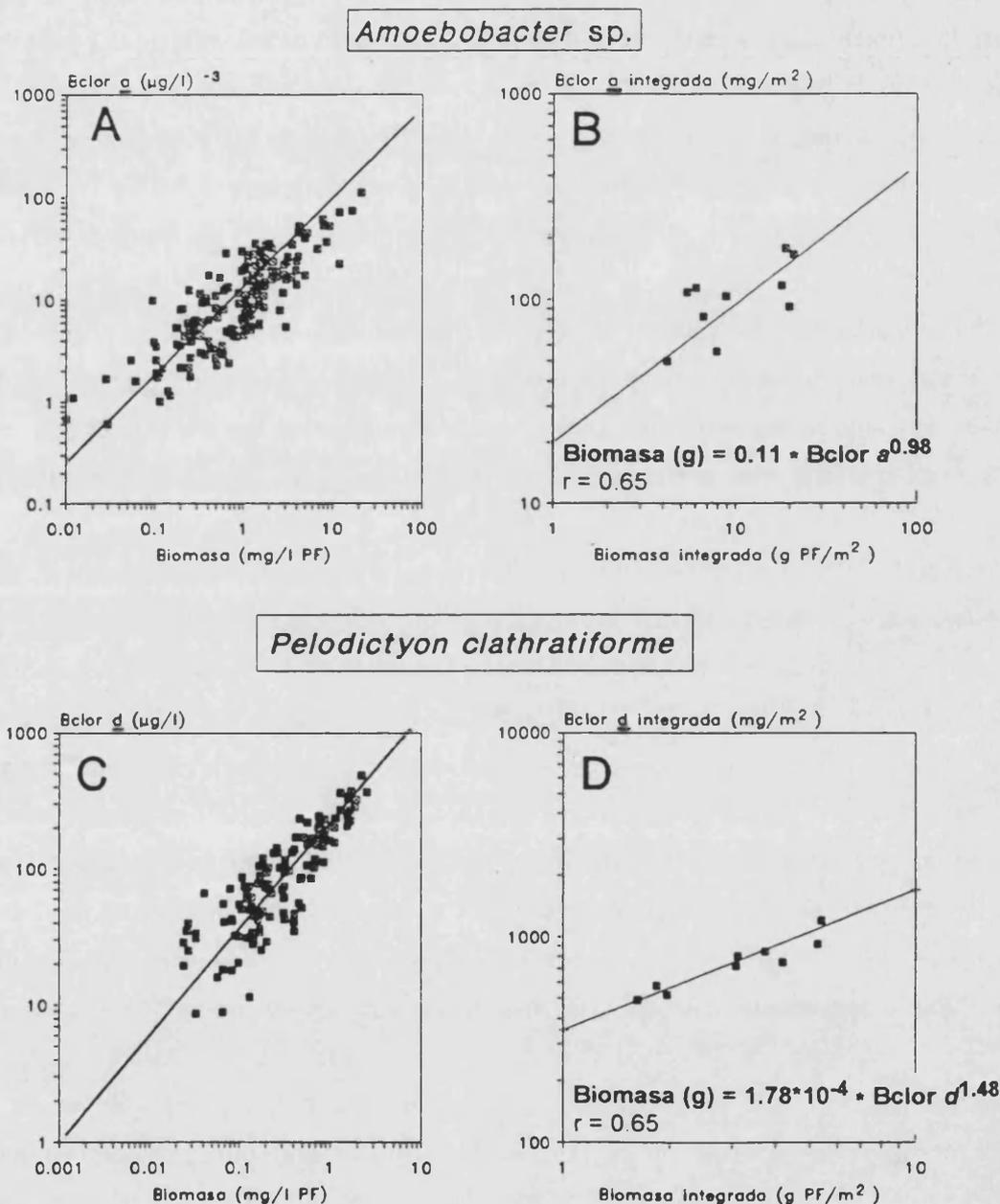


Figura 7.11. Relación entre la cantidad de bacterioclorofilas y la biomasa de las bacterias fotosintéticas (*Amoebobacter* y *Pelodictyon*) de la laguna de La Cruz durante 1987-1988. **A** y **C**: muestras individuales. **B** y **D**: valores integrados en la columna de agua ocupada por las bacterias fotosintéticas en los diferentes días de muestreo.

Figure 7.11. Relation between bacteriochlorophylls and biomass of the different phototrophic bacteria (*Amoebobacter* and *Pelodictyon*) in Lake La Cruz during 1987-1988. **A** and **C**: individual samples. **B** and **D**: integrated values in the water column where the phototrophic bacteria were found in the different sampling days.

7.2.5. Adaptación del contenido en pigmentos a los cambios estacionales de la intensidad luminosa

En la figura 7.12. A se presenta la evolución del contenido específico de Bclor *a*, es decir, normalizado respecto al peso fresco de la población bacteriana que lo contiene. La población de Cromatiáceas de la laguna de La Cruz presenta un contenido específico en pigmentos más elevado en invierno que en verano, puesto que la disponibilidad de luz es menor en la estación fría que en la cálida como se ha comentado con anterioridad (apartado 4.2.2.11 y tabla 7.3). Mientras que los valores medios del contenido específico de Bclor *a* en los meses de verano eran de 5-10 μg Bclor *a*/mg PF, en invierno se alcanzaron valores puntuales superiores a 40 μg Bclor *a*/mg PF. En cuanto a la distribución en el perfil vertical de esta relación, se observó (figura 7.12.A) que el valor máximo del contenido específico en Bclor estaba ligeramente desplazado del máximo absoluto de Bclor *a*. Así, durante la primera estratificación los valores a nivel de la interfase óxico-anóxica eran menores (5-7 μg Bclor *a*/mg PF) que los de profundidades inmediatamente inferiores (10-15 μg Bclor *a*/mg PF). Esta situación se repitió en la estratificación de 1988. En cambio, durante el invierno, los valores más elevados se situaban mucho más cerca de la interfase óxico-anóxica y decrecían hacia el fondo.

Respecto al contenido específico en okenona (figura 7.13.A), los valores oscilaban entre 0.5 y 8 UA Okn/mg PF durante la estratificación de 1987, estando los valores más elevados cerca del fondo. Durante el invierno, los contenidos específicos aumentaron ligeramente y en el segundo período de estratificación tampoco mostraron grandes cambios. Únicamente se registró un elevado aumento durante los meses de julio y octubre de 1988 en las profundidades cercanas al fondo de la laguna, donde se alcanzaron valores de alrededor de 14 UA Okn/mg PF.

En cuanto a *P. clathratiforme* (figura 7.12.B), se observa claramente que el contenido específico de la bacterioclorofila de este microorganismo es mucho mayor que el de las Cromatiáceas (del orden de 10 veces mayor) en todo el ciclo anual. Durante la época de estratificación de 1987, el contenido específico alcanzó valores de alrededor de 50 μg Bclor *d*/mg PF en la parte superior de la lámina de Clorobiáceas, mientras que en aquellas profundidades donde se registraron los máximos de Bclor *d*, el contenido específico aumentó hasta valores de 150-250 μg Bclor *d*/mg PF. En agosto de 1987 se obtuvo el máximo de esta relación con un valor de 400 μg Bclor *d*/mg PF. Como sucedía con las bacterias purpúreas, los valores invernales fueron, por término medio, superiores a los de la época cálida, oscilando en toda la columna entre 200 y 300 μg Bclor *d*/mg PF.

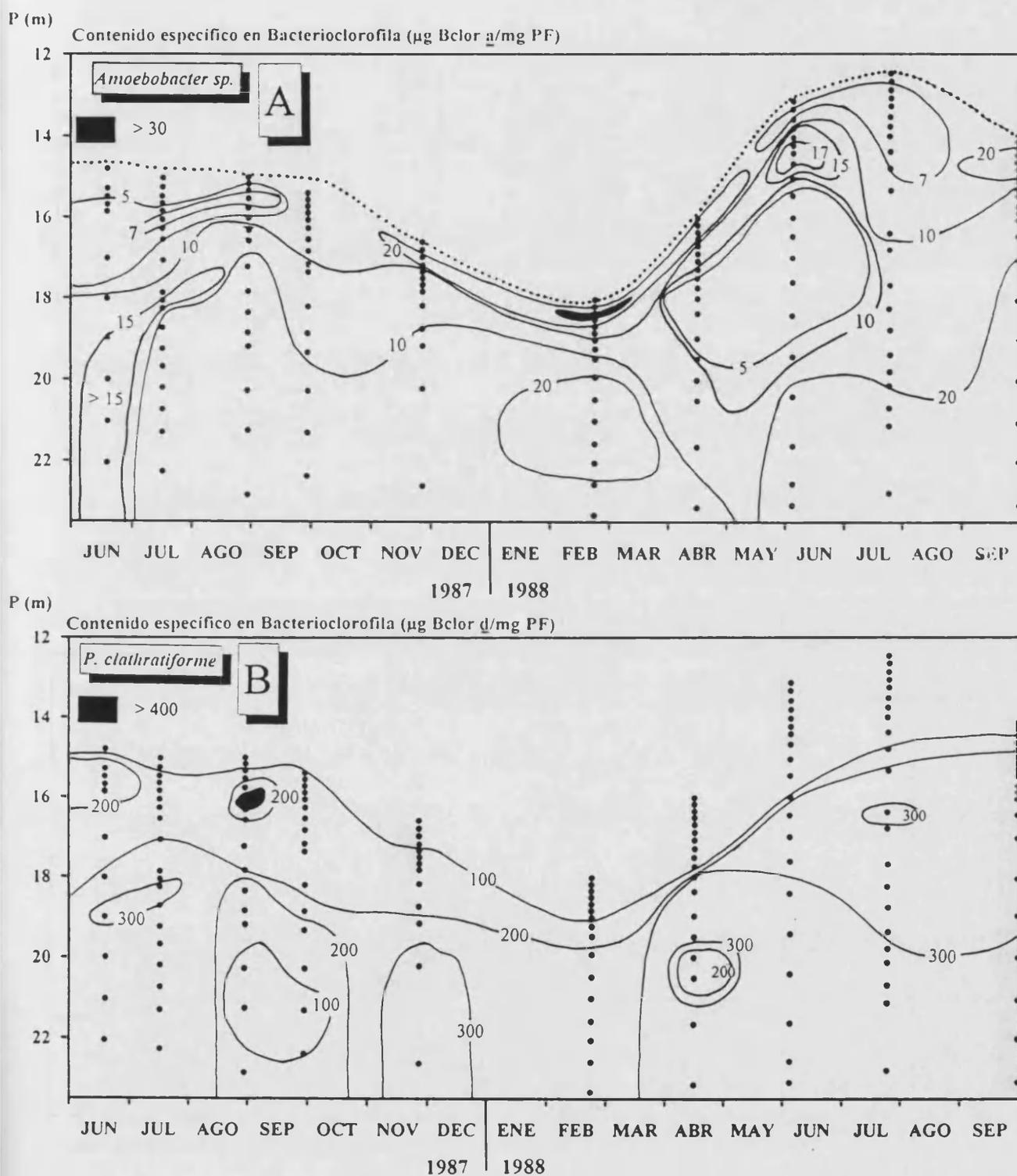


Figura 7.12. Evolución espacio-temporal de los contenidos específicos de las bacterioclorigilas *a* (A) y *d* (B) en la laguna La Cruz. Los puntos indican las profundidades muestreadas.

Figure 7.12. Time-depth distribution of the Bchl *a* (A) and *d* (B) specific contents in Lake La Cruz. Dots indicate sampling depths.

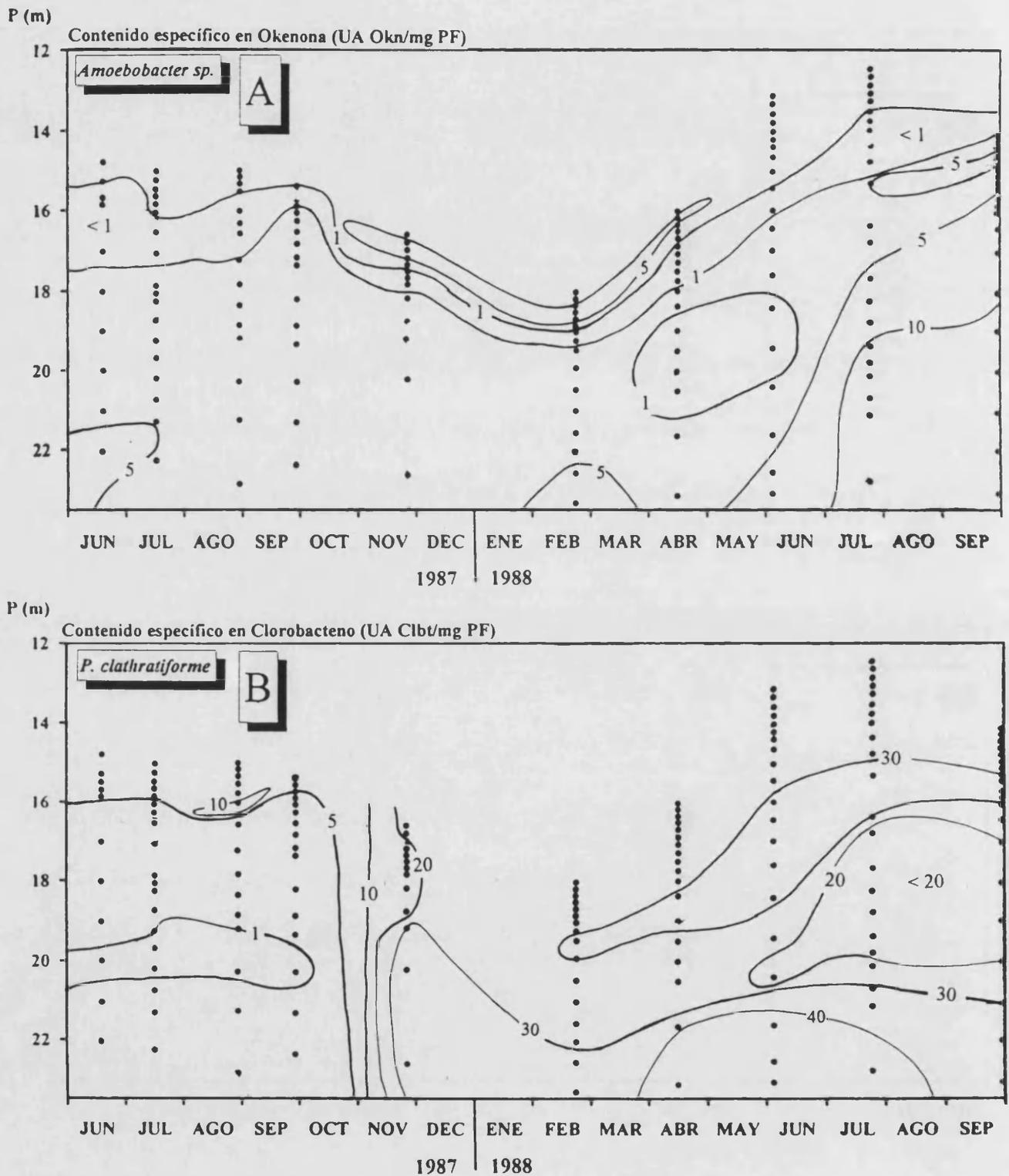


Figura 7.13. Evolución espacio-temporal de los contenidos específicos en okenona (A) y clorobacteno (B) en la laguna La Cruz.

Figure 7.13. Time-depth distribution of the okenone (A) and chlorobactene (B) specific contents in Lake La Cruz.

Durante el segundo período de estratificación, los valores más superficiales disminuyeron de nuevo, ofreciendo valores de 75-100 $\mu\text{g Bclor } d/\text{mg PF}$, registrándose a profundidades mayores un nuevo aumento (200-300 $\mu\text{g Bclor } d/\text{mg PF}$).

Respecto al contenido específico en clorobacteno de la población de *P. clathratiforme* se observa (figura 7.13.B) un elevado aumento (entre 2 y 10 veces) durante la época de mezcla invernal y el período de estratificación del segundo año de estudio. Mientras que los valores de la estratificación de 1987 variaban entre 1 y 10 UAClbt/mg PF, inmediatamente después del proceso de circulación vertical del agua, cuando la penetración luminosa se había reducido considerablemente por la aparición de florecimientos algales, se midieron valores de 20-25 UAClbt/mg PF. En las profundidades cercanas al fondo, los valores del contenido específico en clorobacteno alcanzaron su máximo (40 UAClbt/mg PF).

7.2.6. Crecimiento poblacional de *Amoebobacter* y *Pelodictyon* en el laboratorio a dos intensidades luminosas

En la figura 7.14 se presentan los resultados de las curvas de crecimiento ensayadas para *Amoebobacter* sp. y *P. clathratiforme* a dos intensidades luminosas, 3 y 15 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En esta figura se observa que mientras que la especie de Cromatiáceas se ve afectada por la luz, *P. clathratiforme* no muestra diferencias significativas tras la incubación a las intensidades ensayadas.

Tanto en una intensidad luminosa como en la otra, las concentraciones de bacterioclorofila *d* alcanzaron valores cercanos a 3000 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, valores mucho más elevados (10 veces) de los que se obtienen en la población natural. Es más, el cultivo sometido a 3 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ mostró mayores concentraciones de Bclor *d* a finales de la fase exponencial. *Amoebobacter* presentó concentraciones finales de Bclor *a* de 589 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (a su vez 5 veces más elevadas que las encontradas en la laguna) y de 32 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ a 15 y 3 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente.

Los tiempos de generación obtenidos fueron de 2 días para la población de *Amoebobacter* crecida a 15 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y de 3.6 días cuando se incubó a 3 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. La especie de las Clorobiáceas mostró tiempos de generación de 2.2 y 2.3 días a 15 y 3 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente.

Las tasas intrínsecas de crecimiento, calculadas por el método de regresión lineal, muestran un valor de 0.023 h^{-1} para *Amoebobacter* en las condiciones de alta intensidad luminosa, y de 0.010 h^{-1} bajo condiciones luminosas de 3 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Sin embargo, *Pelodictyon*

clathratiforme presentó tasas intrínsecas mayores bajo las condiciones de luz bajas (0.018 h^{-1} y 0.020 h^{-1} a 15 y $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente).

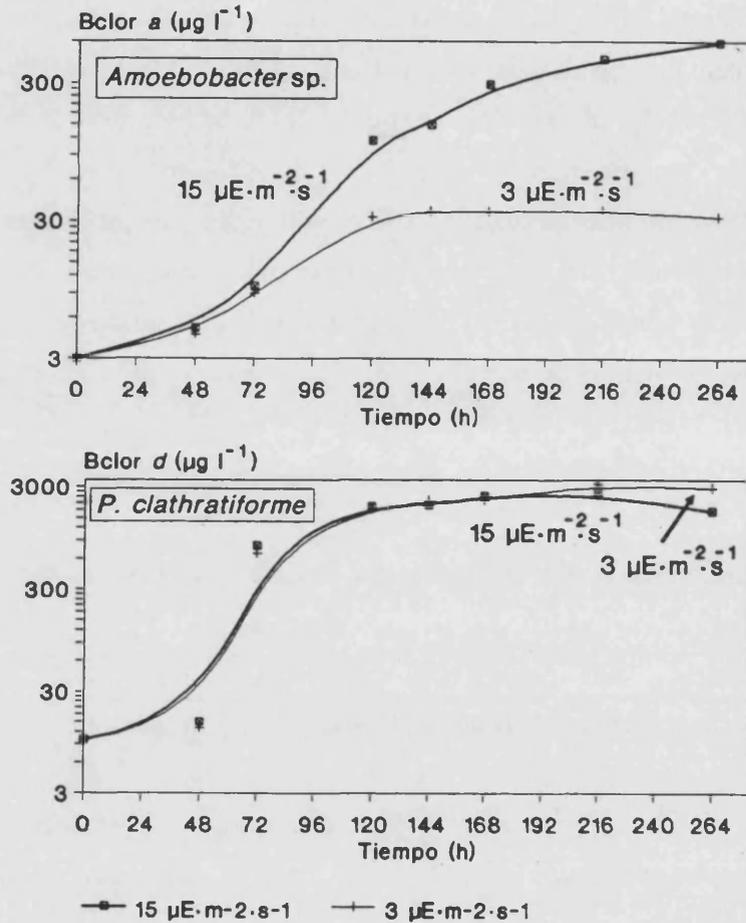


Figura 7.14. Evolución del crecimiento (expresado como concentración de bacterioclorofila) de *Amoebobacter* sp. y *P. clathratiforme* bajo dos intensidades luminosas (3 y $15 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Figure 7.14. Bacterial growth curve (as bacteriochlorophylls) of *Amoebobacter* sp. and *P. clathratiforme* under two light intensities (3 and $15 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

7.3. DISCUSIÓN

Como en muchos otros lagos donde se desarrollan bacterias fotosintéticas (Bavendamm, 1924; Sorokin, 1965; Trüper y Genovese, 1968; Guerrero y Abellà, 1978; Abellà, 1980; Bergstein *et al.*, 1979; Hammer *et al.*, 1982; Veldkamp *et al.*, 1984; Overmann y Tilzer, 1989; etc.) el espectro de diversidad de las bacterias fotosintéticas en la laguna de La Cruz es limitado, habiéndose detectado únicamente dos especies predominantes: *Amoebobacter* sp. y *Pelodictyon clathratiforme*.

P. clathratiforme es la especie dominante de las Bacterias Verdes del Azufre, la cual ha sido también descrita en otros lagos y lagunas del mundo, p.e. en los lagos noruegos Frognertjern y Kastadjern (Faefeng, 1976), en algunos lagos de la antigua Unión Soviética (Gorlenko, 1988) y en la laguna Corominas en Girona (Abellà y García-Gil, 1988), entre otros. De acuerdo con la división de las bacterias fotosintéticas verdes en dos subgrupos ecológicos propuesta por Pfennig (1967), *P. clathratiforme* pertenece al segundo grupo llamado de los oligosulfidófilos y oligofotofilicos, los cuales se desarrollan a bajas concentraciones de sulfhídrico, bajas intensidades luminosas así como bajas temperaturas, condiciones que se encuentran en lagos meromícticos no salinos, como es el caso de la laguna de La Cruz. Se ha apuntado que la tolerancia para el sulfhídrico de esta especie es baja, entre 0.4 y 2 mM (Gorlenko, 1988), aunque en la laguna de La Cruz se mantienen densas poblaciones a concentraciones de sulfhídrico bastante más bajas (4-10 μ M). Los requerimientos ecológicos de algunas especies de bacterias verdes las cuales se encuentran simultáneamente en condiciones de luz tenue, concentraciones de sulfhídrico bajas, así como bajas temperaturas se entienden bajo un punto de vista energético: bajo condiciones de luz y temperatura bajas, la fotooxidación del sulfhídrico tiene lugar más lentamente pero a la vez de manera más completa hasta sulfato, sin la formación de azufre como intermediario (Gorlenko, 1988). Según este autor, las condiciones para el desarrollo de las especies del género *Pelodictyon* son las que aparecen resumidas en la tabla 7.5. En ella se observa como la especie *P. clathratiforme* se desarrolla a porcentajes entre 0.01 y 1 % de la intensidad luminosa incidente. En la laguna objeto de este estudio se localiza a porcentajes en ocasiones todavía más bajos (0.002-0.03 %).

Amoebobacter es la especie de la familia de las Cromatiáceas dominante en la laguna de La Cruz. Las especies de este género que hayan sido descritas como organismos dominantes en los lagos y lagunas del mundo no suelen ser frecuentes (tabla 7.6). En general, las especies de Cromatiáceas dotadas con movilidad flagelar son mucho más frecuentes en los ecosistemas anaerobios dominados por bacterias fotosintéticas purpúreas, aunque las vacuoladas como

Thiopedia, *Lamprocystis* y *Thiodictyon* (Czeczuga, 1968; Pfennig *et al.*, 1968) y más recientemente *Amoebobacter purpureus* (Eichler y Pfennig, 1988; Overmann *et al.*, 1991) también aparecen como organismos dominantes de las interfases de los ecosistemas acuáticos estratificados. Únicamente se han descrito especies del género *Amoebobacter* en pocos lagos como es el caso del Mahoney, un lago meromítico salino de Canadá (Overmann *et al.*, 1991). Eichler y Pfennig (1986) describieron una especie nueva del género *Amoebobacter*, *A. pedioformis* procedente de un tanque de aguas residuales en Taiwan, que contenía espiriloxantina como carotenoide principal. Posteriormente, estos mismos autores describieron y caracterizaron la especie *A. purpureus* después de haberla aislado de 4 lagos distintos (tabla 7.6). Esta especie posee okenona como carotenoide principal, al igual que la aislada en la laguna de La Cruz y difiere, por tanto, de las otras especies del género *Amoebobacter* (*A. roseus* y *A. pendens* junto con *A. pedioformis*) que poseen espiriloxantina como principal carotenoide.

Tabla 7.5. Condiciones para el desarrollo de algunas especies del género *Pelodictyon* que se dan en lagos dimícticos y meromícticos según Gorlenko (1988). En negrita, condiciones de *P. clathratiforme* en la laguna de La Cruz.

Table 7.5. Conditions for the development of some species of the genus *Pelodictyon* in fresh water dimictic and meromictic lakes according to Gorlenko (1988). In bold, conditions of *P. clathratiforme* in Lake La Cruz.

ESPECIE	TEMP °C	H ₂ S mg.l ⁻¹	pH	Eh mV	LUZ %	PROFUN. m
<i>P. aggregatum</i>	4.5-16	0.15-7	6.7-7.3	-80 +100	1-6	3-11
<i>P. clathratiforme</i>	6.3-9	1.5-12	6.85-7.3	-150-0	0.01-1	5.5-7
	6.4±0.9	0.2±0.09	7.87±0.13	67±69	0.002-0.03	16-17

La presencia de okenona como carotenoide principal de los organismos fotosintéticos se extiende a un gran número de lagos de diferentes partes del mundo (tabla 7.7). Este mismo hecho ha sido comentado por Guerrero y colaboradores (1987b) quienes observaron que de 43 situaciones estudiadas en las cuales las Cromatiáceas eran dominantes en poblaciones planctónicas, en 25 de ellas (un 58 %) la okenona era el carotenoide principal de la especie mayoritaria. Asimismo, estos autores encontraron que todas las especies de las lagunas de la región mediterránea poseían okenona, con la excepción de *Thiocystis violacea* desarrollada en la laguna Negre 1 de la zona cárstica de Banyoles, la cual poseía rodopinal.

Si se tiene en cuenta que de las 21 especies distintas de Cromatiáceas descritas en Trüper y Pfennig (1981), sólo 6 contienen okenona, cabe pensar que la predominancia de dicho carotenoide no sea sólo una coincidencia. Los autores anteriormente citados (Guerrero *et al.*, 1988) sugieren que la okenona les confiere una ventaja selectiva en estos sistemas respecto a los carotenoides de la serie de la espiriloxantina. Indagando en la estructura molecular de la

okenona, y comparándola con la de los carotenoides clorobacteno e isorrenierateno, se observa una característica común que no la presentan ninguno de los demás 81 carotenoides descritos en las bacterias fotosintéticas (Liaaen-Jensen, 1964, 1978; Liaaen-Jensen y Andrewes, 1972). Dicha característica es la presencia de anillos aromáticos a uno o ambos de los extremos de la cadena de carbonos. Puesto que el clorobacteno e isorrenierateno se han descrito como carotenoides bien adaptados a las condiciones de baja intensidad luminosa (Pfennig, 1978; Veldhuis y van Gemerden, 1986), es posible que las Cromatiáceas planctónicas que contienen okenona tengan una ventaja competitiva frente a las especies que poseen otros carotenoides bajo las condiciones de baja intensidad luminosa que prevalecen en las zonas anaeróbicas de estos lagos. Además, continuamente se están descubriendo especies y cepas nuevas, de géneros ya descritos, que poseen okenona, como es el caso comentado anteriormente de *Amoebobacter purpureus* (Eichler y Pfennig, 1988; Overmann *et al.*, 1991), *Thiocapsa* sp. (Caumette *et al.*, 1985), *Thiocapsa halophila* (Caumette *et al.*, 1991) y como veremos más adelante (Capítulo 8) en la laguna Arcas-2 del sistema cársico de Cuenca.

Tabla 7.6. Especies dominantes de Cromatiáceas en algunos lagos del mundo.

Table 7.6. Main Chromatiaceae species in several lakes of the world.

LAGO	PAÍS	ESPECIE	REFERENCIA
Ritom	Suiza	<i>Chromatium</i> sp.	Düggeli, 1924
Fango	Bahamas	<i>Chromatium okenii</i>	Bavendamm, 1924
Dreckee	Dinamarca	<i>Chromatium</i> sp.	Utermöhl, 1925
Di Sangue	Italia	<i>Thiopedia rosea</i>	Forti, 1932
Easthwaite	Reino Unido	<i>Chromatium</i> sp.	Collins, 1960
Belovod	URSS	<i>Chromatium</i> sp.	Sorokin, 1965
Kisaratsu	Japón	<i>Chromatium</i> sp.	Takahashi y Ichimura, 1968
Muliczne	Polonia	<i>Thiopedia</i> sp.	Czczuga, 1968
Suigetsu	Japón	<i>Chromatium</i> sp.	Takahashi y Ichimura, 1968
Vilá	España	<i>Chromatium minus</i>	Abellá, 1980
Aurtjern	Noruega	<i>Chromatium</i> sp.	Faefeng, 1976
Transjoen	Noruega	<i>Lamprocystis roseopersicina</i>	Faefeng, 1976
Gullerudtjern	Noruega	<i>Lamprocystis roseopersicina</i>	Faefeng, 1976
Solar	Sinai	<i>Chromatium violacens</i>	Cohen <i>et al.</i> , 1977a
Devil's Hole	Bahamas	<i>Chromatium</i> sp.	Goehle y Storr, 1978
Cisó	España	<i>Chromatium minus</i>	Guerrero y Abellá, 1978
Vechten	Holanda	<i>Chromatium okenii</i>	Parma, 1978
Estanya	España	<i>Chromatium minus</i>	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
Schleinsee	Alemania	<i>Amoebobacter purpureus</i>	Eichler y Pfennig, 1988; 1990
Schmarksee	Alemania	<i>Amoebobacter purpureus</i>	Eichler y Pfennig, 1988
Mindelsee	Alemania	<i>Amoebobacter purpureus</i>	Eichler y Pfennig, 1988
Di Cadagno	Suiza	<i>Amoebobacter purpureus</i>	Eichler y Pfennig, 1988
Mahoney	Canadá	<i>Amoebobacter purpureus</i>	Overmann, 1991

En los tapetes microbianos, en cambio, la okenona no es el carotenoide predominante, y aunque los microorganismos también están fuertemente limitados por la luz, el filtro atenuador es diferente ya que ésta es filtrada por los sedimentos arenosos, de manera que la luz de onda más corta es la que menos penetra mientras que la luz roja e infrarroja penetra más profundamente (Hoffman, 1949; Jorgensen y Des Marais, 1986). De esta forma es frecuente encontrar la especie *Thiocapsa pffenigii* en este tipo de ambientes, la cual posee Bclor *b*, en la que uno de sus máximos de absorción está en los 1015-1025 nm. Así pues, la composición espectral de la luz en los ecosistemas acuáticos y en los tapetes microbianos es totalmente diferente.

Tabla 7.7. Especies dominantes de Cromatiáceas en diferentes lagos y algunos tapetes microbianos del mundo ordenadas según sus carotenoides. La profundidad a la cual se localizan se indica también en la tabla (ampliada a partir de Guerrero *et al.*, 1987).

Table 7.7. Dominant species of Chromatiaceae species in different lakes and microbial mats of the world arranged according to their carotenoids. The depth at which they are located is also shown (modified from Guerrero *et al.*, 1987).

CAROTENOIDE ESPECIE	PROCEDENCIA	PROFUNDIDAD (m)	REFERENCIA
OKENONA			
<i>C. minus</i>	Vilar	4.2-6	Guerrero <i>et al.</i> , 1980
	Estanya	12-14	Guerrero <i>et al.</i> , 1987b
	Cisó	1-2	Guerrero <i>et al.</i> , 1980
	Suigetsu	7	Jimbo, 1938 ¹
	Nou	4	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
	Banyoles III	15-16	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
<i>C. okenii</i>	Fango	--	Bavendamm, 1924 ¹
	Estanya	13-14	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
	Cadagno	11-13	Eichler y Pfennig, 1988
	Vechten	--	Parma, 1978
	Lunzer Mittersee	--	Ruttner, 1962 ²
	Ritomsee	12.6	Düggeli, 1924
	Belovod	--	Kusnetsov, 1970 ²
<i>C. purpuratum</i>	Esponjas marinas	--	Imhoff y Trüper, 1980
<i>C. weissei</i>	Arcas-2	9	Este trabajo (Capítulo 8)
<i>Chromatium</i> sp.....	Vechten	6-8	Steenbergen y Korthals, 1982
<i>Amoebobacter</i> sp.....	Cisó	1-2	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
	Vilar	4.2-6	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
	La Cruz	14	Este trabajo
	Arcas-2	9	Este trabajo (Capítulo 8)
<i>Amoebobacter purpureus</i>	Schleinsee	--	Eichler y Pfennig, 1988, 1990
	Schmarksee	--	Eichler y Pfennig, 1988
	Mindelsee	--	Eichler y Pfennig, 1988
	Di Cadagno	--	Eichler y Pfennig, 1988
	Mahoney	--	Overmann <i>et al.</i> , 1991a
<i>Thiopedia rosea</i>	Muliczne	9-13	Czeczuga, 1968
	Krummensee	8	Utermöhl, 1925

Continuación Tabla 7.7

	Plussee	5	Anagnostidis y Overbeck, 1966
	Lago di Sanguè	--	Forti, 1932
	Wintergreen	2.6-3.5	Caldwell y Tiedje, 1975b
	Negre 1	2	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
	Rotsee	7	Kohler <i>et al.</i> , 1984
<i>Thiopedia</i> sp.	Vechten	6-8	Steenbergen y Korthals, 1982
	Kaiike	4.8	Matsuyama, 1987b
<i>Thiocapsa</i> sp.	Prévost Lagoon	0.5	Caumette, 1986
	Arcas-2	8.8	Este trabajo (Capítulo 8)
<i>Thiocapsa halofila</i>	Salinas de Giraud	tp	Caumette <i>et al.</i> , 1991

ESPIRILOXANTINA

<i>Amoebobacter roseus</i>	Konon'er	10.75	Gorlenko <i>et al.</i> , 1983
<i>C. minutissimum</i>	Shigetsu	7	Jimbo, 1938 ¹
<i>C. vinosum</i>	Repnoe	5.5	Gorlenko <i>et al.</i> , 1983
<i>C. salexigens</i>	Salinas	tp	Caumette <i>et al.</i> , 1988
<i>Thiocapsa</i> sp.	Prévost Lagoon	0.5	Caumette, 1986
	Repnoe	5.5	Gorlenko <i>et al.</i> , 1983
	Konon'er	10.75	Gorlenko <i>et al.</i> , 1983
	Mara-Gel	17-19	Gorlenko <i>et al.</i> , 1983
	"Fellmongery"	--	Cooper <i>et al.</i> , 1975 ²
<i>Thiocapsa roseopersicina</i>	Shiermonnikoog	tp	De Wit, 1989

3,4,3',4'-TETRAHIDROESPIRILOXANTINA

<i>Thiocapsa pfennigii</i>	Great Sippewisset	tp	Nicholson <i>et al.</i> , 1987
----------------------------------	-------------------	----	--------------------------------

LICOPENOL-AL

Lamprocystis

<i>roseopersicina</i>	Deadmoose	9-9.2	Parker <i>et al.</i> , 1983
	Mirror	10-11	Parkin y Brock, 1980
	Solar	2	Cohen <i>et al.</i> , 1977a
	Medicine	3.2-3.7	Hayden, 1972
	Transjoen	--	Faafeng, 1976
	Gullerudtjern	--	Faafeng, 1976
	Plussee	5	Anagnostidis y Overbeck, 1966
	Rotsee	7.5	Kohler <i>et al.</i> , 1984

RODOPINAL

<i>C. violascens</i>	Solar	2	Cohen <i>et al.</i> , 1977a
	Faro	12.5-13	Trüper y Genovese, 1968
<i>Thiocystis violacea</i>	Negre 1	1-2	Guerrero <i>et al.</i> , 1987
<i>Thiorhodovibrio</i>			
<i>winogradskyi</i>	Sedimentos litorales	--	Overmann <i>et al.</i> , 1992

tp: tapete microbiano; *microbial mat.* ¹:referencias en Gorlenko *et al.* 1983/*references in Gorlenko et al.* 1983.
²: referencias en Pfennig y Trüper, 1981/*references in Pfennig and Trüper, 1981.*

Por otra parte, es de destacar la disposición laminar de las dos poblaciones de bacterias fotosintéticas en la laguna de La Cruz, ampliamente descrita en la literatura (Gorlenko y Lebeva, 1971; Caldwell y Tiedje, 1975a y b; Cohen *et al.*, 1977b; Clark y Walsby, 1978b; Guerrero y

Abellà, 1978; van Gemerden y Beefink, 1983; Croome y Tyler, 1984, etc.), especialmente durante el verano, cuando se dan los óptimos de estratificación de la columna de agua y por tanto, de las condiciones fisicoquímicas reinantes en las aguas. Sin embargo, durante el período invernal, la disposición es columnar.

Las poblaciones situadas en las zonas profundas de los lagos (hipolimnion anóxico o monimolimnion), como es el caso que nos ocupa, son relativamente estables y están bien adaptadas al hábitat que ocupan (Abellà, 1980), siendo la luz el parámetro que más limita el desarrollo de estas poblaciones.

7.3.1. Predominio de *Pelodictyon clathratiforme* sobre *Chlorobium phaeobacteroides*

Muchos son los factores que influyen en la distribución de especies de bacterias fotosintéticas en un lago, tales como: la concentración de sulfhídrico y la afinidad de cada especie por esta fuente de electrones, la intensidad y la cualidad (composición espectral) de la luz que llega a una población determinada, la asimilación de ácidos orgánicos, el pH, la capacidad de interaccionar con otros factores bióticos o abióticos, la sedimentación (posesión de flagelos o vacuolas de gas) y la formación de diferentes tipos de microcolonias y consorcios (Pfennig, 1967; Takahashi y Ichimura, 1970; Cohen *et al.*, 1977a y b; Parkin y Brock, 1980, 1981; Pedrós-Alió *et al.*, 1983; Montesinos *et al.*, 1983; van Gemerden, 1983; Guerrero *et al.*, 1987b; etc.), entre otros factores. En cada columna de agua, las condiciones ecológicas cambian en el espacio y en el tiempo. Como resultado de esta situación, se produce el desarrollo de una comunidad determinada, de manera que cada especie ocupa su propio nicho ecológico definido en el espacio y en el tiempo, el cual le da ventajas sobre otras formas que poseen una fisiología aproximadamente análoga.

Cuando se analizan diferentes lagos del mundo que albergan bacterias fotosintéticas, y en concreto Clorobiáceas (figura 7.15) se ve que en la mayoría de ellos las Clorobiáceas verdes dominan en el intervalo de profundidad entre 0 y 10 m, mientras que las Clorobiáceas marrones están distribuidas a mayor profundidad (entre 4 y 26 m). No obstante, en algunos casos excepcionales se ha detectado la presencia de bacterias fotosintéticas marrones a más de 70 m de profundidad (Stolz, 1991; Overmann *et al.*, 1992c). Pocos son los casos en que se haya descrito que las cepas verdes dominen por debajo de los 10 m de profundidad (otro caso es el del lago grande de Estanya, en Huesca; Ávila *et al.*, 1984; Vila, 1996). Sin embargo, en la laguna de La Cruz el máximo de la población de *P. clathratiforme* se localiza a una profundidad media de 16 m durante el período de estratificación.

La base de esta selección entre especies verdes y marrones estriba en la variación de la distribución espectral de la luz con la profundidad, que viene determinada por la presencia de algas en el mixolimnion (incluidas las densas poblaciones que a veces se asientan en el metalimnion), la presencia de una lámina de Cromatiáceas, de cianobacterias, de sustancias húmicas y por las propiedades ópticas inherentes a la naturaleza del agua. El agua absorbe las longitudes de onda por encima de 650 nm y por debajo de 450 nm, quedando únicamente la zona intermedia disponible para los organismos fotosintéticos. Por su lado, las algas verdes utilizan la zona comprendida entre 350 a 480 nm y 650 a 700 nm, la cual es utilizada en principio por las bacterias verdes, con lo que cabría pensar que éstas estuvieran excluidas de este tipo de lagos, especialmente de los meromícticos profundos (Montesinos, 1982).

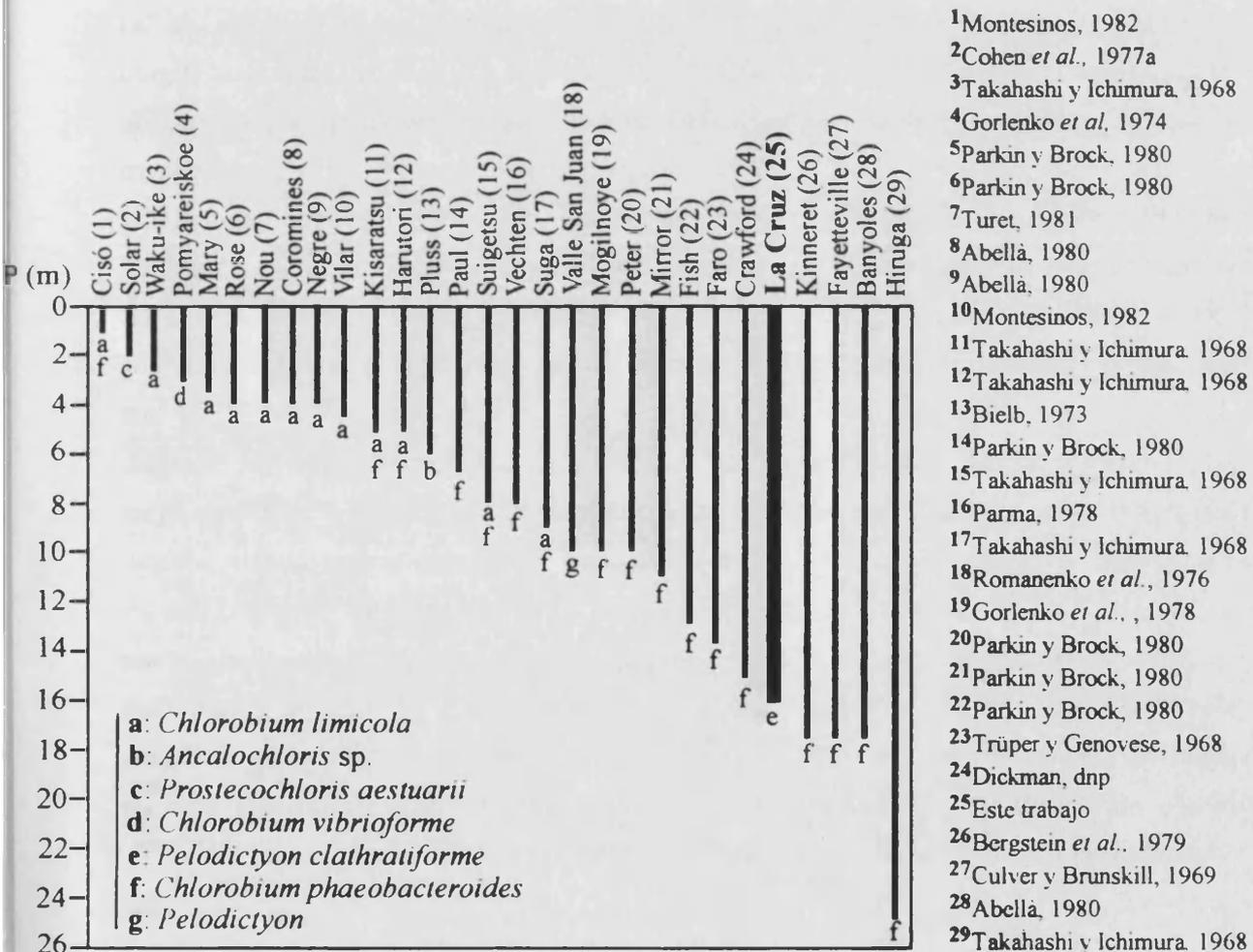


Figura 7.15. Profundidad a la que se encuentra la máxima concentración celular de las especies dominantes de Clorobiáceas en diferentes lagos del mundo (basado en la revisión de Montesinos, 1982).

Figure 7.15. Depth at which the maximum cell concentration of Chlorobiaceae are located in several lakes of the world (based on Montesinos' review, 1982).

Por el contrario, el espectro de absorción de las bacterias fotosintéticas marrones se adecúa perfectamente al espectro de luz disponible a gran profundidad o en presencia de algas. En cambio, también se ha visto que en la laguna del Cisó (Montesinos, 1982), durante la formación de la densa lámina de *Chromatium*, el efecto de filtro biológico que esta especie ejerce, se traduce en un aumento en la proporción de una cepa verde de *Chlorobium*, mientras que la cepa marrón predomina el resto del año, cuando esta laguna ha sufrido ya la mezcla invernal (pero por sus especiales características permanece anóxica durante todo el invierno).

Según otro autor (Vila, 1996), quien obtuvo los espectros de absorción de la luz mediante el uso de un espectroradiómetro subacuático en 41 masas de agua, en la mayoría de las situaciones el rango espectral de la luz utilizable para la fotosíntesis está entre 450 y 700 nm, con el máximo de intensidad luminosa a 550-600 nm.

Abellà y García-Gil (1988) propusieron un modelo que explica la selección de las especies marrones o verdes, basado en el efecto de la intensidad y la cualidad luminosas (figura 7.16). En este esquema, se utiliza además la concentración de sulfhídrico y la presencia de vacuolas de gas para explicar la selección de las especies de *Pelodictyon* frente a las del género *Chlorobium*. Recientemente, Vila (1996) realizó un análisis comparativo de la profundidad a la que se encuentran las distintas especies de bacterias fotosintéticas verdes y marrones a partir de los datos existentes en más de 100 lagos y lagunas del mundo. Este autor concluyó que las bacterias verdes predominan en la mayor parte de los lagos en que se encuentran a una profundidad inferior a 8 m. El caso encontrado en la laguna de La Cruz constituye una excepción a este esquema general, puesto que la población de *P. clathratiforme* se localiza, como hemos visto anteriormente, a una profundidad mayor de 10 m y además se encuentra en un lago meromítico de aguas dulces. Por supuesto que existen excepciones a este modelo general, como por ejemplo el que aquellos mismos autores describen con la presencia de *P. clathratiforme* en la laguna Corominas (Girona), en la que las concentraciones de sulfhídrico son del orden de 1 mM, constituyendo así una nueva excepción al modelo por ellos propuesto. Otra excepción conocida es el caso del *estany* de Cullera, en el cual se desarrolla una densa lámina microbiana constituida por *Chlorobium phaeovibrioides* y localizada a únicamente 2 m de profundidad (Miracle y Vicente, 1985; Rodrigo *et al.*, 1992).

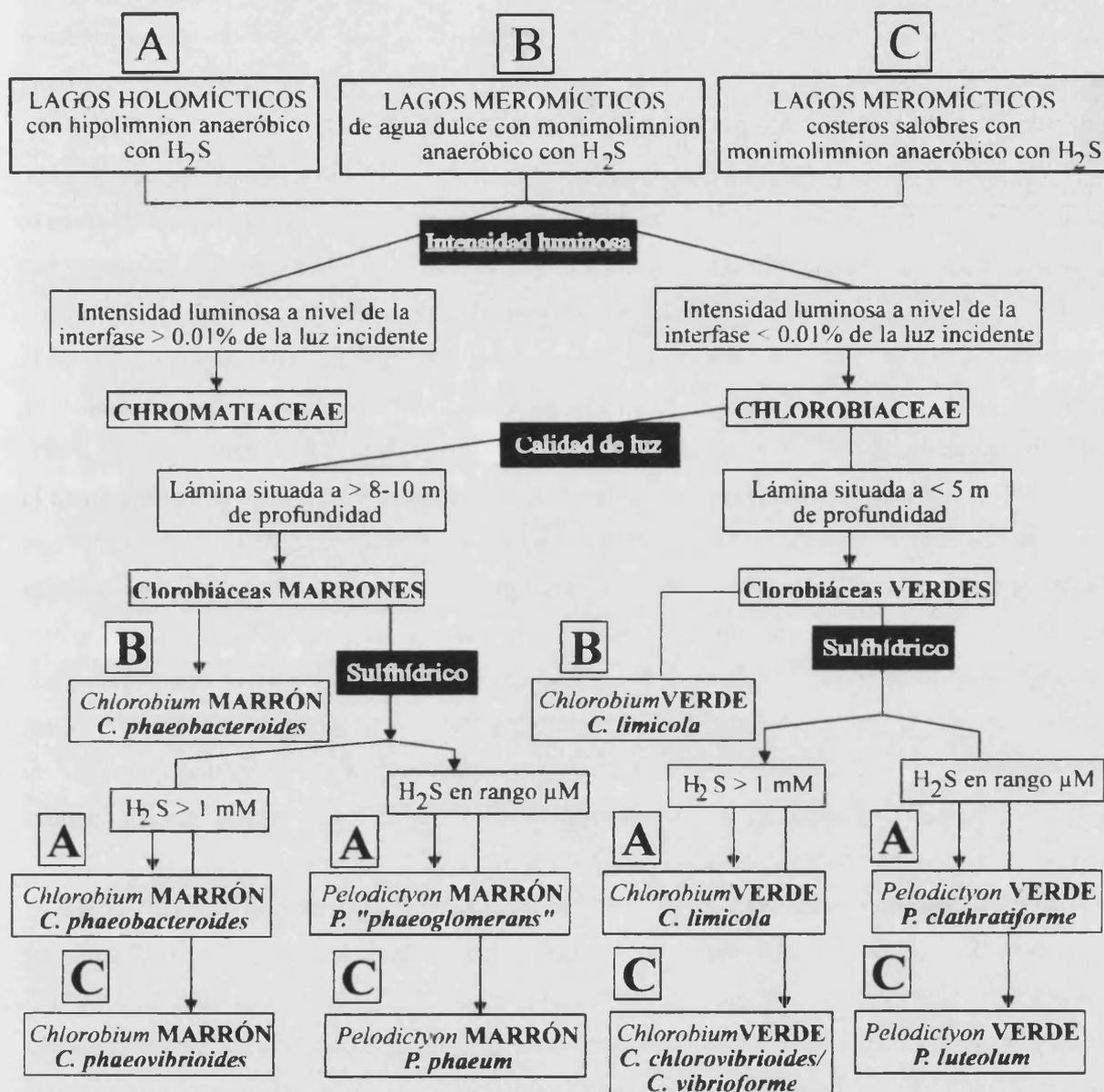


Figura 7.16. Esquema del modelo propuesto por Abellà y García-Gil (1988) para explicar el desarrollo selectivo de bacterias fotosintéticas en lagos holomicticos (A), lagos meromicticos de agua dulce (B) y lagos meromicticos costeros con cuñas de intrusión de agua marina en su parte profunda (C).

Figure 7.16. Model proposed by Abellà and García-Gil (1988) explaining the selective growth of phototrophic bacteria in holomictic lakes (A), freshwater meromictic lakes (B) and meromictic coastal brackish lakes with marine water wedges at the bottom (C).

Borrego (1996), que ha realizado el estudio de los pigmentos de poblaciones naturales de bacterias verdes del azufre mediante análisis de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC), ha sugerido la presencia de dos nuevos tipos de pigmentos (homólogos), las

bacterioclorofilas *d'* y *d''*, diferentes estructuralmente a la Bclor *d* estándar. Este autor sugiere que este tipo de pigmentos podrían favorecer el desarrollo bajo condiciones de limitación luminosa a las bacterias que los posean. La bacteria *P. clathratiforme* de la laguna de La Cruz contiene Bclor *d*, y quizá podría poseer alguna de estas nuevas formas de bacterioclorofila.

P. clathratiforme posee vacuolas de gas mientras que *C. phaeobacteroides* carece de ellas. La posesión de vacuolas de gas se ha considerado que tiene una función adicional a la de situarse en una posición determinada; ésta consiste en atrapar luz (Gorlenko, 1988). Debido a sus propiedades ópticas, las vacuolas de gas centrales y las situadas cerca de la pared celular reflejan la luz, redirigiéndola hacia los clorosomas. Por otro lado, el papel de las vacuolas de gas en la regulación de la razón superficie/volumen es también muy importante, y consecuentemente, es relevante en la regulación del potencial de energía celular (Pfennig, 1978; Pierson *et al.*, 1987; Stolz, 1991). Además, la posesión de vacuolas de gas permite la migración vertical mediante la variación del número de éstas. Es evidente que esto es una ventaja selectiva sobre las especies que no poseen vacuolas de gas como p.e. *C. phaeobacteroides*. De hecho, las especies planctónicas dominantes en lagos meromícticos suelen ser vacuoladas (*Pelodictyon*, *Ancalochloris*; Pfennig, 1978). La estrategia seguida por las otras especies planctónicas (*C. chlorovibrioides*, *C. phaeovibrioides*) es el hecho de poseer un pequeño peso y tamaño de las células individuales, permitiéndoles permanecer en la posición deseada, sobre todo si existe un gradiente de densidad acusado en la interfase óxico-anóxica como sucede en las lagunas meromícticas costeras (Riera *et al.*, 1987; Rodrigo *et al.*, 1992).

La presencia de vacuolas de gas podría ser una de las ventajas adaptativas de *P. clathratiforme* sobre *C. phaeobacteroides*, la cual aunque está presente en esta laguna no desarrolla grandes máximos, ya que la primera puede migrar en la columna de agua siguiendo el agotamiento del sulfhídrico. Por tanto esta limitación del sulfhídrico podría jugar un importante papel en el comportamiento ecológico de *P. clathratiforme*, que se vería obligado a migrar y con ello tendría una ventaja selectiva sobre las especies no vacuoladas, las cuales quedarían a la "sombra" ejercida por el filtro biológico que supone la población de *P. clathratiforme*. Este movimiento celular por flotación positiva ha sido reiteradamente descrito en cianobacterias (Konopka y Schnur, 1980; van Rijn y Shilo, 1985; Villareal y Carpenter, 1990, etc.), así como en bacterias heterotróficas (Konopka, 1977), y en bacterias fotosintéticas (Clark y Walsby, 1978a y b; Kohler *et al.*, 1984; Overmann *et al.*, 1991).

Por otra parte, la habilidad de algunas especies para vivir bajo condiciones limitantes de luz se ve favorecida por la posesión de apéndices celulares o prostecas, los cuales poseen más clorosomas (Gorlenko *et al.*, 1983) con lo que la fotosíntesis se ve favorecida. Se han

encontrado prostecas en miembros de los géneros *Prosthecochloris*, *Ancalochloris* y *Pelodictyon* (Pfennig, 1977; Gorlenko y Lebedeva, 1981, etc.). Estos organismos ocupan las zonas de más baja iluminación en los ecosistemas planctónicos. También se ha visto que la longitud de la prosteca en *Prosthecochloris* varía dependiendo de la intensidad luminosa (Gorlenko, 1988). De esta forma, esta bacteria verde regularía su requerimiento energético.

La capacidad de *P. clathratiforme* de formar microcolonias a partir de las redes tridimensionales que desarrolla, no supone una desventaja puesto que éstas tienen especiales características morfológicas para asegurar la flotación y las condiciones de iluminación favorables para las células individuales. Dichas colonias suelen ser a menudo perforadas y laxas o de una sola capa y planas (Gorlenko, 1988).

Las bacterias fotosintéticas al igual que todos los organismos fotótrofos, adaptan su contenido en pigmentos a la energía luminosa que reciben. Esta regulación sigue una relación inversa con la disponibilidad de luz, de forma que a bajas intensidades lumínicas, el contenido en pigmentos es mayor (Oelze y Drews, 1972). Algunos autores (Abellà, 1980; Montesinos, 1982) indican que las cepas de las Clorobiáceas marrones poseen un contenido máximo en carotenoides que es 2 a 3 veces superior al de las cepas verdes. En cambio en estas últimas sucede a la inversa en cuanto al contenido en bacterioclorofilas, el cual es 1.4-2.2 veces superior en las cepas verdes. Además, la relación carotenoides/bacterioclorofilas en *C. phaeobacteroides* es 4 veces superior al de *C. limicola*, indicando la importancia de los carotenoides en la adaptación de las cepas marrones a las bajas intensidades luminosas propias de profundidades elevadas. En la laguna de La Cruz, la población de *P. clathratiforme* posee relaciones de la Abs_{430}/Abs_{655} no muy elevadas (1.4-2), indicando que el contenido en carotenos no es mucho más elevado que el de bacterioclorofila *d*. Sin embargo, tanto el contenido específico en Bclor *d* como en clorobacteno es muy elevado en las poblaciones naturales de *P. clathratiforme*. De hecho, el contenido específico en clorobacteno sufre un gran aumento (hasta 10 veces) al pasar de las condiciones luminosas de la estratificación de 1987 a las de mezcla (mayor desarrollo algal, por tanto menor penetración de la luz), las cuales continuaron hasta después del proceso de precipitación del carbonato en la laguna de La Cruz. Esta estrategia permite captar la luz que penetra a grandes profundidades la cual está enriquecida en radiaciones que son más fuertemente absorbidas por los carotenoides que por las bacterioclorofilas (Montesinos, 1982; Gorlenko, 1988). Por tanto, la estrategia seguida por *Pelodictyon* en esta laguna consiste en aumentar el contenido específico en bacterioclorofila *d*, ya que esta especie posee uno de los contenidos específicos más elevados descritos en la bibliografía (véase tabla 7.8), así como el de clorobacteno más o menos a la misma velocidad como lo demuestra el que la relación entre

ambos tipos de pigmentos no presente grandes variaciones en su proporción relativa a lo largo del periodo de estudio.

Tabla 7.8. Contenido específico en bacterioclorofilas y carotenoides en diferentes especies de Cromatiáceas y Clorobiáceas.

Table 7.8. Specific content of bacteriochlorophylls and carotenoids in several species of Chromatiaceae and Chlorobiaceae.

ESPECIE	LAGO	CONTENIDO ESPECÍFICO		REFERENCIA
		µg Bclor/mgPF	UACarot/mgPF	
Cromatiáceas				
<i>C. vinosum</i> ¹		2.5-7.5	--	Takahashi <i>et al.</i> , 1972
<i>C. vinosum</i> ¹		2.8-4.2	--	Matheron, 1976
<i>C. vinosum</i> ¹		5.0-8.5	--	van Gemergen, 1980
<i>T. roseopersicina</i> ¹		0.5-2.8	--	Matheron, 1976
<i>C. minus</i> ²	Cisó	2-70	0.5-6	Abellà, 1980
<i>C. minus</i> ²	Vilar	5-30	0.5-15	Abellà, 1980
<i>C. minus</i> ²	Cisó	4.6-58.9	--	Montesinos, 1982
<i>Amoebobacter</i> sp. ²	La Cruz	5-30	0.5-10	Este trabajo
<i>Chromatium weissei</i> ²	Arcas-2	1-6	0.2-0.8	Este trabajo (Cap. 8)
Clorobiáceas				
<i>C. limicola</i> ¹		10-19	--	Cohen-Bazire, 1963
<i>C. limicola</i> ¹		32.3	--	Schmidt, 1980
<i>C. limicola</i> UA5002 ¹		12.8-155.7	--	Montesinos, 1982
<i>C. limicola</i> 8327 ¹		21-91.5	--	Montesinos, 1982
<i>C. limicola</i> ²	Negre 1	2-300	1-40	Abellà, 1980
<i>C. limicola</i> ²	Coromines	5-65	0.1-12	Abellà, 1980
<i>C. vibrioforme</i> ¹		6.0-13.2	--	Matheron, 1976
<i>C. phaeobacteroides</i> ¹		8-62.5	--	Montesinos, 1978
<i>C. phaeobacteroides</i> ²	Banyoles	0.3-145	0.2-15	Abellà, 1980
<i>C. phaeobacteroides</i> ²	Cisó	10-500	1-40	Abellà, 1980
<i>C. phaeobacteroides</i> ²	Vilar	5-215	2-30	Abellà, 1980
<i>Chlorobium</i> sp. ²		1.7-175	--	Montesinos, 1978
<i>P. clathratiforme</i> ²	La Cruz	50-400	1-40	Este trabajo

¹ Valores obtenidos en cultivos puros/*Values obtained from pure cultures.*

² Valores obtenidos con poblaciones naturales/*Values obtained from natural populations.*

Tras la desaparición de los gradientes físico-químicos durante el invierno, se inicia el periodo de mezcla de parte de la columna de agua en la laguna de La Cruz. Durante este periodo, debido a la proliferación algal que sigue al proceso de fertilización del mixolimnion, la penetración de la luz decrece considerablemente, de forma que la luz que alcanza a los procariontas fotosintéticos es muy baja (véase tabla 7.3), lo que se traduce en un aumento del contenido específico en bacterioclorofilas en ambas especies presentes en esta laguna. Este hecho ha sido también reiteradamente observado en experimentos de laboratorio (Montesinos,

1982). Además, el contenido específico también varía dependiendo de las poblaciones fitoplanctónicas que se desarrollan por encima de ellos (Guerrero *et al.*, 1980; Pedrós-Alió *et al.*, 1983). Comparando los contenidos específicos obtenidos en la laguna de la Cruz, con algunos procedentes de la bibliografía (tabla 7.8) se aprecia que el contenido en bacterioclorofila *d* de la población de *P. clathratiforme* es de los más elevados, superando con mucho a las especies probadas en experimentos de laboratorio, aunque se aproxima bastante más a los valores obtenidos con poblaciones naturales en lagos como Banyoles o la laguna del Cisó. Abellà y García-Gil (1988) encontraron que dos especies distintas de *Pelodictyon*, una verde, *P. clathratiforme* (en la laguna Coromines, Girona) y otra marrón, *P. "phaeoglomerans"* (en el lago Buchensee, Alemania), poseían contenidos específicos en bacterioclorofila muy diferentes, siendo mucho mayor en la especie marrón que en la verde. La razón era la baja intensidad luminosa (< 0.01% de la luz incidente) que alcanzaba las profundidades donde se desarrollaba este organismo en el Buchensee (10 m). Además, en este último lago, las concentraciones de sulfhídrico eran bastante bajas (aprox. 20 μM) y próximas a las encontradas en la laguna de La Cruz.

7.3.2. Coexistencia y competencia entre *Amoebobacter* sp. y *Pelodictyon clathratiforme* en la laguna de La Cruz

En la laguna de La Cruz se produce una disposición en doble capa de las bacterias fotosintéticas, estando *Amoebobacter* situada por encima de *Pelodictyon*. Es extraño detectar Cromatiáceas a partir de una profundidad límite de 13-15 m en lagos meromícticos (Montesinos, 1978), sin embargo, la población de *Amoebobacter* en esta laguna está al límite de dicha profundidad puesto que se desarrolla entre 13.8 y 15 m cuando las condiciones físico-químicas son óptimas. En aquellos lagos en los que la interfase óxico-anóxica se establece a mayores profundidades, el nicho queda destinado a los miembros de las Clorobiáceas, los cuales utilizan más eficientemente la luz. Dicha tendencia diferencial en cuanto a la disposición vertical en la columna de agua es la responsable de los procesos de competencia por la luz entre Cromatiáceas y Clorobiáceas que a su vez condicionan la dinámica poblacional y la selección de la especie dominante en un determinado lago (Montesinos, 1982). Además, los procesos de competencia, dinámica poblacional y composición de especies vienen determinados por diferencias fisiológicas y metabólicas entre las distintas especies de bacterias fotosintéticas integrantes de la comunidad.

En el experimento realizado en el laboratorio con los cultivos de las bacterias *Amoebobacter* y *Pelodictyon* aisladas de la laguna de La Cruz, se comprobó como el crecimiento de las primeras se vio muy afectado por las condiciones de intensidad luminosa baja ($3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), mientras que las segundas no vieron alterada su tasa de crecimiento sometidas a la intensidad luminosa más baja ensayada. Esto es así debido a la mayor eficiencia en la utilización de la luz por parte de las Clorobiáceas (Bielb y Pfennig, 1978; van Gemerden, 1980). La explicación de este hecho es doble: por una parte, las Clorobiáceas poseen una velocidad de mantenimiento menor que la de las Cromatiáceas, por tanto, la velocidad de crecimiento aparente es mayor en las primeras; así por ejemplo, en la cepa de *Thiocapsa* del lago Kinneret el coeficiente de mantenimiento es de $-0.010/\text{h}$ mientras que en *Chlorobium* lo es de $-0.001/\text{h}$ (Veldkamp *et al.*, 1984). Además, existe una explicación en términos de eficiencia fotosintética y tiene una base estructural en la disposición de los clorosomas y las vesículas fotosintéticas en estos grupos: así, mientras que en la familia de las Cromatiáceas las vesículas fotosintéticas se hallan dispersas por todo el citoplasma, en las Clorobiáceas los pigmentos fotosintéticos están localizados en los clorosomas (Cohen-Bazire *et al.*, 1964; Cruden y Stanier, 1970), los cuales están en estrecho contacto con la membrana citoplasmática. Se podría añadir aún una tercera razón que tendría base fisiológica y estaría relacionada con la regulación de la biosíntesis de pigmentos. Anteriormente se ha visto que el contenido específico en bacterioclorofilas y carotenoides es muy elevado en *Pelodictyon* mientras que en *Amoebobacter* es alrededor de 10 veces inferior en ambos casos (tabla 7.8). Los valores del contenido específico en bacterioclorofila *a* en esta población son similares a los descritos en la literatura para poblaciones naturales, y son además, más elevados que los que presentan las cepas de laboratorio (Takahashi *et al.*, 1972; Matheron, 1976; van Gemerden, 1980), como hemos visto que sucedía con la población de *P. clathratiforme*.

Además, las bacterias púrpuras poseen alrededor de 50-500 moléculas de Bclor *a* o *b* antena por centro de reacción (ésta última aquellas que la posean, p.e. *Thiocapsa pfennigii*), frente a las 1000-2000 moléculas de Bclor *c*, *d*, o *e* y 100 de Bclor *a* por centro de reacción, que poseen los miembros de la familia Clorobiáceas (Gorlenko, 1988). Así mismo, el intervalo de variación de este contenido específico es mucho mayor en las bacterias verdes que en las púrpuras en la laguna de La Cruz, al igual que en el resto de hábitats donde se desarrollan bacterias fotosintéticas (Abellà, 1980; Montesinos, 1982). Mediante este sistema, las Clorobiáceas consiguen una mejor acomodación del número de pigmentos antena por célula frente a condiciones limitantes de luz, hecho muy frecuente al nivel de profundidad donde se disponen dichas poblaciones. Borrego (1996) ha descrito como la adaptación a las bajas

intensidades de luz se produce conjuntamente con un cambio en la composición de las unidades fotosintéticas a través de dos mecanismos: uno basado en el incremento del contenido general de pigmentos antena (aumentando el número de clorosomas en las bacterias verdes, o el número y el volumen de los mismos en las especies marrones), y el otro basado en el enriquecimiento de los pigmentos antena en homólogos más alquilados (si bien este último mecanismo es más evidente en las especies marrones). La variación del contenido específico en carotenoides en *Amoebobacter* en nuestro estudio es de hasta 20 veces, mientras que la población de bacterias verdes aumenta su contenido específico por célula en 40 veces (tabla 7.8).

Como hemos visto en el apartado anterior, la absorción de la luz por el agua deja disponible, cuando nos encontramos a una cierta profundidad, únicamente la zona del espectro comprendida entre 450 y 650/700 nm. Los máximos de absorción *in vivo* de los carotenoides de *Amoebobacter* están a 510-520 nm y 585 nm. De esta forma, el espectro *in vivo* de *P. clathratiforme* debe estar desplazado hacia longitudes de onda más cortas donde los carotenoides de esta bacteria todavía puedan absorber parte de la radiación que penetra. Así pues, *P. clathratiforme* presenta su máximo alrededor de los 450 nm (figura 7.1), utilizando de este modo la fracción de la luz de longitud de onda más corta que puede penetrar el agua. De esta forma, cuando la luz es el factor limitante, las diferentes poblaciones de bacterias fotosintéticas pueden coexistir en el mismo medio porque poseen la habilidad de utilizar diferencialmente la cualidad de la luz que les llega.

En cuanto al requerimiento de fuente de electrones para la fotosíntesis, ambas especies utilizan el sulfhídrico, y aunque en este trabajo no se ha determinado mediante experimentos de laboratorio, se sabe que, en general, las Cromatiáceas requieren concentraciones mucho más bajas que los miembros de la familia de las Clorobiáceas¹. Con respecto a las concentraciones inhibitorias de sulfhídrico, está demostrado (Veldkamp *et al.*, 1984) que las Clorobiáceas crecen mejor a concentraciones superiores, a las cuales no existe crecimiento óptimo en Cromatiáceas. Sin embargo, en la laguna de La Cruz, las concentraciones de sulfhídrico son tan bajas que no es posible que hayan resultado inhibitorias para ninguna de las especies en ella desarrolladas.

Pelodictyon se desarrolla a profundidades donde las concentraciones de H₂S son más elevadas (4-10 µM) que aquellas a las que se encuentra *Amoebobacter* (entre 1 y 2 µM). Pero esta última posee la capacidad de almacenar azufre intracelularmente, producto intermedio de la oxidación del sulfhídrico, capacidad que tienen negada las Clorobiáceas. En algunas ocasiones

¹ Son notables las diferencias en cuanto a afinidad por el H₂S entre Cromatiáceas y Clorobiáceas. La K_s (constante de saturación que indica la menor concentración de sulfhídrico a la que la velocidad específica de crecimiento es la mitad de la velocidad máxima) para *Chromatium vinosum* es de 7 µM y para *Chlorobium limicola* lo es de 1-2 µM, indicando una afinidad de 3 a 7 veces superior en las Clorobiáceas (van Gemerden, 1974; van Gemerden y Beefink, 1981).

(citado en Montesinos, 1982) se ha sugerido que las Cromatiáceas almacenan azufre intracelular en aquellas profundidades donde existe una concentración de sulfhídrico adecuada y migran posteriormente hacia la parte más superficial de la lámina microbiana donde llega una mayor intensidad luminosa pero, en cambio, no existe prácticamente sulfhídrico por lo que no podrían crecer las Clorobiáceas. Esta podría ser la estrategia seguida por *Amoebobacter* en la laguna de La Cruz para competir con la población de *Pelodictyon*.

Una mayor relación superficie/volumen facilita el contacto con el medio exterior y consecuentemente mayores son las ventajas para incorporar nutrientes más eficientemente. En general, las Clorobiáceas presentan una relación de 2 a 4 veces mayor que las Cromatiáceas y en concreto *Amoebobacter* presenta un valor de esta relación 3 veces inferior al de *Pelodictyon* en la laguna de La Cruz.

La movilidad constituye un mecanismo crucial en la generación de la distribución diferencial de Cromatiáceas y Clorobiáceas. Las bacterias verdes del azufre no poseen flagelos y por tanto sólo pueden moverse verticalmente mediante las vacuolas de gas. La única excepción conocida son las bacterias deslizantes como es el caso de *Chloroherpeton thalassium* y *Chloroflexus aurantiacus* (Gibson *et al.*, 1984 y 1985). Sin embargo en la Laguna de La Cruz tanto *Amoebobacter* como *P. clathratiforme* poseen el mismo mecanismo para el movimiento puesto que ambas especies son vacuoladas. Sin embargo, cabría pensar que el mayor tamaño de la especie de bacteria purpúrea ($8 \mu\text{m}^3$) respecto al de *Pelodictyon* (menos de $1 \mu\text{m}^3$), junto con la capacidad de la primera de acumular azufre intracelular, dificultarían la flotación de ésta (Guerrero *et al.*, 1984). En cambio, las Cromatiáceas poseen otro mecanismo por el cual ven compensado su mecanismo de flotación, y es la acumulación de PHB (polihidroxibutirato). Estos compuestos poseen propiedades similares a las grasas y disminuyen notablemente la densidad celular aumentando la flotabilidad, permitiéndoles situarse en la zona superior de las interfases $\text{O}_2/\text{H}_2\text{S}$.

El proceso de competencia entre estas dos especies de bacterias fotosintéticas de la laguna de La Cruz se ve reflejado en la mayor abundancia (biomasa) de *Pelodictyon* durante la época invernal (véase figura 7.9). En esta ocasión, la luz que alcanza las aguas anóxicas es muy baja, inferior a la que llega en verano, puesto que además de estar la interfase aeróbico-anaeróbica situada más profundamente, la población algal desarrollada en el mixolimnion es mayor (véase tabla 7.4). Con el comienzo de la estratificación térmica estival, la formación del gradiente brusco de temperatura comporta un ascenso considerable de la interfase óxico-anóxica y el agotamiento de nutrientes en el epilimnion y el correspondiente declive del fitoplancton suponen un aumento de la intensidad luminosa en la interfase, el cual es adecuado para *Amoebobacter*.

Esta situación favorece su estrategia de rápida colonización de estos niveles, desarrollando una población bastante densa con concentraciones celulares de 10^5 - 10^6 cell·ml⁻¹. Sin embargo, la densidad celular podría ser mayor (como es el caso de algunos lagos donde se han detectado hasta 10^8 cell·ml⁻¹, p.e. la laguna del Cisó en Girona (*Chromatium*; Abellà, 1980; Guerrero *et al.*, 1980) o del lago Mahoney en Canadá (*Amoebobacter*; Overmann *et al.*, 1991) si las concentraciones de sulfhídrico fueran más elevadas, pero como no lo son, la población es moderada, permitiendo el paso de la luz, aunque mermado, hasta la población de *P. clathratiforme*. Esta situación que acabamos de describir sería la sucedida durante la estratificación de 1987. En cambio, en 1988 la situación limnológica fue sumamente diferente (como se ha discutido en el capítulo 4) de modo que las bacterias fotosintéticas no siguieron la misma dinámica. El condicionante más importante fue el mayor desarrollo algal que comenzó en el invierno y que continuó hasta julio de 1988. Hasta entonces la luz que alcanzaba la interfase se vio fuertemente reducida, limitando por tanto el crecimiento poblacional de ambos tipos de bacterias fotosintéticas. Una vez acontecido el fenómeno de precipitación del carbonato cálcico en esta laguna (finales de julio; véase capítulo 5), y con el proceso de "autolimpieza" de material particulado que éste supone, la luz penetró de nuevo hasta las aguas anaerobias donde residen estos procariontes fotosintéticos, con lo que su población comenzó a desarrollarse, aunque no demasiado porque al poco tiempo aconteció de nuevo la mezcla otoñal de 1988. Desgraciadamente no poseemos datos de concentración de clorofila *a* después del proceso de precipitación del carbonato en las aguas aeróbicas, pero los datos de penetración luminosa (el disco de Secchi alcanzó la profundidad máxima de todas las medidas durante los dos años estudiados) confirman que las bacterias fotosintéticas tenían luz suficiente para crecer, puesto que, de hecho, se midieron a nivel de los máximos bacterianos las intensidades luminosas máximas de todo el período estudiado (1.3 y $0.14 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, véase tabla 7.3).

En algunos otros lagos donde coexisten alguna especie del género *Chromatium* y otra del género *Chlorobium*, la competencia entre ellas tiene su fundamento en adaptaciones o especializaciones morfológicas, fisiológicas y metabólicas divergentes relacionadas con la utilización de los recursos comunes, luz y sulfhídrico (Montesinos, 1978, 1982; Abellà, 1980). Una de las diferencias principales entre estas especies es la movilidad de las especies de *Chromatium* la cual es inexistente en las de *Chlorobium*. Sin embargo, en la laguna de La Cruz donde ambas especies tienen la capacidad de desplazarse en el perfil vertical, gracias a la presencia de vacuolas de gas, la coexistencia se explica solamente en base a diferencias en la fisiología, principalmente en cuanto al espectro de luz que utiliza cada una de ellas y a la

diferente adaptación del contenido en carotenoides y bacterioclorofilas y a su también diferente adaptación fisiológica frente a la concentración de H₂S disponible.

7.3.3. Dinámica poblacional y evolución de la biomasa de bacterias fotosintéticas en la laguna de La Cruz

El estudio conjunto de la evolución de la biomasa bacteriana fotosintética complementado con la evolución de los pigmentos y de los parámetros fisicoquímicos del agua permite conocer la dinámica comparada de estas poblaciones en sus medios naturales.

Como hemos apuntado anteriormente, los principales factores que influyen sobre la dinámica de las poblaciones de bacterias fotosintéticas son: (i) la luz, tanto su cualidad espectral como su intensidad, y (ii) la concentración de H₂S. Por tanto, todos los demás factores que influyen sobre estos dos parámetros están influyendo de alguna manera sobre las bacterias (Abellà, 1980). Los factores que influyen sobre la dinámica del H₂S, pueden hacerlo sobre su producción y sobre su consumo. Sobre su producción afecta la actividad sulfatoredutora, la cual tiene lugar tanto en el sedimento como en la columna de agua (Sorokin, 1970; Kohler *et al.*, 1984) y la descomposición de las proteínas con liberación de grupos sulfhidrilos como H₂S. En esta laguna de baja concentración de sulfato, la actividad sulfatoredutora es reducida y una parte importante del sulfhídrico se debe generar por la descomposición proteica; ello explica su baja concentración en las aguas y la condición oligosulfidófila de los organismos que en ella se desarrollan. Sobre el consumo influye la oxidación biológica (en presencia de luz por las bacterias fotosintéticas y en ausencia de ésta por las bacterias oxidadoras del azufre, i.e. *Thiothrix* y *Beggiatoa*; Jorgensen y Des Marais, 1986) y/o química (por el O₂). La fuente de electrones es escasa en la laguna de La Cruz debido a la baja actividad sulfato-reductora condicionada por las muy reducidas concentraciones de sulfato (0.05 meq·l⁻¹) presentes en el agua, consecuencia a su vez de encontrarse la laguna sobre un substrato calcáreo (dolomías). Sin embargo, ésta es suficiente para mantener importantes poblaciones de bacterias fotosintéticas en cuanto a biomasa, análogamente a lo que sucede en el lago Schleinsee (de Alemania, Eichler y Pfennig, 1990) donde las concentraciones de sulfhídrico a nivel de la quimioclina son de 0-10 µM y sin embargo también alberga importantes poblaciones de bacterias fotosintéticas (100 µg·l⁻¹ de Bclor *a* - 1.3 x 10⁵ cel·ml⁻¹ de Cromatiáceas).

como de sulfhídrico. La población de *Amoebobacter* (como representante de la familia Cromatiáceas) está adaptada a condiciones de luz más elevadas que las que precisa *P. clathratiforme*. Por todo ello, la estrategia que sigue esta especie, gracias a la motilidad que le confiere la posesión de vacuolas de gas, consiste en ocupar la parte más alta de la columna de agua anóxica, con concentraciones de H₂S despreciables. En cambio, *P. clathratiforme* ocupa posiciones inferiores, a concentraciones de H₂S, aunque también muy bajas, ligeramente superiores a las que se dan a nivel de la interfase óxico-anóxica.

La considerable diferencia del volumen celular de las dos especies mayoritarias (el tamaño de *Amoebobacter* es más de 10 veces mayor que el de *P. clathratiforme*) causa que, a menores densidades celulares, la biomasa de *Amoebobacter* es superior a la de *P. clathratiforme* (véase apartado 7.2.1 y 4).

El contenido en bacterioclorofila *d* de las bacterias fotosintéticas integrado para la columna de agua de la laguna de La Cruz (tabla 7.9), es comparable a la de otros lagos como por ejemplo, la laguna del Cisó (Abellà, 1980) y, en cambio, es muy superior al de otros como es el caso del lago de Banyoles y la Bclor *a* de la laguna de La Cruz es muy inferior a la del Cisó y ligeramente superior a la del Vilar.

Tabla 7.9. Biomasa y bacterioclorofilas medias de distintas especies de bacterias fotosintéticas integradas para la columna de agua anaerobia en diferentes lagos y lagunas.

Table 7.9. Mean biomass and bacteriochlorophylls integrated for the anaerobic water column from different species of phototrophic bacteria in several lakes.

ESPECIE	LAGUNA	BCLOR INTEGRADA mg Bclor·m ⁻²	BIOMASA INTEGRADA g PF·m ⁻²	REFERENCIA
<u>Clorobiáceas</u>				
<i>C. phaeobacteroides</i>	Banyoles III	67±61	8±5	Abellà, 1980
<i>C. phaeobacteroides</i>	Cisó	737±348	25±13	Abellà, 1980
<i>C. phaeobacteroides</i>	Vilar	284±183	14.8±11	Abellà, 1980
<i>C. phaeovibriodes</i>	Estany Cullera	166±154	--	Rodrigo <i>et al.</i> , 1992
<i>P. clathratiforme</i>	La Cruz	742±213	3±2	Este trabajo
<u>Cromatiáceas</u>				
<i>C. mimus</i>	Cisó	628±655	44±46	Abellà, 1980
<i>C. mimus</i>	Vilar	68±57	4±2	Abellà, 1980
<i>Amoebobacter</i> sp.	La Cruz	106±41	17±9	Este trabajo
<i>C. weissii</i>	Arcas-2	304±232	76±37	Este trabajo (Cap. 8)

Hay que tener en cuenta que todos estos lagos son meromícticos (con la excepción del Cisó que aunque es holomíctico presenta anoxia en la totalidad de su columna de agua durante

todo el invierno, con lo que las poblaciones de bacterias fotosintéticas no desaparecen) y que por tanto mantienen sus poblaciones durante todo el año.

Los tiempos de generación de las poblaciones naturales de algunas especies de bacterias fotosintéticas aparecen en la tabla 7.10. Abellà (1980) estimó tiempos de generación de 32.6 días (0.03 duplicaciones por día) en la fase exponencial de crecimiento de la población de *C. phaeobacteroides* en el lago de Banyoles. En cambio, en la laguna del Cisó, el tiempo de generación para una población de la misma especie fue de solamente 21 días. En cuanto a las Cromatiáceas, se observan tiempos de generación que oscilan entre 27 y 37 días (Abellà, 1980; Montesinos, 1982). La ordenación decreciente de las tasas de crecimiento guarda una estrecha relación con la profundidad de la capa bacteriana y la intensidad y el espectro de luz que incide sobre ésta (Montesinos, 1982). Por tanto, es lógico pensar que las de la laguna de La Cruz sean de las más bajas como de hecho sucede. Además, estas tasas son muchísimo más bajas que las obtenidas en el laboratorio para estas mismas especies.

Como hemos visto anteriormente, la disponibilidad de luz es uno de los factores más importantes a la hora de limitar el crecimiento de las bacterias fotosintéticas, por tanto, la evolución de la biomasa bacteriana está principalmente afectada por los procesos de competencia con las algas, las cuales se disponen principalmente formando un máximo metalimnético profundo de elevada densidad ($>40 \mu\text{g Chlor. } \alpha\text{-l}^{-1}$) durante el período de estratificación. La laguna de la Cruz es un ejemplo claro en el que se observa la influencia del desarrollo algal sobre la población de bacterias fotosintéticas. Así, 1987 fue un año en el que el desarrollo del fitoplancton fue moderado, con lo que las bacterias fotosintéticas se pudieron desarrollar bastante, en cambio, durante 1988 se produjo una disminución de la velocidad de crecimiento de ambas poblaciones de bacterias fotosintéticas (con una velocidad de crecimiento neta negativa), coincidente con una amplia proliferación algal.

Es sabido que las bacterias fotosintéticas poseen mecanismos de obtención de energía² no fotosintéticos para resistir las condiciones adversas de falta de iluminación a que se ven sometidas en la capa de máxima concentración celular y por debajo de ésta, donde no existe suficiente energía luminosa para realizar un metabolismo fotosintético (Montesinos, 1982). No obstante, la energía suministrada por estos procesos no es suficiente para determinar un

² Estos mecanismos son la oxidación de sustancias de reserva como el glucógeno en *Chromatium* (Hara *et al.*, 1973) y poliglucosa en *Chlorobium* (Siverag y Ormerod, 1970 y 1977). En la primera se produce una respiración endógena del azufre intracelular que actúa como aceptor terminal de electrones en el proceso de oxidación del glucógeno dando lugar a una serie de productos finales: PHB, ácidos orgánicos, CO_2 y H_2S (van Gemerden y Beefink, 1978). En *Chlorobium* parece tratarse de una fermentación que sigue la vía de Embden-Meyerhof-Parnas y que genera principalmente acetato y CO_2 .

crecimiento apreciable, pero sí lo es para mantener la viabilidad celular durante largos periodos de tiempo. Este mecanismo que ha sido demostrado en el laboratorio (van Gemerden, 1980) debe jugar, sin lugar a dudas, un papel importante en la supervivencia de las poblaciones naturales de bacterias fotosintéticas. Este podría ser el caso de la laguna de La Cruz, cuando las poblaciones de bacterias fotosintéticas atravesaron el período invernal, la primavera y la primera parte del verano de 1988 en estado de supervivencia por falta de luz, hasta iniciar un crecimiento apreciable, aunque corto, a partir de julio de ese año.

Tabla 7.10. Tiempos de generación de algunas especies de bacterias fotosintéticas en ecosistemas acuáticos.

Table 7.10. Generation time of some species of phototrophic bacteria in aquatic ecosystems.

ESPECIE	LAGO	TIEMPO GENERACIÓN		REFERENCIA
		Días ⁻¹	Días	
Clorobiáceas				
<i>C. phaeobacteroides</i>	Banyoles	0.030	32.6	Abellà, 1980
<i>C. phaeobacteroides</i>	Banyoles	0.008	82.5	Montesinos, 1982
<i>C. phaeobacteroides</i>	Cisó	0.048	21.0	Abellà, 1980
<i>C. phaeobacteroides</i>	Vilar	0.060	16.7	Abellà, 1980
<i>C. phaeobacteroides</i>	Vilar	0.012	58.0	Montesinos, 1982
<i>P. clathratiforme</i>	La Cruz	0.006	159.0	Este trabajo
Cromatiáceas				
<i>C. minus</i>	Cisó	0.037	27.2	Abellà, 1980
<i>C. minus</i>	Cisó	0.019	36.9	Montesinos, 1982
<i>C. minus</i>	Vilar	0.039	25.6	Abellà, 1980
<i>Chromatium</i>	Nou	0.024	28.4	Montesinos, 1982
<i>Thiopedia rosea</i>	Schleinsee	0.033	30.0	Eichler y Pfennig, 1990
<i>Amoebobacter</i> sp.	La Cruz	0.013	76.0	Este trabajo
<i>C. weissei</i>	Arcas-2	0.031	32.0	Este trabajo (Cap. 8)

Aunque en este trabajo no se han realizado experiencias de producción primaria en el lago, se cree que dicha producción estará limitada por la luz, así como por el sulfhídrico el cual está presente a muy bajas concentraciones, por lo que tendrá unas tasas de producción primaria bacteriana bajas, teniendo en cuenta la profundidad³ a la que se encuentran estos microorganismos. Sin embargo, cada vez más se están encontrando ecosistemas en los cuales se

³ Montesinos (1982) observó que existe una correlación lineal significativa entre la producción bacteriana y la profundidad de la lámina de bacterias fotosintéticas ($PB = 681 * e^{-0.21 \text{prof}}$, $r = -0.663$) tras comparar diferentes lagos del mundo.

detectan microestratificaciones de organismos fotosintéticos localizadas por debajo del 1 % de la radiación incidente en la superficie del lago (límite que desde hacía tiempo se había considerado la zona fótica de un lago en la cual la producción fotosintética tenía lugar; Westlake, 1980). De esta forma, Bindloss (1976) en el Loch Leven y Croome y Tyler (1984) en el lago Fidler encontraron cantidades significativas de fotosíntesis a niveles luminosos por debajo del 1%. La tabla 7.11 reúne las características de algunos lagos meromícticos, indicando las especies dominantes y los porcentajes de luz incidente a los que se encuentran. En ella puede verse como la laguna de La Cruz es uno de los ecosistemas donde las bacterias fotosintéticas están más limitadas por la luz.

Tabla 7.11. Bacterias fotosintéticas dominantes y concentración que alcanzan en algunos lagos meromícticos junto con el porcentaje de luz incidente que reciben.

Table 7.11. Main phototrophic bacteria and their density in some meromictic lakes and percentage of incident light they receive.

LAGO	LOCALIZACIÓN	ESPECIE DOMINANTE	BCLOR		% LUZ INCIDENTE	REFERENCIA
			tipo	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$		
Fidler	Australia	<i>Chlorobium</i>	d	4000	< 0.5	Croome y Tyler, 1984
Waldsea	Canada	<i>Chlorobium</i>	d	2325	1-5	Lawrence <i>et al.</i> , 1978
Deadmoose		<i>Lamprocystis</i>	a	1355		Hammer y Haynes, 1978
Mittlerer Buchensee	Alemania	<i>Pelodictyon phaeoclathratiforme</i>	d+e	150		Overmann y Tilzer, 1975
Mahoney	Canada	<i>Amoebobacter purpureus</i>	a	20000		Overmann <i>et al.</i> , 1991
Faro	Italia	<i>Chlorobium phaeobacteroides</i>	e		< 1	Sorokin y Donato, 1975
Eil Malk Jellyfish	Islas Carolinas	<i>Chromatium</i>	a	--	--	Hamner <i>et al.</i> , 1982
Rotsec	Suiza	<i>Thiopedia rosea</i>	a	90	1	Kohler <i>et al.</i> , 1984
Mirror Lake	EEUU	<i>Chlorobium</i> sp.	d	145	0.24-0.04	Parkin y Brock, 1980
Fish Lake	EEUU	<i>Pelodictyon</i>	d	16.5	0.13-0.03	Parkin y Brock, 1980
Knaack Lake	EEUU	<i>Pelodictyon</i>	d	575	0.2	Parkin y Brock, 1980
Arcas-2	España	<i>Chromatium weissei</i>	a	340	0.2	Este trabajo (Cap. 8)
La Cruz	España	<i>P. clathratiforme</i>	d	350	0.05	Este trabajo

LAS BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DE LA LAGUNA ARCAS-2

8.1. INTRODUCCIÓN

Las barreras de densidad (termoclinas, quimioclinas, etc.) juntamente con el proceso de extinción de la luz con la profundidad, son los elementos físicos que rompen la homogeneidad vertical de los ecosistemas acuáticos, diferenciándose de esta forma diferentes capas de agua en los mismos. En aquellos lagos en los que se produce estratificación estival y anoxia hipolimnética, donde además, la luz se extingue a nivel de la termoclina y la distribución de los diferentes elementos químicos (oxígeno, sulfhídrico, fosfato, etc.) sigue también esta estratificación de la masa de agua, se establece una serie de gradientes de luz, oxígeno y sulfhídrico, principalmente, que permiten que las poblaciones de los diferentes microorganismos se sitúen en aquellos puntos del perfil vertical donde se reúnen las condiciones óptimas para su desarrollo.

En la mayoría de las ocasiones, los ambientes más favorables para los diferentes organismos suelen estar muy próximos entre ellos, y a veces solapados. Por tanto, si se quiere estudiar la estructura de ecosistemas de este tipo, se requiere de una metodología que permita seguir a las poblaciones a la escala del centímetro. Por otro lado, las poblaciones de estos microorganismos suelen ser muy densas con lo que la posibilidad de encontrar relaciones entre los distintos grupos de microorganismos es más que probable.

En este capítulo se ha realizado un análisis microbiológico mediante aislamiento, cultivo e identificación de los principales grupos de microorganismos fotosintéticos predominantes en el hipolimnion anóxico de la laguna Arcas-2. También se han seguido las distribuciones verticales y la dinámica de crecimiento de las poblaciones naturales de bacterias fotosintéticas durante dos periodos de estratificación, aspectos que vienen determinados por las adaptaciones de cada

especie en relación con los factores ambientales. Se ha prestado especial atención a las propiedades ópticas de la masa de agua y la concentración de sulfhídrico, y se ha estudiado la incidencia de dichos parámetros como factores selectivos en las adaptaciones fisiológicas, así como su papel como principales causas de los procesos de competencia entre Cromatiáceas y Clorobiáceas en la laguna Arcas-2. Asimismo, se ha seguido la respuesta de los pigmentos fotosintéticos de estos microorganismos frente a las variaciones estacionales de la penetración luminosa.

Además, se ha caracterizado la estratificación vertical de la comunidad fotosintética desarrollada a nivel de la interfase óxico-anóxica en esta laguna, así como se ha descrito el comportamiento de los diferentes grupos de microorganismos fotosintéticos frente a las variaciones circadianas a través del estudio de un ciclo diario realizado en octubre de 1989.

Por otra parte, se describe la presencia de un organismo epibionte específico de las células de la bacteria purpúrea del azufre *Chromatium weissii*, dominante en esta laguna, al tiempo que se especula con la dinámica de infección de dicho microorganismo.

8.2. RESULTADOS

8.2.1. La comunidad fotosintética anaeróbica: Composición en especies de bacterias fotosintéticas

Como en el caso de la laguna de La Cruz, en este apartado se ha centrado la atención sobre los microorganismos anaeróbicos, y más en concreto sobre los procariotas fotosintéticos. En la laguna Arcas-2, la comunidad de bacterias fotosintéticas está claramente dominada por las Cromatiáceas. En la figura 8.1 se muestra el espectro de absorción del extracto acetónico de los pigmentos de dos muestras de agua procedentes de 9 y 9.1 m de profundidad. En el primero de ellos (9 m) se observa un máximo de absorción localizado a 665 nm correspondiente a la clorofila *a* y otros a 434 y 480 nm, correspondientes a los carotenoides fucoxantina y β -caroteno, presentes mayoritariamente en las diatomeas y clorofíceas (Hallegraef, 1976). También aparece un máximo menor a 772 nm correspondiente a la bacterioclorofila *a*, pigmento perteneciente a las bacterias purpúreas del azufre. El espectro obtenido en la muestra tomada 10 cm por debajo de la primera presenta unas características muy diferentes. En este caso se observa la dominancia de los máximos de absorción a 772 y a 360 nm, siendo este último un pico secundario de la Bclor *a*. En la zona de los carotenos se obtuvieron máximos a 486 nm y

520 nm, correspondientes al carotenoide okenona. El pico de 434 nm quedó relegado a un hombro en el extracto de esta profundidad.

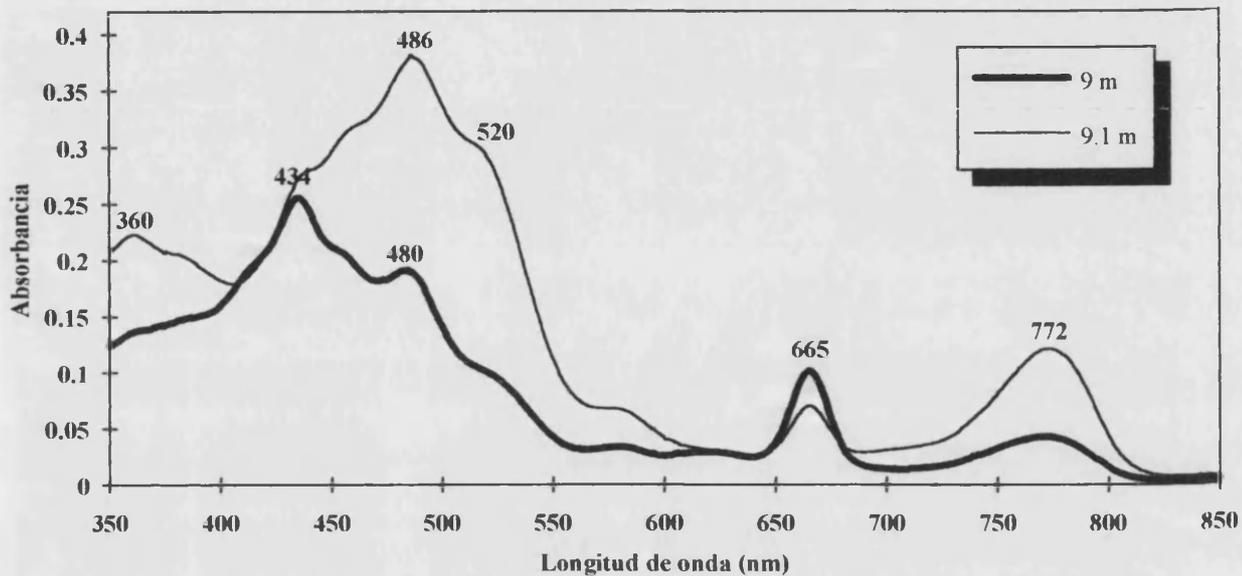


Figura 8.1. Espectro de absorción del extracto acetónico de los pigmentos de dos muestras de agua procedentes de la interfase óxico-anóxica (9 m) y de la lámina bacteriana (9.1 m) de la laguna Arcas-2. Datos de junio de 1988.

Figure 8.1. Absorption spectra of the pigments (acetonic extract) from two water samples: from the oxic-anoxic interphase (9 m) and the bacterial plate (9.1 m) in Lake Arcas-2. Data from June-1988.

El estudio microbiológico de la densa lámina de bacterias fotosintéticas que se desarrolla durante el período de marcada estratificación estival en la interfase óxico-anóxica de la laguna Arcas-2, condujo al aislamiento de tres especies de Cromatiáceas. Las características de estas tres especies se reúnen en la tabla 8.1, junto con las de otras especies semejantes descritas en la literatura científica:

- ***Chromatium weissei***: Es la especie más abundante de Cromatiáceas (lámina 8.1.A) en la laguna Arcas-2. Posee como pigmentos fotosintéticos principales la bacterioclorofila *a* y el carotenoide okenona, responsables de los máximos primarios de absorción (en extractos acetónicos) a 772 y 520 nm respectivamente, y a 828 y 485-515 nm en los espectros de absorción *in vivo* (figuras 8.2 A y B y 8.4.A). Su morfología es bacilar (5-6 x 8-9 μm) y es móvil por flagelación polar (lámina 8.1.B). Utiliza compuestos reducidos del azufre como dadores de electrones y almacena azufre intracelularmente como producto intermediario en la oxidación hasta sulfato. Se caracteriza también por acumular como producto de reserva gránulos de PHB (poli- β -hidroxibutirato).

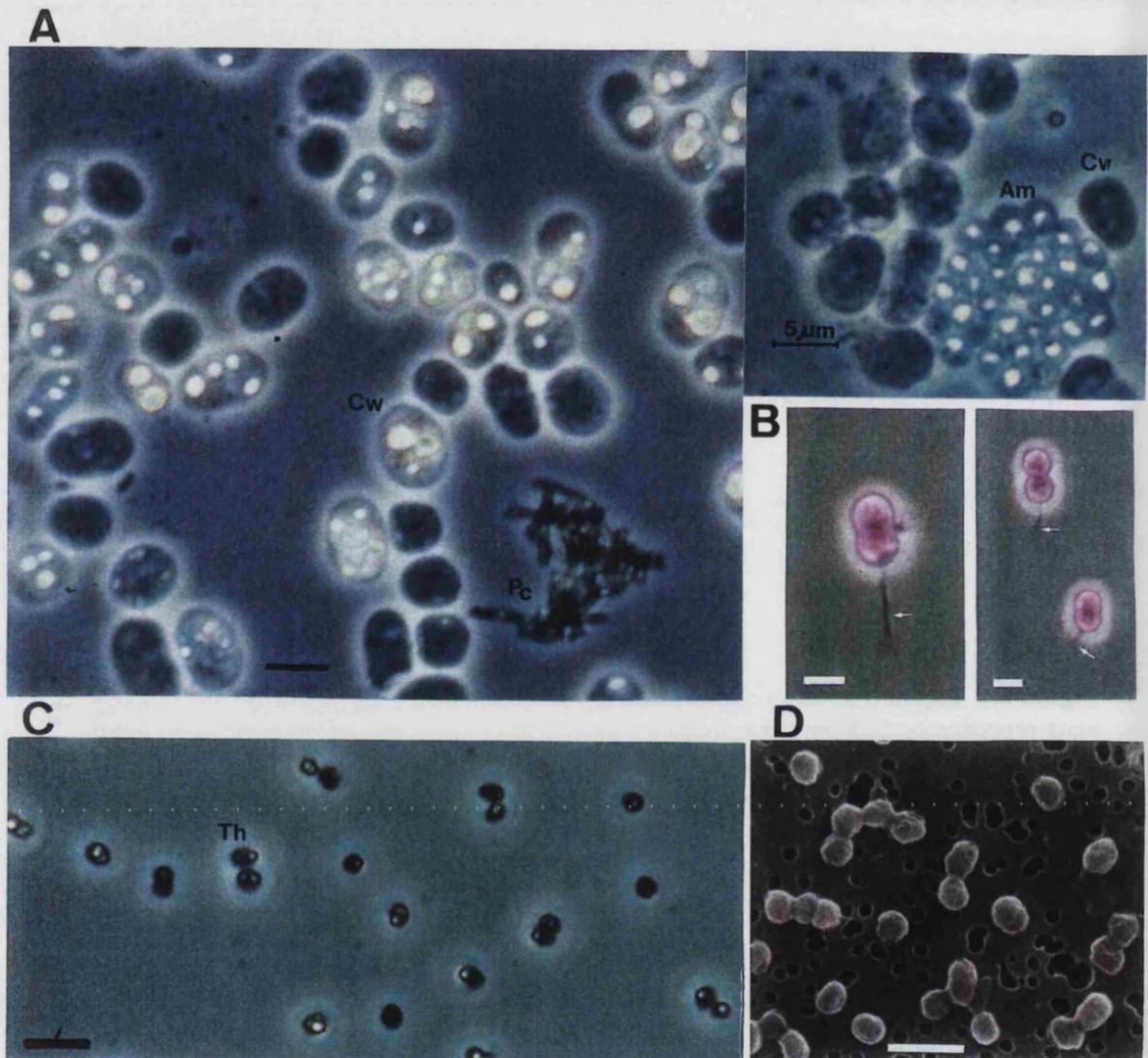
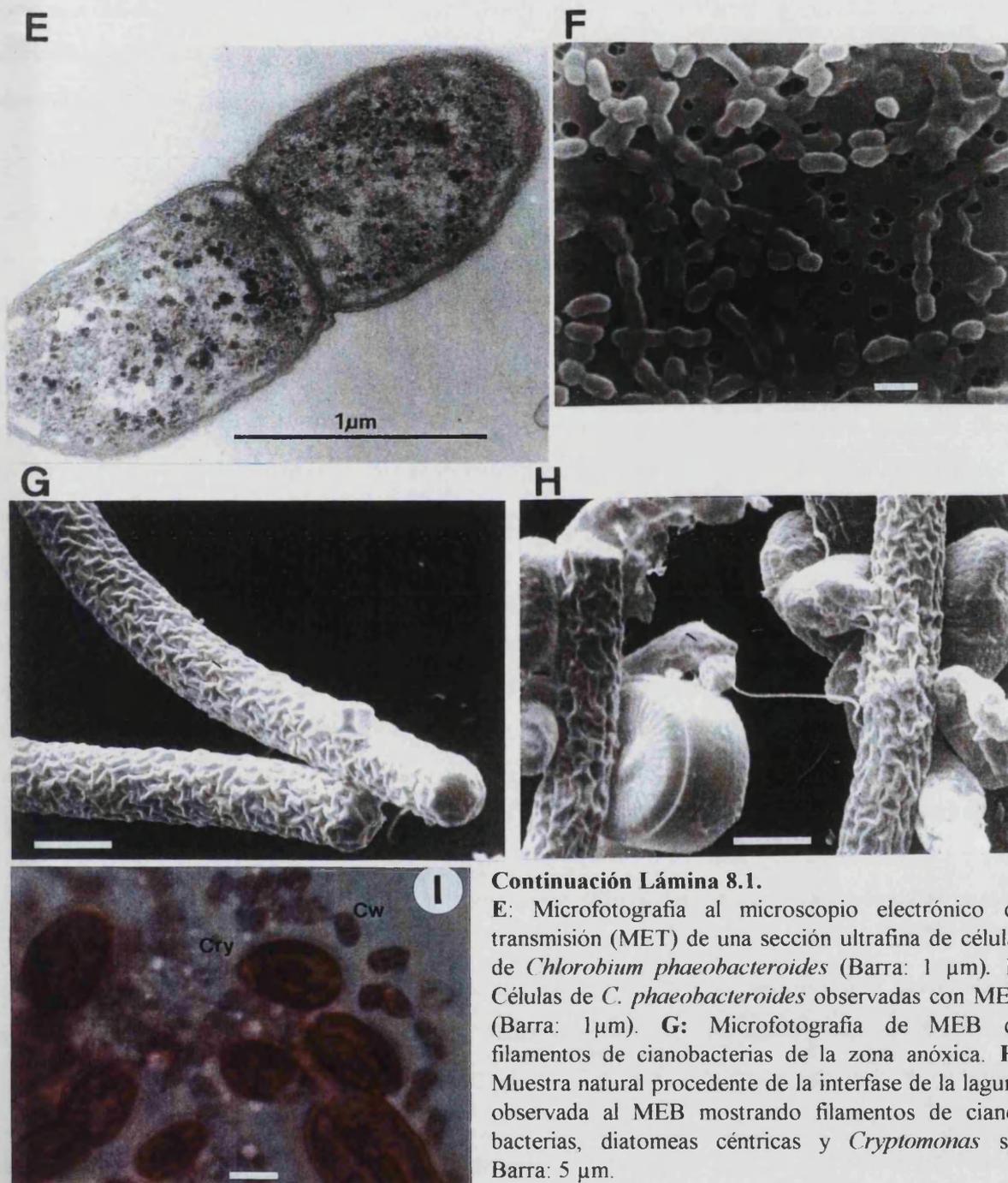


Lámina 8.1. Fotografías al microscopio óptico (contraste de fases) y electrónico de los microorganismos de las capas anaerobias de la laguna Arcas-2. **A:** Muestra natural de la interfase de la laguna donde aparece *Chromatium weissei* (Cw), *Pelodictyon clathratiforme* (Pc) y *Amoebobacter* sp. (Am). **B:** Microfotografía de microscopio óptico de las células de *C. weissei* teñidas adecuadamente para mostrar la flagelación polar. **C:** Microfotografía al microscopio óptico en contraste de fases de un cultivo puro de *Thiocapsa* sp. (Th). **D:** El mismo cultivo observado con microscopía electrónica de barrido (MEB) Barra: 5 μ M.

Plate 8.1. Light microscopy (phase contrast) and scanning electron microscopy micrographs of the microorganisms from anaerobic layers in Lake Arcas-2. **A:** Natural sample from the O_2/H_2S interphase showing *Chromatium weissei* (Cw), *Pelodictyon clathratiforme* (Pc) and *Amoebobacter* sp. (Am) cells. **B:** Light microscopy micrograph of *C. weissei* showing polar flagella. **C:** Light microscopy micrograph of *Thiocapsa* sp. pure culture. **D:** The same culture observed with scanning electron microscopy (SEM). Bar: 5 μ m.



Continuación Lámina 8.1.

E: Microfotografía al microscopio electrónico de transmisión (MET) de una sección ultrafina de células de *Chlorobium phaeobacteroides* (Barra: 1 μ m). **F:** Células de *C. phaeobacteroides* observadas con MEB (Barra: 1 μ m). **G:** Microfotografía de MEB de filamentos de cianobacterias de la zona anóxica. **H:** Muestra natural procedente de la interfase de la laguna observada al MEB mostrando filamentos de cianobacterias, diatomeas céntricas y *Cryptomonas* sp. Barra: 5 μ m.

I: Microfotografía de un filtro de membrana teñido con eritrosina fenicada donde aparecen células de *C. weissei* y de *Cryptomonas* procedentes de la lámina microbiana (Barra: 10 μ m).

E: Transmission electron microscopy micrograph of a ultra-thin section of *Chlorobium phaeobacteroides* cells (Bar: 1 μ m). **F:** Cells of *Chlorobium phaeobacteroides* observed with SEM (Bar: 1 μ m). **G:** SEM micrograph of cyanobacterium filaments. **H:** Natural sample observed with SEM from the interphase of the lake, with filaments of cyanobacteria, centric diatoms and *Cryptomonas* sp. (Bar: 5 μ m). **I:** Micrograph of a membrane filter stained with carbol-erithrosine, showing cells of *C. weissei* and *Cryptomonas* from the microbial plate (Bar: 10 μ m).

• ***Amoebobacter* sp.:** Es una especie de la familia de las bacterias purpúreas del azufre aisladas de la laguna Arcas-2. Esta especie, al igual que la anterior, posee bacterioclorofila *a* y okenona como pigmentos fotosintéticos principales (figuras 8.2. C y D y 8.4.B). Es una bacteria vacuolada de morfología esférica (3 μm de diámetro) rodeada de una cápsula mucilaginosa que favorece la agregación de las células formando grupos de número variable (lámina 8.1.A).

• ***Thiocapsa* sp.:** Es la última especie de la familia de las Cromatiáceas y presenta una morfología esférica de 1.5-2 μm de diámetro. Las células son inmóviles y carecen de vacuolas de gas. En algunas ocasiones tiende a formar diplococos y con menor frecuencia tétradas. El estudio de la ultraestructura reveló un sistema fotosintético de membranas vesicular. Todas estas características sugerían su asignación al género *Thiocapsa*. Por otra parte, el análisis del contenido en pigmentos mostró que esta especie poseía bacterioclorofila *a* y okenona como carotenoide principal (figura 8.4.C). En la figura 8.2. E y F se muestra el espectro de absorción del extracto pigmentario de esta cepa, así como el espectro *in vivo*. Esta última característica impide que este organismo sea identificado como *Thiocapsa roseopersicina*, la cual contiene espiriloxantina como carotenoide principal (tabla 8.1). Las características de esta cepa de Arcas-2, en cuanto a la composición en carotenoides principales, la asemejan a la cepa 5811 descrita en 1985 por Caumette y colaboradores y a *Thiocapsa halophila* (Caumette *et al.* 1991), puesto que las tres poseen okenona. Sin embargo estas últimas requieren una concentración salina elevada para su crecimiento, puesto que fueron aisladas de la laguna costera Prévost y de las salinas de Giraud (Camarga, Francia), respectivamente. Una diferencia entre la cepa 5811 y *T. halophila* reside en la distinta utilización de substratos y la mayor halotolerancia de la segunda.

Dentro de las Bacterias Verdes del Azufre, se han aislado las siguientes especies:

• ***Pelodictyon clathratiforme:*** Se trata de una bacteria de morfología bacilar (0.6-1 x 1.4-2.5 μm ; lámina 8.1.A) que presenta división ternaria, formando redes tridimensionales. Posee vacuolas de gas y como pigmentos fotosintéticos posee bacterioclorofila *c* y el carotenoide clorobacteno (figuras 8.3.A y 8.4. E).

• ***Chlorobium limicola:*** Es un microorganismo bacilar de 0.7-1 x 1-1.2 μm , carente de vacuolas de gas. Sus pigmentos fotosintéticos son bacterioclorofila *c* y el carotenoide clorobacteno (figuras 8.3.B y 8.4. F).

• ***Chlorobium phaeobacteroides:*** Su morfología es bacilar y sus dimensiones son 0.7-0.8 x 1.2-2 μm . Es inmóvil y presenta una tendencia a formar largas cadenas (lámina 8.1.E y F). Sus pigmentos fotosintéticos son bacterioclorofila *e* (figura 8.3.C) y el carotenoide isorrenierateno (figura 8.4.D) que confiere una coloración marrón a los cultivos de este microorganismo.

Tabla 8.1. Principales características sistemáticas de las especies de Cromatiáceas aisladas de la laguna Arcas-2 comparadas con las de otras especies descritas en la bibliografía.**Table 8.1.** Main systematic features of the Chromatiaceae species isolated from Lake Arcas-2 compared with other species described in the literature.

Especie	Forma y tamaño (µm)	Pigmentos		Sistema intracitopl. de membranas	Movilidad	Agregados	Vacuolas de gas	Mol % G+C
		Bclor	Carot.					
<i>Thiocapsa</i> sp. ^a	esférica 1.5-2	a	okenona	vesicular	-	diplococos tétradas	-	nd
<i>Th. roseopersicina</i> ^b	esférica 1.2-3	a	espiriloxan.	vesicular	-	diplococos tétradas	-	63.3-66.3
<i>Th. pfennigii</i> ^b	esférica 1.2-1.5	b	3,4,3',4'tetra. hidroespiriloxantina	tubular	-	diplococos	-	69.4-69.9
<i>Thiocapsa</i> 5811 ^c	esférica 1.5-2.5	a	okenona	vesicular	-	diplococos tétradas	-	65.3-66.2
<i>requerimientos salinos</i>								
<i>Th. halophila</i> ^d	esférica 1.5-2.5	a	okenona	vesicular	-	diplococos tétradas	-	65.9-66.6
<i>requerimientos salinos</i>								
<i>Amoebobacter</i> sp. ^a	esférica 3-3.5	a	okenona	nd	-	grupos	+	nd
<i>A. pendens</i> ^b	esférica 1.5-2	a	espiriloxan.	vesicular	-	grupos	+	65.3
<i>A. roseus</i> ^b	esférica 2-3	a	espiriloxan.	vesicular	-	grupos	+	64.3
<i>A. purpureus</i> ^e	esférica/ oval 3.3-3.8x3.5-4.5 1.9-2.3x2-3.2	a	okenona	vesicular	-	grupos	+	63.4-64.1
<i>Amoebobacter</i> ^f	esférica/ oval	a	okenona	vesicular	-	grupos	+	nd
<i>mayor tolerancia a la concentración salina</i>								
<i>Chromatium weissei</i> ^a	bacilar 5-6x8-9	a	okenona	vesicular	+	no	-	nd
					flagelación polar			
<i>Chromatium weissei</i> ^b	bacilar 4.5x7-14	a	okenona	vesicular	+	no	-	48-50
					flagelación polar			

^a Datos correspondientes a las especies aisladas en este trabajo

+, presencia

^b Datos procedentes del *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (1989)

-, ausencia

^c Según descripción de Caumette *et al.* (1985)

nd, no determinado

^d Datos procedentes de Caumette *et al.* (1991)^e Datos procedentes de Eichler y Pfennig (1988)^f Datos procedentes de Overmann *et al.* (1991a)

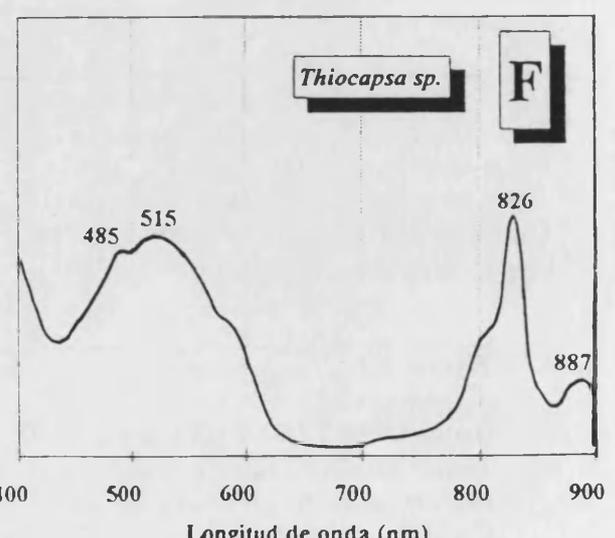
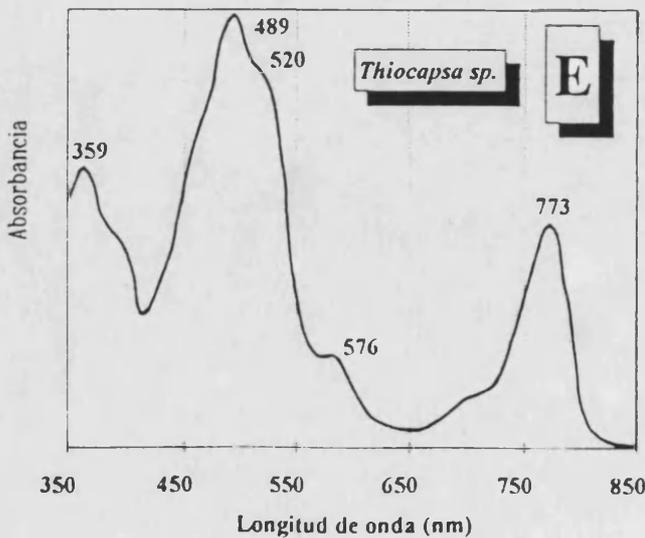
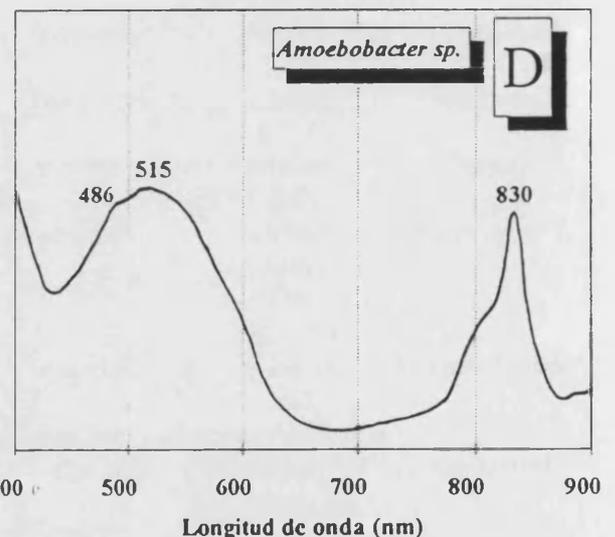
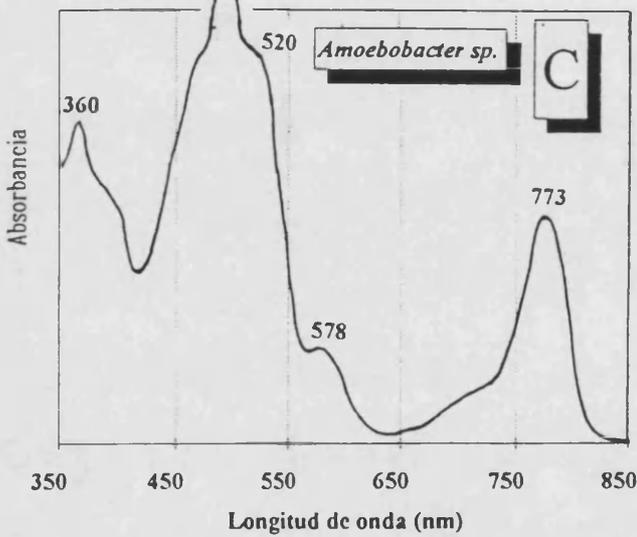
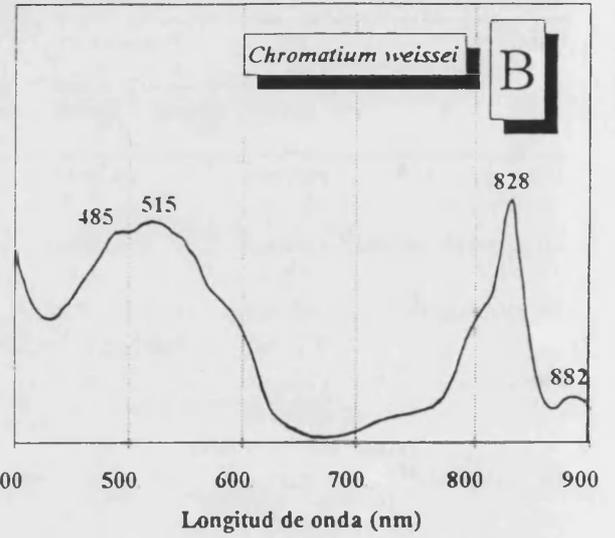
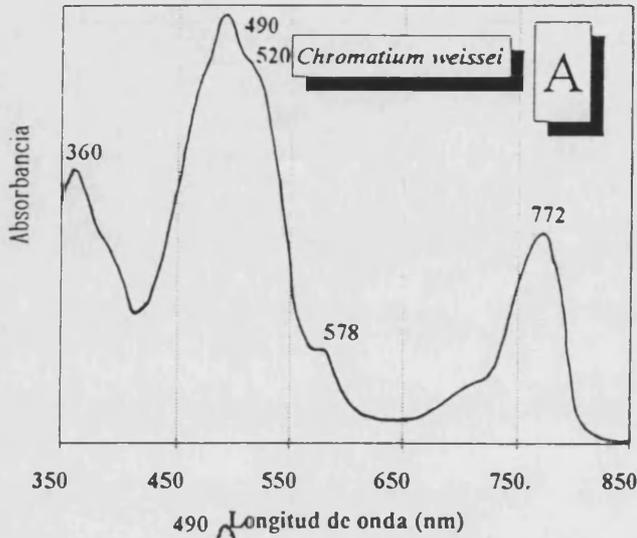
Figura 8.2. (Página siguiente) Espectros de absorción del extracto acetónico de los pigmentos (izquierda) e *in vivo* (derecha) de las especies de Cromatiáceas aisladas de la laguna Arcas-2. (A y B: *C. weissei*, C y D: *Amoebobacter* sp.; E y F: *Thiocapsa* sp.).

Figure 8.2. (Next page) Acetonic extract (left) and *in vivo* (right) absorption spectra of the pigments from the Chromatiaceae species isolated from Lake Arcas-2. (A and B: *C. weissei*, C and D: *Amoebobacter* sp.; E and F: *Thiocapsa* sp.).

Extracto acetónico

Cromatiáceas

In vivo



Clorobiáceas

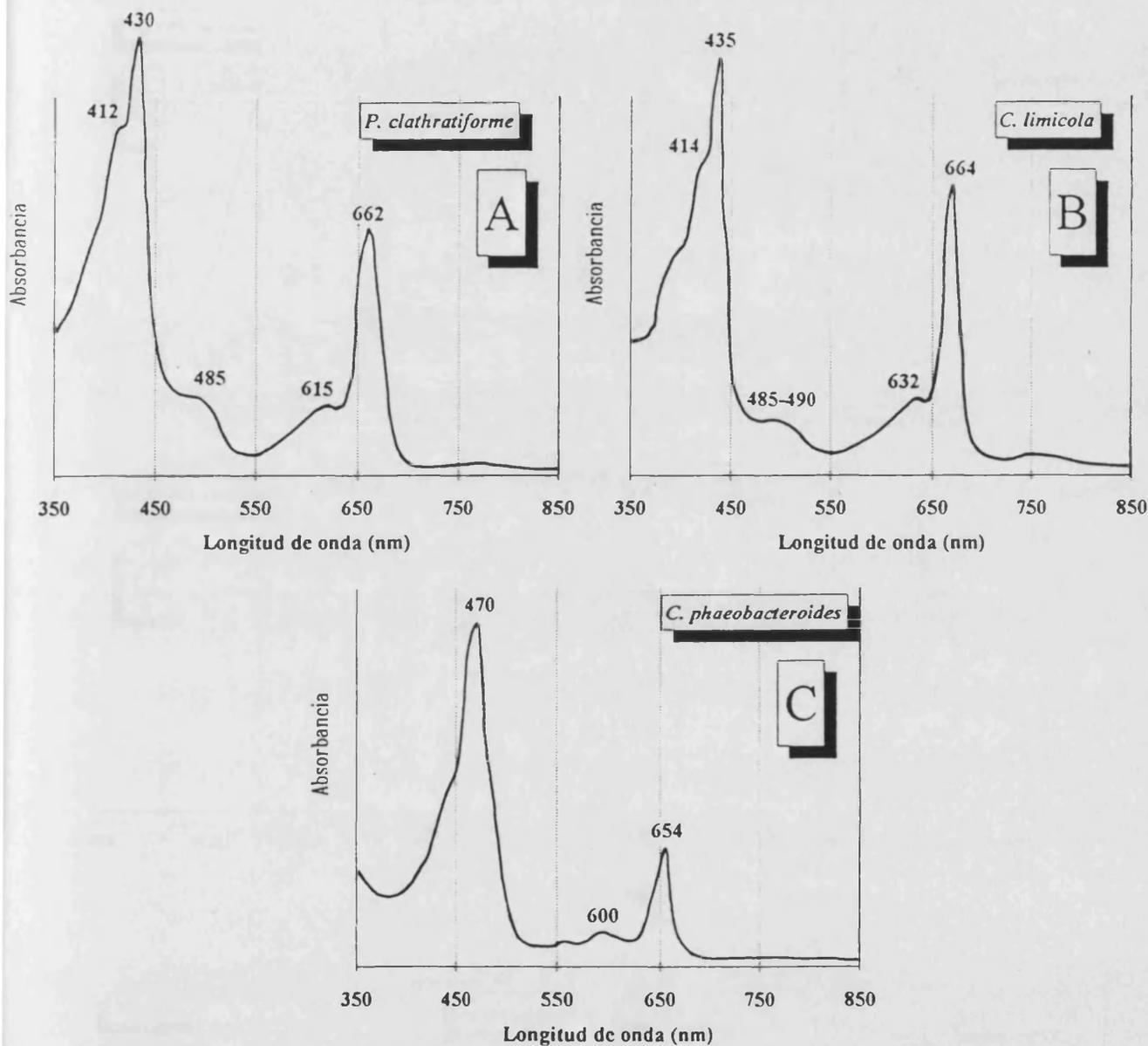
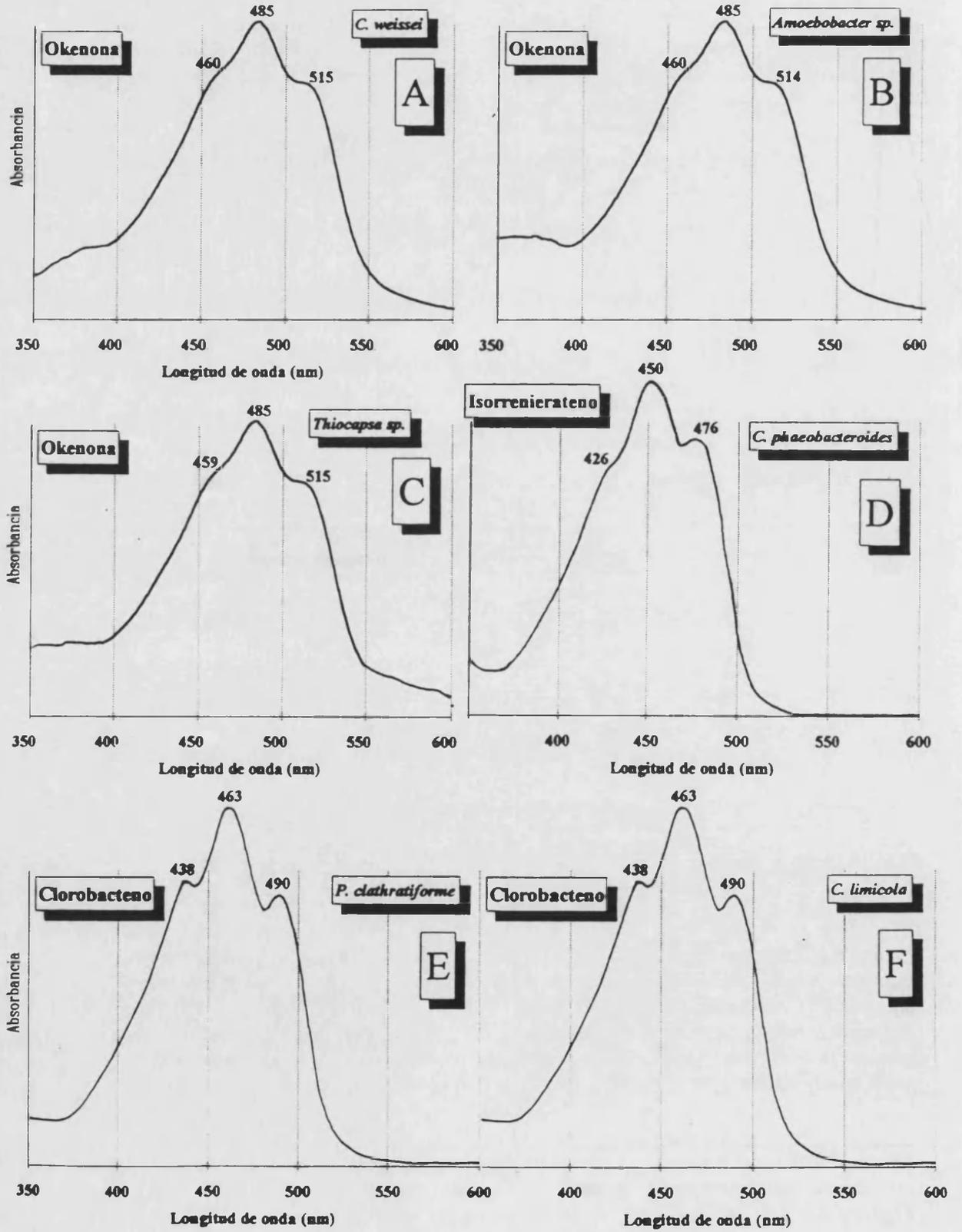


Figura 8.3. Espectros de absorción del extracto acetónico de los pigmentos de las especies de Bacterias Verdes del Azufre aisladas de la laguna Arcas-2. (A: *P. clathratiforme*, B: *C. limicola*, C: *C. phaeobacteroides*).

Figure 8.3. Acetonic extract absorption spectra of the pigments from the Green Sulfur Bacteria species isolated from Lake Arcas-2. (A: *P. clathratiforme*, B: *C. limicola*, C: *C. phaeobacteroides*).

Figura 8.4. (Página siguiente) Espectros de absorción del extracto en eter de petróleo de los carotenoides de las especies de bacterias fotosintéticas del azufre aisladas de la laguna Arcas-2

Figure 8.4. (Next page) Absorption spectra of the petroleum ether extract of the carotenoids from the phototrophic sulfur bacterium species isolated from Lake Arcas-2.



Al igual que en el caso de la laguna de La Cruz, las especies de Rodospiriláceas fueron observadas en las muestras *in vivo*, pero no constituyen un componente importante dentro de esta comunidad de organismos.

En la interfase óxico-anóxica de esta laguna también se detectaron dos especies de cianobacterias filamentosas. Una de ellas presentaba un gran tamaño (5 µm de anchura y longitud variable; lámina 8.1.G y H), poseía vaina y se asemeja al género *Oscillatoria* (*Oscillatoria* cf. *ornata*; Camacho *et al.*, 1996). La segunda de ellas, mucho menos abundante, era de 2-3 µm de ancho.

Además, una especie de Criptoficea fue observada en estrecha relación con los demás microorganismos de esta interfase y en las zonas inferiores. Se trataba de *Cryptomonas erosa*. Es un organismo de 10 x 19 µm, móvil por flagelación.

El organismo fitoplanctónico dominante en el epilimnion era *Pedinomonas minor* y la diatomea *Cyclotella stelligera*. La flora metalimnética estaba dominada por *C. stelligera* y *Cyclotella distinguenda*.

La comunidad de ciliados estaba formada por tres grupos: una comunidad aerobia dominada por *Coleops hirtus*, la mayoría de los cuales contenían zooclorrelas simbióticas, ciliados microaerofilicos (*Loxodes striatus*) y una comunidad de ciliados anaerobios confinados al agua anóxica. Entre estos últimos destacaban *Lacrymaria elegans*, *Lacrymaria sapropelica*, *Caenomorpha medusula*, *Caenomorpha uniserialis*, *Epalxela striata*, *Pelodinium rediforme*, *Plagiopyla nasuta*, *Lagynus* sp., etc. (Finlay *et al.* 1991). Un estudio posterior (Esteban *et al.*, 1993) amplió esta lista, citando además 7 nuevas especies: *Caenomorpha corlissi*, *Caenomorpha latta*, *Metopus* sp., *Epalxela oligotricha* n.sp., *Epalxela spinosa* n. sp., *Saprodinium difficile* n.sp., *Holophrya bicoronata* n. sp., *Prorodon corpulentissimum* n. sp., *Cyclidium dilectissimum* n. sp., *Isocyclidium globosum* n. gen., n. sp., *Cristigera* sp. y *Plagiopyla nasuta*.

Todo este conjunto de organismos que viven estrechamente en un espacio muy reducido, origina ciertas dificultades a la hora de cuantificar su presencia. Así por ejemplo, los pigmentos fotosintéticos procedentes de distintos organismos aparecen juntos en una misma muestra, encontrándonos en este caso, al igual que sucedía en la laguna de La Cruz, con solapamiento de los máximos de absorción de los diferentes pigmentos, que obliga a técnicas de separación para su cuantificación, no siendo demasiado ajustadas las formulaciones convencionales.

8.2.2. Distribución de los pigmentos fotosintéticos en el hipolimnion de la laguna Arcas-2

Las figuras 8.5.A y B muestran la evolución espacio-temporal de la concentración de bacterioclorofila *a* y de okenona en la laguna Arcas-2 durante el período de estudio. El carácter holomíctico de la laguna permite el desarrollo de bacterias fotosintéticas únicamente durante el período de estratificación térmica, el cual conduce a la anoxia hipolimnética. En junio de 1987 el máximo de Bclor *a* estaba localizado a 9 m con un valor de $17 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Un mes después, la concentración de Bclor *a* en la zona de mayor densidad celular (8.8 m) fue de $123 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. A esta profundidad se midieron $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, correspondientes al 0.23 % de luz incidente (tabla 8.2). El máximo absoluto de bacterioclorofila *a* aconteció en el mes de agosto con $342 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ a 9 m. En esta ocasión, al igual que el mes anterior, dicho máximo estaba situado donde llegaban $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0.2 % de la luz incidente). En septiembre, las Cromatiáceas sufren un descenso, con máximos de Bclor *a* de $202 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ a 8.9 m. Esta vez, la luz que alcanzaba la zona de la lámina de *Chromatium* era de $1.85 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ lo que suponía un 0.21 % de la incidente. A mediados del mes de octubre tuvo lugar la mezcla otoñal y la población de bacterias fotosintéticas desapareció de la columna de agua. Las concentraciones de sulfhídrico a las profundidades a las cuales se localizaban los máximos de Bclor *a* variaban entre 0.23 y 0.97 mM.

En abril de 1988, con la nueva e incipiente estratificación, no se detectó todavía la formación de una lámina microbiana propiamente dicha. En esta ocasión, las concentraciones de Bclor *a* por debajo de la interfase óxico-anóxica variaban entre 1 y $9 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. A medida que se estabilizaban las condiciones de estratificación, el contenido en Bclor *a* aumentó, formándose un máximo de $86 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ a 9 m (junio de 1988), profundidad a la que llegaban $4.7 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0.27 % de la luz incidente). En octubre, la concentración máxima estaba localizada a 9.1 m y alcanzó un valor de $163 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, ocasión en la cual la luz se extinguía justo a esta profundidad (a 9 m se midieron $0.1 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Figura 8.5. (Página siguiente) Distribución respecto a la profundidad y el tiempo de la concentración de Bclor *a* (A), la concentración de okenona (B) y el índice Okn/Bclor *a* (C) en la laguna Arcas-2.

Figure 8.5. (Next page) Time-depth distribution of Bchl *a* concentration (A), okenone concentration (B) and Okn/Bchl *a* ratio (C) in Lake Arcas-2.

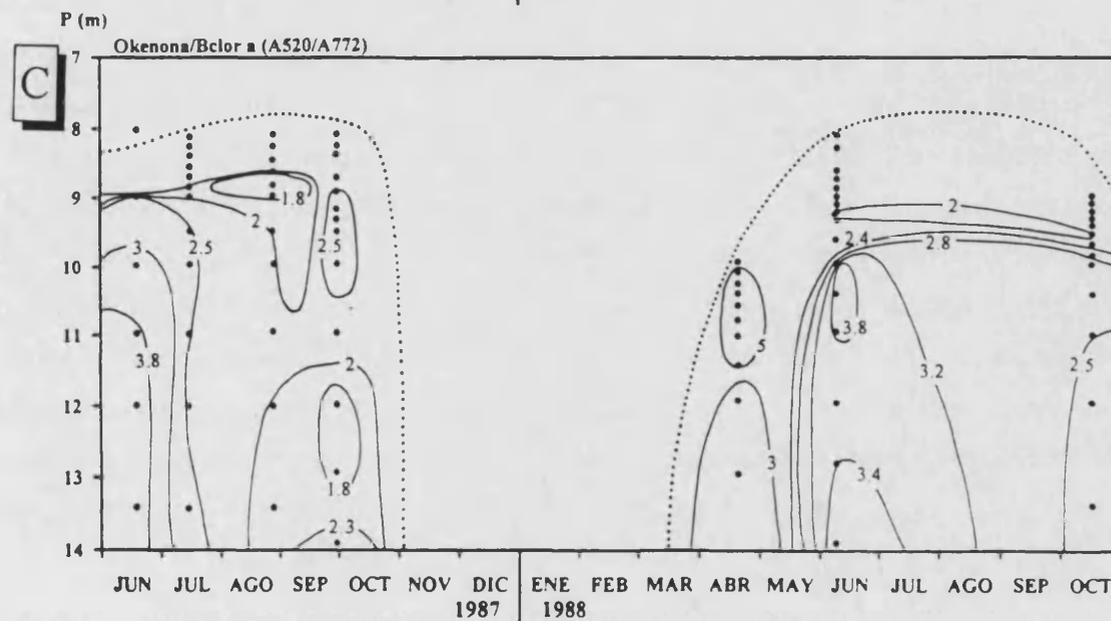
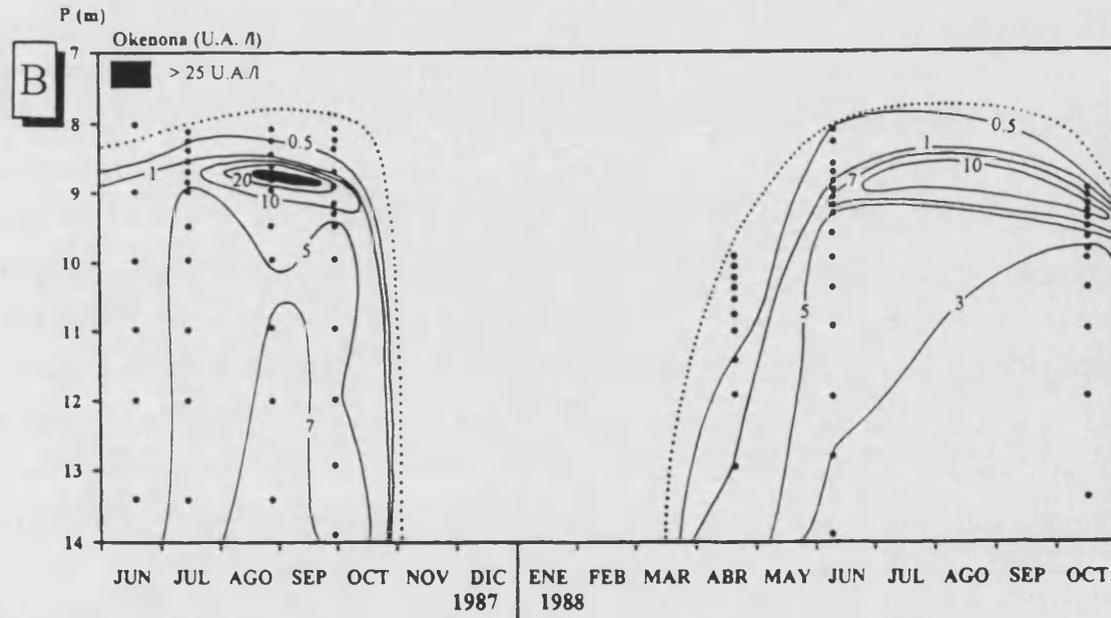
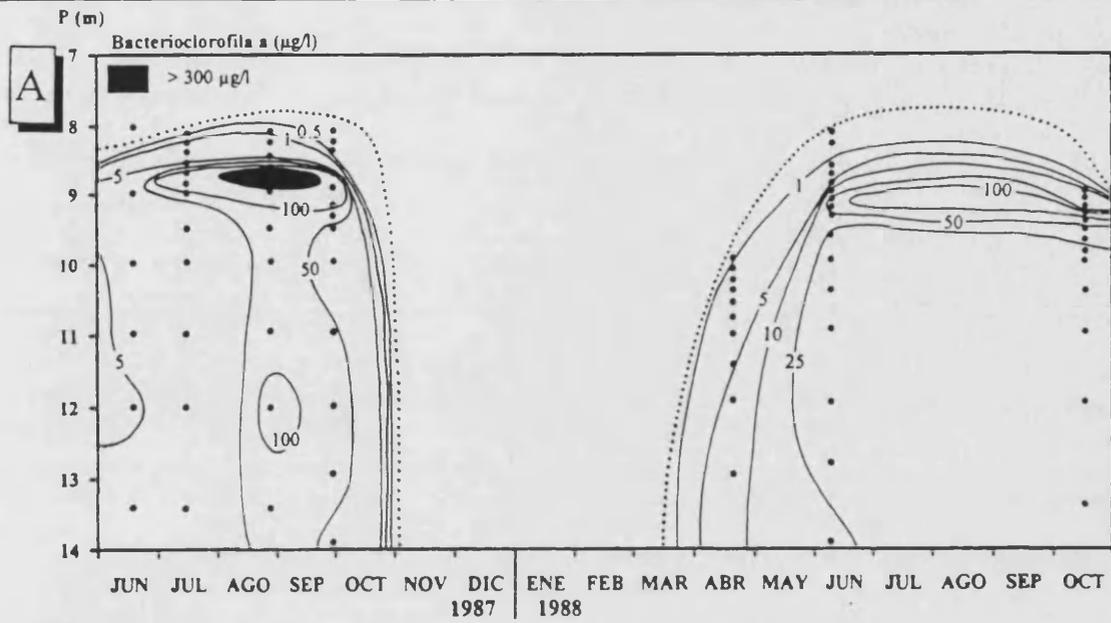


Tabla 8.2. Régimen luminoso de las Cromatiáceas en la laguna Arcas-2. El índice Okenona/Bclor es el de Abs_{520}/Abs_{772} . Las concentraciones de sulfhídrico a las profundidades indicadas se muestran también en la tabla.

Table 8.2. Light regime of Chromatiaceae populations in Lake Arcas-2. The index Okenone/Bclors is Abs_{520}/Abs_{772} . The sulfide concentrations at the indicated depths are also shown.

MES	MAXIMO BCLOR <i>a</i>		LUZ		INDICE Okn/Bclor <i>a</i> Abs_{520}/Abs_{772}	S ⁼ mM
	Prof.	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$	$\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	%		
Jun-1987	9	17	sd	sd	2.6	0.43
Jul-1987	8.8	123	3	0.23	1.9	0.69
Agos-1987	9	342	3	0.20	1.8	0.97
Sept-1987	8.9	202	1.85	0.21	2.5	0.23
Abr-1987	13	10	< 0.1	< 0.01	2.4	0.05
Jun-1988	9	86	4.7	0.27	2.4	0.02
Oct-1988	9.1	163	< 0.1*	< 0.01*	2.4	0.20

sd = sin dato/no data

* a 9 m habian $0.1\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ /There were $0.1\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ at 9 m.

La concentración del carotenoide principal de las Cromatiáceas, la okenona, varió entre 0.5 y $26 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$ en la estratificación de 1987. Los mínimos se dieron en las profundidades más cercanas a la interfase óxico-anóxica, donde la concentración celular era menor y la intensidad de la luz y la velocidad de crecimiento mayor, y el máximo absoluto se obtuvo en agosto, coincidiendo con el máximo absoluto de Bclor *a*. Además, en todas las ocasiones los máximos de okenona coincidían con los máximos de la bacterioclorofila. En el periodo de estratificación de 1988 los valores máximos de okenona fueron inferiores a los de 1987, aunque hay que tener en cuenta que este año no se muestreó en agosto, mes en el que en el año anterior se obtuvieron las concentraciones más elevadas de pigmentos fotosintéticos. Al comienzo de la estratificación de este año, la concentración máxima de okenona excedía ligeramente $1 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$ y a finales de la misma (mediados de octubre) el máximo se dio a 9.1 m con un valor de $16 \text{ UA}\cdot\text{l}^{-1}$.

La concentración de bacterioclorofila o clorofila en las células depende de muchos factores. Entre ellos se encuentran los ambientales (temperatura, intensidad luminosa, disponibilidad de nutrientes, oxígeno, sulfhídrico, etc.) y los fisiológicos (concentración intrínseca, estado metabólico, edad de las células, etc.). Teniendo en cuenta la concentración de bacterioclorofilas y carotenoides podemos deducir información sobre el estado fisiológico de las poblaciones fotosintéticas a lo largo del tiempo y bajo distintas condiciones ambientales. En el caso de las Cromatiáceas se cuenta con la ventaja de que sus poblaciones están constituidas por un bajo número de especies, cuyos pigmentos clorofilicos y carotenoides son fácilmente identificables en los espectros de absorción de los del resto de los microorganismos fotosintéticos. Por tanto las variaciones en el índice Okenona/Bclor *a* pueden atribuirse casi exclusivamente a cambios en el estado de actividad de dichas poblaciones (Montesinos, 1982).

La figura 8.5.C nos muestra la distribución espacio-temporal de este índice, donde se observa que los valores oscilaron entre mínimos de 1.8 y máximos de 3.8 durante la estratificación de 1987. En general, la tendencia es a aumentar con la profundidad. Una relación baja indica que las condiciones son óptimas, siendo el factor más relevante la disponibilidad de luz. Los valores más bajos se dieron en aquellas profundidades donde se localizaban los máximos contenidos en Bclor *a*. Estos valores, aunque con ligeras variaciones, oscilaron entre 1.8 (agosto de 1987) y 2.6 (junio de 1987; véase tabla 8.2). Se observaron, además, variaciones estacionales de este índice de manera que en abril se obtuvieron los máximos (figura 8.5. C) con valores superiores a 5, y los mínimos valores en este año fueron superiores a los encontrados en 1987. Así, la mayoría de las veces se obtuvo un valor de 2.4.

En la gráfica 8.6 aparece representada la relación entre el índice Abs_{520}/Abs_{772} (Okn/Bclor. *a*) y la intensidad luminosa que alcanzaba la zona de las bacterias (A), así como el porcentaje de luz respecto a la incidente en superficie (B). Se observa que no existe una relación lineal significativa entre los parámetros citados.

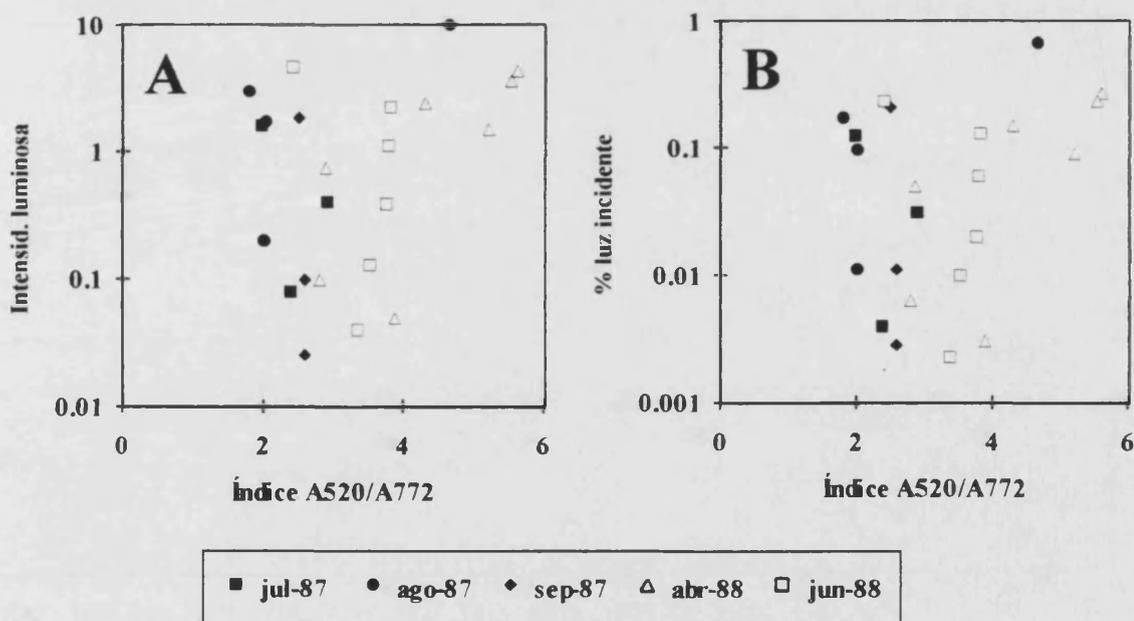


Figura 8.6. Relación entre el índice Abs_{520}/Abs_{772} (Okn/Bclor. *a*) y la intensidad luminosa (en $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$; A) y el porcentaje de luz respecto de la incidente en superficie (B) en la laguna Arcas-2 en distintos momentos de los periodos de estratificación de 1987 y 1988.

Figure 8.6. Relationship between the Abs_{520}/Abs_{772} (Okn/Bchl. *a*) index and the light intensity (in $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$; A) and the percentage of light in relation to the incident light at the lake surface (B) in several moments of the thermal stratification periods in 1987 and 1988.

Comparando ahora las diferentes poblaciones de bacterias fotosintéticas del azufre en esta laguna, vemos que la bacterioclorofila *a* de las Cromatiáceas predomina claramente sobre las bacterioclorofilas *c* y *e* de las bacterias verdes del azufre. Además, en esta laguna se encontraron también poblaciones importantes de cianobacterias en las aguas hipolimnéticas anaerobias así como de *Cryptomonas*. Por esta mezcla de Clorobiáceas, cianobacterias y *Cryptomonas* en las aguas anóxicas del hipolimnion, resulta muy difícil cuantificar sus pigmentos fotosintéticos, ya que en los extractos acetónicos los picos de Clor *a* (de cianobacterias y *Cryptomonas*) y Bclor *c* (de las especies de bacterias verdes presentes en esta laguna) se interfieren. En este trabajo se han aplicado diversas formulaciones para el cálculo de la concentración pigmentaria, como se ha visto también en el capítulo 7. Así pues, salvando la falta de precisión por la dificultad de distinguir los máximos pigmentarios en la obtención de las concentraciones respectivas de pigmentos de estos microorganismos, los contenidos en Clor *a* hipolimnética aparecen representados en la figura 8.7.

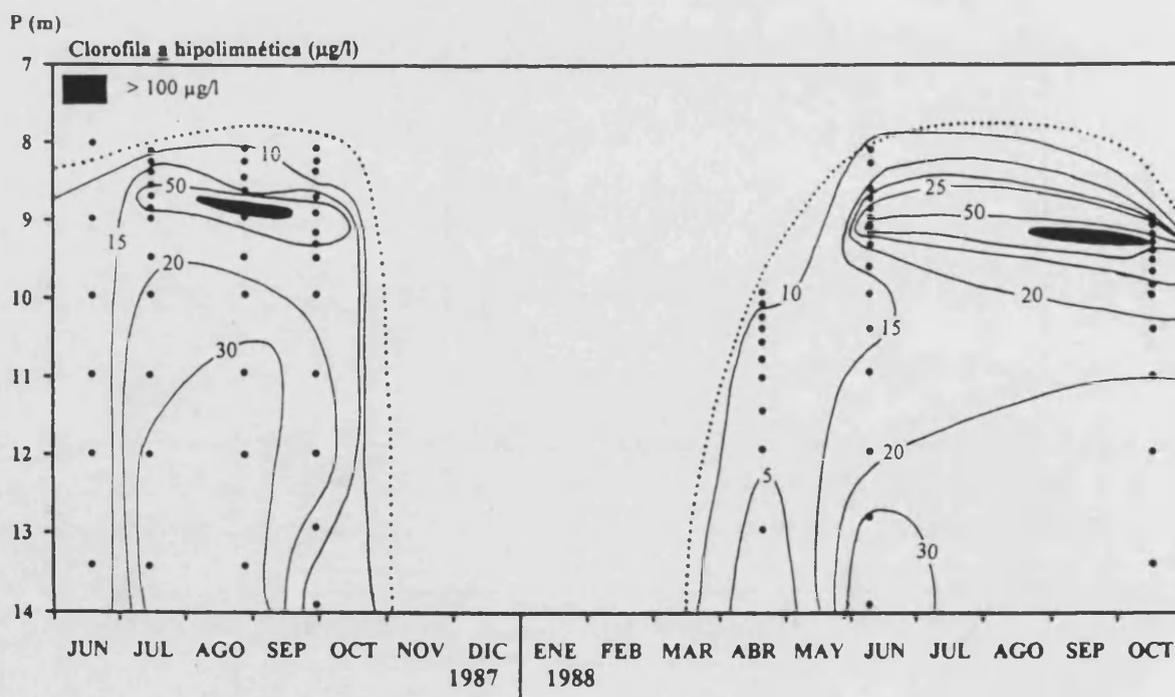


Figura 8.7. Distribución respecto a la profundidad y el tiempo de la concentración de clorofila *a* hipolimnética en la laguna Arcas-2.

Figure 8.7. Time-depth distribution of hypolimnetic chlorophyll *a* concentration in Lake Arcas-2.

La clorofila *a* hipolimnética supera en la mayoría de las ocasiones a la epilimnética, alcanzándose concentraciones superiores a los 100 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. En junio de 1987 no se observó ningún máximo aparente de Clor *a* hipolimnética y las concentraciones eran menores de 15 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Sin embargo, a partir de julio, el contenido en clorofila *a* presentaba ya un máximo de 75 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ a 8.8 m, el cual aumentó hasta 126 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ en agosto a esta misma profundidad. Como todas las demás poblaciones de organismos fotosintéticos de la comunidad anaerobia de esta laguna, los organismos poseedores de Clor *a* ven mermadas sus poblaciones en septiembre, cuando los máximos de este pigmento están alrededor de los 80 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. La Clor *a* se acumulaba en el fondo de la laguna ($> 30 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) debido a la sedimentación de células de capas superiores. En 1988 se alcanzaron valores en el fondo de la laguna ligeramente inferiores a los detectados en el año precedente.

Los valores máximos ($> 25 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) de bacterioclorofila *c* (y *e*) obtenidos coincidían con los máximos de Clor *a*, y comparando con el número de organismos de las bacterias verdes del azufre de esta laguna, pensamos que pueden estar sobreestimados.

Como puede observarse en la tabla 8.3, la concentración de pigmentos algales de la zona aeróbica en esta laguna es mucho menor que la correspondiente a las bacterias bacterias purpúreas. Durante el verano de 1987, el valor medio mensual de la clorofila *a* de las algas, integrada para la columna de agua del epilimnion-metalimnion de la laguna, fue del orden de 40 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$, mientras que el valor medio mensual de la bacterioclorofila *a*, integrada para todo el hipolimnion, es de $304 \pm 232 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$, superando los 600 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ en el momento de máxima concentración celular. Por su parte, la Bclor *c* alcanzó el máximo contenido en julio, mes anterior al máximo desarrollo de las Cromatiáceas durante el cual las Clorobiáceas redujeron fuertemente su población, la cual se mantuvo en estos niveles hasta finales de la estratificación.

La clorofila *a* detectada en el hipolimnion de la laguna Arcas-2 (procedente sobre todo de cianobacterias anoxigénicas) durante la estratificación de 1987, integrada para la columna de agua anóxica, alcanzó concentraciones medias mensuales de $99 \pm 52 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$, mostrando su máximo en el mes de julio. Además, la clorofila hipolimnética presentó un nuevo incremento a finales del período de estratificación de 1987. A comienzos de la nueva estratificación de 1988 la Clor *a* presentó un valor de 23 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$, el cual aumentó hasta 102 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ dos meses más tarde. En octubre de este año, el contenido integrado estaba alrededor de los 100 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$.

Tabla 8.3. Contenido en clorofila *a* por m² de una columna de agua desde la superficie hasta la profundidad de extinción del oxígeno, y bacterioclorofila *a* y clorofila *a* hipolimnética por m² del resto de la columna de agua (hipolimnion anóxico). *: fondo de la laguna; \bar{X} : valor medio anual de los pigmentos fotosintéticos integrados.

Table 8.3. Chlorophyll *a* contents per m² of a water column from the surface to oxygen extinction depth and bacteriochlorophyll *a* and hypolimnetic chlorophyll *a* per m² of the rest of the water column, i.e. from this depth to lake bottom (anoxic hypolimnion). *: lake bottom; \bar{X} : Mean value of photosynthetic integrated pigments.

PIGMENTO (mg·m ⁻²)	1987					\bar{X}_{1987}	1988				\bar{X}_{1988}
	Jun	Jul	Ago	Sep	Nov		Feb	Abr	Jun	Oct	
Clor <i>a</i> EPI	56	34	41	46	53	46±9	56	57	72	--	62±9
Prof ext. O ₂ (m)	9.5	8.5	8.5	8.5	14.5*		14.5*	10.7	9	9	
Bclor <i>a</i>	46	240	605	325	0	304±232	0	26	149	158	111±74
Clor <i>a</i> HIPO	71	172	53	101	0	99±52	0	23	102	92	72±43

8.2.3. Distribución vertical de la densidad celular

La distribución vertical de las poblaciones de bacterias fotosintéticas está fuertemente determinada por la distribución de determinados parámetros fisicoquímicos, principalmente por los gradientes de H₂S y energía luminosa, así como de los gradientes de temperatura (termoclina) y las sales en disolución (picnoclina). Cuando las condiciones son óptimas, la densidad celular alcanza valores superiores a 10⁶ cel·ml⁻¹. Los perfiles verticales de esta densidad celular de Cromatiáceas totales en la laguna Arcas-2 muestran la típica asimetría encontrada en otros lagos de características similares. Mientras que la parte superior de la lámina bacteriana presenta un cambio brusco, la zona inferior disminuye más suavemente con la profundidad. Las concentraciones máximas coincidían en la mayoría de las ocasiones con los picos de Bclor *a*. De esta forma, en julio de 1987 se obtuvo una concentración celular máxima de 1.6 x 10⁵ cel·ml⁻¹ a 8.8 m, la cual pasó a un valor de 1.76 x 10⁶ cel·ml⁻¹ al mes siguiente, pero localizada esta vez a 9 m de profundidad. De la misma manera que la concentración de Bclor *a* disminuía en septiembre, la densidad celular se redujo a 1.40 x 10⁶ cel·ml⁻¹ a 8.9 m.

En abril de 1988, las concentraciones celulares eran todavía muy bajas (del orden de 1-7 x 10⁴ cel·ml⁻¹). Unos meses más tarde (junio) la densidad alcanzaba un valor máximo de 4.4 x 10⁵ cel·ml⁻¹ a 9 m.

Los recuentos celulares permitieron establecer la abundancia de cada especie determinada. Así, la figura 8.8 nos muestra las distribuciones del número total de células de *C. weissei*, *Thiocapsa* sp. y *Amoebobacter* sp. en diferentes momentos del periodo de estratificación de la laguna. La distribución de la especie mayoritaria marca la forma de la lámina microbiana, mientras que las especies minoritarias se encontraron en densidades celulares bastante más bajas que la población de *Chromatium*, no sobrepasando la densidad celular de 5.1×10^5 cel. \cdot ml $^{-1}$ en el caso de *Thiocapsa* y de 6×10^4 cel. \cdot ml $^{-1}$ en *Amoebobacter*. Los máximos celulares alcanzados por *Thiocapsa* solían estar situados unos centímetros por encima de los de *Chromatium*, mientras que la población de *Amoebobacter* mostraba un comportamiento más irregular, con sus máximos unas veces por encima de los de la especie mayoritaria y otras por debajo.

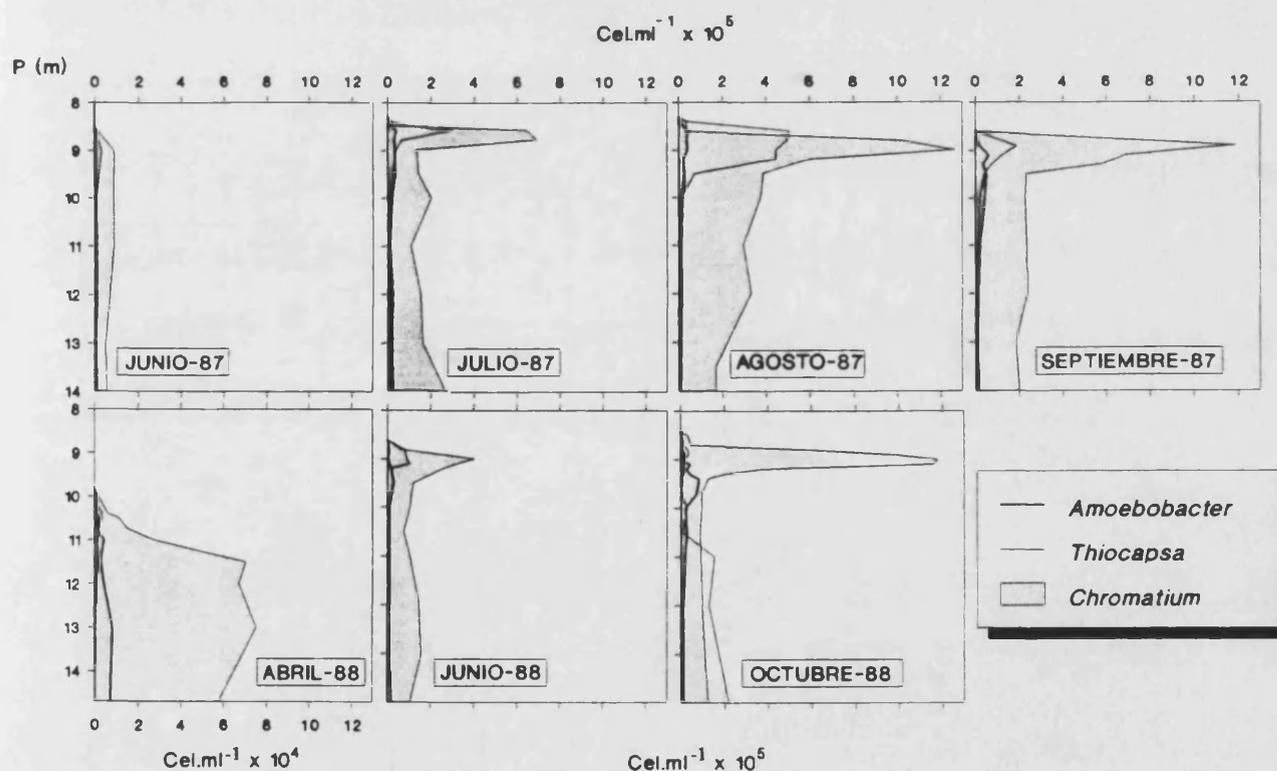


Figura 8.8. Distribución vertical de la abundancia de las distintas especies de Cromatiáceas, *C. weissei*, *Thiocapsa* sp. y *Amoebobacter* sp. desde la interfase O_2/H_2S hasta el fondo de la laguna. Nótese que en la escala del mes de abril se representan cel. \cdot ml $^{-1} \times 10^4$, mientras que en el resto es de cel. \cdot ml $^{-1} \times 10^5$.

Figure 8.8. Abundance vertical distribution of *C. weissei*, *Thiocapsa* sp. y *Amoebobacter* sp. from the microbial plate to the lake bottom. The scale in April is cell. \cdot ml $^{-1} \times 10^4$ whereas the rest is cell. \cdot ml $^{-1} \times 10^5$.

La figura 8.9.A ilustra el porcentaje respecto del total de Bacterias Púrpuras del Azufre que representa el número de células integrado para la columna de agua anóxica de cada especie de Cromatiáceas presente en la laguna Arcas-2. En ella vemos que *Chromatium* representa más del 80 % de la comunidad, con la excepción del mes de abril de 1988 en el que supuso únicamente el 68 %, mientras que *Amoebobacter* fluctúa entre el 3.4 y el 9 % en la primera estratificación, con el mínimo en agosto y el máximo en julio. Referente a *Thiocapsa*, su porcentaje varía entre el 7.7 y 15.2 %, encontrándose el mínimo en septiembre de 1987 y el máximo en agosto. En la estratificación de 1988, y a comienzos de la misma, la población de *Thiocapsa* representaba el 22.1 % del total de Cromatiáceas, mientras que *Amoebobacter* supuso el 9.7 %. Durante el resto de la estratificación, estas especies minoritarias ven reducida su población nuevamente.

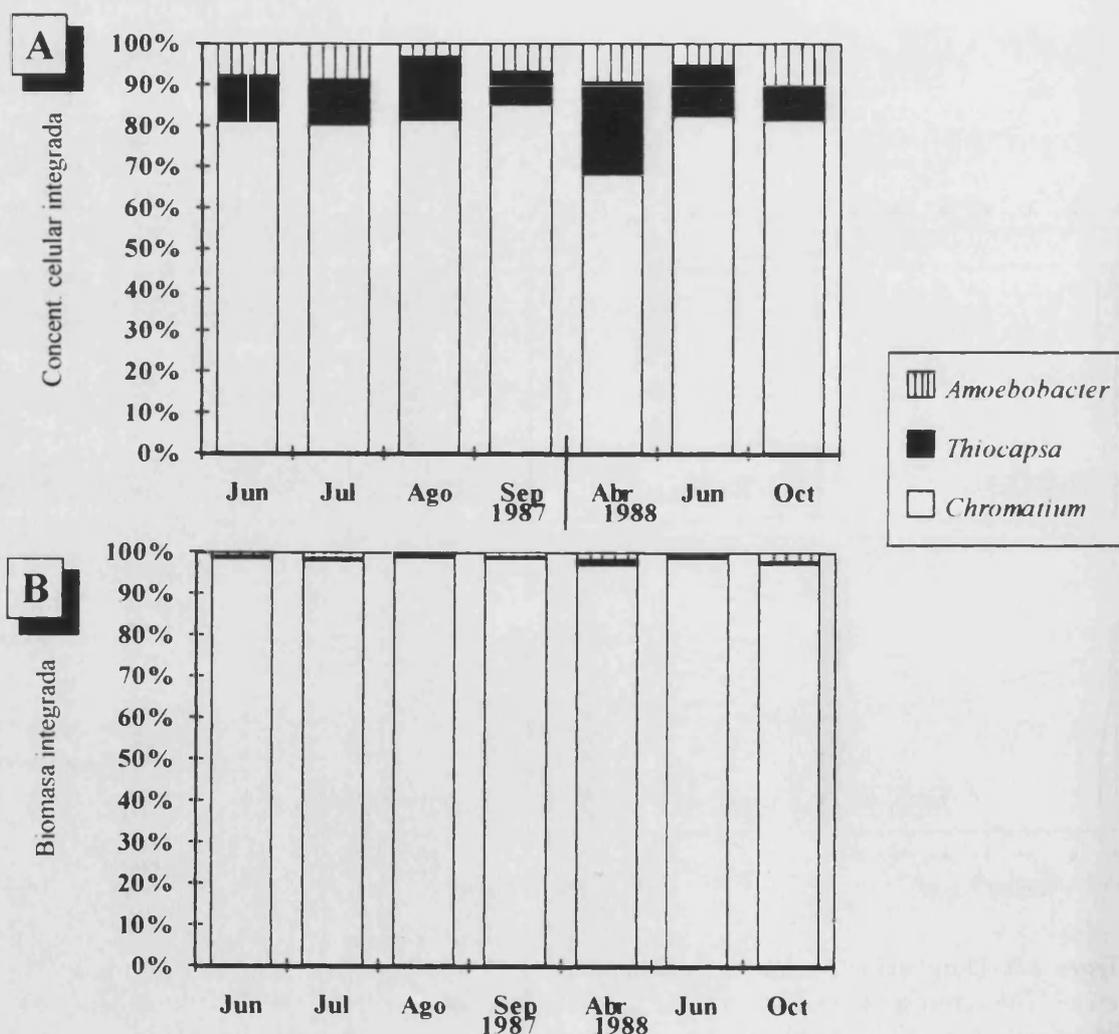


Figura 8.9. Porcentaje que representa el número integrado de células ($\text{cel} \cdot \text{m}^{-2}$, **A**) y la biomasa (en $\text{gPF} \cdot \text{m}^{-2}$, **B**) de cada población de las tres especies de Cromatiáceas presentes en Arcas-2.

Figure 8.9. Percentage of the integrated cell number ($\text{cell} \cdot \text{m}^{-2}$, **A**) and the biomass (in $\text{gPF} \cdot \text{m}^{-2}$, **B**) of each population of the three Chromatiaceae species isolated from Lake Arcas-2.

8.2.4. Evolución de la biomasa bacteriana fotosintética

La evolución espacio-temporal de la biomasa total de Cromatiáceas (figura 8.10.A) en la laguna Arcas-2 variaba, durante la estratificación de 1987, entre valores inferiores a $1 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ determinados a comienzos de dicho proceso y un máximo superior a $9.5 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ en agosto, coincidente con el máximo de *Bclor a*. Al igual, en 1988 se obtuvieron valores cercanos a $9 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ y al comienzo de la estratificación eran del orden de $0.5 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$.

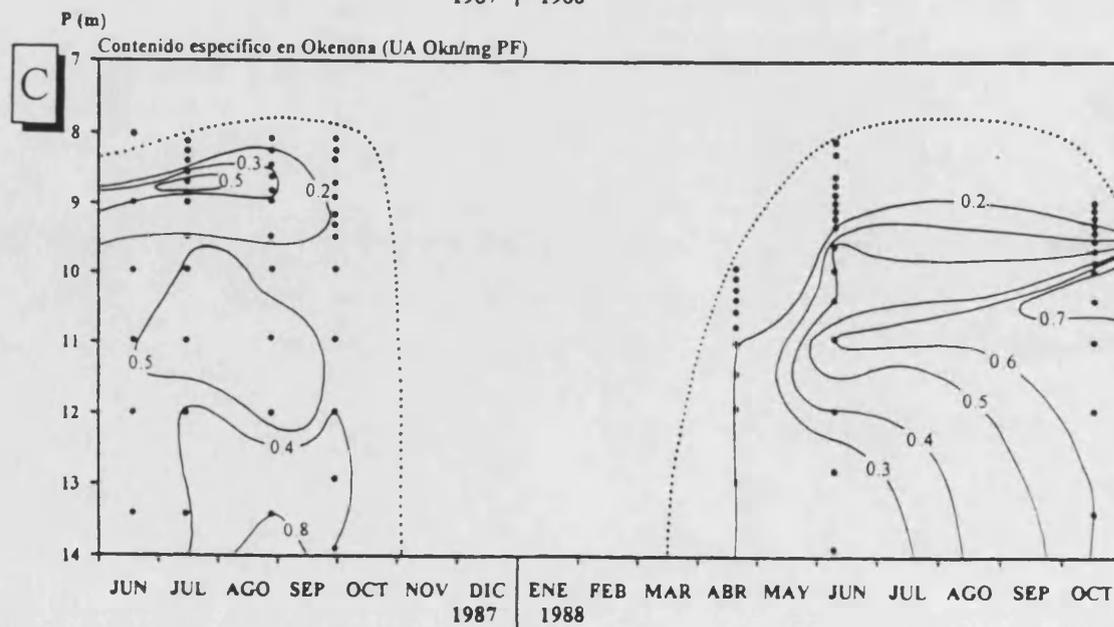
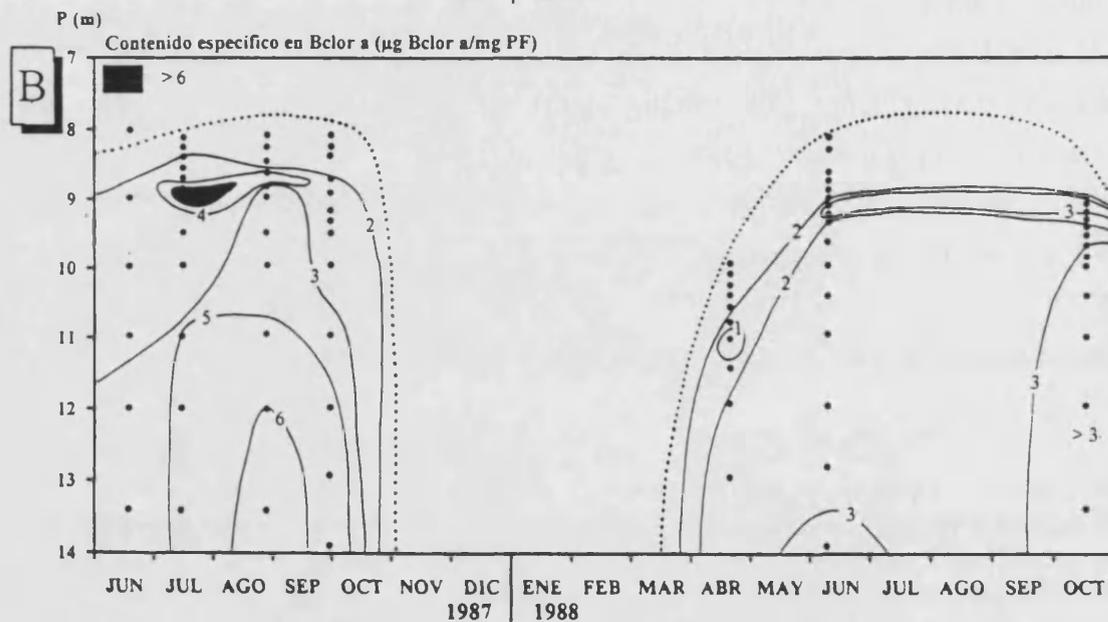
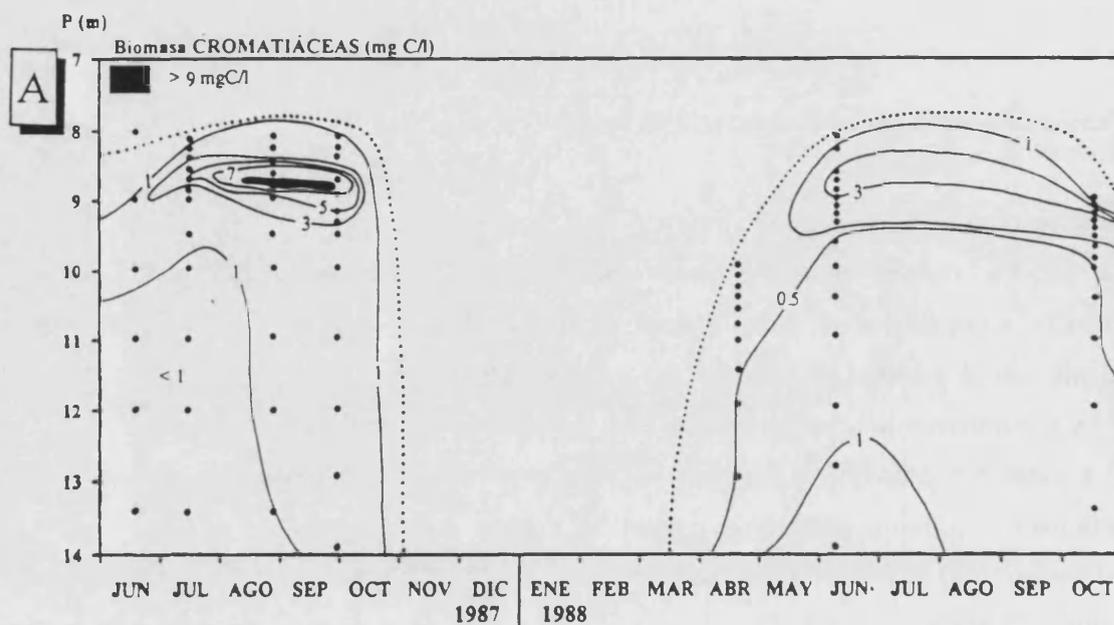
La tabla 8.4 presenta la biomasa de cada especie de bacterias purpúreas del azufre, integrada para la columna anaerobia de agua. Se aprecia como el máximo de *Chromatium* (la especie mayoritaria) se obtuvo en agosto de 1987 con $121 \text{ gPesoFresco}\cdot\text{m}^{-2}$ para descender al mes siguiente hasta $86 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}$.

Al igual, la mayor biomasa integrada de *Thiocapsa* fue encontrada en agosto de 1987, con un valor de $0.82 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}$. En cambio, la población de *Amoebobacter* presentó un comportamiento muy fluctuante, pasando de mínimos de $0.39 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}$ a máximos de $1.1 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}$. El contenido integrado medio en peso fresco de la población total de Cromatiáceas durante el periodo de estratificación de 1987 fue de $77.2 \pm 37.8 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}$ ($=31.0 \pm 15.2 \text{ gPS}\cdot\text{m}^{-2}$) y de $35.7 \pm 16.1 \text{ gPS}\cdot\text{m}^{-2}$ ($=14.3 \pm 6.5 \text{ gPS}\cdot\text{m}^{-2}$) durante la estratificación de 1988, si bien en esta última no se dispone de datos del momento de máximo desarrollo poblacional.

Tabla 8.4. Biomasa media de las distintas especies de Cromatiáceas ($\text{gPF}\cdot\text{m}^{-2}$) integrada para toda la columna de agua anóxica en la laguna Arcas-2. También se muestra la media (\bar{X} , junto con la desviación típica) en los distintos periodos de estratificación.

Table 8.4. Mean biomass integrated for the anoxic water column of the three species of Chromatiaceae in Lake Arcas-2. Mean (\bar{X}) and standard deviation in the two stratification periods is also shown.

ESPECIE	1987					1988			
	Jun	Jul	Ago	Sep	\bar{X}_{1987}	Abr	Jun	Oct	\bar{X}_{1988}
<i>Chromatium</i>	32	65	121	86	76.0±37.3	17	47	40	34.9±15.9
<i>Thiocapsa</i>	0.13	0.33	0.82	0.29	0.39±0.30	0.19	0.24	0.18	0.20±0.03
<i>Amoebobacter</i>	0.39	1.1	0.74	1.08	0.83±0.34	0.34	0.45	0.99	0.59±0.35



La biomasa de *Chromatium*, tanto por la concentración celular alcanzada como por el biovolumen individual de las células, representa casi el 100 % de las Cromatiáceas (figura 8.9.B). Únicamente en abril de 1988, la biomasa de *Thiocapsa* y *Amoebobacter* representó un porcentaje ligeramente mayor (1.1 y 2 % respectivamente) al alcanzado en los demás momentos del período de estratificación. En todas las demás ocasiones, ambas poblaciones estaban por debajo del 1 %.

Los cambios temporales en biomasa nos dan una estima de la velocidad de crecimiento neta de una población, aunque representan una subestima del crecimiento real celular puesto que existen pérdidas debidas a depredación, sedimentación y otras salidas de biomasa del sistema. La velocidad de crecimiento y decrecimiento de la biomasa bacteriana fotosintética en la columna de agua anóxica se ha calculado mediante los incrementos y decrementos netos de ésta entre dos muestreos consecutivos y los resultados obtenidos se muestran en la figura 8.11.A. La biomasa de *C. weissei*, crece durante los primeros meses de la estratificación de 1987 con una tasa de alrededor de $1.3 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. A partir de agosto, se origina una disminución de la biomasa total, de manera que entre este mes y septiembre la población de *C. weissei*, disminuye con una tasa también bastante rápida, de $1.14 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. A comienzos de la estratificación de 1988, el crecimiento es más lento que el año anterior, observándose una tasa de crecimiento de $0.59 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$.

Respecto a la población de *Thiocapsa*, ésta crecía con una tasa de $0.007 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ entre junio y julio de 1987 (figura 8.11. A). A partir de este momento, la población mostró una tasa de crecimiento negativa que fue mayor en el último período del proceso de estratificación ($-0.003 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$). En cuanto a *Amoebobacter*, ésta mostró una tasa de crecimiento más elevada que la presentada por *Thiocapsa* entre junio y julio del primer año de estudio, y al igual que esta última, la tasa de convirtió en negativa hasta finales de la estratificación cuando la mezcla otoñal desestabilizó la laguna. En los primeros momentos de la estratificación de 1988, las tasas de crecimiento de *Thiocapsa* y *Amoebobacter* fueron de 0.001 y $0.002 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, respectivamente.

Figura 8.10. (Página anterior) Evolución de la biomasa de Cromatiáceas totales ($\text{mg C}\cdot\text{l}^{-1}$; A), del contenido específico en bacterioclorofila *a* (B) y en okenona (C) en la laguna Arcas-2 durante el periodo de estudio.

Figure 8.10. (Previous page) Time-depth distribution of Chromatiaceae biomass ($\text{mg C}\cdot\text{l}^{-1}$; A), Bchl *a* specific content (B) and okenone specific content (C) in Lake Arcas-2.

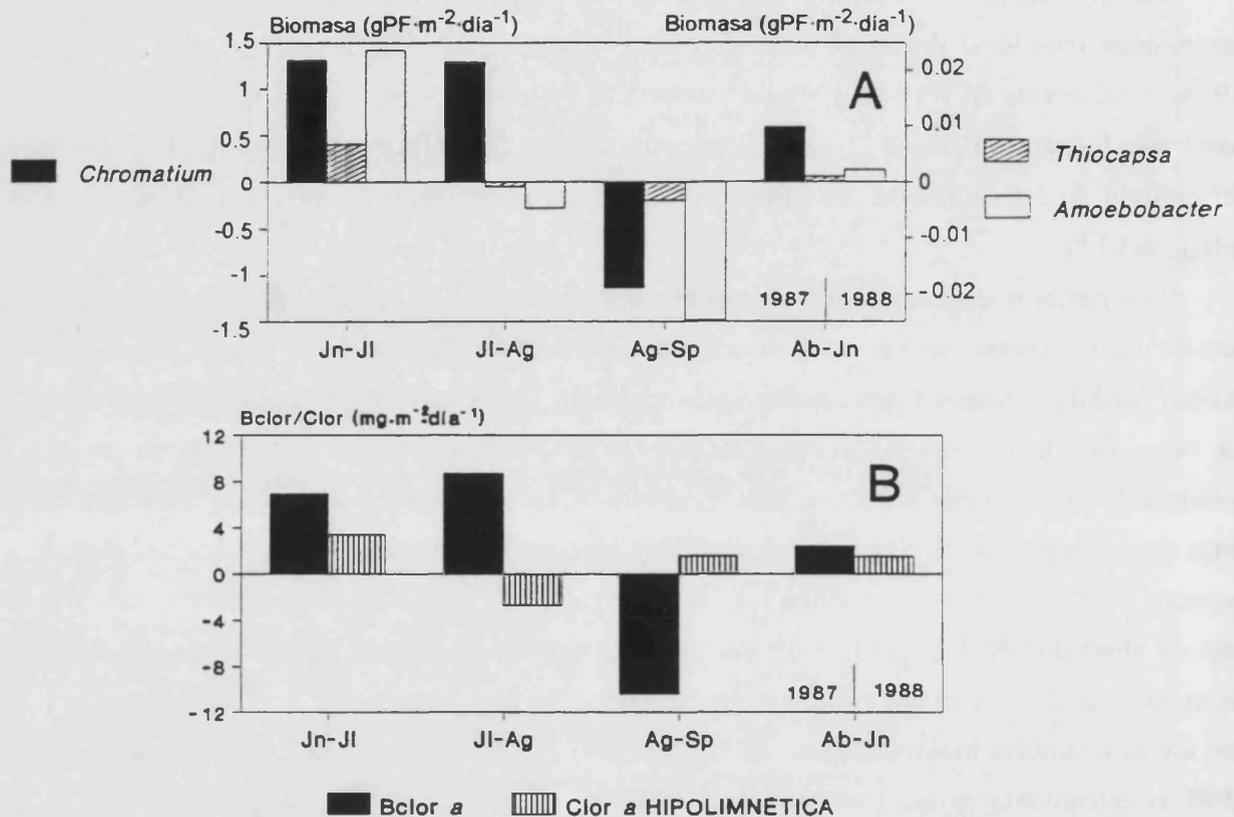


Figura 8.11. Tasas de crecimiento y desaparición de la población de las tres especies de Cromatiáceas calculada a partir de las variaciones de su biomasa (A) y de la Bclor *a* y la clorofila *a* hipolimnética (B).

Figure 8.11. Formation and destruction rates of Chromatiaceae biomass (A) and Bchl *a* and hypolimnetic chlorophyll *a* (B).

Utilizando las concentraciones de Bclor *a* para seguir la velocidad de crecimiento y decrecimiento de la población de Cromatiáceas (figura 8.11.B), se obtuvieron resultados similares a los de la biomasa de *Chromatium* puesto que es la especie mayoritaria. Así, de junio a julio de 1987, la población creció con una tasa de +6.9 mgBclor·m⁻²·d⁻¹, y de éste al siguiente la tasa aumentó hasta +8.7 mgBclor·m⁻²·d⁻¹. A partir de este momento se produce una disminución del contenido en Bclor *a* con una tasa de -10.4 mgBclor·m⁻²·d⁻¹. La Bclor *a* ofreció un crecimiento más lento en 1988 que el observado con la biomasa al comienzo de la estratificación (+ 2.4 mgBclor·m⁻²·d⁻¹).

En cuanto a la clorofila *a* encontrada en el hipolimnion, se observó una tasa de crecimiento superior (+3.4 mg Clor·m⁻²·d⁻¹) a la ofrecida por las Clorobiáceas, aunque inferior a la de las Cromatiáceas.

El tiempo de generación (t.g.) evaluado a partir de poblaciones naturales y calculado mediante las variaciones en biomasa integrada durante la estratificación de 1987, dio un resultado medio de 32 días (tasa intrínseca de crecimiento = 0.031 d^{-1}) para la población de *C. weissei*. *Thiocapsa* mostró un tiempo de generación similar, y el ofrecido por *Amoebobacter* fue ligeramente inferior (29 días, tasa intrínseca de crecimiento de 0.035 d^{-1}). En todas ellas, la fase de crecimiento exponencial se dio entre junio y julio. Entre julio y agosto, el t.g. de la población de *Chromatium* fue de 70 días (tasa = 0.014 d^{-1}). El resto de las especies, como se ha visto anteriormente, mostraron una disminución poblacional.

También se evaluaron los tiempos de generación a través del incremento en pigmentos fotosintéticos (bacterioclorofilas). En este caso se obtuvo un tiempo de generación de 20 días para las Cromatiáceas entre junio y julio (entre julio y agosto el tiempo de generación fue de 45 días). En el mismo período, los organismos poseedores de clorofila *a* duplicaban la población cada 34 días.

8.2.5. Relación entre la biomasa bacteriana y la concentración de pigmentos

La relación existente entre la biomasa de Cromatiáceas y la concentración de Bclor *a* se muestra en la figura 8.12, con la recta de regresión de mínimos cuadrados. Existe una elevada correlación tanto en las muestras puntuales (fig. 8.12. A) como en los parámetros integrados para una columna de agua anóxica de 1 m^2 (B), apreciándose una relación logarítmica directa. En el primero de los casos se obtiene un coeficiente de correlación de 0.96, mientras que en el segundo es ligeramente superior (0.999).

8.2.6. Adaptación del contenido en pigmentos a los cambios estacionales de la intensidad luminosa

El contenido específico en bacterioclorofilas nos permite estudiar su contenido relativo por unidad de biomasa (concentración específica) y constituye una estima de la síntesis de éstas, de modo que puede ser considerado como un índice de la actividad fotosintética poblacional y de las adaptaciones a las diferentes intensidades de luz para lograr un óptimo de eficiencia. La evolución del contenido específico de Bclor *a* (figura 8.10.B) muestra la coincidencia entre los máximos de este contenido específico y los de la Bclor *a* (figura 8.5). Además, las relaciones más elevadas se dieron en julio de 1987 indicando que la síntesis de Bclor *a* debía ser muy

intensa y los valores máximos obtenidos fueron de 8 $\mu\text{g Bclor } a/\text{mg PF}$. Hacia el fondo de la laguna también se registró un aumento del contenido específico, posiblemente debido al acúmulo de Bclor *a* de células degradadas, puesto que la luz no llega a estas profundidades. Al comienzo de la estratificación de 1988 el contenido específico era bajo (1-2 $\mu\text{gBclor } a/\text{mg PF}$) pero éste aumentaba a medida que se consolidaban las condiciones de estratificación. En este período, el contenido específico máximo fue de 4 $\mu\text{gBclor } a/\text{mg PF}$.

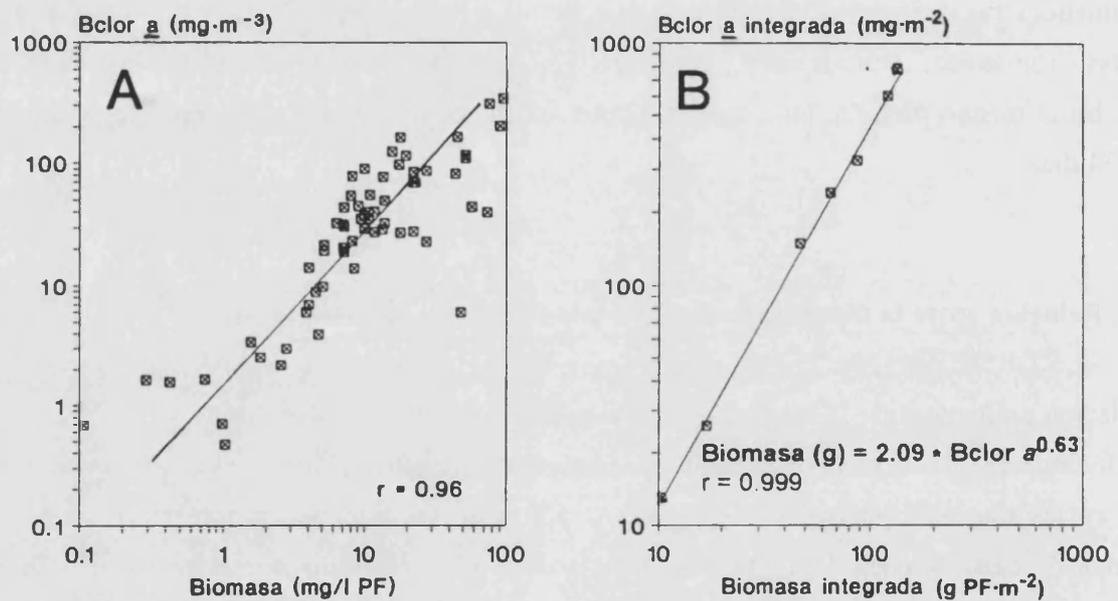


Figura 8.12. Relación entre la cantidad de Bclor *a* de las Cromatiáceas y su biomasa en muestras individuales (A) y en valores integrados para toda la columna de agua anóxica (B).

Figure 8.12. Relation between Bchl *a* from Chromatiaceae and their biomass in discrete samples (A) and integrated values for the whole anoxic water column (B).

En cuanto al contenido específico en carotenoides (figura 8.10. C), éste mostraba escasas variaciones a lo largo del período de estratificación. Así, en 1987 los valores de dicho contenido variaban entre 0.2 y 0.5 U.A./mg PF y únicamente se observaron contenidos de 0.8 U.A./mg PF en zonas profundas de la laguna muy cercanas al sedimento que indicarían carotenización de células viejas. A nivel de la lámina microbiana, el contenido específico en okenona fue máximo en julio de 1987. Además, en 1988 este contenido específico mostró valores similares a los del año precedente.

8.2.7. Cinética de crecimiento de *C. weissei* en el laboratorio bajo dos intensidades luminosas

En la figura 8.13 se muestran los resultados de las curvas de crecimiento de *Chromatium weissei* a dos intensidades luminosas, 3 y 15 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En dicha figura se observa como esta especie de Cromatiáceas se ve afectada considerablemente por la luz, indicando que el óptimo lumínico está por encima de los 3 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

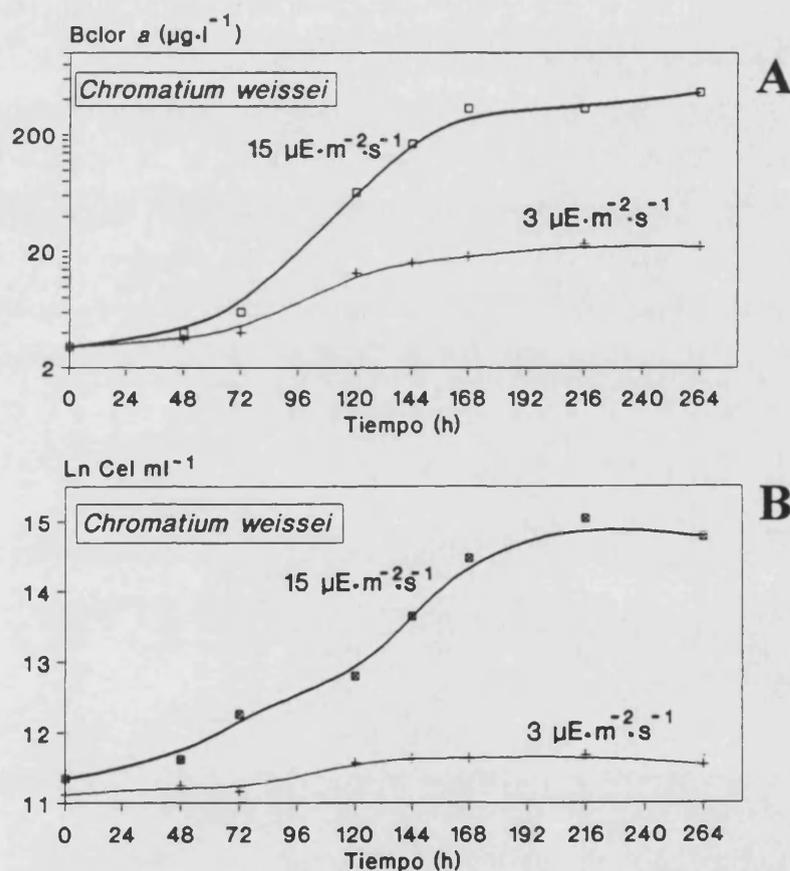


Figura 8.13. Evolución del crecimiento, expresado en concentración de bacterioclorofila *a* (A) y en $\text{cel}\cdot\text{ml}^{-1}$ (B) de *C. weissei* sometido a dos intensidades luminosas (3 y 15 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Figure 8.13. Time course of *C. weissei* (as bacteriochlorophyll *a* concentration (A) and cell ml^{-1} (B)) under two light intensities (3 and 15 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

En el cultivo sometido a 15 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ la fase exponencial de crecimiento en *Chromatium* comienza después de las 45 h de incubación y dura hasta las 200 h, momento en el que empieza a detectarse la fase estacionaria. El máximo número de células alcanzado al final de la fase exponencial fue de $3.4 \times 10^6 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$ y la concentración de bacterioclorofila *a*

correspondiente era de $250 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Sin embargo, a $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ la fase exponencial del cultivo duró 96 h y sólo se alcanzaron $1.18 \times 10^5 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$ y $23 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ de Bclor *a*.

La tasa intrínseca de crecimiento, calculada por el método de regresión lineal, para el cultivo sometido a mayor intensidad luminosa fue de 0.0158 h^{-1} (0.38 días^{-1}), mientras que a $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ *Chromatium* mostró un tasa con un valor de 0.0022 h^{-1} (0.053 días^{-1}). Por tanto, los tiempos de generación en las condiciones de incubación citadas alcanzaron valores de 2.6 días en el caso de incubación a $15 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y de 11.3 días en el segundo caso.

El contenido en Bclor *a* por célula en los diferentes momentos de la curva de crecimiento y a las distintas intensidades luminosas, variaba entre $0.177\text{-}0.189 \text{ nanog Bclor } a\cdot\text{cel}^{-1}$ en mitad de la fase exponencial a $15 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y los valores eran ligeramente inferiores ($0.123\text{-}0.194 \text{ nanog Bclor } a\cdot\text{cel}^{-1}$) a $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

La evolución del porcentaje de las células de *C. weissei* en división a lo largo del periodo de incubación bajo las dos condiciones luminosas se muestra en la figura 8.14. El cultivo incubado a $15 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ presentó porcentajes mucho más elevados que el sometido a bajas intensidades luminosas. El máximo (48 %) se dio a las 120 h de incubación, disminuyendo después de este momento y manteniéndose con valores cercanos al 30 %. Por contra, el cultivo a $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ mostró los porcentajes más elevados a partir de las 144 h de incubación y el máximo absoluto fue del 26 % a las 168 h de incubación.

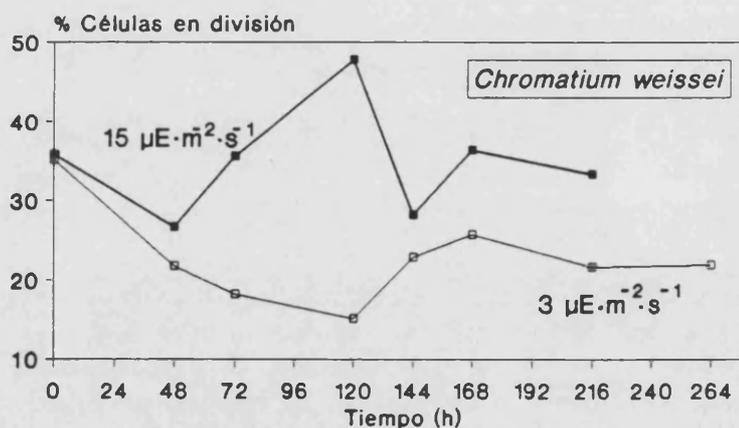


Figura 8.14. Porcentaje de células de *C. weissei* en división respecto al número total de células a las dos condiciones luminosas ensayadas.

Figure 8.14. Percentage of *C. weissei* dividing cells at the two tested light conditions

8.2.8. Evolución del ciclo diario de la laguna Arcas-2

El estudio del ciclo diario en la laguna Arcas-2 se realizó los días 20 y 21 de septiembre de 1989. El día 19 de septiembre se hizo un muestreo preliminar para determinar las condiciones en las que se encontraba la laguna. En esta época del año, aunque dependiendo de las condiciones climáticas, la laguna se suele encontrar estratificada, estado en el permanece hasta mediados de octubre, fecha en la que generalmente se produce de manera súbita la mezcla.

Después de establecida la posición exacta de la termoclina, la interfase óxico-anóxica y la redoxclina, se seleccionaron las profundidades epilimnéticas a muestrear; la lámina microbiana se muestreó cada 10 cm y el hipolimnion se estudió a intervalos de 50 cm a partir del final de la lámina microbiana y hasta el fondo de la laguna.

El primer muestreo del ciclo diario se realizó de noche, a las 22:30 h, el siguiente al amanecer (a las 6 h), los dos siguientes a las 10:20 y 15 h y el último al atardecer (18:30 h). El cielo estuvo despejado en todo momento y el sol brilló durante todo el día al igual que el día anterior. Las muestras se tomaron desde la embarcación perfectamente fijada sobre el punto de máxima profundidad de la laguna como era habitual en los demás muestreos.

8.2.8.1. Variaciones circadianas de los parámetros físico-químicos

En la figura 8.15 se representa, junto a otros parámetros, la evolución de la temperatura en diferentes momentos del ciclo diario. En ella se observa la marcada termoclina situada a la profundidad de 7 m, la cual mostraba un espesor de 3 m. Los máximos gradientes de temperatura se detectaron entre 8 y 9 m con valores de $2.5\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$, alcanzándose el máximo por la tarde (a las 18:30 h) con un valor de $2.7\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$. El mínimo fue de $2.4\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ y se registró en el muestreo de la mañana.

La figura 8.16 muestra las diferencias de temperatura entre dos muestreos consecutivos. En ella se observa como la laguna sufre un enfriamiento desde la tarde del día 20 de septiembre hasta el amanecer del día 21, correspondiente a una diferencia de temperatura de alrededor de $2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ en la superficie de la laguna. A medida que transcurre el día, la radiación solar produce un calentamiento de la laguna que se traduce en diferencias de temperatura de más de $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ entre la mañana (10:20 h) y la tarde (15 h). La oscilación máxima en la temperatura superficial mostró un valor de $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ a lo largo del día, afectando principalmente al primer metro de profundidad, aunque también se observaron cambios hasta los 7.5 m. A nivel de la interfase óxico-anóxica,

los pequeños cambios no seguían un modelo general y son difíciles de interpretar. La temperatura mínima superficial fue de 19.1 °C y la máxima registrada alcanzó un valor de 21.9 °C.

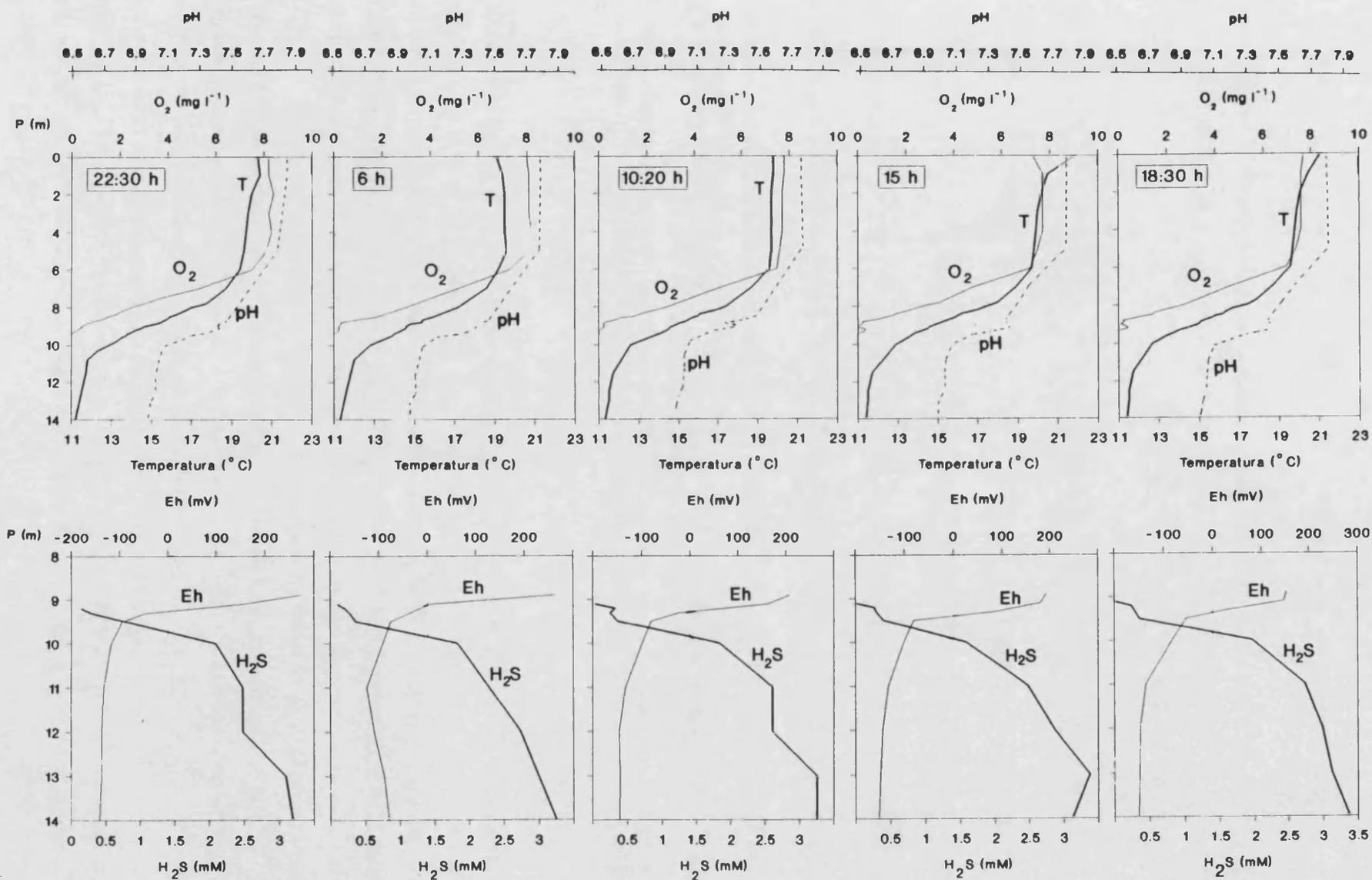
También en la figura 8.15 se presentan los perfiles de oxígeno disuelto en los diferentes momentos del ciclo estudiado. En el epilimnion no se observaron máximos de oxígeno aparentes y los valores se encontraban entre 7.5 y 8 mg·l⁻¹ que corresponden a aguas subsaturadas respecto al equilibrio con la atmósfera. Los perfiles de oxígeno se mantienen homogéneos a lo largo de varios metros en el perfil vertical hasta llegar a la zona de la interfase óxico-anóxica donde la caída del valor es repentina y rápida. Este hecho sucede a partir de los 6 m y se llega al ambiente microaerobio alrededor de los 9 m, justo al inicio de la redoxclina. Durante la tarde (15 y 18:30 h), los perfiles de oxígeno mostraron una peculiaridad. El contenido en oxígeno comenzaba a disminuir a partir de 6 m de profundidad (donde se midieron 7 mg·l⁻¹ de O₂), hasta alcanzar muy bajas concentraciones (0.3 mg·l⁻¹ entre 8.9 y 9.1 m) sin llegar a la extinción total. Sin embargo, se detectó un nuevo aumento en la concentración de oxígeno a los 9.2 m (con concentraciones de 0.5 mg·l⁻¹) disminuyendo a partir de esta profundidad para extinguirse definitivamente a los 9.4 m. Este pico profundo de oxígeno, que se había observado en otros muestreos estivales, viene relacionado con el hecho de que no se detectase sulfhídrico a 9.1 m en estos dos muestreos.

El potencial de oxidación-reducción fue un excelente indicador de la interfase oxidada/reducida, ya que mostró un salto de +150 a -50 mV en un rango de 10-20 cm de profundidad. La figura 8.15 muestra también la posición de la redoxclina a lo largo del ciclo diario, la cual realizó un desplazamiento vertical máximo de 40 cm, estando localizada entre 8.9 y 9.1 m durante el amanecer y desplazándose a una mayor profundidad (9.3-9.4 m) por la tarde.

En la figura 8.15 está representada la evolución de la concentración de sulfhídrico en la laguna. Las concentraciones de sulfhídrico eran de 0.2-0.3 mM a nivel de la densa lámina bacteriana y aumentaban hacia el hipolimnion, donde se alcanzaban concentraciones muy elevadas (superiores a 3 mM) cerca del fondo de la laguna. La concentración de sulfhídrico a 9.1 m (la parte superior de la lámina bacteriana) pasó de ser 0.1 mM en los perfiles de los muestreos de la noche, el amanecer y la mañana, a ser indetectable en el resto de los muestreos.

Figura 8. 15. (Página siguiente) Perfiles verticales de temperatura (° C), oxígeno disuelto (mg·l⁻¹) y pH (gráficas superiores), y sulfhídrico (mM) y Eh (mV) (gráficas inferiores) en la laguna Arcas-2 en diferentes momentos del día (noche, amanecer, mañana, tarde y atardecer) los días 20-21 de septiembre de 1989.

Figure 8.16. (Next page) Vertical profiles of temperature (° C), oxygen (mg·l⁻¹), and pH (top graphs) and sulfide (mM) and Eh (mV) (down graphs) during night, dawn, morning, afternoon and evening samplings along 20-21 September 1989.



Los coeficientes de extinción de la luz, así como la profundidad donde alcanza el 10, 1 y 0.1% de la intensidad luminosa incidente en superficie aparecen representados en la figura 8.17.A. A las 6 de la mañana, la intensidad luminosa en superficie era de $35 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, sin embargo no se detectó luz todavía en la interfase óxico-anóxica pues se extinguía ligeramente por debajo de los 5 m de profundidad.

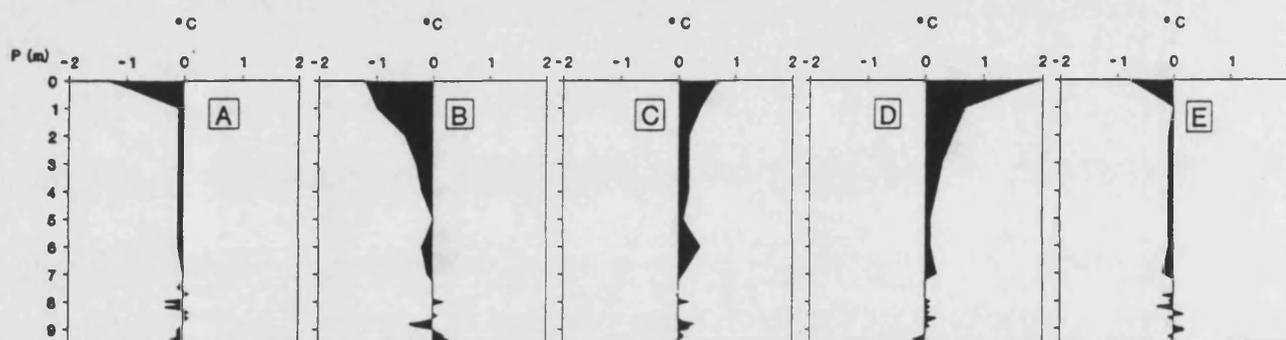


Figure 8.16. Diferencias de temperatura entre dos muestreos consecutivos en los 9 primeros metros del perfil vertical de la laguna Arcas-2. **A:** entre las 18 h y las 22:30 h del día 20 de septiembre; **B:** entre las 22:30 h del día 20 y las 6 h del día 21; **C:** entre las 6 h y las 10:20 h; **D:** entre las 10:20 h y las 15 h y **E:** entre las 15 h y las 18:30 h del día 21 de septiembre de 1989.

Figure 8.16. Differences of temperature in the vertical profile (9 first meters) between two consecutive samplings. **A:** between 18 h and 22:30 h on 20 September; **B:** between 22:30 h on 20 and 6 h on 21 September; **C:** between 6 h and 10:20 h; **D:** between 10:20 h and 15 h and **E:** between 15 h and 18:30 h on 21 September 1989.

A las 10:20 h se midieron $510 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en superficie y a las 15 h se obtuvo un valor de $1200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ que disminuyó hasta $140 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a las 18:30 h. El 1% de la luz incidente se midió unos pocos centímetros por debajo de los 8.5 m en estos tres últimos muestreos. A 9 m de profundidad se midieron 3.4, 8.7 y $0.78 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (los cuales suponían el 0.67, 0.73 y 0.56 % de la luz incidente, respectivamente). La luz alcanzaba la zona de los procariotas fotosintéticos durante un periodo de 10 h durante estas fechas.

Además, se observó la presencia de dos pendientes en la gráfica logarítmica de la penetración de la luz frente a la profundidad (figura 8.17.B). Una de ellas, la correspondiente al epilimnion y la parte superior del metalimnion, mostraba un valor constante (aprox. -0.19) a lo largo del ciclo diario, mientras que la segunda de ellas, correspondiente a la zona inferior del metalimnion y de la interfase $\text{O}_2/\text{H}_2\text{S}$ era mucho más acusada y variable (-0.47, -1.44) con el ciclo diario, indicando que la luz es absorbida por algo que evoluciona moviéndose con dicho ciclo.

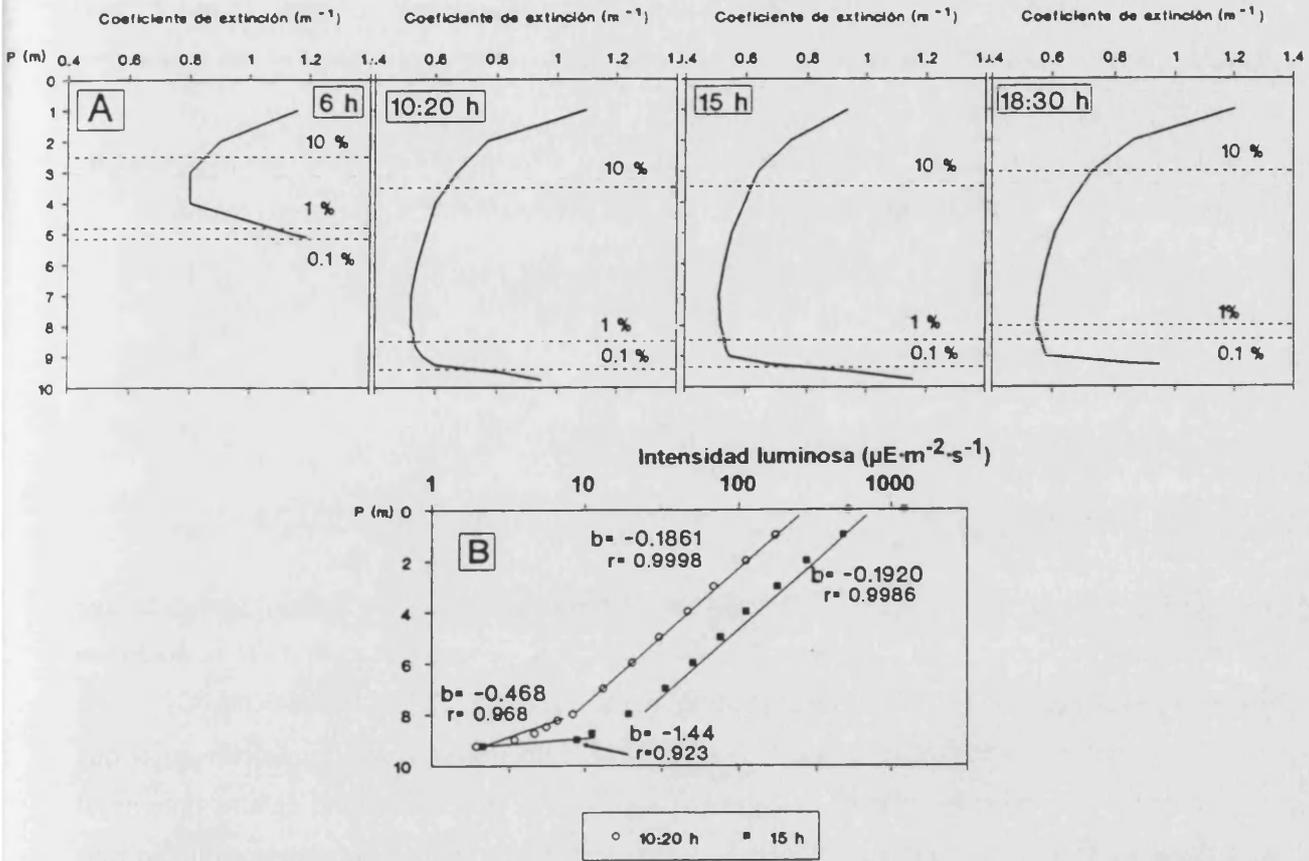


Figura 8.17. A: Coeficientes de extinción de la luz (calculados a intervalos de 1 m) en los diferentes momentos del ciclo diario. Se señala también la posición del 10, 1 y 0,1 % de la luz incidente en superficie. **B:** Pendientes de la penetración de la luz en dos momentos del ciclo diario (10:20 h y 15 h).

Figure 8.17. A: Extinction coefficient profiles (calculated at 1 m intervals) during several moments of the diel cycle. Dashed lines indicate 10, 1 and 0.1 % of incident light at surface. **B:** Slopes of the light penetration profiles at two moments of the diel cycle (10:20 h and 15 h).

8.2.8.2. Modificaciones en la microestratificación de los organismos fotosintéticos y migración vertical

En la figura 8.18.A se encuentra representada la evolución de la densidad celular de *C. weissei* durante el ciclo diario estudiado. Se observa como esta especie se hallaba formando una densa y estrecha lámina microbiana que alcanzaba concentraciones celulares superiores a 10^6 cel·ml⁻¹. La máxima concentración de células (1.1×10^6 cel·ml⁻¹) en el muestreo de la noche se encontró a 9.3 m. Al amanecer, el máximo se localizó a 9.2 m con densidades de 6.7×10^5 cel·ml⁻¹. A partir de entonces, la luz alcanzaba la zona bacteriana y la lámina microbiana comenzó a hacerse

más densa y más fina, con máximos celulares de $8.5 \times 10^5 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$ a 9.2 m. A mediodía (15 h), la densidad celular máxima se midió a la misma profundidad, sin embargo ésta era mucho más elevada, $1.2 \times 10^6 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$. Tanto a las 10:20 h como a las 15 h, la luz que llegaba al máximo celular de *C. weissei* era de $2 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

En la figura 8.19 aparecen representadas las amplitudes del nicho (A.N.) ocupado durante el estudio por los organismos fotosintéticos, calculadas éstas según la siguiente expresión:

$$\text{A.N.} = \frac{1}{\left(\sum_{i=1}^n \frac{x_i}{\sum_{i=1}^n x_i} \right)^2}$$

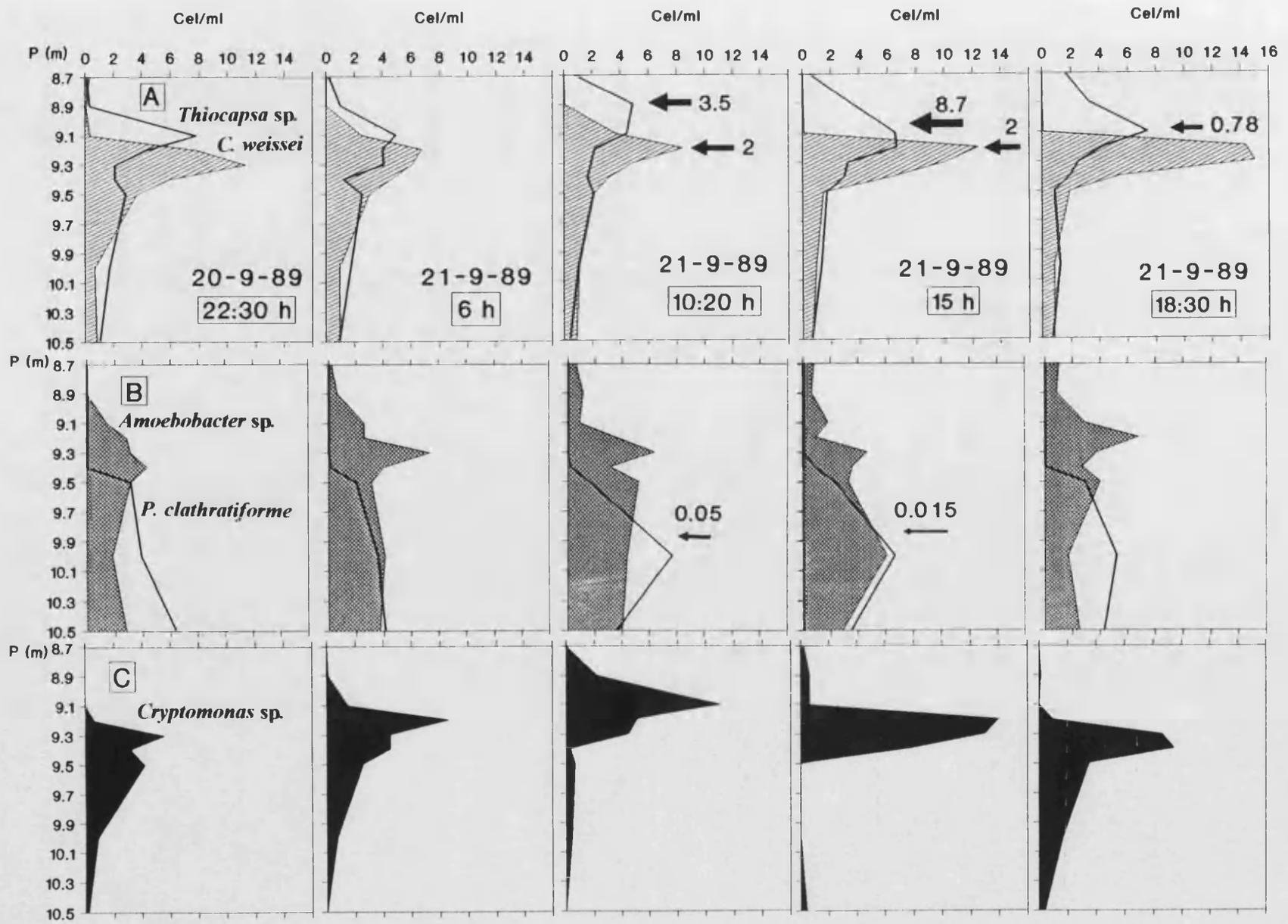
donde x_i es la densidad celular de un organismo dado a la profundidad i .

En el caso de *C. weissei* se observa como la amplitud va disminuyendo a medida que avanza el día, pasando de ser 7.15 a las 6 h de la mañana, después de estar toda la noche en oscuridad, a 6.85 a las 10:20 h para alcanzar finalmente el valor de 3.81 a las 16:30 h.

Como vimos en el apartado 8.2.3, *Thiocapsa* es otro microorganismo fotosintético que muestra una distribución laminar en la laguna. La evolución de su densidad celular durante el ciclo diario se representa en la figura 8.18.A. La concentración celular fue siempre mucho más baja que la de *C. weissei* (del orden de $10^4 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$). La posición que adoptaba esta bacteria era siempre de unos centímetros por encima de *C. weissei* y siempre justo en la interfase aeróbica/anaeróbica, zona donde coexiste el oxígeno y sulfhídrico y donde las intensidades luminosas eran mayores (3.5 y $8.7 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en los muestreos de las 15 y 18:30 h, respectivamente).

Figura 8.18. (Página siguiente) Distribución vertical de la densidad celular de los organismos fotosintéticos en los diferentes momentos del ciclo diario, entre 8.7 y 10.5 m de profundidad. A: La densidad celular de *Chromatium weissei* se presenta a escala de $10^5 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$, la de *Thiocapsa* a escala de $10^4 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$, así como la de *Amoebobacter* y *Pelodictyon* (B). La concentración celular de *Cryptomonas* aparece en las gráficas inferiores (C) a escala de $10^3 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$. Las flechas con números indican los $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de luz que llegan a esas profundidades.

Figure 8.18. (Next page) Vertical distribution of cell density of phototrophic microorganisms and *Cryptomonas* on 20-21 September, between 8.7 and 10.5 m depth. A: *Chromatium weissei* is represented by the scale of $10^5 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$. Cell density of *Thiocapsa* is expressed as $10^4 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$. B: The scale of *Amoebobacter* and *Pelodictyon* is $10^4 \text{ cell}\cdot\text{ml}^{-1}$. C: Cell density of *Cryptomonas* is represented $\times 10^3 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$. The arrows with numbers indicate the $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ reaching each depth.



Las bacterias fotosintéticas de la laguna Arcas-2

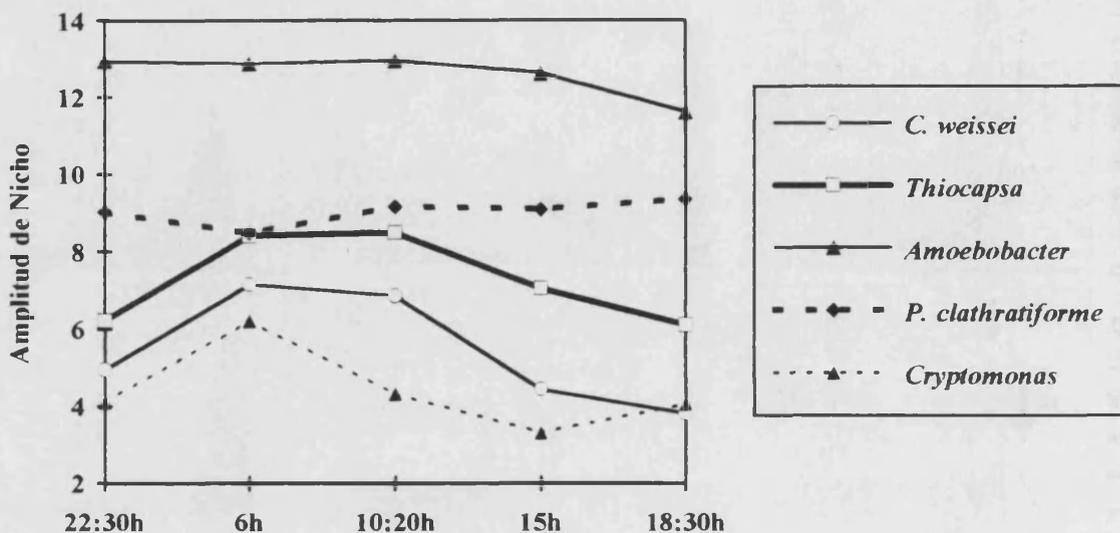


Figura 8.19. Amplitud de nicho de los distintos microorganismos fotosintéticos durante el ciclo diario de la laguna Arcas-2.

Figure 8.19. Niche amplitude of the different photosynthetic microorganisms during the diel cycle in Lake Arcas-2.

La amplitud del nicho de *Thiocapsa* (figura 8.19) muestra mayores valores que los presentados por *Chromatium*, y un comportamiento similar al de esta última. De tal forma, *Thiocapsa* aumenta su amplitud de nicho durante la noche (pasando de A.N.= 6.22 a A.N.= 8.40) y, a semejanza de lo que sucedía con *Chromatium*, disminuye dicha amplitud hacia las 15 h, mostrando su valor mínimo al atardecer (A.N.= 6.10).

La concentración celular de *Amoebobacter* aparece también representada en la figura 8.18.B. Es similar a la de *Thiocapsa*, pero los máximos celulares están siempre por debajo de los de *C. weissei* y *Thiocapsa*. Su distribución no sigue el modelo de las dos Cromatiáceas anteriores y resulta difícil de interpretar, quizá porque es una bacteria que tiende a formar agregados celulares y de ahí que los recuentos sean mucho más heterogéneos que en el caso de organismos con células individuales. Estos mismos inconvenientes han sido citados por Pedrós-Alió y Sala (1990) para *Amoebobacter* en la laguna del Cisó. La amplitud de nicho de esta bacteria (figura 8.19) es mucho mayor que la de las dos anteriores, indicando que esta especie no forma una abrupta lámina, y se mantiene sin apenas variar a lo largo del ciclo diario.

La bacteria verde del azufre *P. clathratiforme* se desarrolla siempre por debajo de las poblaciones de Cromatiáceas (figura 8.19.B), a intensidades luminosas casi indetectables ($< 0.05 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). La densidad celular era del orden de $10^4 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$ y como en el caso de *Amoebobacter* sp., la tendencia de *Pelodictyon* a formar agregados celulares origina una

distribución heterogénea de los perfiles de densidad celular, y los valores de su amplitud de nicho son intermedios (figura 8.19).

El organismo eucariota *Cryptomonas erosa* se encontró coexistiendo con los procariontes fotosintéticos. La abundancia de este organismo era del orden de 10^3 cel·ml⁻¹ aunque en algunas ocasiones se alcanzaron concentraciones celulares de 10^4 cel·ml⁻¹ en la zona de la lámina bacteriana. La evolución de su densidad celular se encuentra representada en la figura 8.18.C. Durante la noche, la concentración máxima se encontraba localizada a 9.3 m. A las 10:20 h el máximo se encontró a 9.1 m y a partir de entonces vuelve a descender el máximo celular hasta 9.3 m en el muestreo del atardecer.

Los valores de amplitud del nicho de *Cryptomonas* son bajos (figura 8.19) indicando que su población se encuentra concentrada, y concretamente, alrededor de la lámina bacteriana. Únicamente en el muestreo del amanecer, cuando la luz no alcanzaba aún la interfase, mostró un valor más elevado (A.N.= 6.22). El valor más bajo (A.N.= 3.32) se presentó a las 15 h, encontrándose todas concentradas donde posiblemente se hallen fotosintetizando activamente. Al atardecer, comenzaría de nuevo la migración hacia aguas más profundas, presentando entonces una amplitud de nicho con un valor de 4.05.

Además, se observó un gran número de filamentos de cianobacterias (especialmente de *Oscillatoria cf. ornata*, con densidades del orden de 10^4 filam·ml⁻¹) en estrecho contacto con las poblaciones de microorganismos citadas anteriormente, cuyo estudio se detalla ampliamente en la tesis de Antonio Camacho, integrante también de este equipo de investigación (Camacho, 1997).

La migración vertical de los microorganismos en la laguna Arcas-2 se cuantificó a través del cálculo de dos parámetros, la profundidad mediana y la profundidad media. Ambos parámetros muestran una migración vertical de los organismos, aunque sus valores absolutos difieren ligeramente. La tabla 8.5 resume dichos rangos de migración.

Tabla 8.5. Rangos de migración de los microorganismos fototróficos de la interfase de la laguna Arcas-2 durante el ciclo diario.

Table 8.5. Migration ranges of phototrophic microorganisms from the interphase of Lake Arcas-2 during the diel cycle.

MICROORGANISMO	RANGO DE MIGRACIÓN	
	PROF. MEDIANA (m)	PROF. MEDIA (m)
<i>C. weissei</i>	0.69	0.40
<i>Thiocapsa</i> sp.	0.71	0.49
<i>Amoebobacter</i> sp.	0.66	1.15
<i>P. clathratiforme</i>	0.47	0.26
<i>Cryptomonas erosa</i>	0.20	0.49

Las variaciones de la profundidad media y mediana, así como la profundidad a la cual se detectó la máxima concentración celular durante los diferentes momentos del ciclo diario se representan en la figura 8.20. Se puede decir que la evolución de los dos primeros parámetros es similar, aunque con algunas excepciones.

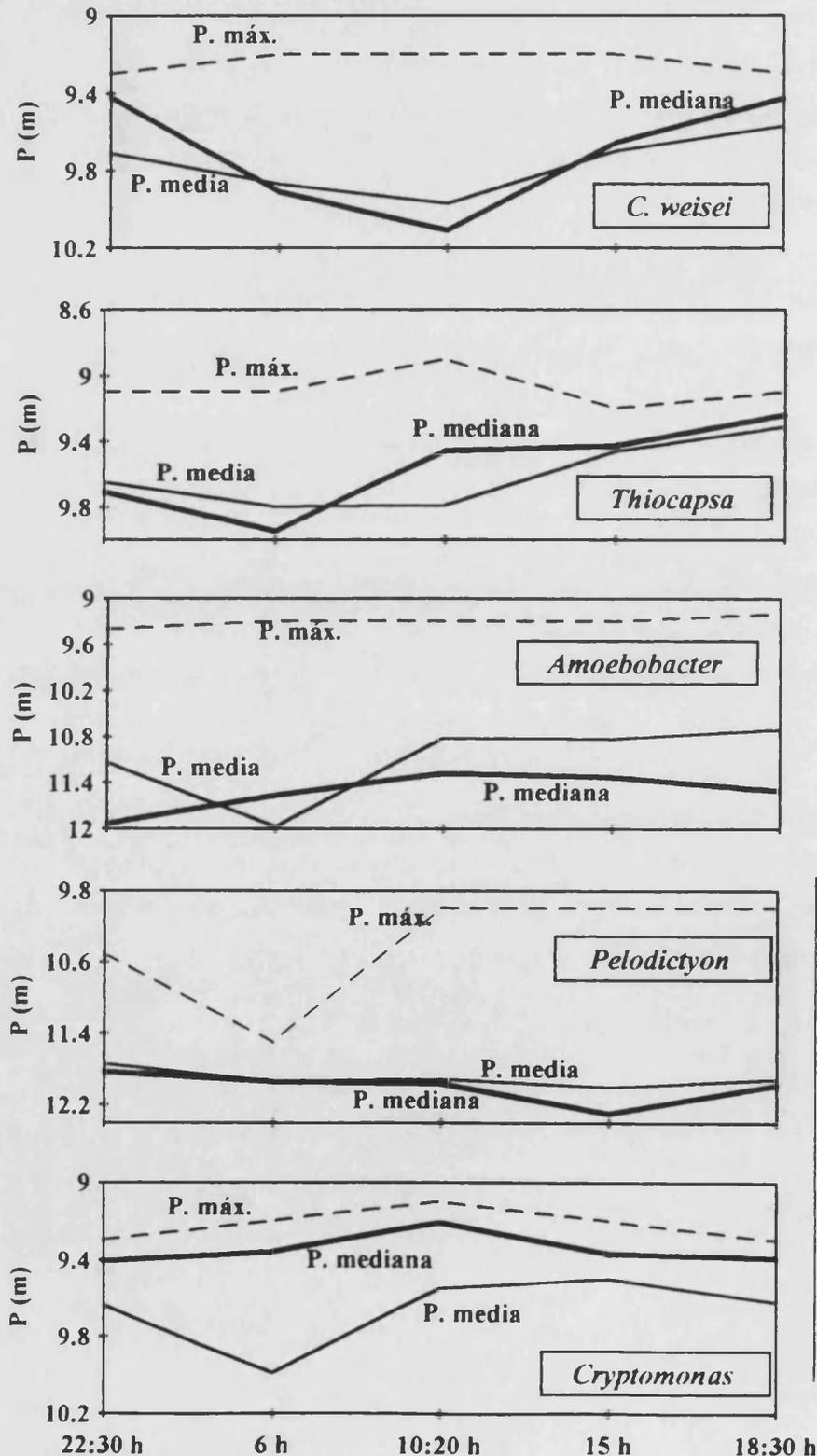


Figura 8.20. Variaciones de la profundidad mediana (línea gruesa), la profundidad media (línea fina) y la profundidad a la cual se detectó la máxima concentración celular (línea de trazos) de los distintos microorganismos durante el ciclo diario.

Figure 8.20. Variations in median depth (thick line), mean depth (thin line) and the depth where the maximum cell density (dashed line) was found for the different microorganisms during the diel cycle

8.2.9. Variaciones del biovolumen de *Chromatium weissei*

Durante el estudio del ciclo diario se determinó el volumen celular de *C. weissei* en los diferentes momentos y a distintas profundidades. En la gráfica 8.21 se aprecia como el valor medio del volumen de las células presentes en la lámina microbiana es superior al de las zonas más profundas del hipolimnion. En la zona de alta densidad celular (9.1-9.5 m), el volumen celular medio es de $69.24 \pm 3.83 \mu\text{m}^3$, mientras que en la zona inferior fue de $54.65 \pm 5.91 \mu\text{m}^3$. La media global del volumen de *C. weissei* resultó ser de $60.5 \pm 3.79 \mu\text{m}^3$ en el estudio del ciclo diario.

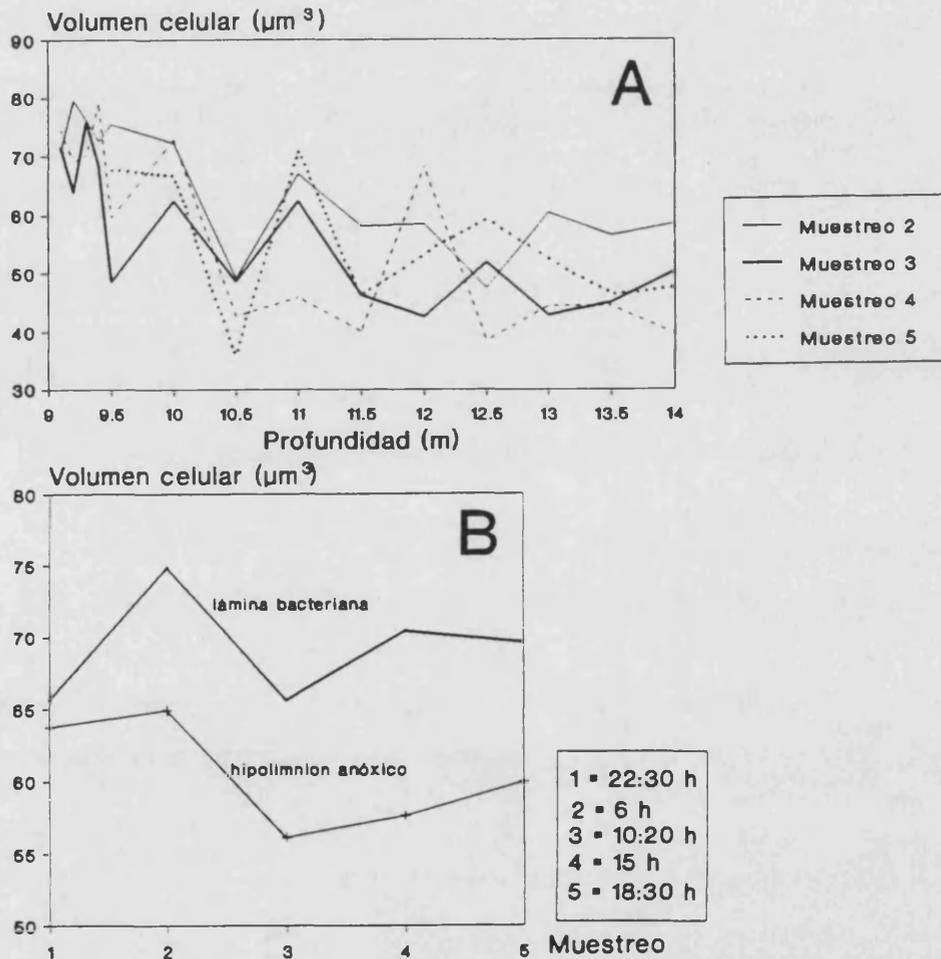


Figura 8.21. A: Volumen celular medio (μm^3) de *Chromatium weissei* en distintos puntos de la lámina microbiana e hipolimnion de la laguna Arcas-2 en las diferentes horas de muestreo del ciclo diario. **B:** Volumen celular medio de *Chromatium weissei* considerando sólo la zona de la densa lámina microbiana (9.1-9.5 m) y considerando todo el hipolimnion anóxico (9.1-14 m).

Figure 8.21. A: Mean cell volume (μm^3) of *Chromatium weissei* in several depths of the interphase and hypolimnion of Lake Arcas-2 in the different sampling time during the diel cycle. **B:** Mean cell volume (μm^3) of *Chromatium weissei* in the bacterial plate (9.1-9.5 m) and in the whole hypolimnion (9.1-14 m)

El análisis de la varianza (tabla 8.6) realizado sobre los datos, indica que el valor medio del volumen celular varía significativamente tanto en función de la profundidad como de las distintas horas de muestreo.

Tabla 8.6. Resultados del análisis de la varianza de dos factores (ANOVA) del volumen (μm^3) de las células de *Chromatium weissei* de la laguna Arcas-2 en las distintas profundidades y en los diferentes momentos del ciclo diario. (* significativo, $\alpha = 0.01$).
Table 8.6. Results of two-way variance analysis (ANOVA) of the volume of *Chromatium* cells at the different depths and in the different moments of the diel cycle of Lake Arcas-2. (* significative, $\alpha = 0.01$).

<i>Fuente de variación</i>	<i>g.l.</i>	<i>SC</i>	<i>MC</i>	<i>F_s</i>
Subgrupos				
Hora de muestreo	4	18239.53	4559.88	14.477*
Profundidades	13	151600.20	11661.55	37.023*
Interacción	52	72126.38	1387.05	4.403*
Dentro de grupos	1680	529165.20	314.98	
Total	1749	771131.31		

8.2.10. Relaciones microbianas en la lámina de Cromatiáceas

En la laguna Arcas-2 se detectó la presencia de un microorganismo epibionte específico adherido a las células de la especie mayoritaria de Cromatiáceas, *Chromatium weissei* (Vicente *et al.*, 1991; Clark *et al.*, 1993). Este microorganismo fue detectado al realizar los recuentos celulares sobre filtros de membrana, en los cuales se observaron unas pequeñas protuberancias sobre las células de *C. weissei*, que fueron posteriormente analizadas mediante microscopía electrónica.

8.2.10.1. Descripción del microorganismo epibionte

Observaciones al microscopio óptico permitieron detectar un microorganismo adherido a las células de *C. weissei* (lámina 8.2). Aunque se realizaron largas observaciones de muestras naturales al microscopio para detectar este mismo microorganismo sobre células de las otras especies de bacterias púrpuras del azufre, *Thiocapsa* sp. y *Amoebobacter* sp., no se encontraron indicios de adhesión del microorganismo sobre dichas células. Tampoco se ha observado hasta el momento ninguna relación entre éste y las células de las bacterias verdes del azufre.

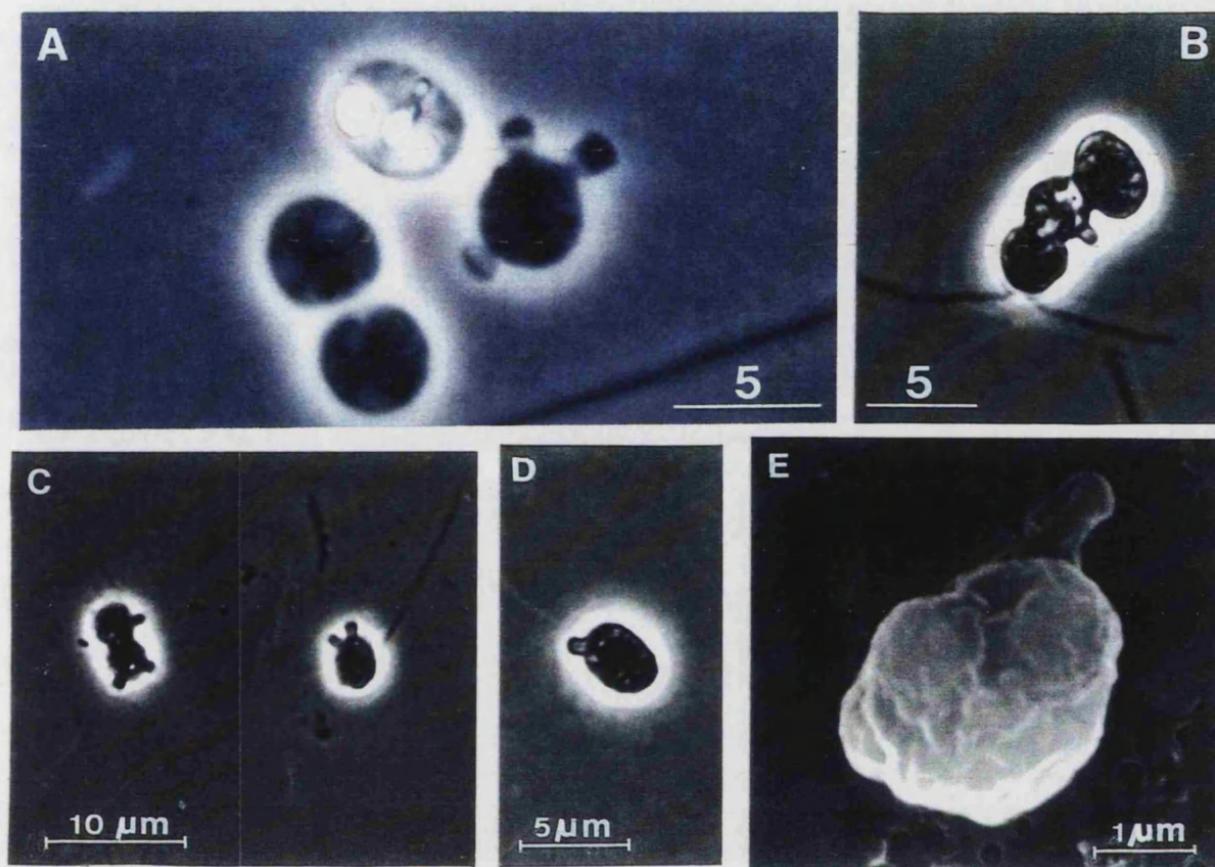


Lámina 8.2. A-D: Microfotografías al microscopio óptico en contraste de fases de células de *C. weissei* (A: muestra natural; B-D: muestras sobre filtros de membrana teñidos con eritrosina) portando los microorganismos epibiontes adheridos a la su pared celular. E: Microfotografías de microscopio electrónico de barrido del microorganismo epibionte sobre una célula de *C. weissei*.

Plate 8.2. A-D: Phase contrast micrographs of *C. weissei* cells (A: natural sample; B-D: samples on membrane filters stained with erithrosine) with epibionts attached to their cell wall. E: SEM micrographs of the epibiont on *C. weissei*.

Las características morfológicas del microorganismo epibionte aparecen resumidas en la tabla 8.7. En esta misma tabla se muestran las características de otras bacterias detectadas en otras láminas bacterianas muy similares a la encontrada en la laguna Arcas-2. Se trata de una bacteria Gram-negativa, de morfología bacilar de $0.5 \mu\text{m} \times 0.8 \mu\text{m}$, inmóvil y que se adhiere a la pared celular del huésped sin llegar a penetrar en su interior citoplasmático.

Para tener evidencias de la actividad predadora de este microorganismo sobre las supuestas células huésped, se realizaron incubaciones de membranas sobre las que se había filtrado un volumen de agua, procedente de distintos puntos de la lámina bacteriana y del hipolimnion de la laguna, en doble capa de agar (Gaju *et al.*, 1987). Se esperaba detectar la

presencia de calvas al desaparecer la coloración debida a la okenona de las células de *C. weissei*. Sin embargo, en ninguna de las ocasiones en que se realizó esta prueba, se obtuvieron resultados positivos.

Tabla 8.7. Características del microorganismo epibionte detectado en la laguna Arcas-2 en comparación con otros microorganismos predadores o epibiontes semejantes y de la especie *Bdellovibrio*.

Table 8.7. Features of the epibiontic microorganism detected in Lake Arcas-2 as compared with other similar predatory or epibiontic microorganisms and *Bdellovibrio* species.

ORGANISMO	MORFOLOGÍA µm	MOVILIDAD	PREDACIÓN	RANGO PRESA	DEPENDENCIA HUÉSPED	REFERENCIA
EPI1	Bacilo recto (0.5x0.8)	inmóvil	epibióntica	Fototrofos (<i>C. weissei</i>)	nd	Este trabajo
<i>Vampirococcus</i>	Ovoide (0.6)	inmóvil	epibióntica	Fototrofos (varias especies <i>Chromatium</i>)	Estricto	Guerrero <i>et al.</i> , 1986
<i>Daptobacter</i>	Bacilo recto (0.5x1.5)	móvil (flagelo polar)	endobióntica	Fototrofos (varias especies Cromatiáceas)	Facultativo	Guerrero <i>et al.</i> , 1986
<i>Vampirochlorobium</i>	Cocobacilo (0.6x1)	móvil (flagelo)	endobióntica	Fototrofos <i>C. limicola</i> UdG6042	--	Pibernat, 1995
<i>Epipelodictyon</i>	Cocobacilo (0.5x0.7)	inmóvil	epibióntica	Fototrofos <i>P. phaeoclathratiforme</i>	--	Pibernat, 1995
<i>Bdellovibrio</i>	Bacilo curvado (0.35x1.2)	móvil (flagelo polar)	periplásmica	Heterotrofos (diversas bacterias Gram-)	Estricto	Stolp y Petzold, 1962

nd, no determinado/non determined

8.2.10.2. Dinámica de la población del epibionte y relación con la bacteria huésped

En la figura 8.22 se representa, mediante histogramas, el porcentaje de infección medio en la zona de la lámina bacteriana y en la zona hipolimnética por debajo de la misma, en el mes de octubre de 1988. Se observa como este porcentaje de infección es mínimo en aquellas profundidades donde las células de *C. weissei* están en crecimiento y presentan máximas concentraciones, encontrándose en las condiciones óptimas de luz y sulfhídrico.

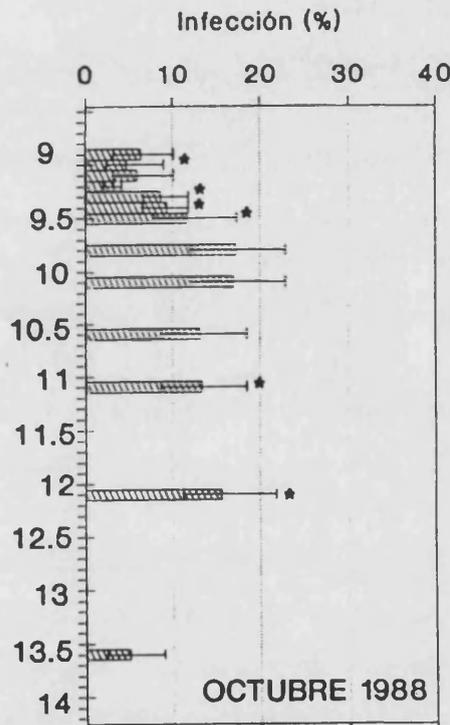
El porcentaje de infección mínimo presentó valores del 3 %; en cambio, dicho porcentaje aumentaba con la profundidad, de forma que en las zonas profundas del hipolimnion se alcanzaron, en ocasiones puntuales, valores cercanos al 20 %. El estudio de las distribuciones de

la población de *C. weissei* y del organismo epibionte mediante un análisis de χ^2 , reveló que estas distribuciones eran independientes la una de la otra (valor obtenido: 91.91, g.l: 12; valor teórico 28.30; α : 0.005).

La mayoría de las células de *C. weissei*, presentaban un único microorganismo adherido a su pared celular, aunque también en muchos casos se podían observar más de un microorganismo sobre una misma célula. La relación entre el porcentaje de la infección y la intensidad media de la infección, definida ésta como el número medio de epibiontes por célula huésped en la población (incluidas aquellas que no están infectadas) sugiere un caso típico de agregación, donde la intensidad media es relativamente alta y el porcentaje de infección es bajo.

Figura 8.22. Porcentaje de células de *C. weissei* infectadas frente al número de *C. weissei* totales en octubre de 1988. Las barras horizontales indican los intervalos de confianza (99.5%). Los asteriscos indican distribución contagiosa significativa.

Figure 8.22. Percentage of infected *C. weissei* versus total cell number in October 1988. Horizontal bars indicate confidence intervals (99.5%). Asterisks indicate significant contagious distribution.



El análisis estadístico para determinar la distribución del microorganismo epibionte sobre la población huésped de *C. weissei*, entre ellos el Índice de Dispersión del epibionte (S^2/\bar{x}) en cada profundidad estudiada, sugieren una distribución en agregados, puesto que siempre se obtienen valores superiores a 1, si bien en algunas muestras no presentaban valores significativos que indicaran tal distribución (véase figura 8.24 donde se señalan con un asterisco aquellas profundidades en las que la distribución en agregados es significativa). Es necesaria la realización de más estudios para llegar a determinar el tipo de distribución de este microorganismo.

8.3. DISCUSIÓN

La formación de láminas microbianas sólo tiene lugar en lagos en los que se presentan unas condiciones especiales de marcada estabilidad de las aguas, las cuales permiten el mantenimiento de fuertes gradientes verticales. Este es el caso de la laguna Arcas-2 donde se desarrolla una densa lámina de Cromatiáceas, compuesta por tres especies principales: *Chromatium weissei*, *Thiocapsa* sp. y *Amoebobacter* sp. Es de destacar la presencia de okenona como el carotenoide principal en las tres especies citadas y como ya se discutió en el capítulo 7, dedicado a las bacterias fotosintéticas de la laguna de La Cruz, se ha sugerido que la okenona confiere propiedades adaptativas en los ecosistemas acuáticos donde la luz suele ser el factor limitante (Guerrero *et al.*, 1987b).

Las Clorobiáceas, representadas por *Pelodictyon clathratiforme*, *Chlorobium limicola* (verdes) y la especie marrón *Chlorobium phaeobacteroides*, están presentes en esta laguna aunque con desarrollo escaso. El H₂S es la principal fuente de electrones para la fotosíntesis bacteriana, y en general las Cromatiáceas requieren concentraciones mucho más bajas de sulfhídrico que los miembros de las Clorobiáceas. Así por ejemplo, *Chlorobium limicola* presenta una afinidad por el H₂S de 3 a 7 veces superior a la de las bacterias púrpuras del azufre (van Gemerden, 1974; van Gemerden y Beefink, 1981). Sin embargo, las Cromatiáceas poseen una serie de mecanismos que, como se ha comentado en el capítulo 7, influyen en la competencia con las Clorobiáceas en un ecosistema acuático, como son: la capacidad de almacenar azufre intracelularmente, la relación superficie/volumen y la movilidad. Las Clorobiáceas oxidan el H₂S al estado de azufre elemental como paso intermedio hacia la oxidación completa hasta sulfato; sin embargo este azufre es excretado al medio donde puede ser utilizado por otras especies. Por el contrario, las especies de Cromatiáceas lo acumulan en el interior celular, con lo que esa reserva de electrones puede ser utilizada únicamente por la célula en cuestión. Aunque las bacterias púrpuras del azufre acumulan azufre intracelular, lo cual ocasiona un aumento de la densidad celular (Montesinos, 1982, 1987; Mas *et al.*, 1985), dicho aumento se ve compensado por el acúmulo de gránulos de PHB, los cuales actúan disminuyendo notablemente la densidad celular de las Cromatiáceas (Montesinos, 1982). *C. weissei*, la especie mayoritaria de las bacterias purpúreas del azufre, es móvil por flagelación polar mientras que *P. clathratiforme* es vacuolada y el resto de las Clorobiáceas de esta laguna son inmóviles. Los flagelos suponen un tipo de movimiento más efectivo que las vacuolas de gas y por tanto, una ventaja adicional de las bacterias purpúreas del azufre, sería la fototaxis y la quimiotaxis descrita por Siström (1978). La acción conjunta de estos mecanismos causa la colonización de la zona

superior de la interfase O_2/H_2S por las Cromatiáceas, compensando de este modo las estrategias de adaptación más metabólicas de las Clorobiáceas. Así pues, las Clorobiáceas en la laguna Arcas-2, "pierden" en la competencia con las Cromatiáceas, pero aquellas no son totalmente eliminadas, pues si bien no pueden competir al nivel de *Chromatium*, están dotadas de un mecanismo fisiológico de adaptación a muy bajas intensidades luminosas y su espectro de absorción es diferente del de *Chromatium* pudiendo utilizar parte de la luz que penetra a través de la capa de éste, de manera que estas diferencias le permiten coexistir aunque con una densidad poblacional mucho menor que la de su competidor.

Las Cromatiáceas forman una densa lámina microbiana, cuyas concentraciones máximas rara vez exceden las 1.2×10^6 cel. \cdot ml $^{-1}$. Las bacterias, mucho más densas que el hábitat en el que se encuentran (1.25 g. \cdot cm $^{-3}$ en *Chromatium vinosum*, Mas *et al.*, 1985; 1.26 g. \cdot cm $^{-3}$ en *Chromatium* sp., Matsuyama, 1991), necesitan "nadar" activamente para mantenerse al nivel adecuado donde coinciden las condiciones idóneas de luz y concentración de sulfhídrico. Algunas experiencias de laboratorio (Matsuyama, 1991) han demostrado que la densidad máxima que una población de bacterias fotosintéticas móviles por flagelación puede alcanzar es de $2-5 \times 10^6$ cel. \cdot ml $^{-1}$, puesto que por encima de dicha concentración existen impedimentos espaciales y las bacterias no encuentran espacio suficiente para nadar respondiendo a estímulos tácticos. Por tanto, a nivel de la interfase en la laguna Arcas-2, la lámina bacteriana presenta valores cercanos a la máxima concentración. Además, hay que añadir que en dicha laguna, la especie de Cromatiácea dominante es una de las de gran tamaño (las células de *C. weissei* presentan un volumen celular de $55-69 \mu\text{m}^3$), de esta forma se agudizarían los problemas de falta de espacio cuando las concentraciones celulares son elevadas.

La laguna Arcas-2 y La Cruz son dos lagunas que albergan una comunidad de procariotas fotosintéticos en sus aguas, sin embargo, las características limnológicas de estas dos lagunas son muy diferentes. La tabla 8.8 resume las características que definen el hábitat de las bacterias fotosintéticas en ambas lagunas. La mezcla de la columna de agua, completa en Arcas-2 e incompleta en La Cruz, las diferencia en gran medida. Mientras que en la primera, los procariotas fotosintéticos están sometidos a ciclos interrumpidos en el sentido de que, un inóculo ha de resistir en el sedimento durante la época invernal hasta la llegada de las condiciones nuevamente favorables para su desarrollo, en la segunda, la comunidad fotosintética anaeróbica permanece todo el año en aguas de condiciones anóxicas. Los valores de transparencia del agua indican que la penetración de la luz es mucho mayor en la laguna de La Cruz. Por otro lado, las intensidades luminosas que alcanzan la interfase O_2/H_2S son mucho más bajas en esta laguna debido a la mayor profundidad a la que se sitúa la interfase. Además, la composición química de

sus aguas las hace muy diferentes, de tal forma que en una de ellas, la laguna de La Cruz, las concentraciones de sulfhídrico son extremadamente bajas, al ser la concentración de sulfato muy baja y por tanto el proceso de la sulfatoreducción escasamente desarrollado. Por el contrario, en la laguna Arcas-2 las elevadas concentraciones de sulfato garantizan a las bacterias fotosintéticas un aporte continuo de fuente de electrones para la fotosíntesis a través del sulfhídrico producido por las bacterias sulfato-reductoras. Así pues, la laguna Arcas-2 es un ejemplo de *sulfuretum*, en ella se dan una serie de poblaciones encadenadas que afectan al estado de oxidación del azufre. La concentración de sulfatos se ve afectada por la reoxidación del H₂S a S⁰ (espontánea o biológica) y posteriormente a SO₄ (oxidación biológica) habituales en la interfase y las aguas anóxicas. Asimismo, la densa población de bacterias púrpuras del azufre aumenta la concentración de sulfatos, al oxidar el H₂S durante la fotosíntesis. En el lado contrario, los organismos sulfato-reductores actúan disminuyendo la concentración de sulfato al generar H₂S.

Tabla 8.8. Resumen de las características del hábitat donde se encuentran las bacterias fotosintéticas de la laguna de La Cruz y la laguna Arcas-2.

Table 8.8. Summary of the habitat features of phototrophic bacteria from Lake La Cruz and Lake Arcas-2.

	LA CRUZ		ARCAS-2
Especie dominante	<i>Amoebobacter</i> sp (en biomasa) <i>P. clathratiforme</i> (en pigmentos)		<i>Chromatium weissei</i>
	<i>Amoebob.</i>	<i>P. clathratif.</i>	
Bclor máx. (µg·l⁻¹)	111 (Bclor a)	483 (Bclor d)	342 (Bclor a)
Profundidad lámina (m)	13.8-15	16-17	8.8-9
Intensidad luminosa (µE·m⁻²·s⁻¹)	0.1	<0.01	3
Coefficiente extinción (m⁻¹)	η _{1%} = 0.41 ± 0.09 η _{lámina} = 2.05 ± 0.89		η _{1%} = 0.59 ± 0.04 η _{lámina} = 3.37 ± 1.28
Concentración SO₄ (meq·l⁻¹)	0.05 ± 0.02		34.1 ± 2.4
Concentración H₂S (µM)	1.2 ± 0.7	6.1 ± 2.7	580 ± 320
Eh (mV)	116 ± 70	67 ± 69	-30±10
pH	7.94 ± 0.14	7.87 ± 0.13	7.28 ± 0.11
Temperatura (°C)	6.8 ± 1.2	6.4 ± 0.9	10.9 ± 2.2
Conductividad (µS·cm⁻¹)	515 ± 4	524 ± 6	2480 ± 168

La elevada productividad de este sistema en conjunto está estimulada por la abundancia de sulfato, el cual, en el hipolimnion anaeróbico y en el sedimento mantiene el crecimiento de las bacterias sulfato-reductoras. El sulfhídrico por ellas producido difunde hacia la interfase óxico-anóxica, donde es utilizado como fuente de electrones por las bacterias fotosintéticas principalmente.

Mientras que en la laguna de La Cruz, las poblaciones de bacterias fotosintéticas se disponen en dos capas, en Arcas-2 el intenso desarrollo de las Cromatiáceas impide la formación de una segunda lámina de bacterias verdes del azufre. El pH al que viven las Cromatiáceas en Arcas-2 es ligeramente más ácido que aquel en el que viven los miembros de esta familia en la laguna de La Cruz e incluso más ácido que el observado a nivel de las Clorobiáceas en esta última laguna. En cambio, la temperatura de la zona donde se disponen las concentraciones máximas de bacterias purpúreas es mayor en la laguna Arcas-2 (véase tabla 8.8).

Además, la laguna Arcas-2 comparte muchas características con otras lagunas, en especial con la laguna del Cisó, una pequeña laguna holomíctica situada en la zona cárstica de Banyoles (Abellà, 1980; Guerrero *et al.*, 1980; Montesinos, 1982). También, la laguna del Vilar (o Vilà), localizada en la misma zona antes citada comparte con la laguna Arcas-2 una serie de hechos. En primer lugar, la composición química es muy similar, así como el desarrollo de poblaciones bacterianas fotosintéticas. En cuanto a las diferencias, el Vilar, sin embargo, presenta un carácter meromíctico, así como un mayor grado de eutrofia.

El contenido medio en bacterioclorofila *a* integrado para la columna de agua en la laguna Arcas-2 es de 304 ± 232 mg Bclor·m⁻² en la estratificación de 1987, muy superior al obtenido en la laguna de La Cruz (138 ± 41 mg Bclor·m⁻²) en el mismo periodo. A su vez, es muy superior al contenido en bacterioclorofila *a* en la laguna del Vilar (Abellà, 1980), donde se obtuvo un valor de 68 ± 57 mg Bclor·m⁻². En estos dos últimos casos la biomasa de *Amoebobacter* sp. (17 ± 9 gPF·m⁻²) y de *Chromatium minus* (4 ± 2 gPF·m⁻²), especies de Cromatiáceas predominantes en las lagunas de La Cruz y del Vilar respectivamente, fueron inferiores a la encontrada en la laguna Arcas-2 (76 ± 37 gPF·m⁻² considerando solamente a *C. weissii*). En cambio, en la laguna del Cisó, el contenido en Bclor *a* (628 ± 655 mg Bclor·m⁻²) supera al encontrado en la laguna Arcas-2, aunque la biomasa es inferior (44 ± 46 gPF·m⁻²) debido al pequeño tamaño de las células de *C. minus*, especie de Cromatiácea dominante en dicha laguna (Abellà, 1980).

La concentración hipolimnética de clorofila *a*, de la cual es responsable principalmente la cianobacteria *Oscillatoria* así como la población de *Cryptomonas*, es una de las más elevadas encontradas en lagos que desarrollan hipolimnion anóxico (concentración media de 99 ± 52 mg

Clora·m⁻² durante la estratificación de 1987). En otros lagos, como por ejemplo el de Montcortés también se ha descrito la presencia de *Oscillatoria rubescens* en su hipolimnion (Camps *et al.*, 1976).

En cuanto al contenido específico en pigmentos fotosintéticos (Bclor *a* y okenona) de las Cromatiáceas, se ha observado que éste (2-8 µg Bclor *a*/mg PF) no es muy elevado en la laguna Arcas-2, sobre todo si se compara con el obtenido en las Cromatiáceas de la laguna de La Cruz (5-30 µg Bclor *a*/mg PF). En general, siempre que las células reciban suficiente intensidad luminosa contienen pocos pigmentos (Abellà, 1980; Montesinos, 1982). Esto indica que la población de Cromatiáceas de la laguna Arcas-2 no está tan limitada por la luz como lo está la comunidad de *Amoebobacter* desarrollada en la laguna de La Cruz. De hecho, las intensidades luminosas medias a nivel de la concentración máxima de Bclor *a* estaban alrededor de los 3 µE·m⁻²·s⁻¹ y casi siempre el porcentaje respecto a la intensidad de la luz incidente era del 0.2 % a estas profundidades. En cambio, en la laguna de La Cruz, la intensidad lumínica que alcanzaba los máximos poblacionales de *Amoebobacter* estaban muy por debajo de 1 µE·m⁻²·s⁻¹ en la mayoría de las ocasiones y los porcentajes respecto a la intensidad de luz incidente eran inferiores al 0.05 %. Como se ha comentado anteriormente, la profundidad a la que se desarrolla la población de *Chromatium* (aprox. 9 m) y la de *Amoebobacter* (13.8-15 m) es un factor decisivo en la cantidad de luz que llega a las poblaciones situadas a dichas profundidades.

Montesinos (1982) encontró que las células de las bacterias fotosintéticas de la zona anóxica no iluminada de la laguna del Cisó presentaban un contenido específico en pigmentos menor que el de las células situadas en plena lámina microbiana y lo atribuía a una degradación del aparato fotosintético durante el proceso de sedimentación de las células. Este hecho se ha observado también en la laguna Arcas-2, donde las células inmediatamente por debajo de la lámina microbiana poseían un menor contenido específico en Bclor *a*. En cambio, a profundidades mayores, éste vuelve a aumentar de forma ficticia, debido posiblemente a una mayor concentración de pigmentos liberados de células ya degradadas pero que subsisten en el agua como estados de degradación.

El contenido específico en okenona es también bajo en la laguna Arcas-2 (0.2-0.8 UA Okn/mg PF), indicando de nuevo que la luz no es un factor tan limitante para las Cromatiáceas en esta laguna como lo es en algunas otras. Tanto en la laguna de La Cruz como en las lagunas del Vilar y del Cisó (Abellà, 1980), dicho contenido era más elevado, variando entre 0.5-10, 0.5-15 y 0.5-6 UA Okn/mg PF, respectivamente.

El proceso de estratificación que tuvo lugar en 1987 en la laguna Arcas-2 se puede resumir de la siguiente forma: durante la estratificación térmica estival, la formación de la

termoclina origina la aparición de un hipolimnion anóxico con la consecuente presencia de un gradiente de sulfhídrico. La población de *C. weissei* encuentra sus condiciones óptimas de luz y sulfhídrico a nivel de la interfase óxico-anóxica, con lo que comienza la colonización de ésta mediante sus mecanismos de fototaxis y quimiotaxis, con tasas netas de crecimiento elevadas ($13 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$). En estos momentos, las intensidades luminosas que llegan a la profundidad de *C. weissei* son del orden de $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y las concentraciones de sulfhídrico de 0.4-0.9 mM. El resto de las especies de bacterias purpúreas también se desarrollan aunque en menor medida (tasas de crecimiento para *Amoebobacter* de $0.024 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ y para *Thiocapsa* de $0.007 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), así como los organismos poseedores de Clor *a* (tasa de crecimiento estimada a partir de la clorofila: $3.4 \text{ mgClor } a\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$). Las bacterias verdes del azufre apenas están desarrolladas en esta laguna. A partir de julio, el desarrollo de *C. weissei* es masivo, con lo que se crea una fina lámina la cual produce un fuerte efecto de sombreado y filtro biológico sobre las capas inmediatamente inferiores. Esta situación origina una fuerte disminución tanto de la densidad celular de *Amoebobacter* como de *Thiocapsa*, las cuales disminuyen su biomasa con tasas de 0.0005 y 0.001 $\text{gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ respectivamente. Del mismo modo, las cianobacterias se ven mermadas ($-2.7 \text{ mgClor } a\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$). Mientras tanto, la tasa de *C. weissei* se mantiene elevada (véase figura 8.11). Esta situación se prolonga durante el resto del período estival hasta que la situación de estratificación comienza a destruirse por efecto de la mezcla vertical de la columna de agua, aumentando la profundidad de la termoclina, la cual pasó de tener su parte más superficial situada a 4 m de profundidad a comienzos del proceso a localizarse a 7 m a finales del mismo (septiembre). En este período, las concentraciones de clorofila *a* aumentan en las zonas aeróbicas de la laguna, con lo que la luz que alcanza las zona bacteriana fotosintética se reduce (véase tabla 8.2), así como las concentraciones de sulfhídrico (0.2 mM), descenso causado por una disminución de la sulfatoreducción al disminuir la temperatura e ir descendiendo la producción fitoplanctónica y con ella el aporte de materia orgánica hacia capas profundas de la laguna. Todo ello causa la disminución de la población de *Chromatium*, la cual muestra tasas de desaparición elevadas, superiores a $-1 \text{ gPF}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Finalmente, la mezcla de la columna de agua es completa, quedando toda ella oxigenada y desapareciendo de este modo las poblaciones de bacterias fotosintéticas hasta el siguiente período de estratificación en el que todos los procesos se repiten de una forma similar.

No existe relación entre la concentración de sulfhídrico y la biomasa de Clorobiáceas, indicando que la luz es el principal factor limitante del desarrollo de estos organismos. Esto mismo fue observado por Pedrós-Alió y colaboradores (1983, 1984) quienes analizando los factores determinantes de la presencia de pigmentos y de su selección y biomasa en la laguna del

Cisó, comprobaron que la radiación solar, la temperatura y la biomasa de *Chromatium* eran los factores más importantes para determinar los pigmentos presentes en dicha laguna. Por un lado, temperatura y radiación limitaban la biomasa de las bacterias púrpuras del azufre, y éstas a su vez condicionaban la biomasa de las Clorobiáceas, por el efecto de "sombra" que realizaban sobre ellas.

El crecimiento neto de las poblaciones naturales resulta del balance entre los procesos de producción y pérdidas (Gasol, 1990). La sedimentación se pone de manifiesto por la acumulación de un mayor número de células en las capas cercanas al fondo de la laguna. La filtración y depredación es otra de las causas de pérdida de biomasa bacteriana. Numerosos trabajos han versado sobre la presencia de ciliados (Fenchel, 1968; Sorokin y Donato, 1975; Abellà, 1980), crustáceos (Takahashi y Ichimura, 1968) y rotíferos (Guerrero *et al.*, 1978) en estrecha proximidad con las láminas de bacterias fotosintéticas y dichos filtradores contenían estos microorganismos en su interior. En la laguna Arcas-2 se ha encontrado una relativamente densa población de ciliados anaeróbicos, los cuales se ha visto que pueden ingerir bacterias fotosintéticas, *Cryptomonas* y *Oscillatoria*, así como otro tipo de bacterias (Finlay *et al.*, 1991). Las cadenas tróficas en los ambientes anóxicos son normalmente bastante cortas, puesto que la energética del metabolismo anaerobio dicta rendimientos de crecimiento bajos, y por tanto, un bajo número de niveles de consumidores (Fenchel y Finlay, 1990b). Como consecuencia, los protozoos son los únicos residentes fagotróficos permanentes en las zonas anaerobias. Ellos son por tanto, el último paso de la cadena trófica en este tipo de ambientes (Finlay *et al.*, 1991). En esta laguna se produce un ejemplo de acoplamiento entre el ciclo anaerobio del carbono y del azufre, a través del metabolismo de los ciliados anaeróbicos: el carbono, fijado por las bacterias fotosintéticas, es digerido y fermentado en los ciliados; entonces, y mediante la intervención de los endosimbiontes metanogénicos acoplados a los hidrogenosomas, éste es liberado en forma de metano (Finlay *et al.*, 1991).

8.3.1. Microestratificación de los organismos fotosintéticos

La estructura de una microestratificación sólo puede ser estudiada correctamente si se emplean los sistemas de muestreo adecuados para ello. El uso de un micromuestreador acoplado a una bomba peristáltica es uno de los métodos que permiten obtener una fina resolución (Pick y Lean, 1984; Borsheim *et al.*, 1985; Guerrero *et al.*, 1985; Lindholm *et al.*, 1985; Blinn y Green, 1986; Arvola *et al.* 1987; Pedrós-Alió *et al.*, 1987; Vicente *et al.*, 1991). La resolución que se puede

obtener con este método es de 5-10 cm, si se dispone de una perfecta fijación de la barca, y la ventaja que presenta es la posibilidad de obtener el volumen de agua necesario para realizar bastantes análisis. En cambio, el riesgo que presenta dicho método es la posibilidad de succionar agua no exclusivamente de la profundidad elegida, sino también de las profundidades inmediatamente superiores e inferiores, debido a la formación de un cono de succión cuando se bombea un gran volumen de agua. Por ello es muy importante tener en cuenta el volumen mínimo de agua que será necesario para realizar todas las determinaciones deseadas. La ventaja de trabajar con láminas microbianas es la elevada concentración celular que presentan, por ello pequeños volúmenes (del orden de 150-200 ml) son, en la mayoría de los casos, suficientes.

Otro método de muestreo que todavía permite una resolución más fina es el uso de muestreadores rígidos provistos con jeringas dispuestas a una corta distancia, 2.5-3 cm en la mayoría de los casos (Croome y Tyler, 1984; Gasol, 1990; Overmann *et al.*, 1991). El inconveniente de este método puede ser que el volumen de muestra se limite a unos pocos mililitros (20 en Gasol, 1990; 50 en Overmann *et al.*, 1991), con lo que el número de análisis a determinar se ve limitado.

Gasol (1990) realizó un test de Friedman (Conover, 1980) para muestras tomadas con muestreador rígido de capa fina y con el cono de succión bajándolo precisa y cuidadosamente cada 3 cm. Este autor obtuvo unos resultados que le permitieron aceptar la hipótesis de igualdad entre los dos sistemas de muestreo (con $\alpha = 0.01$).

En la laguna Arcas-2 se ha observado una perfecta microestratificación en la que se concentra un gran número de individuos a nivel de la interfase: de las tres especies de Cromatiáceas, *Thiocapsa* es la que más cerca de las condiciones de microaerofilia se encuentra; por debajo de ella aparecen los máximos de *C. weissei* junto con los de *Amoebobacter*. Las Clorobiáceas están situadas a un nivel inferior, inmediatamente debajo de las bacterias purpúreas. En estrecho contacto con las poblaciones de bacterias fotosintéticas se desarrollan números importantes de *Cryptomonas erosa* así como la cianobacteria *Oscillatoria cf. ornata*. La presencia de *Cryptomonas* ha sido citada también en otros lagos del mundo, p.e. el lago Vechten (Holanda, Steenbergen *et al.*, 1989), el lago Cisó (Gasol, 1990) y el lago Vilar. Como hemos visto anteriormente, los ciliados también forman parte de esta comunidad de organismos. (Finlay *et al.*, 1991).

La microestratificación de organismos a nivel de la interfase óxico-anóxica o quimioclina es una circunstancia observada en otros lagos del mundo. Así por ejemplo, en Tasmania, Croome y Tyler (1984 y 1986) describieron una comunidad formada por poblaciones consecutivas de *Trachelomonas volvocina* y *Scourfielda caeca*, *Cryptomonas* sp., el consorcio

"*Chlorochromatium aggregatum*" y *Chlorobium limicola*, así como *Beggiatoa* y *Achromatium*. En España, en la laguna del Cisó (Gasol, 1990) también se ha descrito una microestratificación formada por un gran número de microorganismos: el rotífero *Anuaeropsis fissa* y el ciliado *Strombidium*, ambos bajo condiciones aeróbicas siempre, el grupo de microorganismos que viven justamente en la interfase oxígeno/sulfhídrico como son los ciliados *Coleps hirtus*, *Paramecium* y el que ellos denominan P3 y la criptoficea *Cryptomonas phaseolus*, los ciliados *Plagyopila* y *Cyclidium* entre otros no identificados, que se encuentran siempre en las profundidades donde se detecta sulfhídrico, todo ello además de las bacterias fotosintéticas.

Otro tipo de sistemas multilaminares donde confluyen un gran número de organismos distintos son los tapetes microbianos (Castenholz, 1984; Herbert, 1985; Caumette, 1989; de Wit, 1989). Mientras que en las comunidades planctónicas multilaminadas, la estructura física que las soporta es la estratificación térmica o química responsable de la formación de picnoclinas, en los tapetes microbianos existe un substrato sólido sobre el que se asientan las poblaciones microbianas.

8.3.2. Competencia entre las Cromatiáceas

Las interfases óxico-anóxicas de los lagos estratificados que presentan un hipolimnion rico en sulfhídrico son sistemas altamente dinámicos (Sorokin, 1970; Jorgensen *et al.*, 1979a). La comunidad microbiana que se desarrolla en estas interfases ha de estar, por tanto, altamente adaptada a la supervivencia y a explotar las variantes condiciones de oxidación y reducción que en ella se experimenta, especialmente durante el ciclo día/noche. Formando parte de esta comunidad microbiana, muchas especies de microorganismos fotosintéticos están implicados en los procesos biológicos que tienen lugar en la quimioclina de los lagos estratificados. En la lámina microbiana desarrollada en la laguna Arcas-2, coexisten tres especies diferentes de Cromatiáceas. La especie dominante es *C. weissei*, la de mayor tamaño de las tres. Esta dominancia de las especies grandes sobre las pequeñas ha sido descrita en otros lagos (Bavendamm, 1924; Düggeli, 1924; Parma, 1978; Guerrero *et al.*, 1987b; Eichler y Pfennig, 1988); sin embargo, las causas que originan la dominancia de una especie sobre otra son complejas y difíciles de determinar. Además de la concentración de sulfhídrico, parámetros tales como la temperatura, el pH, que a su vez controla el equilibrio $H_2S \rightleftharpoons HS^- + H^+ \rightleftharpoons S^{2-} + 2H^+$, y la intensidad luminosa influyen en la selección de una especie sobre otras. En experimentos de laboratorio (van Gemerden *et al.*, 1983), se ha demostrado que los ciclos día/noche favorecen a

las especies de mayor tamaño. Sin embargo, en muchos lagos los cuales obviamente están sometidos a ciclos día/noche, las especies de menor tamaño, p.e. *Chromatium minus* en la laguna del Cisó y del Vilar (Guerrero *et al.*, 1980), en el lago Estanya (Guerrero *et al.*, 1980), en el lago Suigetsu (Jimbo, 1938), etc., son predominantes. En la laguna Arcas-2, las tres especies de Cromatiáceas poseen okenona como carotenoide principal, por tanto las tres presentan las mismas ventajas adaptativas que éste supone frente a la calidad espectral de la luz. Por tanto el factor que explique la dominancia de la especie grande sobre las otras dos de menor tamaño ha de ser otra diferente.

La característica que más diferencia a las tres especies es la movilidad flagelar que posee *Chromatium*, ausente en las otras dos. *Amoebobacter* también puede seleccionar la posición a la que se dispone mediante las vacuolas de gas, mecanismo, como hemos visto anteriormente, menos efectivo, aunque menos costoso en energía, que la natación activa con flagelos. En cambio, *Thiocapsa* no posee ningún mecanismo para desplazarse. Este podría ser uno de los factores principales que causaría la dominancia de la especie de gran tamaño, permitiendo a dicha especie colonizar con gran precisión el nicho donde confluyen las condiciones óptimas de luz y concentración de sulfhídrico. Por otro lado, también es posible que la afinidad por el sulfhídrico de estas tres especies sea diferente y por tanto este factor también influya en dicha selección.

8.3.3. Ciclo diario de la laguna Arcas-2 y migración de los organismos fotosintéticos

La actividad microbiana modifica los perfiles de oxígeno y sulfhídrico a lo largo del ciclo diario en la laguna Arcas-2. El oxígeno, producido por los fotosintetizadores oxigénicos (algas y cianobacterias), es consumido por el H₂S, éste, a su vez, es transformado a SO₄²⁻ al ser utilizado como dador de electrones por las bacterias fotosintéticas. Por su parte, las bacterias sulfato-reductoras devolverían el H₂S de nuevo al medio, por la sulfato-reducción a nivel de las aguas anóxicas reductoras situadas debajo de la interfase, y también sería devuelto hacia la redoxclina por difusión a partir del fondo del hipolimnion y del sedimento. Brugada y Montesinos (1987) determinaron una tasa de oxidación del sulfhídrico de 421 mmol H₂S·m⁻²·día⁻¹ en la laguna del Vilar, de los cuales, un 57 % de la oxidación era debida a la actividad fotosintética de *Cryptomonas* (por la producción de O₂ que reacciona con el H₂S) mientras que el 41 % era debido a la actividad de *Chromatium* (utilización directa de sulfhídrico como fuente de poder reductor en la fotosíntesis anoxigénica). El resto lo achacaron a actividades no fotosintéticas.

Asimismo, basándose en las constantes aportadas por Almgren y Hagstrom (1974) y Blackburn y colaboradores (1975), la tasa de oxidación del H₂S por las bacterias fotosintéticas es 150 veces más rápida que la autooxidación (Eckert *et al.*, 1990). En la laguna Arcas-2, los procesos microbianos, en especial de consumo/producción de H₂S y O₂ adquieren gran magnitud como lo demuestra el movimiento vertical que experimenta la redoxclina (unos 40 cm), indicadora de las condiciones redox durante el ciclo diario, y la formación en la interfase óxico-anóxica, de un máximo de oxígeno al atardecer (véase figura 8.15).

Los organismos se comportan de manera diferente a lo largo del día y adaptan su metabolismo a las condiciones reinantes. Los mecanismos por los cuales los microorganismos solventan estas fuertes variaciones diarias son diversos. La movilidad, la cual permite migrar activamente, es una de las formas con las que los organismos afrontan las condiciones fluctuantes de las interfases. Sorokin (1970) fue el primer autor en describir la migración de *Chromatium* en el lago Belovod. Al igual, Jorgensen (1982) describió la migración activa de las bacterias purpúreas en el sedimento de un lago. La especie de *Chromatium* de la laguna Arcas-2 usaría este mecanismo frente a las variaciones circadianas.

Otros microorganismos no poseen flagelos con los que moverse activamente, sin embargo, se valen de otras formas de movimiento. Las vacuolas de gas, mediante las cuales los organismos se desplazan a lo largo del perfil vertical, es el mecanismo utilizado por la bacteria *Thiopedia rosea* en el lago Rotsee (Alemania), para localizarse en una posición determinada, debido probablemente a un estímulo quimiotáctico, influenciado por el gradiente de H₂S (Kohler *et al.*, 1984). Del mismo modo, Abellá y colaboradores (1989) han descrito las migraciones diarias de dos especies vacuoladas de bacterias verdes filamentosas (*Chloronema spiroideum* y *Chloronema giganteum*) en el lago Buchensee. *Amoebobacter* en la laguna Arcas-2 podría usar perfectamente sus vacuolas de gas para situarse en la posición óptima.

La microaerofilia y las excelentes adaptaciones fisiológicas de las especies no móviles, como es el caso de *Thiocapsa roseopersicina*, es otra de las formas de "soportar" las condiciones fluctuantes y los acusados gradientes verticales. Esta cepa muestra una afinidad muy baja por el sulfhídrico (van Gemerden, 1984) y por esta razón no es capaz de competir con éxito con sus "counterparts". En este sentido, la población de *Thiocapsa* sp. de la laguna Arcas-2 está situada a lo largo del ciclo diario exactamente en la frontera óxico-anóxica, soportando las mayores fluctuaciones. También, de Wit (1989) ha descrito las adaptaciones de una cepa de *Thiocapsa roseopersicina* a los ambientes cambiantes, puesto que era capaz de crecer tanto quimiolitotróficamente como fotolitotróficamente, con altas afinidades tanto por el oxígeno como por el tiosulfato. De hecho, el género *Thiocapsa* es el más comúnmente encontrado como

dominante en los tapetes microbianos, los cuales se les tiene considerados como equivalentes a las interfases de las lagunas pero a escala de milímetros. Posteriormente, Overmann y Pfennig (1992b) han demostrado que la capacidad para el crecimiento quimiotrófico continuo no se restringe únicamente a la cepa estudiada por de Wit. Estos autores han encontrado una correlación entre esta capacidad y las tasas de respiración elevadas. Así pues, algunas Cromatiáceas están adaptadas a soportar presiones de oxígeno bajas, como son las que se dan a nivel de la interfase óxico-anóxica de la laguna Arcas-2, al igual que en otros muchos lagos estratificados. Overmann y Pfennig (1992b), encontraron en sus experimentos de laboratorio que la mayoría de las especies de Cromatiáceas ensayadas que eran capaces de crecer continuamente bajo condiciones de microaerofilia, han sido descritas frecuentemente en ambientes altamente estratificados, como las interfases de los lagos meromícticos y las microestratificaciones de los tapetes microbianos (van Gemerden *et al.*, 1989; Pfennig, 1989). Algunas especies como *Thiorhodovibrio winogradskyi* y *Thiocystis violacea* presentan elevadas tasas de respiración, comparables a la de la cepa de *T. roseopersicina* descrita por de Wit (1989; de Wit y van Gemerden, 1987, 1990), así como a las de las bacterias aeróbicas (Cypionka y Meyer, 1982). De las seis especies de Cromatiáceas estudiadas por Overmann y Pfennig, 4 de ellas (las dos citadas anteriormente y *Amoebobacter roseus* 6611 y *Thiocapsa roseopersicina* 6311) eran capaces de crecer quimiotróficamente con tiosulfato/acetato o sulfhídrico/acetato. Las otras dos especies entre las que se encuentra la cepa de *Amoebobacter purpureus* aislada del lago Mahoney (Overmann *et al.*, 1991) y *Chromatium vinosum* 2811, fueron incapaces de crecer bajo dichas condiciones. La especie de *Thiocapsa* de la laguna Arcas-2, situada siempre en la interfase óxico-anóxica, podría poseer dicho tipo de metabolismo.

En la laguna estudiada en este trabajo, se observan desplazamientos verticales de las principales poblaciones de microorganismos de la interfase. Estos desplazamientos, calculados a partir de las variaciones de la profundidad media y mediana de las respectivas poblaciones, están dentro, como veremos más adelante, de los rangos citados en la bibliografía para organismos similares. En general, la profundidad mediana ofrece rangos de migración mayores que los obtenidos a través de la profundidad media. Las únicas excepciones son los casos de *Cryptomonas* y de *Amoebobacter*, donde se obtuvo un valor de 0.2 m calculado mediante la profundidad mediana, y de aproximadamente el doble cuando se calculó a partir de la profundidad media para la primera y de 0.66 y 1.15 m, respectivamente, para la segunda. *Amoebobacter* muestra el valor más elevado del rango de migración (1.15 m en el caso determinado mediante las variaciones de la profundidad media), sin embargo, no creemos que esto obedezca a la realidad puesto que la formación de agregados de esta especie dificulta el

recuento, y por tanto los valores obtenidos pueden incluir errores elevados relacionados con el estado de mayor o menor agregación celular dependiendo de las condiciones.

Se podría pensar que los movimientos verticales de los microorganismos pudieran ser debidos a un movimiento pasivo causado por secas u ondas internas que podrían tener lugar a nivel de la interfase óxico-anóxica, como es el caso descrito por Walsby *et al.*, (1983) para una población metalimnética de *Oscillatoria*. Sin embargo, en la laguna Arcas-2, los perfiles de temperatura no indican la presencia de este tipo de movimientos del agua a nivel de la interfase óxico-anóxica, ya que, aunque se apreciaron ligeras variaciones de temperatura a este nivel, estas no son suficientes como para causar grandes movimientos y más bien deben estar relacionadas con fenómenos de convección a nivel de esta zona de transición de la picnoclina (fig. 8.16).

Otro posible causante de las variaciones de la distribución vertical de los microorganismos podría ser el crecimiento y predación diferencial de la parte superior, con respecto a la inferior, de la lámina microbiana. Sin embargo, esta explicación es inviable, como apuntan también Pedrós-Alió y Sala (1990), puesto que supondría, en el primer caso, tiempos de generación muy cortos (alrededor de 3-4 h) que ni tan siquiera se han observado en experimentos de laboratorio en condiciones óptimas. El mínimo obtenido por dichos autores ha sido de 8 h y la especie *C. weissei* aislada de la laguna Arcas-2 ofreció tiempos de generación de 3 días cuando era iluminada a $15 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, mientras que bajo una intensidad luminosa de $3 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ presentó tiempos de generación de 11 días.

Por tanto, es plausible pensar que los microorganismos planctónicos de la interfase oxígeno/sulfhídrico en la laguna Arcas-2 realicen una migración vertical activa como ha sido observado en muchos otros lagos (Berman y Rodhe, 1971; Tilzer, 1973; Sommer, 1982; Gasol, 1990; Pedrós-Alió y Sala, 1990; Gasol *et al.*, 1991; Watanabe *et al.*, 1991; etc.). La tabla 8.9 muestra los rangos de migración de diferentes tipos de microorganismos procedentes de distintos lagos del mundo. En ella se observa que los rangos varían considerablemente dependiendo del organismo de que se trate. En el caso concreto de las bacterias fotosintéticas, estos rangos de migración rara vez sobrepasan un metro de distancia. Únicamente, Sorokin (1970) describió una migración vertical de *Chromatium* de 2.5 m en 7 h en el lago Belovod.

Las velocidades con que se mueven las bacterias fotosintéticas que aparecen en la bibliografía, varían según los distintos autores y los distintos organismos. Matsuyama (1987a y b) determinó una velocidad de $20 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ en *Chromatium* sp. Por otro lado, Vaituzis y Doetsh (1969) proponen datos sobre velocidades medias para especies tales como *Chromatium okenii* y *Thiospirillum jenense* de $46 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ y $87 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente. Asimismo, Mitchell (citado en Pedrós-Alió y Sala, 1980) encontró que las velocidades de *C. minus* en experiencias de

laboratorio eran mucho menores ($10\text{-}30 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) que aquellas determinadas a partir de muestras procedentes directamente de la laguna ($50\text{-}150 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$). La población de *C. weissei* en la laguna Arcas-2 presenta un rango de migración de 40 cm en 8 horas determinado a partir de la profundidad media, pasando de estar situada a 9.97 m a las 10:30 h, a situarse a 9.57 m a las 18:30 h. Las células de este microorganismo necesitarían nadar a una velocidad de $13.8 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ para recorrer la distancia citada en el tiempo indicado. Esta velocidad sería suficiente si las células se dirigieran siempre en el sentido correcto. Sin embargo, se sabe que las células se mueven en varias direcciones dictadas por el azar (Matsuyama, 1991), aunque también suelen responder a estímulos tácticos que modularían la frecuencia del cambio de la dirección de natación, como ha sido apuntado por Siström (1978). Por tanto, podemos suponer que 3/4 partes del tiempo las células se mueven en la dirección correcta, y la cuarta parte restante retroceden. De este modo, la distancia a recorrer se vería incrementada en 5/3, con lo que la velocidad necesaria pasaría a ser de $23.3 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, valor muy acorde con lo apuntado en la bibliografía para estas bacterias.

Tabla 8.9. Rango de migración de algunos organismos (fitoplancton, zooplancton y bacterias fotosintéticas) en diferentes lagos y lagunas del mundo.

Table 8.9. Migration range of some organisms (phytoplankton, zooplankton and phototrophic bacteria) in different lakes of the world.

ORGANISMO	LAGO	MIGRACIÓN cm	REFERENCIA
Zooplancton			
<i>Coleops hirtus</i>	Cisó	18-40	Gasol, 1990
<i>Amuraeopsis fissa</i>	Cisó	24-47	Gasol, 1990
<i>Amuraeopsis fissa</i>	Lag. de La Cruz	37	Armengol, 1997
Fitoplancton			
<i>Peridinium cinctum</i>	Kinneret		Berman y Rodhe, 1971
<i>Cryptomonas phaseolus</i>	Cisó	16-43	Gasol, 1990
<i>Cryptomonas</i>	Nimetön	200	Salonen <i>et al.</i> 1984
<i>Chrysosphaerella longispina</i>	Jacks lake	150	Pick y Lean, 1984
<i>Rhodomonas</i> spp.	Constance		Sommer, 1982
<i>Volvox</i>	Cahora Bassa	1700	Sommer y Gliwicz, 1986
<i>Chatonella antiqua</i>	Experimento	---	Watenabe <i>et al.</i> , 1991
Bacterias fotosintéticas			
<i>Chromatium</i>	Belovod	250	Sorokin, 1970
<i>C. minus</i>	Cisó	36	Pedrós-Alió y Sala, 1990
<i>Thiopedia rosea</i>	Rotsee	>1000	Kohler <i>et al.</i> , 1984
<i>Chloronema spiroideum</i>	Buchensee	---	Abellá <i>et al.</i> , 1989
<i>Chloronema giganteum</i>	Buchensee	---	Abellá <i>et al.</i> , 1989

Si consideramos la distancia migrada por *C. weissei* la ofrecida por los cálculos de la profundidad mediana (0.69 m desde las 10:30 h a las 18:30 h), aún con la corrección de los 5/3, la velocidad necesaria sería de $39.9 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, velocidad que también está dentro del rango de las encontradas en la bibliografía para otras especies semejantes de Cromatiáceas. Las velocidades calculadas por los autores mencionados explicarían también el caso de la población de *Chromatium minus* en el lago Cisó (Pedrós-Alió y Sala, 1990), la cual realiza un movimiento vertical durante un ciclo diario de 36 cm en 5 h (que supone una velocidad de $20 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) e incluso la gran distancia recorrida por *Chromatium* (2.5 m en 7 h) descrita por Sorokin (1970), donde serían necesarios $99 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ para efectuarla.

Por otra parte, Uematsu y Furuya (1982) obtuvieron velocidades para *Cryptomonas* en el laboratorio de $150 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$. Estas velocidades explicarían, y de hecho superan la velocidad requerida para recorrer la distancia de migración ofrecida por *Cryptomonas erosa* en la laguna Arcas-2, la cual precisa de una velocidad de $25.3 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ para recorrer una distancia de 0.82 m ($0.49 \text{ m} \times 5/3 = 0.82 \text{ m}$) en 9 h (desde las 6 de la mañana, cuando la población de *Cryptomonas* está localizada a una mayor profundidad, 9.9 m, hasta las 15:00 h cuando está localizada más superficialmente, 9.50 m).

Tras observar repetidos casos en los que se produce migración vertical, cabe plantearnos el porqué tales microorganismos migran. Las estrategias o motivos que conducen a estos microorganismos a migrar pueden ser diversas. Entre las posibles causas están la debida a búsqueda de algún nutriente (demostrada por Salonen *et al.*, 1984, y sugerida por Kamykowsky y Zentara, 1977; Heaney y Eppley, 1981; Sommer y Gliwicz, 1986). Una población del flagelado *Chattonella antiqua* (Watanabe *et al.*, 1991) es capaz de atravesar fuertes gradientes de salinidad ($\Delta S = 2.8 \text{ ‰}$) y de temperatura ($\Delta T = 2 \text{ °C}$), para alcanzar durante la noche las partes bajas ricas en nutrientes de un tanque experimental y asimilar fósforo y nitrógeno, para después ascender durante el día a las partes superiores carentes de nutrientes y fotosintetizar. Sin embargo, en el lago Cisó se ha demostrado que *Cryptomonas* no obedece a la búsqueda de fósforo o nitrógeno (Gasol, 1990), aunque este autor no descarta la posibilidad de que se trate de algún otro micronutriente o vitamina.

También se ha planteado la migración vertical en especies zooplanctónicas como una escapada de los depredadores durante las horas de luz (Hutchinson, 1967; Wright *et al.* 1980; Baker *et al.*, 1985), así como el mantenimiento de los niveles de respiración más bajos debido a que las temperaturas del fondo son más bajas (Pick y Lean, 1984). En la laguna Arcas-2 las diferencias de temperatura entre las profundidades a las que se encuentran los organismos fotosintéticos estudiados en los diferentes momentos del ciclo diario son escasas, no llegando ni

a un grado de diferencia. Por tanto no creemos que sea esta estrategia la que conduce a los organismos de esta laguna a migrar.

Otros autores (Kamykowski y Zentara, 1977) proponen que durante la noche los organismos sedimentan por falta de movilidad, acumulándose allí donde encuentran un gradiente de densidad y que, con la llegada de la luz migran hasta recuperar las condiciones luminosas idóneas para su metabolismo (Heaney y Furnass, 1980; Pick y Lean, 1984). También, se ha visto en algunos casos que la periodicidad de las migraciones está relacionada con los ritmos internos de los organismos (Frempong, 1984).

Durante la noche, la población de *Cryptomonas* se encuentra a mayor profundidad. Así, a las 23 h está todavía muy concentrada como lo indica el bajo valor de su amplitud de nicho (4.1). La noche es empleada para dispersarse (A.N.= 6.22) y localizarse más profundamente. Una vez la luz del sol llega a la interfase, la población de *Cryptomonas* comienza a ascender migrando unos 44 cm, al mismo tiempo que se concentra de nuevo recuperando una amplitud de nicho de 3.32, típica del período diurno. Al atardecer, la población comienza a migrar de nuevo en sentido descendente, dispersándose una vez más su población. El comportamiento seguido por *Cryptomonas* parece explicarse por la alternancia del metabolismo desde la fotosíntesis durante el día, a un metabolismo heterotrófico durante la noche cuando no hay luz. Las concentraciones de sulfhídrico pueden resultar tóxicas para la población de *Cryptomonas* durante el día, puesto que según se ha apuntado (Gasol, 1990), podrían utilizarlo equivocadamente durante la fotosíntesis lo que inhibiría su fotosistema II, no siendo posible este efecto durante la noche, cuando no fotosintetiza por falta de luz. Por tanto, una vez ha oscurecido, podrían migrar hacia aguas más profundas para utilizar heterotróficamente los productos que excretan las bacterias fotosintéticas. Czczuga y Gradki (1973), entre otros autores, han detectado la excreción de carbono orgánico por parte de las bacterias fotosintéticas al tiempo que Ukeles y Rose (1976), Abellà (1980) y Croome y Tyler (1984, 1986) han sugerido que *Cryptomonas* puede utilizar heterotróficamente materia orgánica. Gasol (1990) considera que las *Cryptomonas* pueden resistir en ambientes con sulfhídrico porque son capaces de utilizar fermentativamente el almidón que acumulan durante el día. Una vez agotado éste han de subir hacia zonas más superficiales porque entonces necesitarían respirar. Este comportamiento cíclico concuerda bien con las actividades circadianas y las posiciones observadas para este organismo en el perfil vertical.

En la laguna Arcas-2, Finlay y colaboradores (1991) han descrito a los ciliados anaeróbicos como posibles ingestores de *Cryptomonas* (así como células de *Chromatium*), por tanto no parece lógico que la estrategia de *Cryptomonas* sea la de descender a mayores

profundidades durante la noche con el fin de evitar ser predada, porque los relativamente abundantes ciliados anaeróbicos podrían perfectamente ingerirlas.

8.3.4. El biovolumen de *Chromatium weissii*

Los procariotas fotosintéticos acumulan distintos polímeros en forma de inclusiones intracelulares de reserva como una estrategia para aumentar la supervivencia en los ambientes fuertemente fluctuantes a los que se ven, generalmente, sometidos (Mas *et al.*, 1985; Mas y van Gemerden, 1987). A su vez, el fuerte empaquetamiento de tales inclusiones, les hace variar substancialmente su densidad (Guerrero *et al.*, 1984). El tamaño celular depende directamente de la velocidad de crecimiento, de modo que las células son mayores cuanto más rápidamente se reproducen, reflejando las condiciones de crecimiento (Kubitscheck, 1970). En el caso de las bacterias fotosintéticas la cantidad de energía luminosa que reciben y el sulfhídrico son determinantes.

En las bacterias fotosintéticas, el principal responsable del aumento del volumen es el azufre elemental acumulado en forma de gránulos en el interior de las especies de Cromatiáceas. Aunque el glucógeno es almacenado conjuntamente con el azufre, aportando por tanto aumento de densidad celular, el efecto de éste es mínimo comparado con el del azufre (Mas *et al.*, 1985). Se ha observado que el grado de hidratación del azufre varía entre las distintas especies (Guerrero *et al.*, 1984; Mas *et al.*, 1985). Así, *Chromatium vinosum* muestra un menor contenido en agua que *Chromatium warmingii*. Estos autores relacionan el mayor grado de hidratación con el mayor tamaño, dado que las células más grandes están menos constreñidas por la presencia y el tamaño del azufre que las células más pequeñas. En la laguna Arcas-2, las células de la parte superior de la lámina microbiana presentan un mayor volumen ($69.24 \pm 3.83 \mu\text{m}^3$), debido, probablemente, a una mayor actividad fotosintética que les hace almacenar más azufre elemental en su interior celular. Aunque la producción primaria no ha sido determinada en la laguna Arcas-2 durante este trabajo, se sabe que las células de la parte superior (conocida como cima) de la lámina de bacterias Cromatiáceas de la laguna del Cisó son las más activas fotosintéticamente, las de mayor viabilidad (van Gemerden *et al.*, 1985) y las que presentan un mayor volumen (Montesinos 1987; Gaju *et al.*, 1989), debido sobre todo a la gran cantidad de gránulos de azufre (Esteve, 1981). Por el contrario, las células procedentes de las zonas inferiores a la lámina de Arcas-2 muestran un menor tamaño ($54.65 \pm 5.91 \mu\text{m}^3$). En este caso, los gránulos de azufre intracelulares son escasos y son sustituidos por PHB (poli- β -

hidroxibutirato), el cual no colabora al volumen celular de la misma manera que lo hacía el azufre. Estas variaciones indican una progresiva disminución de la actividad de crecimiento a medida que las células sedimentan y quedan por debajo de la zona iluminada, donde no es posible sustentar un metabolismo fotosintético.

Por su parte, Gaju y colaboradores (1989) encontraron también una fuerte dependencia del volumen celular de *Chromatium minus* y *Amoebobacter* M3 con la profundidad y la estación del año en el lago Cisó, dándose los valores mínimos en verano y los máximos en invierno. Asimismo, las diferencias en el biovolumen con la profundidad eran menores en invierno.

Por último, debemos añadir que esta diferencia de más de $10 \mu\text{m}^3$ encontrada en la laguna Arcas-2, para una misma especie, entre las distintas zonas de la lámina microbiana y del hipolimnion es importante y debe hacernos pensar que la utilización del biovolumen para la estima de la biomasa bacteriana en ecosistemas naturales ha de realizarse adecuadamente y que el hecho de utilizar una media global podría incurrir en errores de cálculo, subestimando o sobrestimando los resultados, al tiempo que estas medidas dan más información que la de la pura biomasa, pues guardan importantes relaciones con la velocidad de crecimiento y el estado fisiológico de los organismos.

8.3.5. Relaciones intermicrobianas en la lámina de Cromatiáceas

Las relaciones intermicrobianas (predación, parasitismo, simbiosis, etc.) son un fenómeno conocido aunque hasta ahora sólo se han encontrado unas pocas bacterias predadoras de bacterias. Algunos de ellos son predadores estrictos, y otros lo son facultativos. En 1962, Stolp y Petzold descubrieron en filtrados de suelo una bacteria Gram-negativa predadora estricta, se trataba de *Bdellovibrio bacteriovorus*. Desde entonces, otros microorganismos predadores se han aislado e identificado. Entre los predadores bacterianos facultativos, cabe destacar *Enfiser adhaerens* (Casida Jr., 1982) y *Agromyces ramosus* (Gledhill y Casida Jr., 1969). Estas bacterias atacan y destruyen a sus presas sólo cuando se agotan los nutrientes solubles del medio. Por tanto estas bacterias no requieren de la presencia de células presa para subsistir. Es de destacar que la mayoría de los predadores conocidos son aerobios estrictos.

Con respecto a los casos de parasitismo sobre las bacterias fotosintéticas, los primeros trabajos publicados tratan sobre bacteriófagos capaces de efectuar un ciclo lítico sobre determinadas especies de la familia Rodospiriláceas. El primer caso de un fago virulento específico para una especie de bacteria fotosintética no-sulfúrea fue el del fago Rp1 sobre

Rhodopseudomonas palustris (Freund-Molbert *et al.*, 1968). Posteriormente se han descrito otros fagos específicos de *Rhodopseudomonas sphaeroides* (Abeliovich y Kaplan, 1974; Mural y Friedman, 1974), de *Rhodopseudomonas capsulata* (Schmidt *et al.*, 1974; Wall *et al.*, 1975), *Rhodobacter sphaeroides* (Duchrow *et al.*, 1988). Sin embargo, los casos de relaciones intermicrobianas con las bacterias fotosintéticas, no se ciñen únicamente a las interacción virus-bacteria. También se han descrito casos de parasitismo entre una bacteria del género *Bdellovibrio* y *Rhodospirillum rubrum* (Tudor y Conti, 1977a y b). Todos estos trabajos comentados se refieren a bacterias fotosintéticas no sulfúreas.

Las relaciones microbianas que impliquen a las bacterias fotosintéticas del azufre son todavía menos conocidas que las de los casos citados anteriormente. No existe ninguna cita de bacteriófago que ataque a especie alguna de Cromatiácea o Clorobiácea. Sin embargo, sí se han descrito casos de predación de bacterias sobre bacterias púrpuras del azufre en algunos lagos estratificados (Esteve, 1981; Esteve *et al.*, 1983, 1992; Guerrero *et al.*, 1986, 1987a; Gaju, 1987; Gaju *et al.*, 1992) y más recientemente sobre bacterias verdes del azufre (Pibernat, 1995). Como hemos visto previamente, en los lagos fuertemente estratificados se producen unos gradientes muy acusados de factores, como son la luz y la concentración de sulfhídrico que permiten el desarrollo de densas poblaciones de microorganismos fotosintéticos localizadas en un espacio muy reducido. Las densidades celulares pueden llegar a ser superiores a 10^6 cell·ml⁻¹, de forma que se crea un ambiente idóneo para las relaciones intermicrobianas. La existencia de estas relaciones entre microorganismos anaeróbicos sugiere, además, que la predación y el parasitismo entre microorganismos ya existía en los ecosistemas anaerobios primitivos (Guerrero *et al.*, 1986).

En el lago Cisó (Girona), se detectó la presencia de dos bacterias depredadoras de especies de Cromatiáceas (Esteve, 1981; Guerrero *et al.*, 1986, 1987a). La primera de ellas conocida con el nombre de *Vamprococcus* es una pequeña bacteria cocoide de 0.6 µm de diámetro, inmóvil y que se adhiere a la pared celular de sus huéspedes sin penetrar en el interior de ellos. Por el contrario, *Daptobacter* es una bacteria bacilar de 0.5-1.5 µm, móvil por flagelación polar. Este microorganismo realiza una predación endobióntica puesto que penetra en el citoplasma de sus células presa. Se trata de un anaerobio facultativo con dependencia facultativa de sus presas, las cuales son distintas especies de bacterias púrpuras del azufre. Posteriormente se detectó la presencia de organismos similares en el lago Estanya, de la provincia de Huesca (Esteve *et al.*, 1983, 1992; Guerrero *et al.*, 1986) y también en la laguna del Vilar, Girona (Gaju *et al.*, 1992).

Recientemente Pibernat (1995) ha descrito dos especies de microorganismos, epibionte y endobionte, sobre células de Clorobiáceas (véase tabla 8.6).

El microorganismo epibionte encontrado en la laguna Arcas-2 tiene grandes semejanzas con el llamado *Vamprococcus* (Esteve *et al.*, 1983; Guerrero *et al.*, 1986, 1987a), sin embargo difiere en cuanto a su comportamiento con la bacteria huésped. Parece ser que EPI-1, al menos en ambientes naturales, posee un sólo tipo de células huésped, *C. weissei*. No obstante, se necesitaría realizar pruebas de laboratorio para determinar el espectro de presas de este microorganismo. Lamentablemente no se dispone por el momento de un cultivo puro de esta bacteria con el que realizar este tipo de experimentos, así como otros que nos permitieran conocer más características de la biología de este organismo, como es el conocer su dependencia del huésped, etc.

En la laguna Arcas-2, el organismo epibionte de las células de *C. weissei*, muestra mayores porcentajes de infección a mayores profundidades del hipolimnion. Esto puede explicarse si se tiene en cuenta que la tasa de infección es la mayor donde la proporción relativa de organismos epibiontes respecto a individuos susceptibles de ser atacados es la más baja. Esta proporción es la menor en la zona de máxima densidad de la lámina bacteriana, donde la tasa de crecimiento de *Chromatium* es la más elevada. Por otro lado, a mayores profundidades, la proporción organismo epibionte/célula susceptible de ser infectada es mayor debido a: (i) la tasa de crecimiento de *Chromatium* es más baja y (ii) hay un continuo aumento en el número de células infectadas precedentes de las capas superiores, que se sumarían a las que se han originado en cada profundidad dada.

Esta interpretación, basada en la teoría matemática de las epidemias, difiere de la propuesta por Esteve y colaboradores (1983) y Guerrero y colaboradores (1986a), quienes sugieren que el microorganismo epibionte no es más que un oportunista cuya adhesión ocurre preferentemente sobre células debilitadas o que no pueden crecer por falta de luz. Esta explicación no puede aplicarse al organismo epibionte encontrado en la laguna Arcas-2, puesto que éste se ha detectado en repetidas ocasiones sobre células en división, hecho que puede interpretarse de dos formas: la primera de ellas podría ser que el organismo epibionte hubiera afectado al huésped antes de que éste empezara a dividirse, y que el hecho de tener este epibionte no le afectara demasiado en su desarrollo, y la segunda podría ser que el epibionte atacara a su célula huésped mientras ésta se está dividiendo. Si las células de *C. weissei*, estuvieran debilitadas, no se dividirían. Además, en los repetidos experimentos para la obtención de calvas sobre una suspensión celular de muestras de agua procedentes de la lámina microbiana, no se obtuvieron resultados positivos en ninguno de los casos, lo que hace pensar que el organismo epibionte no destruye las células de *Chromatium* sino que puede estar sobre ellas sacando algún partido, por ejemplo de las sustancias orgánicas que éstas producen, y que la

proximidad les asegura disponer de dichas sustancias con más facilidad que si estuvieran libres en el agua, teniendo que competir con otros organismos, p.e. las *Cryptomonas*, por los mismos recursos.

El hecho de no observar la presencia de epibiontes sobre las otras dos especies de Cromatiáceas, *Amoebobacter* sp. y *Thiocapsa* sp., podría explicarse por la tendencia de la primera a formar agregados mucosos, la presencia de una cápsula mucilaginosa en la segunda y por último, el bajo número de células de ambas respecto a la especie dominante. Estos factores impedirían o al menos dificultarían su disponibilidad para la actuación de estos microorganismos epibiontes sobre ellas, sumado, tal vez, a que no interesan como hospedadores al no tener movilidad activa.

Las investigaciones sobre este microorganismo epibionte continuaron con posterioridad a este trabajo y los resultados de dichos estudios pueden consultarse en Clark *et al.* (1993) y Camacho (1997).

TRATAMIENTOS ESTADÍSTICOS

9.1. ELABORACIÓN ESTADÍSTICA CONJUNTA: PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS Y BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DE LA LAGUNA DE LA CRUZ

ANÁLISIS DE CORRELACIÓN

Los datos obtenidos para cada variable considerada, utilizados para caracterizar la laguna estudiada, fueron procesados conjuntamente para descubrir las interrelaciones entre los diferentes parámetros fisicoquímicos y biológicos. La correlación entre dos parámetros puede ser reflejo de la existencia de una asociación o interacción entre ellos, o bien debido a la existencia de un factor que afecte igual a los dos. En el examen de las correlaciones estadísticas obtenidas en esta laguna de varios parámetros con la profundidad, en distintas épocas del año (estratificación de 1987: 105 casos; época de mezcla: 71 casos; estratificación de 1988: 91 casos) representativas de regímenes distintos (tabla 9.1) permite clasificar inmediatamente los parámetros en varios grupos. Parámetros tales como el sulfato, el cloruro y el magnesio, no muestran correlaciones significativas con la profundidad, ya que en general, las concentraciones de aquellos son uniformes verticalmente en todo el tiempo. Su distribución por tanto, no está relacionada con el eje luz-gravedad. Otros, en cambio, como son la mayoría de los parámetros estudiados, presentan una correlación significativa con el eje vertical, bien sea positiva o negativa. Dicha correspondencia, siempre del mismo signo en un mismo parámetro, varía de intensidad en los tres periodos considerados. A este grupo, y con correlaciones negativas, pertenecen parámetros tales como la temperatura, decreciente hacia el fondo (y por supuesto con coeficientes negativos mayores en la época de estratificación), la concentración de clorofila *a*, la concentración de oxígeno y su porcentaje de saturación, el pH, el Eh, el nitrato y el nitrito. Dentro de los parámetros fuertemente correlacionados con la profundidad de manera positiva

destaca el hierro, el silicato, el amonio, la alcalinidad, la conductividad, el calcio y el sulfhídrico, así como los organismos fotosintéticos anaerobios. El sodio y el potasio, aunque con correlaciones ligeramente inferiores a las de los parámetros anteriormente citados también están correlacionados positivamente con la profundidad.

Tabla 9.1. Correlaciones estadísticas entre la profundidad de las muestras y los valores de los parámetros fisicoquímicos y biológicos estudiados en las dos épocas de estratificación y durante el periodo de mezcla invernal.

Table 9.1. Statistical correlations between the depth of samples and the values of the physicochemical and biological parameters in the two summer stratifications and the mixing season.

VARIABLE	CORRELACIÓN POSITIVA			VARIABLE	CORRELACIÓN NEGATIVA		
	Estrat. 1987	Mezcla	Estrat. 1988		Estrat. 1987	Mezcla	Estrat. 1988
Bclor a	0.76	0.74	0.74	Temperatura	-0.91	-0.53	-0.79
Cromatiáceas	0.70	0.67	0.64	Oxígeno	-0.81	-0.69	-0.77
Bclor d	0.74	0.60	0.74	% sat. O₂	-0.81	-0.77	-0.77
Clorobiáceas	0.71	0.55	0.75	% luz incidente	-0.88	-0.96	-0.86
Sulfhídrico	0.79	0.73	0.82	Clorofila a	-0.60	-0.50	-0.65
Conductivid.	0.67	0.59	0.67	Eh	-0.54	-0.61	-0.77
Alcalinidad	0.62	0.56	0.65	pH	-0.85	-0.76	-0.92
Cloruro	0.25	0.12	0.29	Sulfato	-0.02	-0.03	-0.09
Amonio	0.79	0.73	0.92	Nitrito	-0.67	-0.55	-0.64
Fosfato	0.49	0.17	0.64	Nitrato	-0.69	-0.56	-0.73
Silicato	0.85	0.77	0.75				
Hierro	0.83	0.85	0.81				
Calcio	0.73	0.60	0.74				
Magnesio	0.17	0.26	0.15				
Sodio	0.55	0.61	0.66				
Potasio	0.46	0.55	0.63				

Es de destacar que ningún parámetro estudiado muestra inversión en el sentido de su correlación en función de la época del año, hecho lógico pues se trata de un lago meromictico en el que las condiciones reductoras y de acumulación de solutos permanecen constantes a lo largo del año. Únicamente el fosfato mostró una disminución acusada del coeficiente de correlación con la profundidad en la época de mezcla de la columna de agua, periodo en el que $r = 0.17$, mientras que en las épocas de estratificación fue mucho más elevado ($r = 0.49$ en 1987 y $r = 0.64$ en 1988).

El análisis de correlación aplicado sobre todas las variables y todos los casos (figuras 9.1

y 9.2) separa dos grandes grupos: por un lado se obtienen los parámetros característicos de la zona aerobia de la laguna, y en un segundo bloque se obtienen aquellos parámetros determinantes de las condiciones anaerobias. El parámetro más fuertemente correlacionado con la temperatura es el porcentaje de saturación de oxígeno (0.76, Fig. 9.1).

También, el porcentaje de luz incidente y la concentración de oxígeno muestran correlaciones elevadas (0.72 y 0.63 respectivamente), así como el pH, aunque en este caso es ligeramente inferior (0.5). Otros parámetros muy correlacionados son los que van directamente asociados a una alta producción algal. Este es el caso del oxígeno, la concentración de clorofila *a* y el pH. La temperatura, aunque correlacionada significativamente con la clorofila *a*, muestra un valor no demasiado elevado ($r = 0.29$) puesto que las concentraciones epilimnéticas más elevadas del pigmento se dan en invierno, cuando las temperaturas son más bajas, además de que la concentración máxima pigmentaria se encuentra en el metalimnion, donde las temperaturas son también más bajas que las epilimnéticas.

En cuanto a las correlaciones negativas (figura 9.2), se observa que todos los parámetros de la zona aerobia muestran coeficientes negativos, mayores o menores, con los de la zona anaerobia. Aquellos que presentan una correlación más elevada ($r = -0.91$) son el oxígeno y el sulfhídrico, definitorios de los dos hábitats que se contraponen en esta laguna. La temperatura (figura 9.2) está correlacionada negativamente con la mayoría de los parámetros de la zona anaerobia. Estos parámetros son la Bclor *a*, las Cromatiáceas, la concentración de sulfhídrico, el amonio, el silicato y el hierro, y en todos los casos las correlaciones sobrepasan un coeficiente de -0.75. Otros parámetros también negativamente correlacionados pero con menor magnitud son la Bclor *d*, las Clorobiáceas y el calcio. Los otros cationes y aniones muestran correlaciones negativas más bajas ($<$ al valor absoluto de 0.5) y vienen indicadas en las hemimatrices de correlaciones que aparecen en la sección de Apéndices.

En la zona anóxica de la laguna, se produce la acumulación de un gran número de solutos, por tanto, todos ellos están fuertemente correlacionados. El sulfhídrico y el hierro (figura 9.1) muestran una correlación elevada ($r = 0.89$), así como el primero de ellos con los procariotas fotosintéticos del azufre, los cuales lo utilizan como fuente de electrones para la fotosíntesis (0.86 con las bacterias púrpuras y 0.80 con las bacterias verdes). Obviamente, estos dos grupos de organismos están fuertemente correlacionados entre sí ya que ocupan un nicho muy próximo.

Las correlaciones son grandes entre los parámetros de mineralización. De esta forma, los cationes muestran una correlación elevada entre ellos. La correlación más fuerte se da entre el Ca y el K ($r = 0.85$) mientras que la mayoría de ellos muestran correlaciones > 0.7 (este es el caso del K y el Na, el Na y el Mg y el Na y el Ca). En cambio, el Mg y el Ca están correlacionados

con un coeficiente de 0.43, y el Mg y el K de 0.41. El Ca está fuertemente correlacionado con la alcalinidad ($r = 0.9$), puesto que la concentración de ambas variables experimenta un notable aumento en el monimolimnion de la laguna.

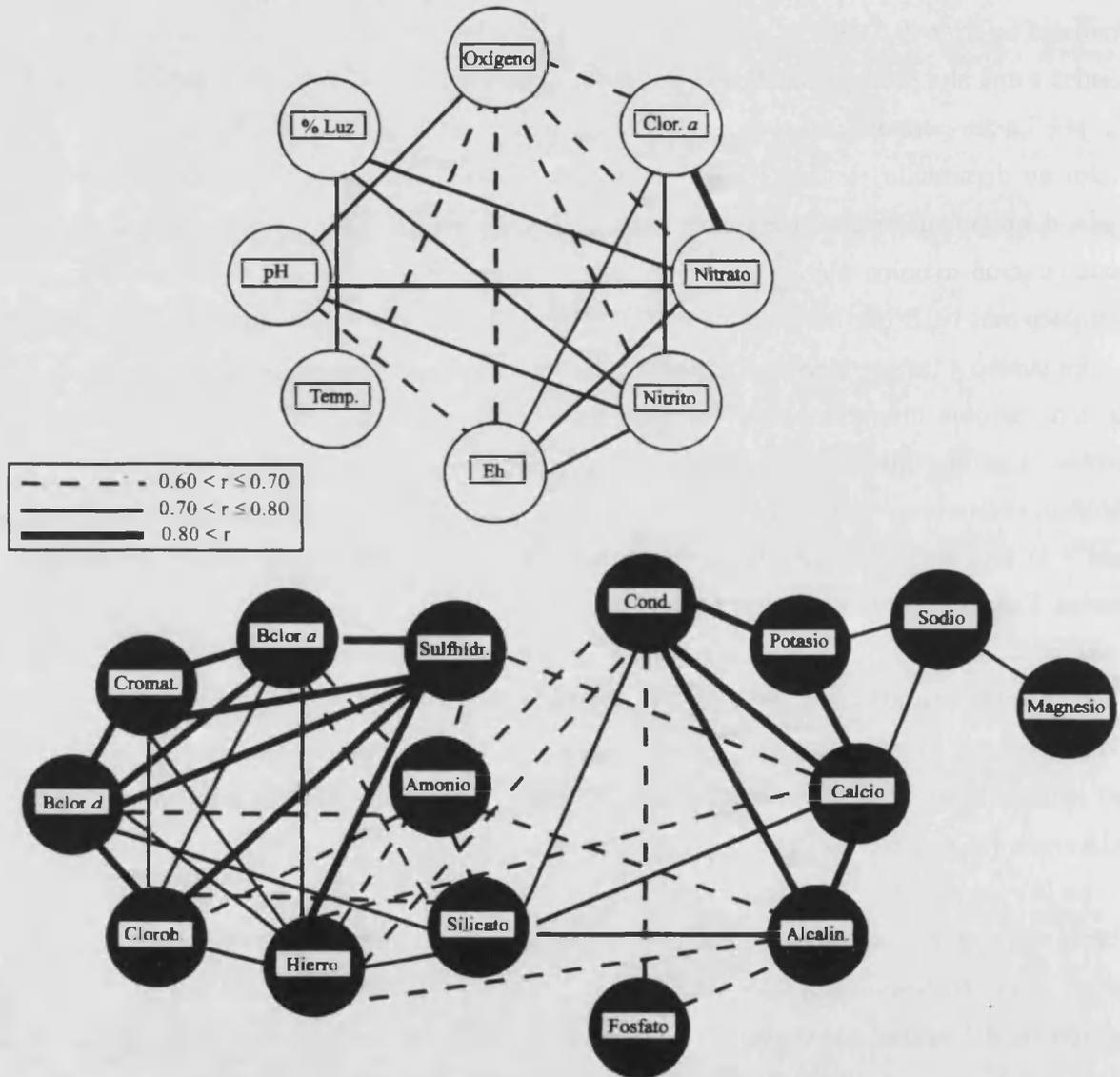


Figura 9.1. Coeficientes de correlación positivos entre las diversas variables fisicoquímicas y biológicas estudiadas en la laguna de La Cruz. Únicamente se muestran aquellos coeficientes mayores de 0.6. Los círculos blancos y negros representan las variables características de la zona aerobia y anaerobia de la laguna, respectivamente.

Figure 9.1. Positive correlation coefficients between the physicochemical and biological variables in Lake La Cruz. Only coefficients higher than 0.6 are shown. White and black circles represent the variables characterizing the aerobic and anaerobic layers of the lake respectively.

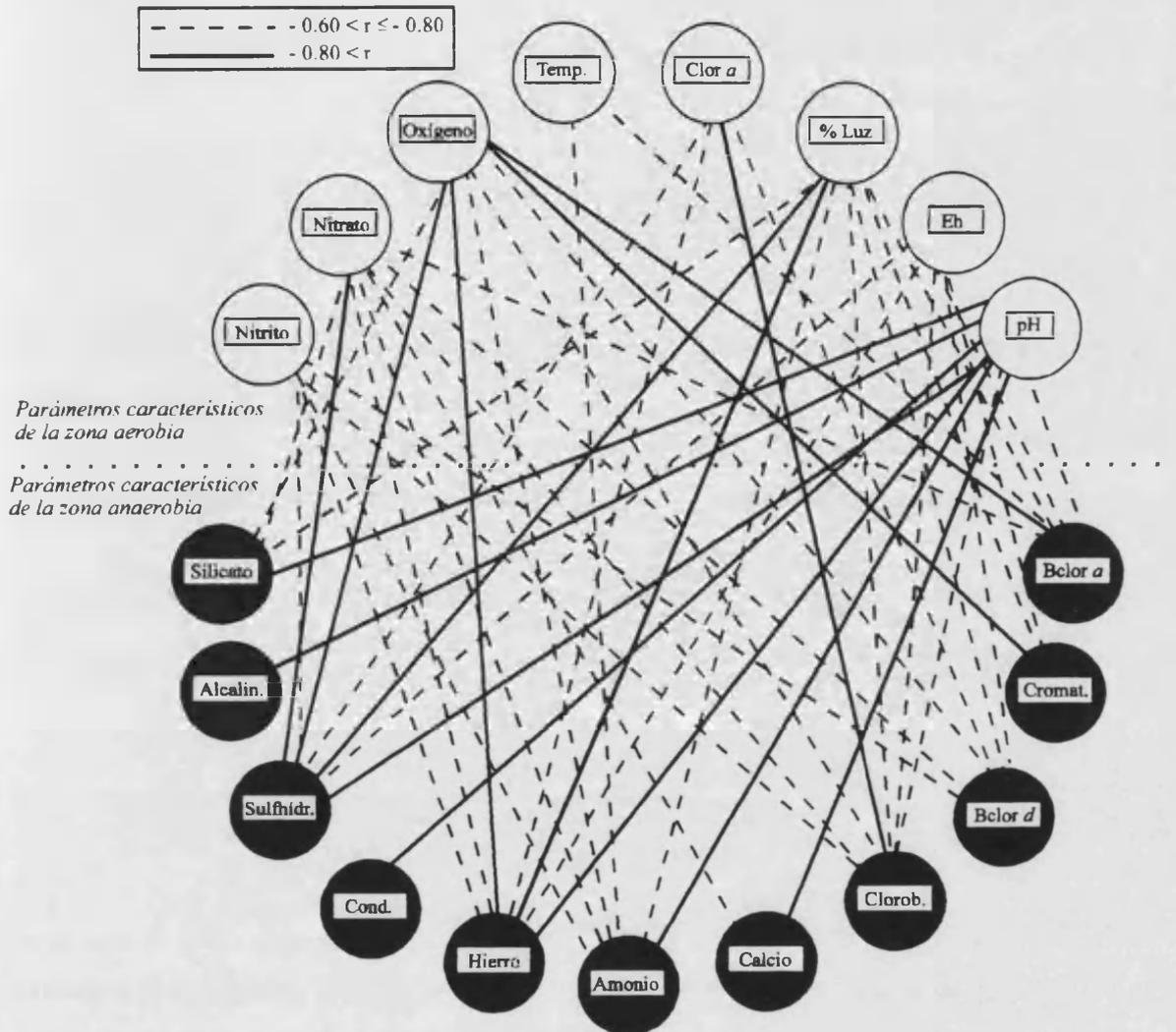


Figura 9.2. Coeficientes de correlación negativos entre las diversas variables fisicoquímicas y biológicas estudiadas en la laguna de La Cruz. Únicamente se muestran aquellos coeficientes mayores de 0.6.

Figure 9.2. Negative correlation coefficients between the physicochemical and biological variables in Lake La Cruz. Only coefficients higher than 0.6 are shown.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Se han realizado tres análisis de componentes principales (ACP-I, ACP-II y ACP-III) a partir de sendas matrices de correlación lineal, con los datos transformados según se especificó en el capítulo 2 de Material y Métodos; el primero de ellos (ACP-I) se ha efectuado sobre el total de muestras y todos los parámetros medidos como variables en todo el perfil vertical (268 casos y

26 variables). Dadas las importantes diferencias entre los dos estratos (óxico y anóxico) del agua de la laguna, se realizaron dos análisis de componentes principales más, correspondientes a la zona aerobia y la zona anaerobia. Estas zonas, durante la época de mezcla vertical de la columna de agua, corresponden al mixolimnion y monimolimnion de la laguna, pero durante el período de estratificación térmica (meses estivales), la zona anóxica se amplía por encima del monimolimnion ocupando parte del hipolimnion, cuya altura varía según los años. Concretamente, el segundo análisis (ACP-II) se realizó sobre las muestras en las que no se observó la presencia de bacterias fotosintéticas; las variables incluidas en este análisis fueron 23 y 73 los casos estudiados (las variables propias de la zona oxigenada, epilimnion y metalimnion en la época de estratificación, y mixolimnion en el período de mezcla). Y por último, el tercer análisis (ACP-III) se efectuó sobre aquellas muestras que presentaban bacterias fotosintéticas (se incluyeron las 26 variables y 196 casos).

Las profundidades incluidas en cada uno de los análisis de componentes principales vienen especificadas en la sección de apéndices.

ACP-I: ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES SOBRE LA TOTALIDAD DE LOS DATOS DE LA LAGUNA DE LA CRUZ

La tabla 9.2 muestra el porcentaje de varianza explicada para las tres primeras componentes resultantes del primer análisis de componentes principales (ACP-I), así como el porcentaje acumulado. La primera componente explica el 55.5 % de la varianza y separa aquellas variables relacionadas con el perfil vertical, es decir, las características de las zonas oxigenadas de la laguna en contraposición de las propias de las zonas anóxicas (figura 9.3). De este modo, el oxígeno y su porcentaje de saturación, la luz, el nitrato y el nitrito, el Eh y la clorofila *a* forman un grupo muy compacto de variables, opuestamente situadas a parámetros tales como el hierro, el sulfhídrico, el amonio, las concentraciones de pigmentos bacterianos y las concentraciones celulares de bacterias fotosintéticas.

La segunda componente, que explica el 12.4 % de la varianza total, separa el hipolimnion del monimolimnion. En realidad es la componente que destaca la zona de la interfase óxico-anóxica frente a las demás, y especialmente caracterizada por el segundo período de estratificación. Por tanto enfrenta variables como (i) las bacterioclorofilas y las densidades celulares de bacterias fotosintéticas (las cuales alcanzan los valores máximos en el hipolimnion y que no están presentes en ninguna ocasión en las zonas oxigenadas) y (ii) el sulfhídrico, junto

con el hierro y el amonio (que aunque sus concentraciones máximas no aparecen en el hipolimnion, tampoco se encuentran en la zona aerobia; el amonio presenta concentraciones muy bajas en el mixolimnion), a variables como la alcalinidad, la conductividad, el calcio, sodio y potasio, el fosfato y el silicato. Todas estas variables, no presentan aumentos en la interfase óxico-anóxica con respecto a sus concentraciones en la zona oxigenada, pero en cambio, experimentan un gran aumento en el monimolimnion de la laguna.

Tabla 9.2. Porcentaje de varianza explicada para las tres primeras componentes resultantes de los análisis de componentes principales ACP-I, ACP-II, ACP-III y su porcentaje acumulado.

Table 9.2. Percentage of variance explained by the first three components of principal component analyses ACP-I, ACP-II and ACP-III and its cumulative percentage.

	VARIANZA EXPLICADA	PORCENTAJE ACUMULADO
ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES		
ACP-I		
Componente I	55.5	55.5
Componente II	12.4	67.9
Componente III	6.4	74.3
ACP-II		
Componente I	29.7	29.7
Componente II	16.1	45.8
Componente III	12.3	58.1
ACP-III		
Componente I	45.9	45.9
Componente II	13.7	59.6
Componente III	10.7	70.3

En la figura 9.4, donde se observan los factores obtenidos para cada caso en una representación espacio-temporal, se aprecia claramente lo anteriormente comentado. La zona aerobia de la laguna muestra valores positivos, mientras que en el hipolimnion se ha invertido el signo de los valores. Compárese con la gráfica de la distribución espacio-temporal del oxígeno en la laguna en la que se observa que una de las dos isoclinas de 0 coincide con la interfase óxico-anóxica, mientras que la otra lo hace con la quimioclina (véase figura 4.3). Los valores del monimolimnion tienen de nuevo signo positivo.

La componente tercera explica las variaciones entre los diferentes periodos del año, especialmente entre los dos periodos de estratificación estudiados y supone el 6.4 % de la varianza total. En la figura 9.4 se observa como la estratificación de 1987 presenta factores de carga negativos (salvo algunas excepciones). Por el contrario, una vez ha tenido lugar la mezcla otoñal, y durante todo el invierno, las muestras procedentes de este periodo muestran factores de

valor positivo. La estratificación de 1988 fue muy diferente a la de 1987, por lo que los factores de carga de las muestras de este período no mostraron inversión de signo, manteniéndose todas ellas positivas. Únicamente, algunas muestras de octubre de 1988 presentaron valores negativos.

Finalmente se ha representado la posición de las muestras en los planos definidos por las tres primeras componentes, utilizando diferentes símbolos para los diferentes meses estudiados (figura 9.5). Se observa sobre todo la segregación ofrecida por la tercera componente, es decir la que muestra la variación temporal.

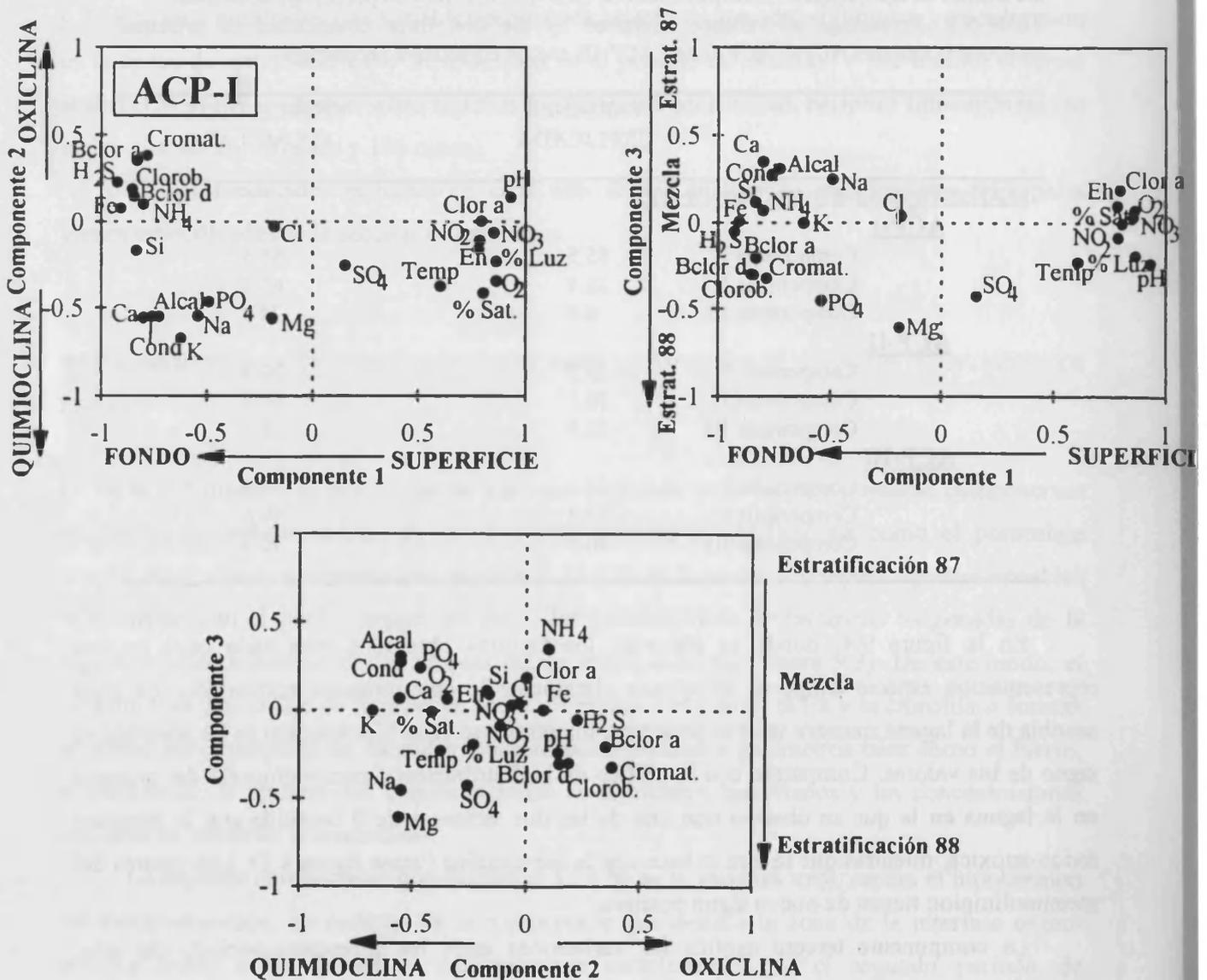


Figura 9.3. Posición relativa de las diferentes variables en el espacio definido por las tres primeras componentes principales resultantes del análisis ACP-I. Las coordenadas son los respectivos coeficientes de correlación.

Figure 9.3. Relative position of each variable in the space dimensioned by the first three principal components from the ACP-I. The coordinates are the respective correlation coefficients.

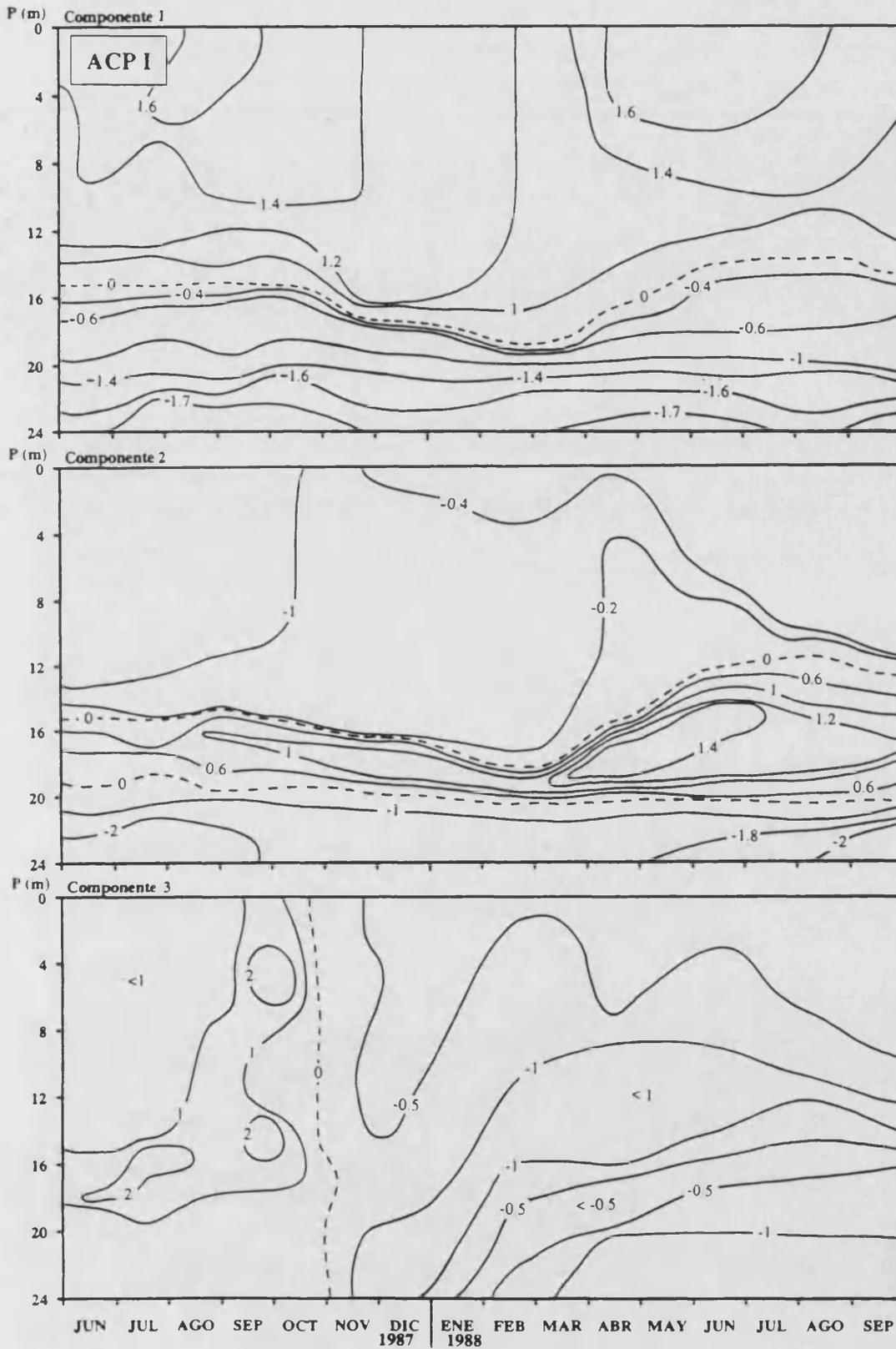


Figura 9.4. Distribución espacio-temporal de los valores de las 3 primeras componentes del ACP-I.
 Figure 9.4. Time-depth distribution of three first principal components for ACP-I.

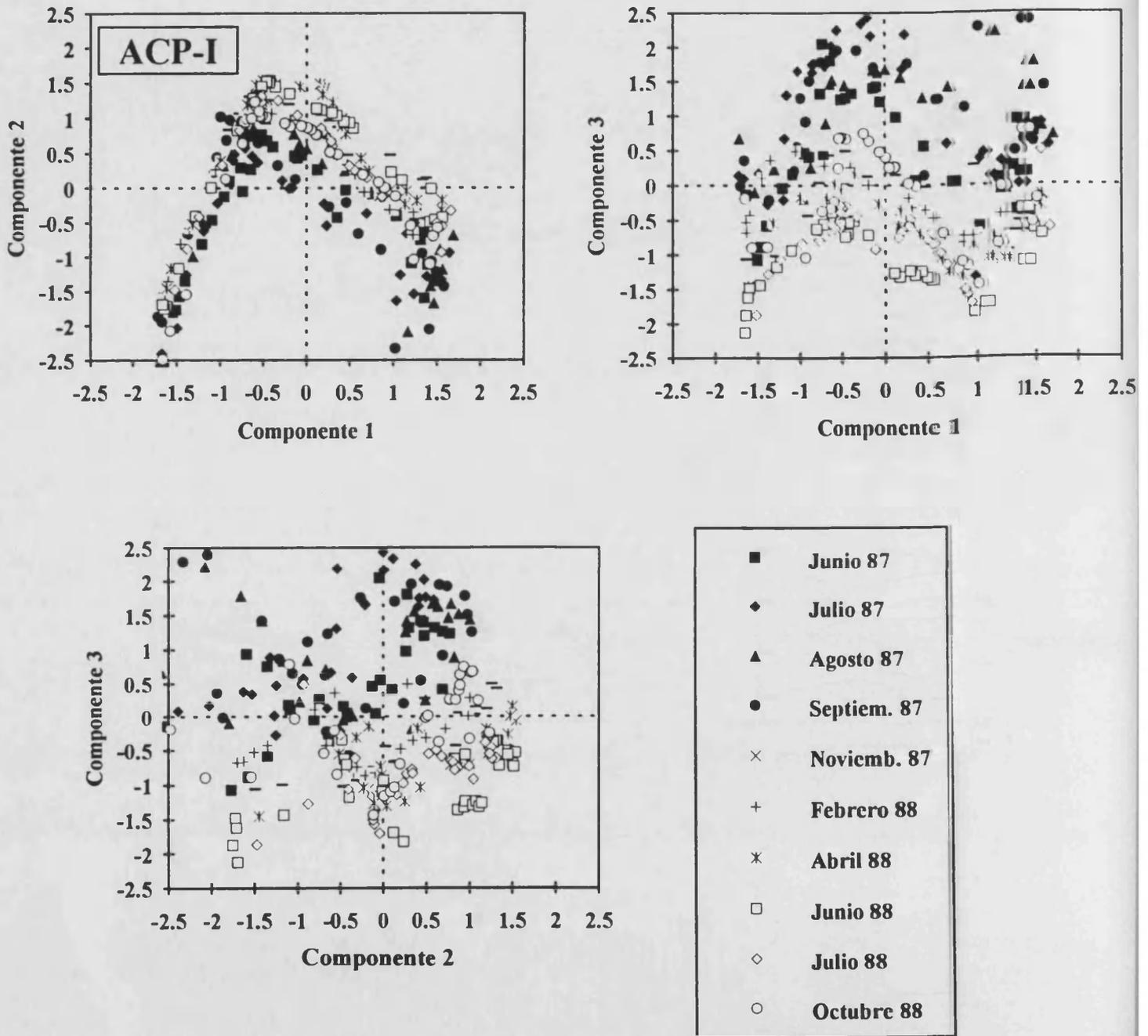


Figura 9.5. Ordenación de las muestras en los planos definidos por las tres primeras componentes principales del análisis ACP-I en la laguna de La Cruz. Se han utilizado diferentes símbolos para los distintos meses estudiados.

Figure 9.5. Sample ordination in the space defined by three first principal components for ACP-I in Lake La Cruz. Different symbols have been used for different months.

ACP-II. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA EL ESTUDIO DE LA ZONA AEROBIA DE LA CRUZ
(EPILIMNION Y METALIMNION DURANTE LA ESTRATIFICACIÓN Y MIXOLIMNION DURANTE LA MEZCLA)

Este segundo análisis explica, mediante las tres primeras componentes principales el 58.1 % de la varianza total (tabla 9.2). La posición que ocupan las variables en el espacio que generan las dos primeras componentes principales se puede observar en la figura 9.6. La primera componente explica el 26.8 % de la varianza y enfrenta variables como la conductividad, la clorofila *a*, el silicato y el amonio a otras tales como el oxígeno, el pH y la temperatura. Esta componente refleja las variaciones de estas variables en el perfil vertical, separando de esta forma el epilimnion y la parte superior del metalimnion (donde las temperaturas son elevadas así como el pH, y las concentraciones de oxígeno son altas, puesto que incluye los picos metalimnéticos y por contra el contenido en amonio y silicato es mínimo), de la parte inferior del metalimnion y la interfase óxico-anóxica (donde la temperatura se ha reducido considerablemente, así como el oxígeno y donde se concentra la mayor biomasa algal, además de registrarse aumentos de amonio y silicato). En la figura 9.7 se observa como el epilimnion y el metalimnion superior presentan factores de las muestras de valor positivo en los dos períodos de estratificación, mientras que en el metalimnion inferior y la interfase óxico-anóxica se concentran los valores de signo negativo. Durante la época de mezcla otoño-invernal, las muestras poseen también valores negativos.

La componente segunda explicaría la variación temporal, especialmente entre los dos años, con un 16.1 % de la varianza total, puesto que por un lado están los cationes y por otro, los nutrientes y el complejo temperatura-oxígeno y pH.

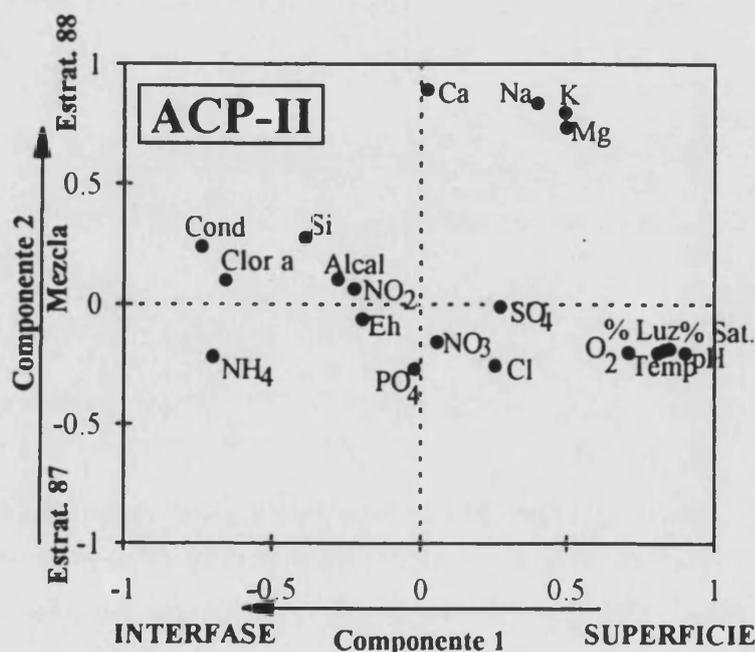


Figura 9.6. Posición relativa de las diferentes variables en el espacio definido por las dos primeras componentes principales resultantes del análisis ACP-II en la laguna de La Cruz.

Figure 9.6. Relative position of each variable in the space dimensioned by the first two principal components from the ACP-II in Lake La Cruz.

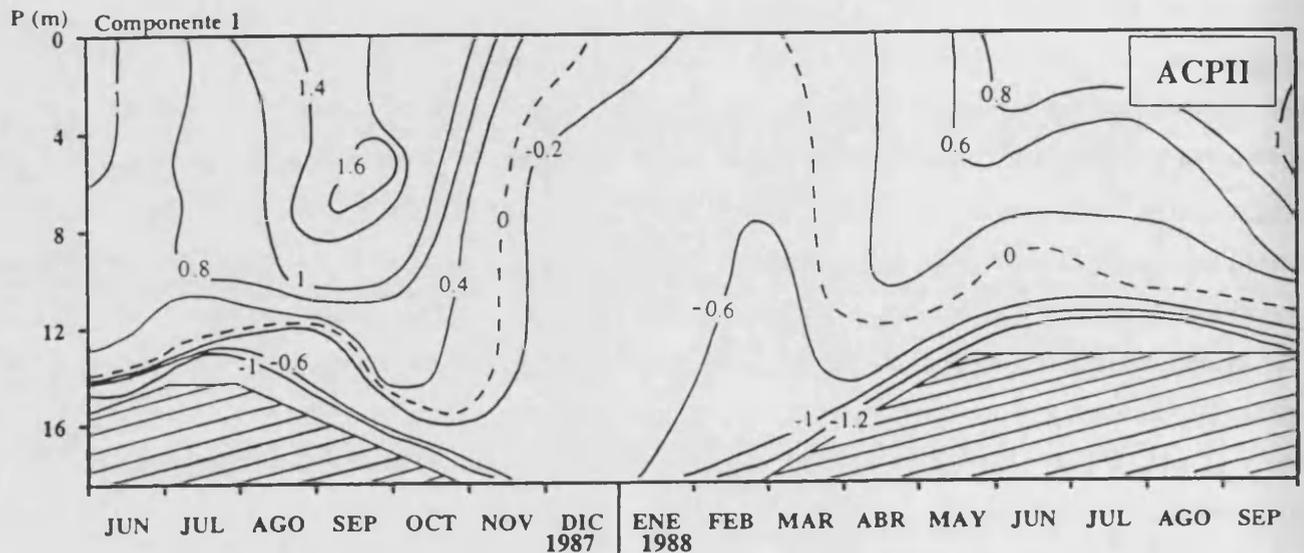
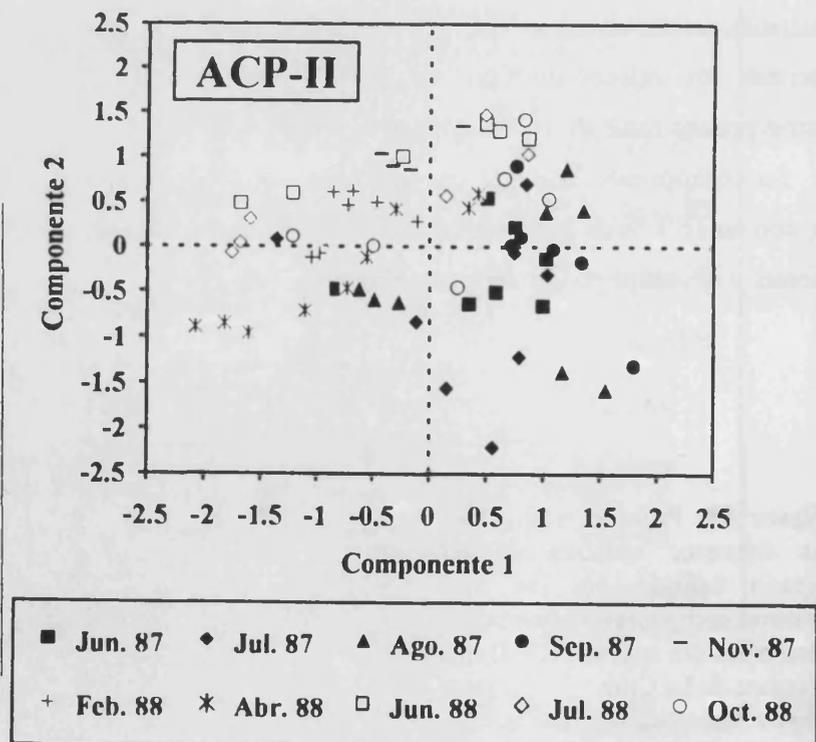


Figura 9.7. Distribución espacio-temporal de los valores de la primera componente del ACP-II en la laguna de La Cruz. Las muestras del área rayada no han sido incluidas en el análisis

Figure 9.7. Time-depth distribution of the first principal component for the ACP-II. Samples in the striped area have not been included in the analysis.

Figura 9.8. Ordenación de las muestras en los planos definidos por las dos primeras componentes principales del análisis ACP-II en la laguna de La Cruz. Se han utilizado diferentes símbolos para los distintos meses.

Figure 9.8. Sample ordination in the space defined by two first factor loadings for the ACP-II in Lake La Cruz. Different symbols have been used for different months.



En la representación espacio-temporal de los factores de carga de los casos (figura 9.7), se observa la predominancia de positivos durante la estratificación de 1987. Por el contrario, durante el invierno, la práctica totalidad de las muestras poseen factores con valores negativos,

mientras que en la segunda estratificación vuelven a aparecer los factores positivos principalmente cerca de la interfase óxico-anóxica. En la ordenación de las muestras en los planos definidos por las dos primeras componentes (figura 9.8) se segregan la mayor parte de las muestras de 1987 a la derecha de la primera componente, y solo unas pocas (las cercanas a la interfase óxico-anóxica a la izquierda).

ACP-III: ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA EL ESTUDIO DE LA ZONA ANAEROBIA DE LA LAGUNA DE LA CRUZ (HIPOLIMNION Y MONIMOLIMNION DURANTE LA ESTRATIFICACIÓN Y MONIMOLIMNION DURANTE LA MEZCLA)

La primera componente obtenida en este análisis se interpreta como la representante de las condiciones microaerobias *versus* condiciones anaerobias y más reductoras y está ligada en alto grado con la profundidad. Esta componente explica el 44.8 % de la varianza total (tabla 9.2) y soporta una carga positiva de los pigmentos bacterianos junto a la concentración de células fotosintéticas, los compuestos reducidos como el sulfhídrico, el amonio y el hierro, los otros cationes, la conductividad, la alcalinidad y el silicato (figuras 9.9, 9.10 y 9.11). Por otro lado, en la parte negativa del eje cargan variables como la concentración de oxígeno, la luz, el pH, la clorofila algal, la temperatura y los compuestos nitrogenados oxidados, nitrato y nitrito.

Como sucedía en el análisis ACP-I, con la segunda componente, la cual explica el 13.8 % de la varianza total, se segrega el hipolimnion del monimolimnion (figuras 9.9, 9.10 y 9.11), de forma que en la parte positiva se sitúan variables como los procariotas fotosintéticos (pigmentos y concentración celular), el sulfhídrico y el hierro, junto con el pH y todas las relaciones iónicas, y en el otro lado del eje se encuentran, por orden del factor de carga: la conductividad, la alcalinidad, el fosfato, el potasio, el calcio, el silicato, el sodio y el amonio, variables todas ellas que registran un gran aumento a nivel del monimolimnion, al tiempo que en este lado del eje se encuentran variables que disminuyen considerablemente en las aguas anóxicas, como son la concentración de pigmentos algales, el Eh, el porcentaje de luz, la concentración de oxígeno, el contenido en nitratos y nitritos y por último la temperatura.

Finalmente, con la tercera componente se explicaría las variaciones estacionales de las zonas microaerobia y anaerobia. Por un lado, las variables de mayor peso en la parte positiva son la temperatura, las concentraciones de cationes y de sulfato y los pigmentos y la densidad celular de bacterias fotosintéticas (figura 9.9), las cuales disminuyen considerablemente en 1988, y por otro se encuentra el amonio, el cual mantuvo concentraciones mayores en este último año que en 1987.

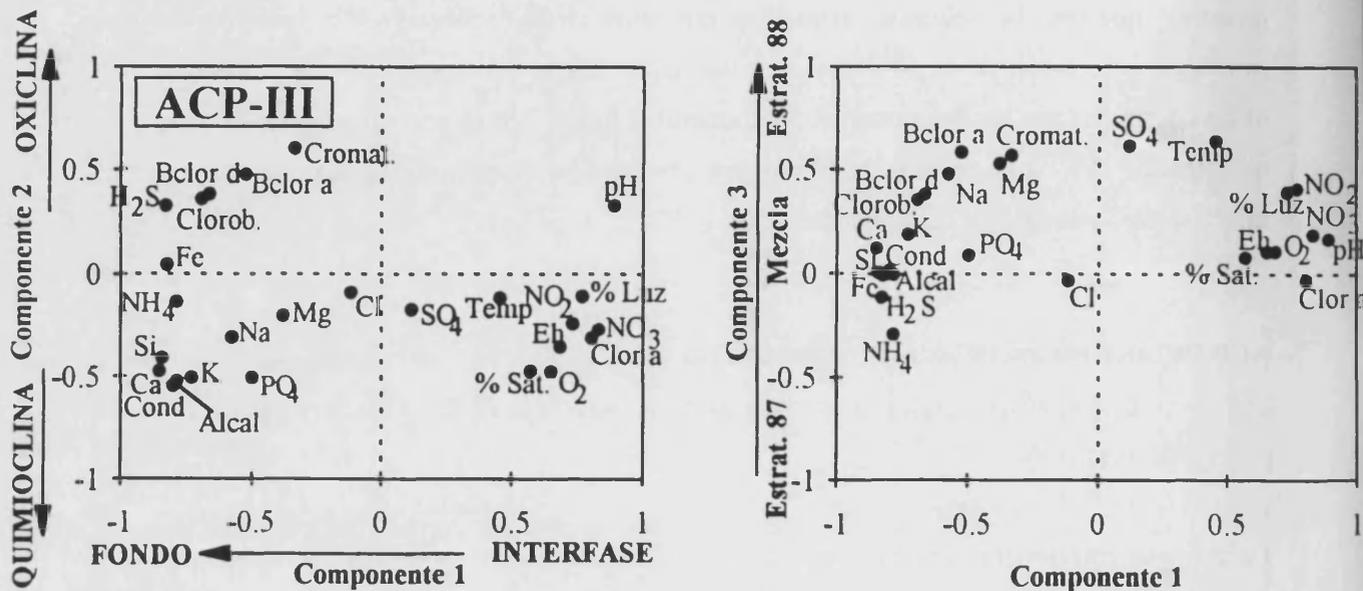


Figura 9.9. Posición relativa de las diferentes variables en el espacio definido por las tres primeras componentes principales resultantes del análisis ACP-III. Las coordenadas son los respectivos coeficientes de correlación.

Figure 9.9. Relative position of each variable in the space dimensioned by the first three principal components from the ACP-III. The coordinates are the respective correlation coefficients.

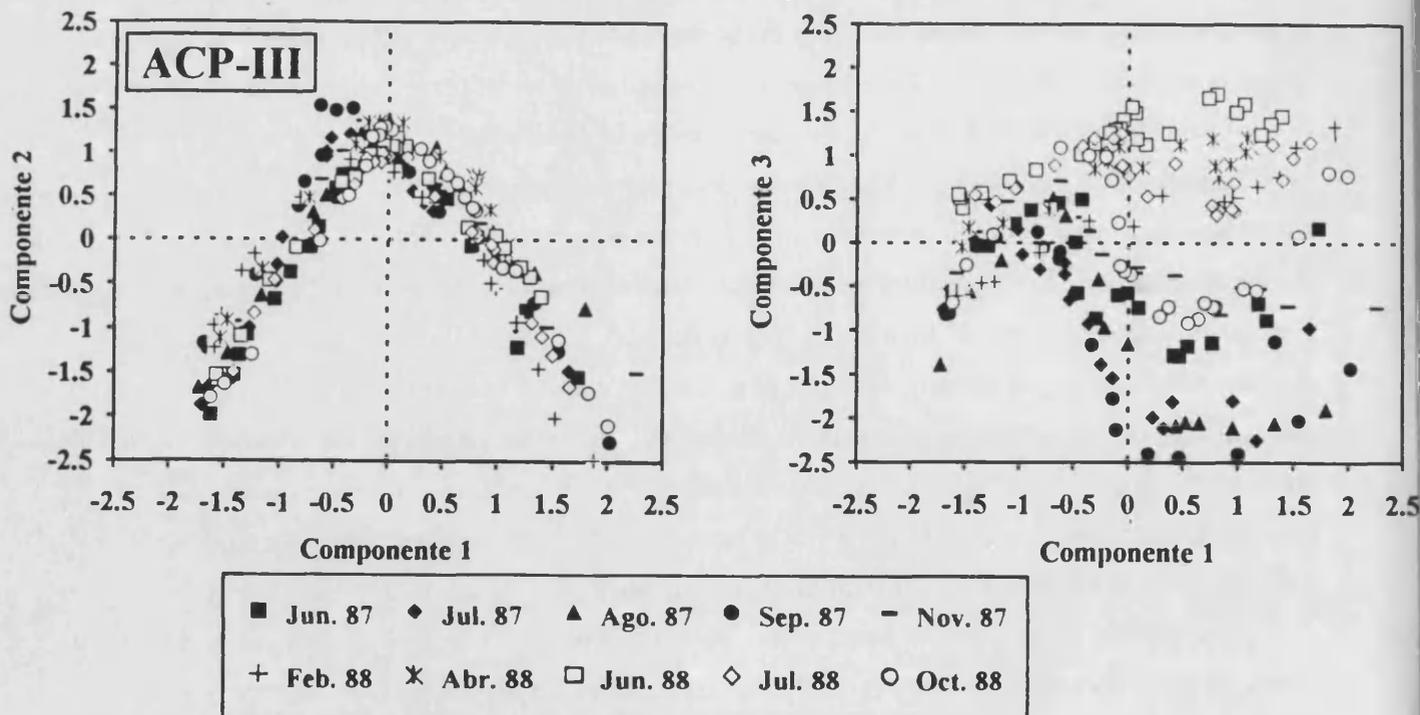


Figura 9.10. Ordenación de las muestras en los planos definidos por las tres primeras componentes principales del análisis ACP-III en la laguna de La Cruz. Se han utilizado diferentes símbolos para los distintos meses.

Figure 9.10. Sample ordination in the space defined by three first factor loadings for the ACP-III in Lake La Cruz. Different symbols have been used for different months.

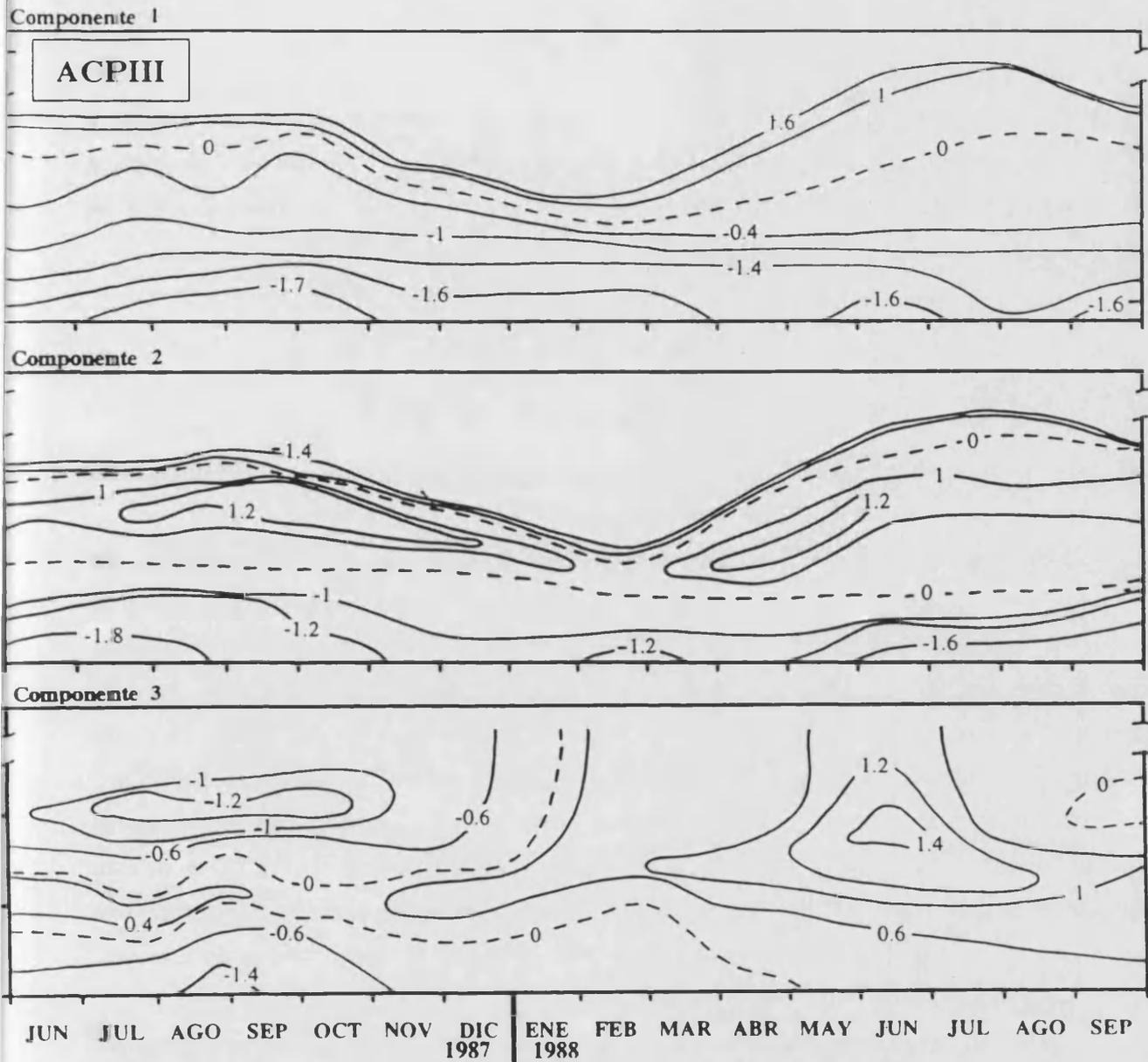


Figura 9.11. Distribución espacio-temporal de los valores de las 3 primeras componentes del ACP-III.
Figure 9.11. Time-depth distribution of three first principal components for the ACP-III.

9.2. ELABORACIÓN ESTADÍSTICA CONJUNTA: PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS Y BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS DE LA LAGUNA ARCAS-2

Al igual que en la laguna de La Cruz, se han explorado, mediante análisis de correlación y análisis de componentes principales, las relaciones o interacciones entre los distintos parámetros físico-químicos y biológicos estudiados en la laguna Arcas-2 obteniendo los resultados que se exponen a continuación.

ANÁLISIS DE CORRELACIÓN

Los parámetros estudiados, en número de 24 (y con 105 muestras) fueron transformados, como se ha indicado en el capítulo de Material y Métodos.

En las figuras 9.12 y 9.13 se han representado, respectivamente, los coeficientes de correlación positivos y negativos entre las distintas variables, y en el Apéndice 6 se muestra la matriz de correlación obtenida (con los valores sombreados que indican las correlaciones significativas; $p < 0.01$). Todas las variables presentan un número más o menos alto de coeficientes elevados y altamente significativos, excepción hecha de la conductividad. Ésta sólo aparece significativamente correlacionada con el cloruro, aunque con un coeficiente bajo. Otro caso particular es el de la temperatura, parámetro que presenta correlaciones significativas ($p < 0.01$) de menor magnitud ($r < 0.6$) que el resto de las variables. La mayor correlación de esta variable se da con el porcentaje de luz incidente ($r = 0.5$) y las mayores de signo negativo son con el amonio y el silicato, los cuales se acumulan en el fondo de la laguna cuando ésta está estratificada, registrándose allí las temperaturas más bajas.

Las correlaciones existentes entre los demás parámetros reflejan la división de la laguna en dos compartimentos diferenciados en el eje vertical, cada uno con sus variables características (figura 9.12). Tal división se debe fundamentalmente a diferencias que establece el potencial de óxido-reducción consecuencia del fenómeno de estratificación de las aguas de la laguna y sus procesos asociados. De esta manera, parámetros tales como la concentración de oxígeno disuelto, el pH, el Eh, el nitrato, el nitrito, y el porcentaje de luz incidente se hallan fuertemente correlacionados entre sí. Por otro lado, uno de los parámetros con mayores coeficientes de correlación positivos es el sulfhídrico con las variables biológicas referentes a las bacterias fotosintéticas del azufre ($r > 0.8$).

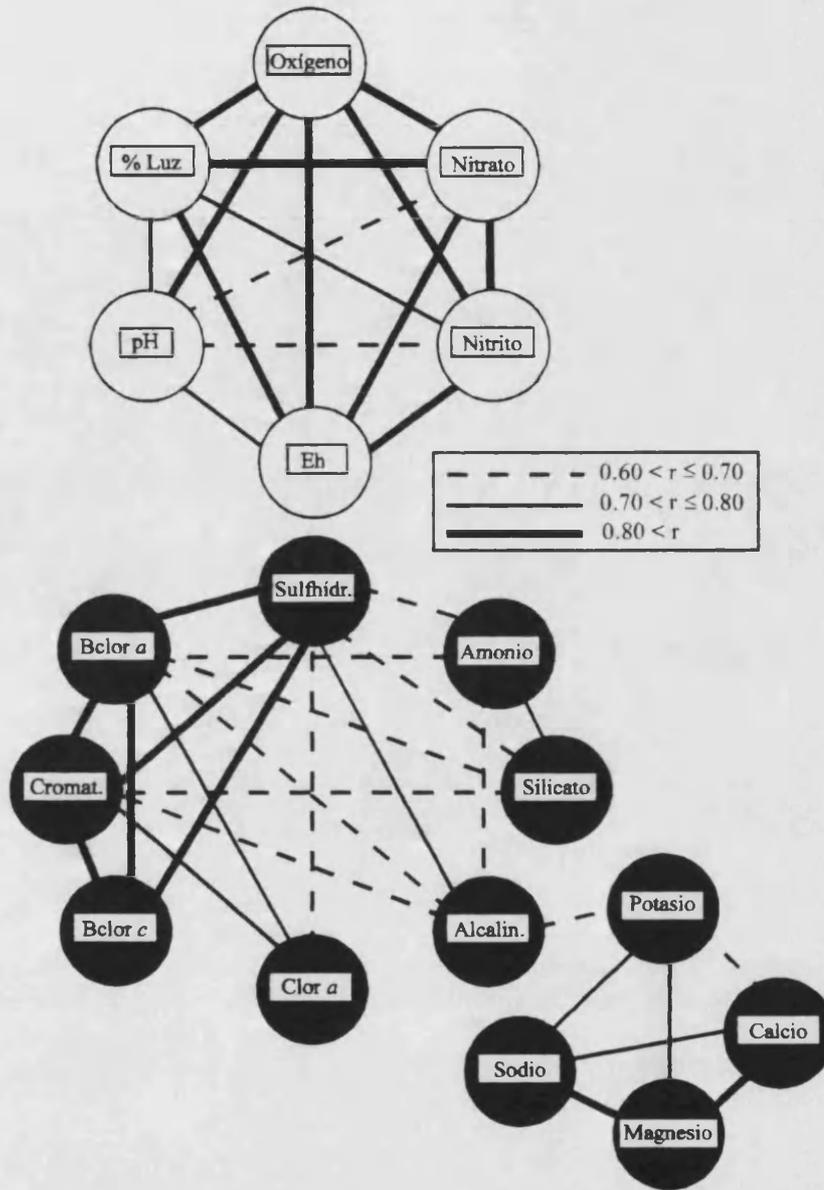


Figura 9.12. Coeficientes de correlación positivos entre las diversas variables fisicoquímicas y biológicas estudiadas en la laguna Arcas-2. Únicamente se muestran aquellos coeficientes mayores de 0.6. Los círculos blancos y negros representan las variables características de la zona aerobia y anaerobia de la laguna, respectivamente.

Figure 9.12. Positive correlation coefficients between the physicochemical and biological variables from Lake Arcas-2. Only coefficients higher than 0.6 are shown. White and black circles represent the variables characterizing the aerobic and anaerobic layers of the lake respectively.

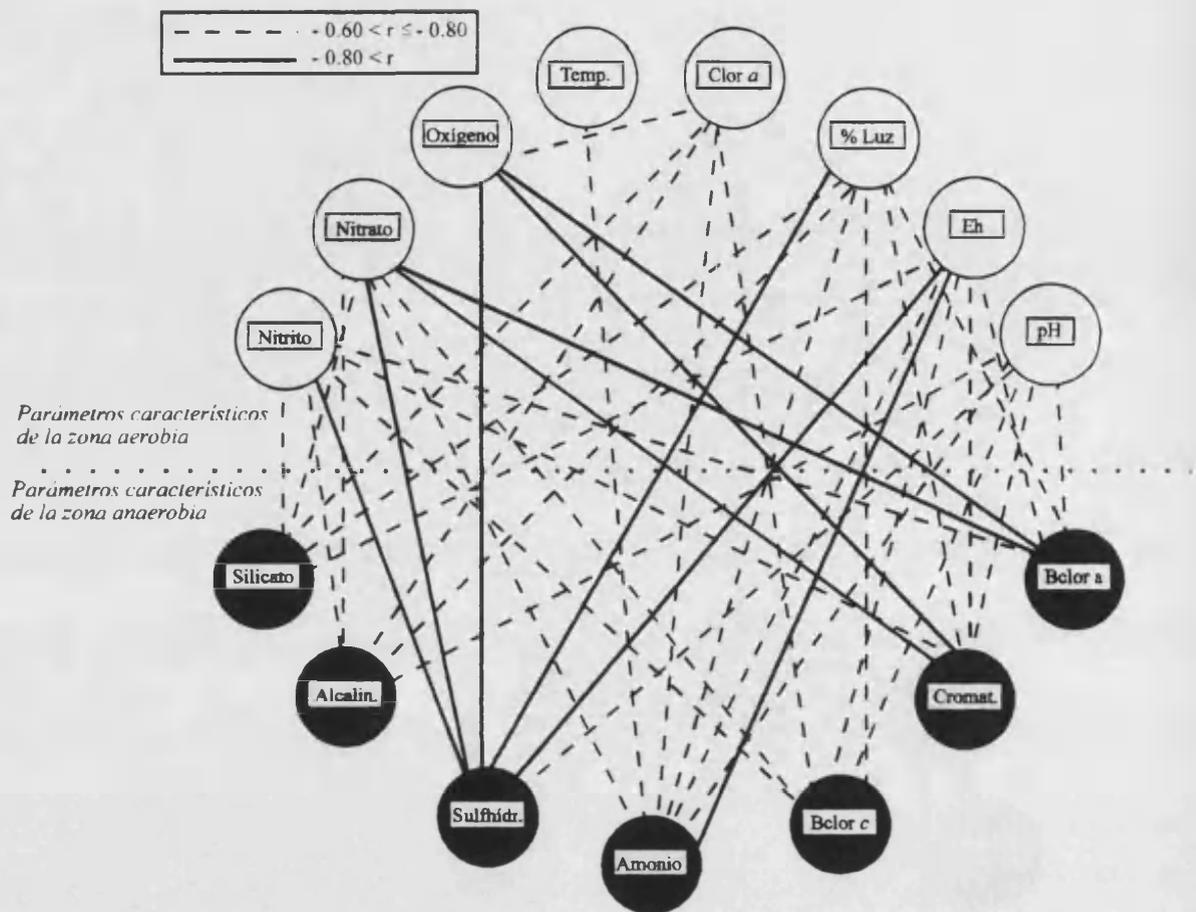


Figura 9.13. Coeficientes de correlación negativos entre las diversas variables fisicoquímicas y biológicas estudiadas en la laguna Arcas-2. Únicamente se muestran aquellos coeficientes mayores de 0.6.

Figure 9.13. Negative correlation coefficients between the physicochemical and biological variables from Lake Arcas-2. Only coefficients higher than 0.6 are shown.

Cabe destacar la correlación positiva de la clorofila *a* con los parámetros propios de la zona microaerobia-anaerobia, debido a la elevada cantidad de cianobacterias y criptofíceas presentes en esta zona de la laguna y que son poseedoras de dicho pigmento fotosintético. Finalmente también destacan las correlaciones positivas entre los distintos cationes estudiados (calcio, magnesio, sodio y potasio).

En cuanto a las correlaciones negativas (figura 9.13), éstas, como se ha indicado anteriormente, también muestran una clara distinción entre los parámetros propios de la zona aerobia y los de la zona anaerobia. Destacan 10 correlaciones de signo negativo con coeficiente mayor de 0.8.

Con el fin de resaltar más la relación entre la profundidad y las distintas variables

estudiadas se analizaron las correlaciones en las distintas épocas del año (estratificación de 1987: 65 casos; época de mezcla: 13 casos; estratificación de 1988: 27 casos) representativas de regímenes distintos (tabla 9.3).

Tabla 9.3. Correlaciones estadísticas entre la profundidad de las muestras y los valores de los parámetros fisicoquímicos y biológicos estudiados en las dos épocas de estratificación y durante el periodo de mezcla invernal.

Table 9.3. Statistical correlations between the depth of the samples and the values of the physicochemical and biological parameters in the two summer stratifications and the mixing season.

VARIABLE	CORRELACIÓN POSITIVA			VARIABLE	CORRELACIÓN NEGATIVA		
	Estrat. 1987	Mezcla	Estrat. 1988		Estrat. 1987	Mezcla	Estrat. 1988
Clor a	0.60	0.66	0.48	Temperatura	-0.86	-0.50	-0.86
Bclor a	0.72	----	0.76	Oxígeno	-0.82	-0.57	-0.74
Cromatiáceas	0.71	----	0.74	% luz incid.	-0.90	-0.99	-0.91
Bclor c	0.73	—	0.24	Eh	-0.75	-0.42	-0.72
Sulfhídrico	0.76	----	0.76	pH	-0.88	-0.50	-0.92
Amonio	0.82	0.54	0.87	Nitrito	-0.65	-0.05	-0.69
Silicato	0.74	0.24	0.87	Nitrato	-0.72	-0.75	-0.73
Sodio	0.27	0.28	0.52				
Potasio	0.37	0.30	0.49				

VARIABLE	CORRELACIÓN POSITIVA/NEGATIVA		
	Estrat. 1987	Mezcla	Estrat. 1988
Conductivid.	0.20	0.09	-0.17
Alcalinidad	0.75	-0.05	0.63
Sulfato	-0.18	0.07	0.09
Cloruro	-0.12	0.63	0.58
Fosfato	0.26	-0.26	0.33
Calcio	-0.15	-0.01	0.58
Magnesio	-0.17	0.09	0.40

Se han obtenido varios grupos de parámetros: aquellos que en cualquier época del año muestran correlaciones positivas con la profundidad, entre los que encontramos la clorofila *a*, el amonio, el silicato el sodio y el potasio; los parámetros que siempre muestran correlación negativa con la profundidad, como la temperatura, el oxígeno, el porcentaje de luz incidente, el Eh, el pH, el nitrato y el nitrito; el resto de las variables muestran inversión en el sentido de su correlación en función de la época del año.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Se ha realizado un análisis de componentes principales a partir de la matriz de correlación lineal, sobre el total de muestras y todos los parámetros medidos como variables en todo el perfil vertical (105 casos y 24 variables). Las profundidades incluidas en cada uno de los análisis de componentes principales vienen especificadas en la sección de apéndices.

La tabla 9.4 muestra el porcentaje de varianza explicada para las tres primeras componentes resultantes de este análisis de componentes principales, así como el porcentaje acumulado, el cual es del 74.4%. La primera componente explica el 49.5 % de la varianza y separa las variables relacionadas con el eje vertical, es decir, las propias de las zonas aerobias de la laguna contraponiéndolas a las de las zonas anaerobias (figuras 9.14-9.16). Así, el oxígeno y su porcentaje de saturación, la luz, el nitrato, el nitrito y el Eh se sitúan opuestamente a parámetros como el sulfhídrico, el silicato, el amonio, y las variables biológicas referentes a bacterias fotosintéticas (concentraciones de pigmentos y concentraciones celulares).

La segunda componente, que explica el 16 % de la varianza total, presenta una correlación positiva elevada con los cationes (magnesio, calcio, sodio y potasio), y el cloruro y algo menos con el sulfato, así como con la temperatura, y registra correlaciones negativas bajas con el amonio, la clorofila *a* (procedente principalmente de cianobacterias y criptofitas), el silicato, la Bclor *a* y la densidad celular de Cromatiáceas.

Tabla 9.4. Porcentaje de varianza explicado por las tres primeras componentes resultantes del análisis de componentes principales y su porcentaje acumulado en la laguna Arcas-2.

Table 9.4. Percentage of variance explained by the first three components of principal component analyses ACP-I, ACP-II and ACP-III and its cumulative percentage in Lake Arcas-2.

	VARIANZA EXPLICADA	PORCENTAJE ACUMULADO
Componente I	49.5	49.5
Componente II	16.0	65.5
Componente III	8.7	74.2

En la figura 9.15, donde se observan los factores obtenidos para cada caso en una representación espacio-temporal, se aprecia claramente lo citado con anterioridad. La primera componente define la zona aerobia de la laguna con valores positivos, mientras que en el

hipolimnion (obsérvese que la interfase óxico-anóxica está representada por un trazo discontinuo) se ha invertido el signo de los valores. La componente segunda explicaría las diferencias temporales; por un lado separa el primer periodo de estratificación (con valores negativos) y por otro estaría el periodo de mezcla invernal y el comienzo de la segunda estratificación (con valor positivo). La componente tercera supone el 8.7 % de la varianza total y diferencia las condiciones de finales de verano-principios de otoño del resto de las épocas muestreadas.

De estos análisis se deduce que:

- (i) las variaciones en el perfil vertical son más importantes que las variaciones temporales.
- (ii) Se destaca con características diferentes la zona de la interfase óxico-anóxica.
- (iii) El perfil vertical está relacionado con las variables que representan procesos biológicos y en cambio, la variación temporal está más ligada a las variables características de la mineralización de las aguas.

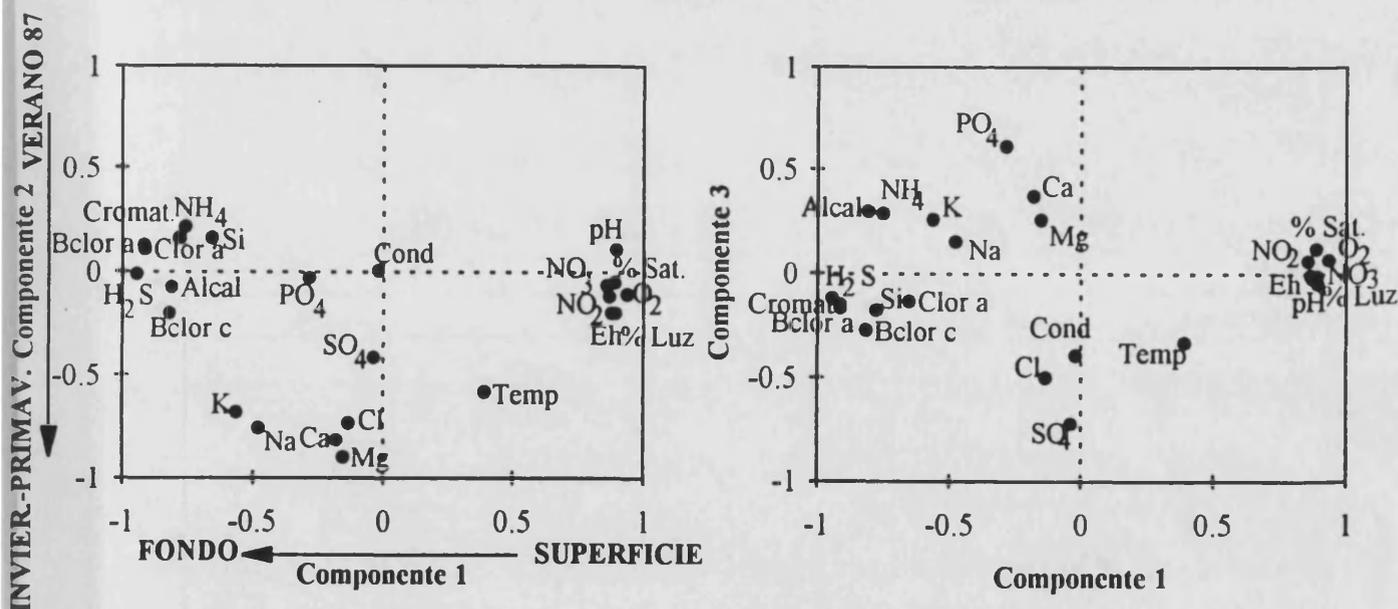


Figura 9.14. Posición relativa de las diferentes variables en el espacio definido por las tres primeras componentes principales en la laguna Arcas-2. Las coordenadas son los respectivos coeficientes de correlación.

Figure 9.14. Relative position of each variable in the space dimensioned by the first three principal components in Lake Arcas-2. The coordinates are the respective correlation coefficients

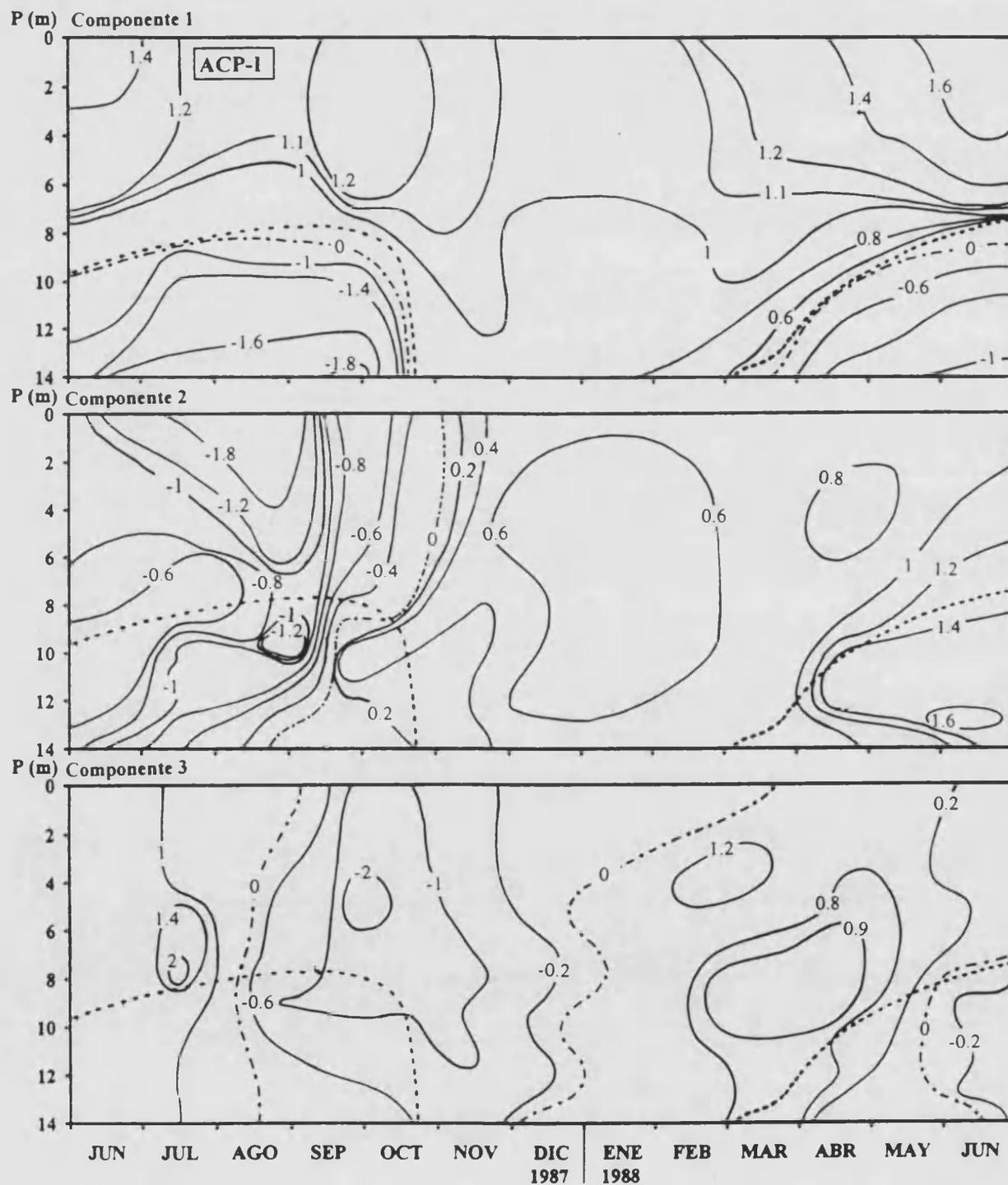


Figura 9.15. Distribución espacio-temporal de los valores de las 3 primeras componentes principales en la laguna Arcas-2.

Figure 9.15. Time-depth distribution of three first principal components in Lake Arcas-2.

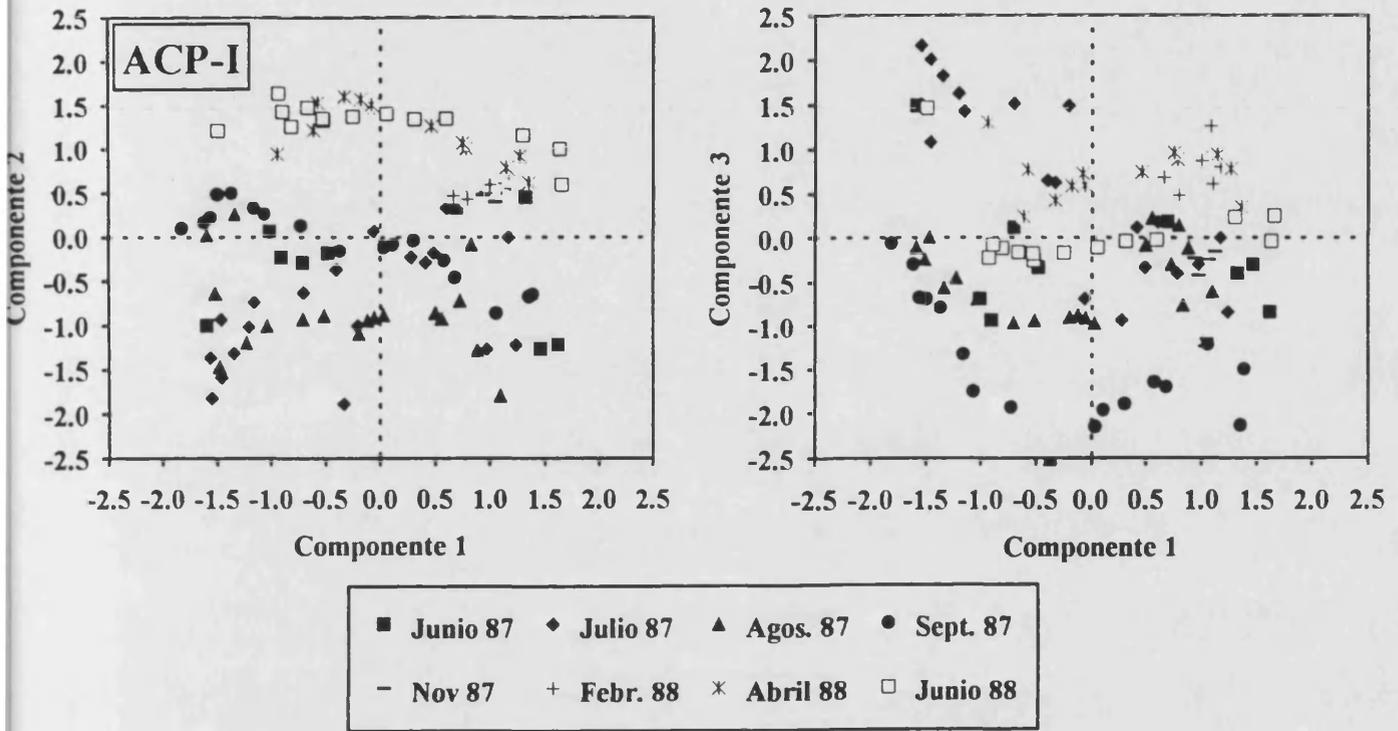


Figura 9.16. Ordenación de las muestras en los planos definidos por las tres primeras componentes principales del análisis ACP-I en la laguna Arcas-2. Se han utilizado diferentes símbolos para los distintos meses

Figure 9.16. Sample ordination in the space defined by three first factor loadings for the ACP-I in Lake Arcas-2. Different symbols have been used for different months.

CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo, así como de su discusión, se han extraído las siguientes conclusiones:

1. Las zonas cársticas de Cañada del Hoyo, Arcas-Ballesteros y Fuentes reúnen un conjunto de lagunas con gran diversidad de condiciones limnológicas. La mineralización de las aguas de estas lagunas se ha revelado como un parámetro de gran importancia en la caracterización ecológica de las mismas, siendo la litología el factor que más influye en dicho parámetro. En la primera zona, el ciclo del carbono es el más importante, mientras que el subsistema Arcas-Ballesteros y Fuentes está dominado por el ciclo del azufre. La mineralización en la columna de aguas óxicas varía entre 6 y 23 meq·l⁻¹ de aniones totales en la zona de Cañada del Hoyo y entre 26 y 87 meq·l⁻¹ en la de Arcas-Ballesteros y Fuentes. En los estratos anóxicos de algunas de estas lagunas, las concentraciones de aniones y cationes son mucho más elevadas.
2. La secuencia iónica en la zona de Cañada del Hoyo es Alc > Cl > SO₄ (con alguna excepción) y Mg > Ca > Na > K (excepto en el monimolimnion de La Cruz en el que el Ca es dominante), mientras que en Arcas-Ballesteros y Fuentes es SO₄ > Alc > Cl y Ca > Mg > Na > K. Se trata de lagunas oligo-mesotróficas la mayoría de ellas. Sus características morfométricas (cubetas de hundimiento protegidas del viento, en algunos casos, y elevada profundidad relativa) junto con la alta concentración de sólidos disueltos debido a que son cubetas originadas por la disolución del substrato calizo o margoso, facilitan la estratificación térmica de sus aguas, con la consiguiente aparición de hipolimnia anóxicos, que permiten el desarrollo de bacterias fotosintéticas.
3. Las variables limnológicas que evolucionan más o menos interrelacionadas y dependientes de los procesos lacustres siguiendo un marcado ciclo anual de mezcla y estratificación, son la

- temperatura, el pH, el potencial de oxidación-reducción, el contenido en oxígeno disuelto, el contenido en silicato y la concentración de clorofila *a*. La variación de otros parámetros como la conductividad, concentración de nitratos, etc., en cambio, están más relacionados con procesos externos tales como el régimen de precipitaciones, el abonado de los campos de cultivo circundantes, etc.
4. Como en muchos otros lagos estables térmicamente resguardados del viento y con la profundidad de la zona eufótica superior a la profundidad del metalimnion, se ha detectado en las lagunas más profundas máximos algales metalimnéticos (compuestos principalmente por cianobacterias y criptofíceas), que dan lugar a marcados picos profundos de clorofila *a*.
 5. Tanto las lagunas de Cañada del Hoyo como las de Arcas-Ballesteros y Fuentes constituyen unos enclaves de interés científico, y también paisajístico, único e incuestionable. Son conjuntos de lagunas que, encontrándose a escasa distancia unas de otras, muestran características limnológicas diferentes, lo que supone una gran oportunidad para la realización de estudios comparativos. Desgraciadamente están siendo sometidas a un elevado número de impactos y degradaciones. Su conservación y protección es necesaria para que puedan seguir siendo fuente de resultados de investigación y se mantengan como sistemas lacustres naturales privilegiados para las generaciones futuras.
 6. La laguna de La Cruz es una masa de agua mesotrófica que presenta meromixis biogénica, mantenida por la acumulación de hierro en disolución (hasta 1 mM Fe²⁺ en el fondo de la laguna). La meromixis permite la existencia de un monimolimnion permanentemente estable, con una quimioclina localizada alrededor de los 19 m de profundidad. El bicarbonato y otros compuestos tales como amonio, silicato, fosfato, etc. se encuentran muy enriquecidos en este monimolimnion.
 7. Las condiciones meteorológicas, sobre todo el régimen de lluvias, afecta marcadamente a la evolución de las lagunas. Así, la estratificación y distribución vertical de los diferentes parámetros en la laguna de La Cruz fue muy diferente en los dos años de estudio. En 1988, con una primavera mucho más lluviosa que en 1987, la interfase óxico-anóxica estuvo situada más superficialmente y se produjo un mayor desarrollo algal. Asimismo, el nivel de las aguas se ve fuertemente influenciado por el aporte de lluvias y nieves, como lo reflejan las grandes fluctuaciones de nivel en la laguna de La Cruz.

8. En la laguna de La Cruz tiene lugar un proceso de precipitación del carbonato cálcico en forma tumultuosa durante un corto período de tiempo (unos 8-10 días durante el mes de julio), con la formación de cristales de calcita magnesiana aciculares, que confieren un aspecto lechoso a las aguas de la laguna. La mayoría de los cristales se depositan en el fondo, confiriendo al sedimento su carácter varvado. Este fenómeno se repite todos los años y las causas son atribuibles al efecto combinado de las elevadas temperaturas estivales junto con la acción sinérgica de la fotosíntesis fitoplanctónica. La reducción en la penetración luminosa es el efecto más aparente del fenómeno de precipitación de la calcita. Los organismos fotosintéticos (algas y bacterias fotosintéticas) reaccionan frente esta situación, migrando hacia capas superiores en busca de la luz.
9. La laguna Arcas-2 es una masa de agua mesotrófica y holomíctica que se estratifica durante el período cálido del año. En este momento desarrolla un hipolimnion anóxico donde las concentraciones de sulfhídrico son elevadas y por ello se establece un *sulfuretum*.
10. La microestratificación de los organismos fotosintéticos anaerobios de la laguna de La Cruz y la laguna Arcas-2 se ha conocido gracias al muestreo mediante una bomba de succión conectada a un muestreador de doble cono que permite tomar muestras con gran resolución (separadas 5-10 cm de profundidad) sin apenas alterar la distribución espacial de los organismos. De los resultados obtenidos se desprende la importancia de la realización de un muestreo fino en las interfases, donde, en espesores muy pequeños del perfil vertical, se concentran elevadas densidades celulares y existen un gran número de procesos biológicos involucrados.
11. La coexistencia en una misma capa de poco espesor de microorganismos poseedores de pigmentos fotosintéticos con máximos de absorción muy próximos entre ellos, dificulta la evaluación de las poblaciones por los métodos tradicionales de determinación espectrofotométrica. En estos casos, como es el de la laguna de La Cruz y la laguna Arcas-2, es necesario el empleo de técnicas más precisas como la cromatografía líquida de alta resolución (HPLC).
12. Las comunidades de bacterias fotosintéticas presentan en sus hábitats naturales baja diversidad debido a las condiciones fuertemente limitantes del hábitat, que se manifiestan en la competencia por la luz y en la selección de las especies en función de sus requerimientos o

tolerancia respecto al sulfhídrico. En la laguna de La Cruz se dan dos poblaciones separadas en la columna de agua. A un nivel superior y cercano a la interfase óxico-anóxica se desarrolla la Cromatiácea *Amoebobacter* sp. y por debajo de ella la bacteria verde del azufre *Pelodictyon clathratiforme* junto con *Chlorobium phaeobacteroides*. En la laguna Arcas-2, la especie dominante de bacterias púrpuras del azufre es *Chromatium weissei*. Las Cromatiáceas *Amoebobacter* sp. y *Thiocapsa* sp. también forman parte de la lámina bacteriana aunque con concentraciones inferiores. Las bacterias verdes, representadas por *Pelodictyon clathratiforme*, *Chlorobium limicola* y *Chlorobium phaeobacteroides*, también están presentes en esta laguna aunque en zonas más profundas, siendo su importancia mucho menor. Se ha visto como dentro de las Cromatiáceas existe una estratificación, encontrándose *Thiocapsa*, un organismo inmóvil, justo en la interfase O_2/H_2S , soportando grandes fluctuaciones de las concentraciones de estos dos gases gracias a su versatilidad metabólica. Por debajo de esta especie, aparece la mayoritaria, *C. weissei*, cuya movilidad le permite situarse en las zonas más ventajosas de luz y sulfhídrico. *Amoebobacter* sp. presenta máximos situados por debajo de las dos anteriores, aunque su distribución es irregular.

13. El efecto de filtro biológico que produce la densa lámina de *Chromatium* y el resto de las Cromatiáceas es el responsable del escaso desarrollo de las bacterias verdes en la laguna Arcas-2. Además, *Chromatium* y *Amoebobacter*, aunque poseen poca afinidad y una alta inhibición por el sulfhídrico, presentan la capacidad de almacenar azufre intracelular y son móviles, características que les permiten situarse en condiciones óptimas de iluminación mediante fototaxis y quimiotaxis y colonizar rápidamente la parte superior de la interfase oxígeno/sulfhídrico, dominando en periodos de estratificación y en aguas de elevada estructuración vertical como es el caso de Arcas-2.
14. Aunque en la mayoría de los lagos meromícticos profundos se produce un predominio de las cepas marrones, debido a las longitudes de onda que llegan a las capas anóxicas, en la laguna de La Cruz predominan las cepas verdes. Aquí, las condiciones limitantes en cuanto a concentración de sulfhídrico favorecen marcadamente la estrategia de *Pelodictyon*, una bacteria verde del azufre de tendencia oligosulfidófila.
15. La evolución de los procesos limnológicos que estructuran el perfil vertical de la columna de agua (la existencia e intensidad de la termoclina y del ascenso o descenso de la interfase óxico-anóxica) tiene gran influencia sobre la dinámica general de las poblaciones de bacterias

fotosintéticas. Las concentraciones absolutas de pigmentos procedentes de las bacterias fotosintéticas varían con el ciclo anual y son en ambas lagunas estudiadas, muy superiores a las concentraciones pigmentarias algales. El cálculo integrado del número de bacterias fotosintéticas en la columna de agua permite evaluar el crecimiento poblacional de estos microorganismos a lo largo del ciclo anual.

16. Las bacterias fotosintéticas del azufre adaptan la biosíntesis de pigmentos antena (bacterioclorofilas y carotenoides) a la energía luminosa ambiental. Destaca el hecho de que todas las especies de Cromatiáceas aisladas de ambas lagunas presentan okenona como carotenoide principal, el cual supone una ventaja adaptativa frente el régimen luminoso de estas lagunas.
17. El estudio circadiano de la microestratificación de las poblaciones anaerobias en la laguna Arcas-2, muestra que la mayoría de organismos realizan migraciones diarias de 20-70 cm, así como variaciones en su patrón de distribución.
18. El volumen celular de *C. weissei* varía con la profundidad. Las células más grandes, las cuales acumulan más azufre intracelular, se encuentran en la parte superior de la lámina bacteriana, apreciándose una disminución del biovolumen a medida que se alejan de dicha zona. Es interesante estudiar las variaciones en el volumen celular a la hora de realizar cálculos de biomasa con el fin de evitar errores en las estimas.
19. En la proximidad de las láminas de bacterias fotosintéticas del azufre se dispone un conjunto de organismos fotosintéticos estratificados. En el caso de la laguna de La Cruz, la cianobacteria cocal *Synechococcus* sp. y poblaciones de *Cryptomonas* ocupan también posiciones muy cercanas a las de las Cromatiáceas. En el caso de Arcas-2 se desarrollan también poblaciones de la criptoficea *Cryptomonas erosa* y la cianobacteria *Oscillatoria* cf. *ornata*, además de densas poblaciones de ciliados tanto en la capa microaerobia como anaeróbica.
20. Las elevadas densidades de organismos alcanzadas en la interfase óxico-anóxica, así como la complejidad de organismos presentes, facilitan el que se produzcan relaciones intermicrobianas. Un ejemplo es el caso del microorganismo epibionte observado sobre las células de *Chromatium weissei*.

CONCLUSIONS

From the results obtained in this study, and from their discussion, we conclude that:

- 1. The karstic areas of Cañada del Hoyo, Arcas-Ballesteros and Fuentes have a number of small lakes which exhibits a high diversity of limnological conditions. The mineralization is a parameter of great importance in the ecological characterization of these small lakes, being the lithology the most influencing factor in such parameter. In the first area, the carbon cycle is the most important, whereas the subsystem Arcas-Ballesteros and Fuentes is dominated by the sulfur cycle. The mineralization in the oxic water column ranges from 6 to 23 meq·l⁻¹ of total anions Cañada del Hoyo area and between 26 and 87 meq·l⁻¹ in Arcas-Ballesteros and Fuentes area. In the anoxic strata of some of the lakes, the anion and cation concentrations are much higher.*
- 2. The ionic sequence in Cañada del Hoyo area is Alk > Cl > SO₄ (with some exceptions) and Mg > Ca > Na > K, (with the exception of the monimolimnion of Lake La Cruz where Ca is predominant) whereas in Arcas-Ballesteros-Fuentes is SO₄ > Alk > Cl and Ca > Mg > Na > K. Most of them are oligo-mesotrophic lakes. Their morphometrical features (wind-sheltered collapsed basins, in some cases, and high relative depth) together with the high concentration of dissolved solids, due to the fact that they are originated by the dissolution of limestone substrate, facilitate the thermal stratification of their waters, with the consequent appearance anoxic hypolimnia, which enable the development of photosynthetic bacteria.*
- 3. The limnological variables which evolve more or less interrelated and subjected to lacustrine processes following the mixing-stratification annual cycle are the temperature, pH, redox potential, dissolved oxygen content, silicate content and chlorophyll a concentration. The*

variation of other parameters such as conductivity, nitrate concentration, etc., are more related to external processes instead, such as rain regime, fertilization of surrounding field, etc.

- 4. As in many other thermally stable and wind-sheltered lakes with the euphotic zone deeper than metalimnetic depth, algal metalimnetic maxima have been detected in the deepest lakes (mainly composed by cyanobacteria and cryptomonads) which originate sharp deep chlorophyll a peaks.*
- 5. Both Cañada del Hoyo and Arcas-Ballesteros-Fuentes lakes represent very interesting enclaves with a unique and unquestionable scientific and "landscape" value. They are groups of lakes which being located at a short distance one to the other, show different limnological features which represent a great opportunity to make comparative studies. Unfortunately they are being subjected to a large number of impacts and degradations. Their preservation and protection is needed so that they continue being a source of research results and to keep them as privileged natural systems for future generations.*
- 6. Lake La Cruz is a mesotrophic water body which exhibits biogenic meromixis, maintained by the accumulation of soluble iron (to 1 mM Fe²⁺ at the bottom of the lake). The meromixis allows the existence of a permanently stable monimolimnion with the chemocline located around 19 m depth. Bicarbonate and other compounds such as ammonium, silicate, phosphate, etc. increase their concentrations in the monimolimnion.*
- 7. Meteorological conditions, mainly the pluviosity regime, largely affect the evolution of the lakes. So, the stratification and vertical distribution of the different variables in Lake La Cruz was very different during the two years of study. In 1988, with a more rainy spring than in 1987, the oxic-anoxic boundary was located upper with a higher algal development. Likewise, water level is largely influenced by rain and snow, which is reflected in high fluctuations in Lake La Cruz water level.*
- 8. A massive calcium carbonate precipitation process takes place in Lake La Cruz during a short period of time (8-10 days), with the formation of needle-shaped Mg-calcite crystals which confer a milky-aspect to the waters. Most crystals sink and originate a varved sediment. This phenomenon happens every year and the causes are due to the combined*

effect of high summer temperatures and phytoplanktonic photosynthesis. Reduction in light penetration is the most apparent effect of the calcite precipitation phenomenon. Photosynthetic organisms (algae and phototrophic bacteria) respond to this situation and migrate to upper layers in search of light.

9. Lake Arcas-2 is a mesotrophic and holomictic (monomictic) water body which is stratified during the warmer period of the year. In this moment an anoxic hypolimnion develops with high sulfide concentrations and therefore a sulfuretum is established.
10. The microstratification of anaerobic photosynthetic organisms of Lake La Cruz and Lake Arcas-2 has been known thanks to sampling with a peristaltic pump connected to a double-cone sampler which enable to take samples with high resolution (separated 5-10 cm) without altering the spatial distribution of the organisms. From the obtained results we conclude the importance of performing a precise sampling at the interphases, where, in short distances in the vertical profile, high cellular densities are found and many involucrated biological processes take place.
11. The coexistence of microorganisms in a narrow place which have photosynthetic pigments with very close absorption maxima, makes difficult the evaluation of the populations using the conventional spectrophotometric methodology. In this case, as in lakes La Cruz and Arcas-2, the use of more precise techniques, such as the use of High Performance Liquid Chromatography (HPLC), is needed.
12. Photosynthetic bacterium communities show low diversity in their natural habitats due to the highly limiting conditions of such habitats, which are manifested in the competition by light and in the species selection as a function of their requirements or tolerance for sulfide concentration. In Lake La Cruz two separated populations occur in the water column. At an upper layer near the oxic-anoxic interphase the Chromatiaceae *Amoebobacter* sp. develops and below it the Green Sulfur Bacteria *Pelodictyon clathratiforme* and *Chlorobium phaeobacteroides* are located. In lake Arcas-2, the main specie of Purple Sulfur Bacteria is *Chromatium weissei*. The Chromatiaceae *Amoebobacter* sp. and *Thiocapsa* sp. are also part of the bacterial plate but with lower concentrations. The Green Sulfur Bacteria, represented by *Pelodictyon clathratiforme*, *Chlorobium limicola* and *Chlorobium phaeobacteroides*, also develop in this lake in deeper layers although their importance is lower. It has been

observed that an stratification exists among the Chromatiaceae, finding Thiocapsa, a non-motil organisms just at O_2/H_2S boundary, standing higher fluctuations in those compound concentrations, thanks to its metabolic changeableness. Below this specie, *C. weissei*, whose motility lets locate at the most advantageous zone of light and sulfide, is located. *Amoebobacter* sp. shows maxima below the formers, although its distribution is irregular.

13. The effect of biological filter that the dense plate of Chromatium, and the rest of Chromatiaceae, cause, is the responsible of the scarce development of Green Sulfur Bacteria in Lake Arcas-2. Moreover, Chromatium and Thiocapsa, although having low sulfide affinity and high inhibition, have the ability to store intracellular elemental sulfur and are motile, features that allow them to locate at optimal light conditions by means of phototaxis and quimiotaxis and quickly colonize the upper part of the oxygen/sulfide interfase, dominating in stratified processes and high water vertical organization as the case of Lake Arcas-2.
14. Although in most deep meromictic lakes brown species develop, caused by the wavelength reaching the anoxic layers, green species predominate in Lake La Cruz. Here, limiting conditions in the sulfide concentration constantly favour the strategy of Pelodictyon, an oligosulfidophyll green sulfur bacterium.
15. The general dynamic of photosynthetic bacterium populations depends on the evolution of the limnological processes which organize the water column, that is, the existence of the thermocline and of the rising or lowering of the oxic-anoxic interface. Absolute concentrations of pigments from photosynthetic bacteria vary following the annual cycle and are in both studied lakes much higher than algal pigment concentration. The integration of the bacterial numbers in the water column let us follow the different population growing stages through the annual cycle.
16. The Sulfur Photosynthetic bacteria adapt the antenna pigment biosynthesis (bacteriochlorophyll and carotenoids) to the environmental light energy. It is remarkable the fact that all Chromatiaceae species isolated from both lakes have okenone as the main carotenoid which is an adaptation advantage for the light regime in these lakes.
17. The diel cycle study of the microstratification of the anaerobic populations in Lake Arcas-2 show that most organisms daily migrate around 20-70 cm, and also their distribution

pattern varies.

- 18. The cellular volume of C. weissei varies with depth. The biggest cells, which accumulate more intracellular elemental sulfur, are located at the upper part of the bacterial plate, but the biovolume diminishes far from that zone. It is interesting the study of the cellular volume variations when calculating biomass to avoid errors in estimations.*

- 19. Close to the photosynthetic bacterial plate a group of organisms develops, In Lake La Cruz the coccal cyanobacterium Synechococcus and populations of cryptomonads also occupy close positions to Chromatiaceae. In Lake Arcas-2, cyanobacterium Oscillatoria cf. ornata and Cryptomonas erosa populations also develop, moreover populations of ciliates in the microaerobic and anaerobic layers.*

- 20. The high densities of organisms reached in this zone, together with the complexity of organisms, provide that intermicrobial relationships take place. An example is the case of the epibiotic organism observed on Chromatium weissei cells.*

BIBLIOGRAFÍA

- ABELIOVICH, A. Y S. KAPLAN. 1974. Bacteriophages of *Rhodopseudomonas sphaeroides*: Isolation and characterization of a *Rhodopseudomonas sphaeroides* bacteriophage. *J. Virol.* **13**: 1392-1399.
- ABELLÀ, C. 1980. *Dinámica poblacional comparada de bacterias fotosintéticas planctónicas*. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 362 pp.
- ABELLÀ, C., E. MONTESINOS Y R. GUERRERO. 1980. Field studies on the competition between purple and green sulfur bacteria for available light (lake Sisó, Spain). *Develops. Hidrobiol.* **3**: 173-181.
- ABELLÀ, C.A. Y J. GARCÍA-GIL. 1988. Diel migrations as a mechanism for enrichment of natural populations of branching species of *Pelodictyon*. En: Olson, J.M., J.G. Ormerod, J. Amesz, E. Stackebrandt y H.G. Trüper (eds.) *Green photosynthetic bacteria*. pp: 269-285 Plenum Press.
- ABELLÀ, C.A., J. GARCÍA-GIL, X.G. RIERA Y L. SALA-GENOHER. 1989. Diel cycle of filamentous phototrophic bacteria (*Chloronema spiroideum* and *Chloronema giganteum*) in Buchensee (FRG) water column. 24th Congress of the Theoretical and Applied Association of Limnology. Munich. *Libro de resúmenes* pp. 175.
- ALMGREN, T. Y I. HAGSTRON. 1974. The oxidation rate of sulphide in sea water. *Water Res.* **8**: 395-400.
- ALONSO, M. 1985. *Las lagunas de la España peninsular: taxonomía, ecología y distribución de los Cladóceros*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 795 pp.
- ANAGNOSTIDIS, K. Y J. OVERBECK. 1966. Methanoxydierer und hypolimnische schwefelbakterien. Studien zur ökologischen Biocönötik der Gewässermikroorganismen. *Ber Deutsch Bot Ges.* **79**: 163-174.
- ANTHONY, R.S. 1977. Iron rich rythmically laminated sediments in Lake of The Clouds (Minesota). *Limnol. Oceanogr.* **22**: 351-357.
- ARMENGOL, J. 1997. *Caracterización estructural del zooplancton de las lagunas cársticas de Cuenca, con especial atención a su distribución vertical*. Tesis Doctoral. Universitat de València.
- ARMENGOL, J., A. ESPARCIA, E. VICENTE Y M.R. MIRACLE. 1993. Vertical distribution of planktonic rotifers in a karstic meromictic lake. *Hydrobiologia* **255/256**: 381-388.
- ARVOLA, L., K. SALONEN, R.I. JONES, A. HEINAVEN Y I. BERGSTROM. 1987. A three day study of the diel behaviour of plankton in a highly humic and steeply stratified lake. *Arch. Hydrobiol.* **109**: 89-106.
- ÁVILA, A., J.L. BURREL, A. DOMINGO, E. FERNÁNDEZ, J. GODALL Y J.M. LLOPART. 1984. Limnología del lago grande de Estanya. *Oecologia Aquatica.* **7**: 3-24.

- BAAS-BECKING, L.G.M. 1925. Studies on the sulfur bacteria. *Ann. Bot. Soc. Lond.* **39**: 613-650.
- BAKER, A.L., K. KROMER BAKER Y P.A. TYLER. 1985. Fine-layer depth relationships of lakewater chemistry, planktonic algae and photosynthetic bacteria in meromictic Lake Fidler, Tasmania. *Fresh. Biol.* **15**: 735-747.
- BATHURST, R.G. 1971. Carbonate sediments and their diagenesis. En: *Developments in sedimentology* 12. Elsevier, New York: 231-276.
- BAUMANN, E.W. 1974. Determination of parts per billion sulfide in water with the sulfide-selective electrode. *Anal.Chem.* **46**: 1345-1347.
- BAVENDAM, W. 1924. Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süs und Salzwassers. Gustav Fisher, Jena.
- BAYLY, I.A.E Y W.D. WILLIAMS. 1973. *Inland waters and their ecology*. Longman. Australia. 314 pp.
- BEEFTINK, H.H. Y H. VAN GEMERDEN. 1979. Actual and potencial rates of substrate oxidation and product formation in continuous cultures of *Chromatium vinosum*. *Arch. Microbiol.* **121**: 161-167.
- BERGER, F. 1955. Die Dichte natürlicher Wäser und die Konzentrations-Stabilität in Seen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **22**: 286-294.
- BERGSTEIN, T., Y. HENIS Y B.Z. CAVARI. 1979. Investigations on the photosynthetic sulfur bacterium *Chlorobium phaeobacteroides* causing seasonal blooms in lake Kinneret. *Can. J. Microbiol.* **25**: 999-1007.
- BERMAN, T. Y W. RODHE. 1971. Distribution and migration of *Peridinium* in Lake Kinneret. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* **19**: 266-276.
- BIELB, H. 1973. Die verbreitung der Schwefelfrein purpurbakterien im Plussee und anderen Seen Ostholsteins. Tesis Doctoral, Universidad de Friburgo.
- BIELB, H. Y N. PFENNIG. 1978. Growth yields of green sulfur bacteria in mixed cultures with sulfur and sulfate reducing bacteria. *Arch. Microbiol.* **117**: 9-16.
- BINDLOSS, M.E. 1976. The light climate of Loch Leven, a shallow Scottish Lake, in relation to primary production by phytoplankton. *Freshwater Biol.* **6**: 501-518.
- BLACKBURN, T.H., P. KLEIBER Y T. FENCHEL. 1975. Photosynthetic sulfide oxidation in marine sediments. *Oikos* **26**: 103-108.
- BLINN, D.W. Y J. GREEN. 1986. A pump sampler study of microdistribution in Walker Lake, Arizona, U.S.A.: a senescent crater lake. *Fesh. Biol.* **16**: 175-185.
- BOLIN, B.E.T., S. KEMPE Y P. KETNER. 1979. *The global Carbon Cycle*. Wiley Toronto. 491 pp.
- BORREGO, C. 1996. *Heterogeneïtat pigmentària en els bacteris fotosintètics verds. Fisiologia i significació ecològica*. Tesis Doctoral. Universitat de Girona. 211 pp.
- BORSHEIM, K.Y., J.G. KUENEN, J. GOTTSCHAL Y I. DUNDAS. 1985. Microbial activities and chemical gradients in the chemocline of a meromictic lake in relation to the precision of the sampling

- procedure. *FEMS Microbiol. Ecol.* **31**: 337-341.
- BOSTRÖM, B., J.M. ANDERSEN, S. FLEISCHER Y M. JANSSON. 1988. Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. *Hydrobiologia* **170**: 229-244.
- BOWLIN, L.C. Y P.A. TYLER. 1984. Endangered lakes of scientific and cultural value in the world heritage area of south-west Tasmania. *Biol. Conservation* **30**: 201-209.
- BOWLING, L.C. Y P.A. TYLER. 1986. The demise of meromixis in riverine lakes of the world heritage wilderness of south-west Tasmania. *Arch. Hydrobiol* **107**: 53-73.
- BOYUM, A. 1970. Iron metabolism in two basins of a lake near Oslo, Norway. *Nordic Hydrology* **3**: 158-180.
- BRAMMER, E. 1978. Phytogenic precipitation of calcium carbonate as a source of sedimentation. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **25**: 49-59.
- BRATBAK, G. Y I. DUNDAS. 1984. Bacterial dry matter content and biomass estimations. *Appl. Environ. Microbiol.* **48**: 755-757.
- BROCK, T.D. 1966. *Principles of Microbial Ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- BROCK, T.D. 1987. The study of microorganisms in situ: progress and problems. En: M. Fletcher, T.R.G. Gray i J.G. Jones (Eds.) *Ecology of microbial communities*. 44th Symp SGM. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- BRUGADA, D. Y E. MONTESINOS. 1987. Función detoxificadora del sulfhídrico de la comunidad fototrófica de la laguna del Vilar (Banyoles). *Actas IV Cong. Esp. Limnol.* (Sevilla): 95-104.
- BRUNSKILL, G.J. 1969. Fayetteville Green lake, New York. II. Precipitation and sedimentation of calcite in a meromictic lake with laminated sediments. *Limnol. Oceanogr.* **14**: 830-847.
- BRUNSKILL, G.J., S.D. LUDLAM Y W.H. DIMENT. 1969. A comparative study of meromixis. *Abstr., Int.Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* **17**: 137-139.
- CALDWELL, D.E. Y J.M. TEIDJE. 1975a. A morphological study of anaerobic bacteria from the hypolimnia of two Michigan lakes. *Can. J. Microbiol.* **21**: 362-376.
- CALDWELL, D.E. Y J.M. TEIDJE. 1975b. The structure of anaerobic bacterial communities in the hypolimnion of several Michigan lakes. *Can. J. Microbiol.* **21**: 377-385.
- CAMACHO, A. 1997. *Ecología de los microorganismos fotosintéticos en las aguas microaerofílicas y anóxicas de la laguna de Arcas*. Tesis Doctoral. Universitat de València.
- CAMACHO, A, F. GARCÍA-PICHEL, E. VICENTE Y R.W. CASTENHOLZ. 1996. Adaptation to sulfide and to underwater light field in three cyanobacterial isolates from Lake Arcas (Spain). *FEMS Microbiology Ecology* **21**: 293-301.
- CAMPBELL, P. 1976. *Descriptive limnology of lake 120, a meromictic lake on the precambrian shield in northwestern Ontario*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Manitoba (Canadá). 122 pp.
- CAMPBELL, P. Y T. TORGENSEN. 1980. Maintenance of iron meromixis by iron redeposition in a rapidly

- flushed monimolimnion. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **37**: 1303-1313.
- CAMPS, J., I. GONZALO, J. GÜELL, P. LÓPEZ, A. TEJERO, X. TOLDRÀ, F. VALLESPINOS Y M. VICENS. 1976. El lago de Montcortés, descripción de un ciclo anual. *Oecol. Aquat.* **2**: 99-110.
- CARACO, N. Y A.H. PUCCOON. 1986. The measurement of bacterial chlorophyll and algae chlorophyll *a* in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 889-893.
- CARLSON, R.E. 1980. More complication in the chlorophyll-Secchi disk relationship. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 379-382.
- CASIDA, L.E. JR. 1982. *Enfiser adhaerens* gen. nov., sp. nov.: a bacterial predator of bacteria in soil. *Int. J. Sys. Bacteriol.* **32**: 339-345.
- CASTENHOLZ, R. 1984. Composition of hot spring microbial mats: a summary, p. 101-119. En: Y. Cohen, R.W. Castenholz y H.O. Halvorson (ed), *Microbial Mats: Stromatolites*. Alan R. Liss, Inc., New York.
- CAUMETTE, P. 1984. Distribution and characterization of phototrophic bacteria isolated from the water of Bietri Bay (Ebrie Lagoon, Ivory Coast). *Can. J. Microbiol.* **30**: 273-284.
- CAUMETTE, P. 1986. Phototrophic sulfur bacteria and sulfate-reducing bacteria causing red waters in a shallow water lagoon (Prévost Lagoon, France) *FEMS Microbiol. Ecol.* **38**: 113-124.
- CAUMETTE, P. 1989. Ecology and general physiology of anoxygenic phototrophic bacteria in benthic environments. En: *Microbial Mats. Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities*. Eds: Y. Cohen y E. Rosenberg.
- CAUMETTE, P., R. BAULAIGUE Y R. MATHERON. 1988. Characterization of *Chromatium salexigens* sp. nov., a halophilic Chromatiaceaea isolated from Mediterranean salinas. *System. Appl. Microbiol.* **10**: 284-292.
- CAUMETTE, P., R. BAULAIGUE Y R. MATHERON. 1991. *Thiocapsa halophila* sp. nov., a new halophilic phototrophic purple sulfur bacterium. *Arch. Microbiol.* **155**: 170-176.
- CAUMETTE, P., K. SCHMIDT, H. BIEBL Y N. PFENNIG. 1985. Characterization of a *Thiocapsa* strain containing okenone as major carotenoid. *System. Appl. Microbiol.* **6**: 132-136.
- CAVARI, B. 1976. ATP in lake Kinneret: Indicator of microbial biomass or phosphorous deficiency?. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 231-236.
- CERVENKA, L. Y M.G. EISSA. 1980. Algenbekämpfung durch Zusatz von Kalk und Dolomithydrat. En: Barica J. y Mur, L.R.: *Hypertrophic Ecosystems* (Developments in Hydrobiology. Vol. 2). The Hague: 343-344.
- CIRUJANO, S. 1995. *Flora y vegetación de las lagunas y humedales de la provincia de Cuenca*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. 224 pp.
- CLARK, A.E. Y A.E. WALSBY. 1978a. The occurrence of gas-vacuolate bacteria in lakes. *Arch. Microbiol.* **18**: 118-223.
- CLARK, A.E. Y A.E. WALSBY. 1978b. The development and vertical distribution of populations of gas-

- vacuolate bacteria in a eutrophic monomictic lake. *Arch. Microbiol.* **118**: 229.
- CLARK, K.J., B.J. FINLAY, E. VICENTE, H. LLORENS Y M.R. MIRACLE. 1993. The complex life-cycle of a polymorphic prokaryote epibiont of the photosynthetic bacterium *Chromatium weisei*. *Arch. Microbiol.* **159**: 498-505.
- CLAYTON, R.K. Y W.R. SISTROM (EDS). 1978. *The photosynthetic bacteria*. Plenum press, New York.
- CLOUD, P.E. 1962. *Environment of calcium carbonate waet of Andros Island, Bahamas*: U.S. Geol. Survey Prof. Paper 350.
- COHEN, Y., W.E. KRUMBEIN Y M. SHILO. 1977a. Solar lake (Sinai). 2. Distribution of photosynthetic microorganisms and primary production. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 609-620.
- COHEN, Y., W.E. KRUMBEIN Y M. SHILO. 1977b. Solar lake (Sinai). 3. Bacterial distribution and production. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 621-634.
- COHEN-BAZIRE, G. 1963. Some observations on the organization of the photosynthetic apparatus in purple and green bacteria. En: Gest, H., San Pietro, A. y Vernon, L.P. (eds.). *Bacterial Photosynthesis*, pp: 89-110. The Antioch Press.
- COHEN-BAZIRE, G., N. PFENNIG Y R. KUNISAWA. 1964. The fine structure of green bacteria. *J. Cell Biology.* **22**: 207-225.
- COLLINS, V. 1960. The distribution and ecology of gram-negative organisms other than Enterobacteriaceae in lakes. *J. Appl. Bact.* **23**: 510-514.
- CONOVER, W.J. 1980. *Practical nonparametric statistics*. 2d. Ed. J. Willey y Sons. New York.
- CROOME, R.L. 1986. Biological studies of meromictics lakes. En: P. De Deckker y W.D. Williams (Eds.). *Limnology in Australia*. CSIRO, Melbourne y W. Junk, Dordrecht.
- CROOME, R.L. Y P. TYLER. 1984. Microbial microstratification and crepuscular photosynthesis in meromictic Tasmanian lakes. *Ver. Internat. Verein. Limnol.* **22**: 1216-1223.
- CROOME, R.L. Y P.A. TYLER. 1986. Taxonomy and ecology of the phytoplankton of Lake Fidler and Sulphide Pool, meromictic Tasmanian lakes. *Hydrobiologia* **140**: 135-141.
- CRUDEN, D.L. Y R.Y. STANIER. 1970. The characterization of *Chlorobium* vesicles and membranes isolated from green bacteria. *Arch. Microbiol.* **72**: 115-134.
- CULVER, D.A. Y G.D. BRUNSKILL. 1969. Fayetteville Green Lake. V. Studies of primary production and zooplankton in a meromictic marl lake. *Limnol. Oceanogr.* **14**: 862-873.
- CYPIONKA, H. Y O. MEYER. 1982. Influence of carbon monoxide on growth and respiration of carboxydobacteria and other aerobic organisms. *FEMS Microbiol. Lett.* **15**: 209-214
- CZECZUGA, B. 1968. Primary production of the purple sulphuric bacteria *Thiopedia rosea* Winogr. (Thiorhodaceae). *Photosynthetica* **2**: 161-166.
- CZECZUGA, B. Y F. GRADKI. 1973. Relationships between extracellular and cellular production in the sulfuric green bacterium *Chlorobium limicola* Nads. (Chlorobacteriaceae) as compared to primary

- production of phytoplankton. *Hydrobiologia* **42**: 85-95.
- DASÍ, M.J. 1990. *Distribución vertical y variación anual del fitoplancton de una laguna cárstica meromictica de Cuenca, la laguna de la Cruz*. Tesis de Licenciatura. Universitat de València. 173 pp.
- DASÍ, M.J. Y M.R. MIRACLE. 1991. Distribución vertical y variación estacional del fitoplancton de una laguna cárstica meromictica, La laguna de la Cruz (Cuenca, España). *Limnetica*. **7**: 37-59.
- DAVOUD, E. 1976. Evolution diagenetique du carbonate de calcium den les sédiments holocenes du lac de Morat (Suisse). *Eclogae Geol. Helv.*, **69**: 190-196.
- DAVISON, W. 1980. *Studies of chemical speciation in naturally anoxic basins*. 48 Annual Report. Freshwater Biological Association, Ambleside.
- DAVISON, W. 1981. Supply of iron and manganese to an anoxic lake basin. *Nature* **290**: 241-243.
- DAVISON, W. 1982. Transport of iron and manganese in relation to the shapes of their concentration-depth profiles. *Hydrobiologia* **92**: 463-481.
- DAVISON, W. Y B.J. FINLAY. 1986. Ferrous iron and phototrophy as alternative sinks for sulphide in the anoxic hypolimnia of two adjacent lakes. *Journal of Ecology*. **74**: 663-673.
- DAVISON, W. Y S.I. HEANEY. 1978. Ferrous iron-sulfide interactions in anoxic hypolimnetic waters. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 1194-1200.
- DAVISON, W. Y S.I. HEANEY. 1980. Determination of the solubility of ferrous sulphide in a seasonally anoxic marina basin. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 153-156.
- DAVISON, W., S.I. HEANEY, J.F. TALLING Y E. RIGG. 1981. Seasonal transformations and movements of iron in a productive English lake with deep-water anoxia. *Schweiz. Z. Hydrol.* **42**: 196-224.
- DEEVEY, E.S., JR., N. NADKAL Y M. STUIVER. 1963. Fractionation of sulfur and carbon isotopes in a meromictic lake. *Science*. **139**: 407-408.
- DEGENS, E.T. Y P. STOFFERS. 1976. Stratified waters as a key to the past. *Nature* **263**: 22-27.
- DE WIT, R. 1989. *Interactions between phototrophic bacteria in marine sediments*. Tesis doctoral. Universidad de Groningen. 143 pp.
- DE WIT, R. Y H. VAN GEMERDEN. 1987. Chemolithotrophic growth of the phototrophic sulfur bacterium *Thiocapsa roseopersicina*. *FEMS Microbiol. Ecol.* **45**: 117-126.
- DE WIT, R. Y H. VAN GEMERDEN. 1990. Growth and metabolism of the purple sulfur bacterium *Thiocapsa roseopersicina* under combined light/dark and oxic/anoxic regimes. *Arch. Microbiol.* **154**: 459-464.
- DICKMAN, M. 1985. Seasonal sucesion and microlamina formation in a meromictic lake displaying varved sediments. *Sedimentology* **32**: 109-118.
- DICKMAN, M. Y J.S. HARTMAN. 1979. A rationale for the subclassification of biogenic meromictic lakes. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **64**: 189-192.

- DOBOLYI, E. Y S. HERODEK. 1980. On the mechanisms reducing the phosphate concentration in the water of Lake Balaton. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* **65**: 339-343.
- DUCHROW, M., S. HEITEFUSS, J. KALKUS, M. HOPPERT Y F. GIFFHORN. 1988. Isolation and characterization of a virulent phage for *Rhodobacter sphaeroides*. *Arch. Microbiol.* **149**: 476-479.
- DUSTIN, N.M., B.H. WILKINSON Y R.M. OWEN. 1986. Littlefield lake, Michigan: Carbonate budget of holocene sedimentation in a temperate-region lacustrine system. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 1301-1311.
- DUTHIE, H.C. Y J.C.H. CARTER. 1970. The meromixis of Sunfish lake, Southern Ontario. *J. Fish. Res. Can.* **27**: 847-856.
- DÜGGELI, M. 1924. Hydrologische Untersuchungen im Piroragebiet. Bakteriologische Untersuchungen am Ritomsee. *Scweiz. Z. Hydrobiol.* **2**: 65-205.
- EBERLY, W.R. 1964. Further studies on the metalimnetic oxygen maximum, with special reference to its occurrence throughout the world. *Invest. Indiana Lakes Streams* **6**: 103-139.
- EFFLER, S.W., FIELD, S.D. Y WILCOW, D.A. 1981. The carbonate chemistry of Green Lake, Jamesville, N.Y. *J. Freshwat. Ecol.* **1**: 141-153.
- EICHLER, B. Y N. PFENNIG. 1986. Characterization of a new platelet-forming purple sulfur bacterium, *Amoebobacter pedioformis*, sp. nov. *Arch. Microbiol.* **146**: 295-300.
- EICHLER, B. Y N. PFENNIG. 1988. A new purple sulfur bacterium from stratified freshwater lakes, *Amoebobacter purpureus* sp. nov. *Arch. Microbiol.* **149**: 395-400.
- EICHLER, B. Y N. PFENNIG. 1990. Seasonal development of anoxygenic phototrophic bacteria in a holomictic drumlin lake (Schleinsee, F.R.G.) *Arch. Hydrobiol.* **119**: 369-392.
- EKERT, W., Y.Z. YACOBI Y H.G. TRÜPER. 1990. A bloom of a brown phototrophic sulfur bacterium in Lake Kinneret: Hydrochemical aspects. *Microb. Ecol.* **20**: 278-282.
- ELLIS-EVANS, J.C. Y E.C.G. LEMON. 1989. Some aspects of iron cycling in maritime antarctic lakes. *Hydrobiologia* **172**: 149-164.
- EMILIANI, F. 1973. Algunos aspectos bacteriológicos del lago Vilá (Gerona, España). *P. Inst. Biol. Apl.* **54**: 39-51.
- ERASO, A., V. LÓPEZ-ACEVEDO, M.A. LÓPEZ, J.V. NAVARRO, J. SUSO Y V. SANTOS. 1979. *Estudio de las Torcas de Palancares y Cañada del Hoyo en el karst de la Serranía de Cuenca*. KOBIE (Bilbao). Grupo Espeleológico Vizcaino. Diputación Foral de Vizcaya. Bole.
- ESPARCIA, A. 1993. *Distribución de las poblaciones de rotíferos en la oxiclina de la laguna de La Cruz. Adaptaciones metabólicas a la microaerofilia en Brachionus plicatilis*. Tesis Doctoral. Universitat de València. 288 pp.
- ESPARCIA, A., J. ARMENGOL, E. VICENTE Y M.R. MIRACLE. 1991. Vertical distribution of *Amuraeopsis* species as related to oxygen depletion in two stratified lakes. *Verh. int. Ver. Limnol.* **19**: 2745-2749.
- ESTEBAN, G., B.J. FINLAY Y T.M. EMBLEY. 1993. New species double the diversity of anaerobic ciliates in

- a Spanish lake. *FEMS Microbiology Letters* **109**: 93-100.
- ESTEVE, I. 1981. *Caracterización morfológica y ultraestructural de poblaciones de bacterias fotosintéticas planctónicas*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. 232 pp.
- ESTEVE, I., R. GUERRERO, E. MONTESINOS Y C. ABELLÀ. 1983. Electron microscope study of the interaction of epibiotic bacteria with *Chromatium mimus* in natural habitats. *Microbial Ecology* **9**: 57-64.
- ESTEVE, I., E. MONTESINOS, J.G. MITCHELL Y R. GUERRERO. 1990. A quantitative ultrastructural study of *Chromatium mimus* in the bacterial layer of lake Cisó (Spain). *Arch. Microbiol.* **153**: 316-323.
- ESTEVE, I., N. GAJU, J. MIR Y R. GUERRERO. 1992. Comparison of techniques to determine the abundance of predatory bacteria attacking *Chromatiaceae*. *FEMS Microbiology Ecology* **86**: 205-211.
- FAAFENG, B.A. 1976. Photosynthetic bacteria. Their distribution and function in nature. *Blyttia* **34**: 53-65.
- FAST, A.W. Y P.A. TYLER. 1981. The re-establishment of meromixis in Hemlock lake, Michigan, after artificial destratification. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* **66**: 665-674.
- FEE, E.J. 1976. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the experimental lake area, northwestern Ontario: Implications for primary production. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 767-783.
- FENCHEL, T. 1968. Ecology of marine microbenthos. II. The food chain of marine benthic ciliates. *Ophelia* **5**: 73-121.
- FENCHEL, T., T. PERRY Y A. THANE. 1977. Anaerobiosis and symbiosis with bacteria in free-living ciliates. *J. Protozool.* **24**: 154-163.
- FENCHEL, T. Y B.J. FINLAY. 1990. Anaerobic free-living protozoa: growth efficiencies and the structure of anaerobic communities. *FEMS Microb. Ecol.* **74**: 269-276.
- FINDENEGG, I. 1935. Limnologische Untersuchungen im kärntner Seengebiet. *Int. Rev.Ges. Hydrobiol.* **32**: 169-423.
- FINDENEGG, I. 1937. Holomiktische und meromiktische Seen. *Int. Rev.Ges. Hydrobiol.* **35**: 586-610.
- FINLAY, B.J., A.S.W. SPAN Y J.M.P. HARRIS. 1983. Nitrate respiration in primitive eukaryotes. *Nature* **303**: 333-335.
- FINLAY, B.J., K.J. CLARKE, E. VICENTE Y M.R. MIRACLE. 1991. Anaerobic ciliates from a sulphide-rich solution lake in Spain. *Europ. J. Protistol.* **27**: 148-159.
- FOLK, R.L. 1974. The natural history of crystalline calcium carbonate: effect of magnesium content and salinity. *J. Sed. Petrol.* **44**: 40-53
- FORTI, A. 1932. Il "lago di sangue" a Pergusa in Sicilia e la prima piaggia d'Egitto. *Nat. Sicil., N.S.* **8**: 63.
- FREMPONG, E. 1984. A seasonal sequence of diel distribution patterns for the planktonic dinoflagellate *Ceratium hirudinella* in a eutrophic lake. *Freshwat. Biol.* **14**: 201-421.
- FREUND-MOLBERT, E., G. DREWS, K. BOSECKER Y B. SCHUBEL. 1968. Morphologie und wirtskreis eines

- neu isolierten *Rhodopseudomonas palustris-phageu*. *Arch. Mikrobiol.* **64**: 1-8.
- GAJU, N. 1987. *Estudios ecológicos de microorganismos depredadores de Chromatiaceae. Caracterización morfológica y fisiológica de Daptobacter*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. 242 pp.
- GAJU, N., R. GUERRERO Y C. PEDROS-ALIÓ. 1989. Measurements of cell volume of phototrophic bacteria in pure cultures and natural samples: phase contrast, epifluorescence and particle sizing. *FEMS Microbiol. Ecol.* **62**: 295-302.
- GAJU, N, I. ESTEVE Y R. GUERRERO. 1992. Distribución of predatory bacteria that attack Chromatiaceae in a sulfurous lake. *Microb. Ecol.* **24**: 171-179.
- GAJU, N., V. PAVON, I. MARÍN, I. ESTEVE, R. GUERRERO Y R. AMILS. 1995. Chromosome map of the phototrophic anoxygenic bacterium *Chromatium vinosum*. *FEMS Microbiology Letters* **126**: 241-248.
- GALAT, D.L. Y R.L. JACOBSEN. 1985. Recurrent aragonite precipitation in saline-alkaline Pyramid lake, Nevada. *Arch. Hydrobiol.* **105**: 137-159.
- GARCÍA-GIL, J. 1990. *Bacteris fototròfics i cicle del ferro a l'estany de Banyoles*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 275 pp.
- GARRELS, R.M. Y C.L. CHRIST. 1965. Mineral solutions and Equilibria. Harper & Row, New York. 383 pp.
- GASOL, J.M. 1990. *Ecologia microbiana a l'estanyol d'en Cisó*. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 282 pp.
- GASOL, J.M., J. GARCÍA-CANTIZANO, R. MASSANA, F. PETERS, R. GUERRERO Y C. PEDROS-ALIÓ. 1991. Diel changes in the microstratification of the metalimnetic community in Lake Cisó. *Hydrobiologia* **211**: 227-240.
- GENOVESE, S. 1963. The distribution of the H₂S in the lake of Faro (Messina) with particular regard to the presence of "red water". En: C.H. Oppenheimer (Ed). *Marine Microbiology*, Thomas.
- GIBSON, J, N. PFENNIG Y J.B. WATERBURY. 1984. *Chloroherpeton thalassium gen. nov. et spec. nov.* a non-filamentous flexing and gliding green sulfur bacterium. *Arch. Mikrobiol.* **138**: 96-101.
- GIBSON, J, W. LUDWING, E. STACKEBRANT Y C.R. WOESE. 1985. The phylogeny of the green photosynthetic bacteria: absence of close relationship between *Chlorobium* and *Chloroflexus*. *System. Appl. Microbiol.* **6**: 152-156.
- GIERING, B., L. KRIENITZ, S.J. CASPER, T. PESCHKE Y H. RAIDT. 1990. LM and SEM observations on the asexual reproduction and lorica formation of *Phacotus lendneri* CHODAT (Chlamydoephyceae, Phacotaceae). *Arch. Protistenkd.* **138**: 75-88.
- GLEDHILL, W.E. Y L.E. CASIDA JR. 1969. Predominant catalase-negative soil bacteria. III. *Agromyces, gen. n.*, microorganisms intermediary to *Actinomyces* and *Nocardia*. *Appl. Microbiol.* **18**: 340-349.
- GOEHLE, K.H. Y J.F. STORR. 1978. Biological layering resulting from extreme meromictic stability, Devil's Hole, Abaco Island Bahamas. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **20**: 550-555.

- GOLTERMAN, H.L., R.S. CLYMO, M.A.M. OHNSTAD (EDS.). 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. 2ª ed. Blackwell.
- GOPHEN, M.J., Z.B. CAVAIR Y T. BERMAN. 1974. Zooplankton feeding on differentially labelled algae and bacteria. *Nature* **247**: 393-394.
- GORHAM, E. Y F.M. BOYCE. 1989. Influence of lake surface area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline. *J. Great Lakes Res.* **15**: 233-245.
- GORLENKO, V.M. 1988. Ecological niches of green sulfur gliding bacteria. pp: 257-267. En: J.M. Olson, J.G. Ormerod, J. Amesz, E. Stackebrandt y H.G. Trüper (Eds.). *Green photosynthetic bacteria*.
- GORLENKO, V.M. Y G.V. LEBEVA. 1971. Vertical distribution of photosynthetic bacteria in the Kononier lake in the Mari, USSR. *Microbiology* **40**: 651-652.
- GORLENKO, V.M. Y S.Y. KUZNETSOV. 1972. Über die photosynthesierenden Bakterien des Kononjer-Sees. *Arch. Hydrobiol.* **70**: 1-13.
- GORLENKO, V.M., E.N. CHEBOTAREV Y V.I. KACHALKIN. 1974. Participation of microorganisms in the circulation of sulfur in Pomyaretskoe Lake. *Mykrobiologiya* **43**: 908-914.
- GORLENKO, V.M., M.B. VAINSTEIN Y V.I. KACHALKIN. 1978. Microbiological characteristics of lake Mogilnoye. *Arch. Hydrobiol.* **81**: 475-492.
- GORLENKO, V.M., G.A. DUBININA Y S.I. KUZNETSOV. 1983. *The ecology of aquatic microorganisms*. Die Binnengewässer vol. 28. E. Schweizerbart'sche, Stuttgart.
- GUERRERO, R. Y C. ABELLÀ. 1978. Dinámica espaciotemporal de las poblaciones bacterianas fotosintéticas en una laguna anaerobia de aguas sulfurosas. *Oecologia Aquatica* **3**: 193-205.
- GUERRERO, R., C. ABELLÀ Y M.R. MIRACLE. 1978. Spatial and temporal relationships with physicochemical parameters and zooplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **20**: 2264-2271.
- GUERRERO, R., J. MAS Y C. PEDRÓS-ALIÓ. 1984. Buoyant density changes due to intracellular content of sulfur in *Chromatium warmingii* and *Chromatium vinosum*. *Arch. Microbiol.* **137**: 350-356.
- GUERRERO, R., E. MONTESINOS, I. ESTEVE Y C. ABELLÀ. 1980. Physiological adaptation and growth of purple and green sulfur bacteria in a meromictic lake (Vilà) as compared to a holomictic lake (Sisó). *Develop. Hydrobiol.* **3**: 161-171.
- GUERRERO, R., C. PEDROS-ALIÓ, T.M. SCHMIDT Y J. MÁS. 1985. A survey of buoyant density of microorganisms in pure cultures and natural samples. *Microbiologia* **1**: 53-65.
- GUERRERO, R., C. PEDROS-ALIÓ, I. ESTEVE, J. MÁS, D. CHASE Y L. MARGULIS. 1986. Predatory prokaryotes: Predation and primary consumption evolved in bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **83**: 2138-2142.
- GUERRERO, R., I. ESTEVE, C. PEDROS-ALIÓ Y N. GAJU. 1987a. Predatory bacteria in prokaryotic communities. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **503**: 238-250.
- GUERRERO, R., C. PEDROS-ALIÓ, I. ESTEVE Y J. MÁS. 1987b. Communities of phototrophic sulfur bacteria in lakes of the Spanish Mediterranean region. *Acta Academiae Aboensis.* **47**: 125-151.

- HAMMER, U.T. 1981. A comparative study of primary production and related factors in four saline lakes in Victoria, Australia. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **66**: 701-742.
- HAMMER, U.T. Y R.C. HAYNES. 1978. The saline lakes of Saskatchewan. II. Local, hydrography and other physical aspects. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **63**.
- HAMMER, U.T., R. HAYNES, J.R. LAURENCE Y M.C. SWIFT. 1978. Meromixis in Waldsea lake, Saskatchewan. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **20**: 192-200.
- HAMNER, W.R., R.W. GILMER Y P.P. HAMMER. 1982. The physical, chemical and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 896-909.
- HARDIE, L.A., J.P. SMOOT, H.P. EUGSTER. 1978. Saline lakes and their deposits: A sedimentological approach. En: A. Matter and M.E. Tucker (eds). *Modern and ancient lake sediments*. Spec. Publ. Inst. Assoc. Sedim. **2**: 7-41.
- HARA, F., T. AKAZAWA Y K. KOJIMA. 1973. Glycogen biosynthesis in *Chlorobium* strain D. I. Characterization of glycogen. *Plant & Cell Physiol.* **14**: 737-745.
- HAYDEN, J.F. 1972. A limnological investigation of a meromictic lake (Medicine lake, South Dakota) with special emphasis on pelagic primary production. Master's Thesis, Universidad de South Dakota.
- HEANEY, S.I. Y R.W. EPPLEY. 1981. Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plank. Res.* **3**: 331-344.
- HEANEY, S.I. Y T. I. FURNASS. 1980. Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Freshwater Biol.* **10**: 163-170.
- HEIMBROOK, M.E., W.L.L. WANG Y G. CAMPBELL. 1989. Staining Bacterial Flagella Easily. *Journal Of Clinical Microbiology* **27**: 2612-2615.
- HEPPERLE, D. Y L. KRIENITZ. 1985. The extracellular calcification of zoospores of *Phacotus lenticularis* (chlorophyta, Chlamydomonadales). *European Journal of Phycology* **31**: 11-21.
- HERBERT, R.A. 1985. Development of mass blooms of phototrophic bacteria on sheltered beaches in Scapa Flow, Orkney Island. *Proc. R. Soc. Edin. Sect. B* **87**: 15-25.
- HIJLTJES, A.H.M. Y L. LIJKLEMA. 1980. Fractionation of inorganic phosphates in calcareous sediments. *J. Environ. Qual.* **9**: 405-407.
- HINO, K., J.G. TUNDISI Y C.S. REYNOLDS. 1986. Vertical distribution of phytoplankton in a stratified lake (lago Dom Helvecio, southeastern Brazil) with special reference to the metalimnion. *Jpn. J. Limnol.* **47**: 239-246.
- HOFFMANN, C. 1949. Über die Durchlässigkeit dünner Sandschichten für Licht. *Planta* **37**: 48-56.
- HONJO, S. 1977. Biogenic carbonate particles in the ocean; do they dissolve in the water column?. pp. 269-294. En: N. R. Anderson and A. Malakoff (Eds.). *The Fate of Fossil Fuel CO₂ in the Oceans*, Plenum Press, New York.
- HOUSE, W.A. 1981. An experimental investigation of carbon dioxide adsorption during calcite precipitation. *Colloids and Surfaces* **2**: 119-131.

- HOUSE, W.A., H. CASEY, L. DONALDSON Y S. SMITH. 1986. Factors affecting the coprecipitation of inorganic phosphate with calcite in hardwaters. I. Laboratory studies. *Vat. Res.* **20**: 917-922.
- HOUSE, W.A., M.R. HOWSON Y A.D. PETHYBRIDGE. 1988. Crystallisation kinetics of calcite in the presence of magnesium ions. *J. Chem. Soc., Faraday Trans.* **84**: 2723-2734.
- HUTCHINSON, G.E. 1937. A contribution to limnology of arid regions. *Trans. Connecticut Acad. Arts. Sci.* **33**: 47-132.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. *A treatise on Limnology. I. Geography, Physics, and Chemistry*. New York, John Wiley & Sons, Inc. 1015 pp.
- HUTCHINSON, G.E. 1967. *A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. J. Willey & Sons. New York. 1115 pp.
- HUTCHINSON, G.E. 1975. *A treatise on Limnology. III. Limnological Botany*. John Wiley & Sons., Inc., New York. 660 pp.
- IGME. 1979. Instituto Geológico Minero.
- IWAMURA, T., H. NAGAI Y S. ICHIMURA. 1970. Improved methods for determining contents of chlorophyll, protein, ribonucleic acid and deoxyribonucleic acid in planktonic populations. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **55**: 131-147.
- JEFREY, S. W. Y G.F. HUMPHREY. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c₁*, and *c₂*, in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen* **167**: 191-194.
- JONES, J.G. 1979. *A guide to methods for stimating microbial numbers and biomass in freshwater*. Freshwater Biological Association. Scien. Publ. 39, Ambleside, Cumbria. 112 p.
- JONES, B.F. Y C.J. BOWSER. 1978. The mineralogy and related chemistry of lake sediments. pp: 295-323. En: Lerman, A. (Ed.). *Lakes-Chemistry, Geology, Physics*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- JORGENSEN, B.B. 1982. Ecology of the bacteria of the sulphur cycle with special reference to anoxic-oxic interface environments. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **298**: 543-561.
- JORGENSEN, B.B. y Y. COHEN. 1977. Solar lake (Sinai). 5. The sulfur cycle of the benthic cyanobacterial mats. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 657-666.
- JORGENSEN, B.B., J.G. KUENEN Y Y. COHEN. 1979a. Microbial transformations of sulfur compounds in a stratified lake (Solar lake, Sinai). *Limnol. Oceanogr.* **24**: 799-822.
- JORGENSEN, B.B., N.P. REVSBECH, T.H. BLACKBURN Y Y. COHEN. 1979b. Diurnal cycle of oxygen and sulfide microgradients and microbial photosynthesis in a cyanobacterial mat sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* **38**: 46-58.
- JORGENSEN, B.B. y N.P. REVSBECH. 1983. Colorless sulfur bacteria, *Beggiatoa* spp. and *Thiovulum* spp in O₂ and H₂S microgradients. *Appl. Environ. Microbiol.* **45**: 1261-1270.
- JORGENSEN, B.B. Y D.J. DES MARAIS. 1986. Competition for sulfide among colorless and purple sulfur

- bacteria in cyanobacterial mats. *FEMS Microbiol. Ecol.* **38**: 179-186.
- JUDAY, C. Y E.A. BIRGE. 1932. Dissolved oxygen and oxygen consumed in the lake waters of northeastern Wisconsin. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts. Lett.* **27**: 415-486.
- JUDAY, C., E.A. BIRGE Y V.W. MELOCHE. 1935. The carbon dioxide and hydrogen ion content of the lake waters of north-eastern Wisconsin. *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts and Lett.* **29**: 1-82.
- JULIÀ, R., F. BURJACHS, M.J. DASÍ, F. MEZQUITA, M.R. MIRACLE, J.R. ROCA, G. SERET Y E. VICENTE. Recent evolution of a meromictic lake in the Cuenca mountains (Spain) based on paleoecological data. *Aquatic Science*. en prensa.
- KAMYKOWSKI, D. Y S.J. ZENTARA. 1977. The diurnal vertical migration of motile phytoplankton through temperature gradients. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 148-151.
- KELTS, K. Y HSU, K.J., 1978. Freshwater carbonate sedimentation. pp 295-323. En: A. Lerman (Ed.). *Lakes Chemistry, Geology, Physics*. Springer-Verlag.
- KIEFER, D.A., O. HOLM-HANSEN, C.R. GOLDMAN, R. RICHARDS y T. BERMAN. 1972. Phytoplankton in lake Tahoe: deep-living populations. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 418-422.
- KIRK, J.T.O. 1985. Effects of suspensoids (turbidity) on penetration of solar radiation in aquatic ecosystems. *Hidrobiologia* **125**: 195-208.
- KJENSMO, J. 1967. The development and some main features of "iron-meromictic" soft water lakes. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **32**: 137-312.
- KLEINER, J. 1988. Coprecipitation of phosphate with calcite in lake water: a laboratory experiment modelling phosphorus removal with calcite in lake Constance. *Wat.Res.* **22**: 1259-1265.
- KOHLER, H.P., B. AHRING, C. ABELLÀ, K. INGVORSEN, K. KEWELCH, E. LACZKO, E. STUPPERI. 1984. Bacteriological studies on the sulfur cycle in the anaerobic part of the hypolimnion and in the surface sediments of Rotsee in Switzerland. *FEMS Microbiol. Lett.* **21**: 279-286.
- KONOPKA, A.E. 1977. Inhibition of gas vesicle production in *Microcystis aquaticus* by 1-Lysine. *Can. J. Microbiol.* **23**: 263.
- KONOPKA, A Y M. SCHNUR. 1980. Effect of light intensity on macromolecular synthesis in cyanobacteria. *Microbial Ecol.* **6**: 291.
- KORTHALS, H.J. Y C.L.M. STEENBERGEN. 1985. Separation and quantification of pigments from natural phototrophic microbial populations. *FEMS Microbiol. Ecol.* **31**: 177-185.
- KOSCHEL, R. 1990. Pelagic calcite precipitation and trophic state of hardwater lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih.* **33**: 713-722.
- KOSCHEL, R., BENNDORF, J., PROFT, Y RECKNAGEL, F., 1983. Calcite precipitation as a natural control mechanism of eutrophication. *Arch. Hydrobiol.* **98**: 380-408.
- KOSCHEL, R., G. PROFT Y H. RAIDT. 1987. Autochthone kalkfällung in hart-wasserseen der Mecklenburger seenplatte. *Limnologica* (Berlin). **18**: 317-338.

- KOSCHEL, R., B. GIERING, P. KASPRZAK, G. PROFT Y H. RAIDT. 1990. Changes of calcite precipitation and trophic conditions in two stratified hardwater lakes of the Baltic lake district of the GDR. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 140-145.
- KOSTE, W. 1991. *Anuraeopsis miraclei* a new planktonic rotifer species in karstic lakes. *Hydrobiologia* **209**: 169-173.
- KRIENITZ, L., P. KASPRZAK Y R. KOSCHEL. 1996. Long term study on the influence of eutrophication, restoration and biomanipulation on the structure and development of phytoplankton communities in Feldberger Haussee (Baltic Lake District, Germany). *Hydrobiologia*. **330**: 89-110.
- KRIENITZ, L., R. KOSCHEL, B. GIERING, S.J. CASPER Y D. HEPPERLE. 1993. Phenomenology of organismic calcite precipitation by *Phacotus* in hardwater lakes and ponds of northeastern Germany. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **25**: 170-174.
- KUBITSCHKE., H.E. 1970. Introduction to research with continuous cultures. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J.
- KUZNETSOV, S. I. 1977. Trends in the development of ecological microbiology. pp. 1-48. En: M.R. Droop y H.W. Jannassch (Eds.). *Advances in Aquatic Microbiology*. Academic, London.
- LADEWSKI, T.B. Y E.F. STOERMER. 1973. Water transparency in southern Lake Michigan in 1971 and 1972. *Proc. 16th conf. Great Lakes Res.*: 791-807.
- LARRAÑAGA, J. 1929. *Cuenca: Guía Larrañaga*, un vol. en 4°. Cuenca.
- LATTA, W.C., 1972. Development of meromixis in two small lakes in Michigan. *Mich. Dept. of Natural Resources, Res and Devel. Report No. 263*. 14 pp.
- LAWES, G. 1987. *Electron Microscopy and X-ray Microanalysis*. Wiley. Chichester.
- LAWRENCE, J.C., R. HAYNES Y U.T. HAMMER. 1978. Contribution of photosynthetic green sulfur bacteria to total primary production in a meromictic saline lake. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **20**: 201-207.
- LERMAN, A., Y G.J. BRUNSKILL. 1971. Migration of major constituents from lake sediments into lake water and its bearing on lake water composition. *Limnol. Oceanogr.* **16**: 880-890.
- LIAAEN-JENSEN, S. 1978. Chemistry of carotenoid pigments. pp: 233-248. En: R.K. Clayton y W.R. Sistrom (Eds.), *The photosynthetic bacteria*. Plenum Press, New York.
- LIAAEN-JENSEN, S., E. HEGGE Y L.M. JACKMAN. 1964. Bacterial carotenoids. XVII. The carotenoids of photosynthetic green bacteria. *Acta Chem. Scand.* **18**: 1703-1718.
- LIAAEN-JENSEN, S. Y A.G. ANDREWES. 1972. Microbial carotenoids. *Annu Rev. Microbiol.* **26**: 227-247.
- LINDHOLM, T., K. WEPPLING Y H.S. JENSEN. 1985. Stratification and primary production in a small brackish lake studied by close-interval siphon sampling. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22**: 2190-2194.
- LIPPMANN, F. 1960. Vechuse zur Aufklärung der Bildungsbedingungen von Calcit und Aragonit. *Fortschritte Mineral.* **38**: 156-161.

- LIPPMANN, F. 1973. *Sedimentary carbonate minerals*. Springer-Verlag. 229 pp.
- LÖFFLER, H. 1983. Aspects of the history and evolution of alpine lakes in Austria. *Hydrobiologia* **100**: 143-52.
- LOGAN, B.W., R. REZEK Y R.N. GINSBURG. 1964. Classification and environmental significance of algal stromatolites. *J. Geol.* **72**: 68-83.
- LORENZEN, C.J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 343-346.
- LUMBRERAS, C. 1945. *Ríos y lagunas de Cuenca*. Pub. de la Feder. Esp. de Pesc. nº 2.
- LLOPIS, N. 1970. *Fundamentos de hidrogeología cárstica*. Ed: Blume. 269 pp.
- LYALIKOVA, N.N. 1957. A study of the assimilation of free carbon dioxide by purple sulfur bacteria in lake Belovod. *Microbiology* **26**: 97-103.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega. Barcelona. 1010 pp.
- MAS, J. y H. VAN GEMERDEN. 1987. Influence of sulfur accumulation and composition of sulfur globule on cell volume and buoyant density of *Chromatium vinosum*. *Arch. Microbiol.* **146**: 362-369.
- MAS, J., C. PEDRÓS-ALIÓ Y R. GUERRERO. 1985. Mathematical model for determining the effects of intracytoplasmic inclusions on volume and density of microorganisms. *J. Bacteriol.* **164**: 749-756.
- MASSANA, R. Y C. PEDRÓS-ALIÓ. 1994. A method to determine integrated predation in stratified waters. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 248-262.
- MATHERON, R. 1976. Contribution a l'étude écologique, systématique et physiologique des Chromatiaceae et des Chlorobiaceae isolées de sédiments marins. Tesis Doctoral, L'Université d'Aix-Marseille.
- MATHERON, R. Y R. BAULAIGUE. 1977. Influence de la pénétration de la lumière solaire sur le développement des bactéries phototrophes sulfureuses dans les environnements marins. *Can. J. Microbiol.* **23**: 267-270.
- MATSUYAMA, M. 1986. N₂ fixation of a large phototrophic bacterium isolated from the bacterial plate of lake Kaiike with some considerations on its *in situ* growth. *Japan. J. Limnol.* **47**: 369-375.
- MATSUYAMA, M. 1987a. Light-limited growth of a large phototrophic bacterium dominating at the dissolved O₂-H₂S interface of lake Kaiike. *Jap. J. Limnol.* **48**: 203-209.
- MATSUYAMA, M. 1987b. A large phototrophic bacterium densely populating the O₂-H₂S interface of Lake Kaiike on Kamikoshiki Island, southwest Japan. *Acta Academiae Aboensis* **47**: 29-43.
- MATSUYAMA, M. 1991. Buoyant density of *Chromatium* sp: its effect on the blooming at an upper boundary of the H₂S layer in lake Kaiike. *Jap. J. Limnol.* **52**: 57-63.
- MATSUYAMA, M. Y E. SHIROUZU. 1978. Importance of photosynthetic sulfur bacteria, *Chromatium* sp. as an organic matter producer in lake Kaiike. *Jap. J. Limnol.* **39**: 103-111.
- MAZUMDER, A. Y D. DICKMAN. 1989. Factors affecting the spatial and temporal distribution of

- phototrophic sulfur bacteria. *Arch. Hydrobiol.* **116**: 204-226.
- MCKINNEY, G. 1941. Absorption of light by chlorophyll solutions. *J. Biol. Chem.* **140**: 315-322.
- MERILÄINEN, J. 1970. On the limnology of the meromictic lake Valkiajarvi, in the finish lake district. *Ann. Bot. Fenn.* **7**: 29-51.
- MINDER, L. 1923. Die biogene Entkalkung im Zürischsee. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **1**: 20-32.
- MIRACLE, M.R. Y E. VICENTE. 1983. Vertical distribution and rotifer concentrations in the chemocline of meromictic lakes. *Hydrobiologia* **104**: 259-267.
- MIRACLE, M.R. Y E. VICENTE. 1985. Phytoplankton and photosynthetic sulphur bacteria production in a meromictic coastal lagoon of Cullera (Valencia, Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22**: 224-2220.
- MIRACLE, M.R., E. VICENTE Y C. PEDRÓS-ALIÓ. 1992. Biological studies of Spanish meromictic and stratified karstic lakes. *Limnética*, **8**: 59-77.
- MONTES, C. Y P. MARTINO. 1987. Las lagunas salinas españolas. Bases científicas para la protección de los humedales de España: 95-145. Real Acad. Ci. Exact. Madrid.
- MONTESINOS, E. 1982. *Ecofisiología de la fotosíntesis bacteriana*. Tesis Doctoral. Univ. Aut. Barcelona. 258 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., R. GUERRERO, C. ABELLÀ Y I. ESTEVE. 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. y I. ESTEVE. 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.
- MORTIMER, C.H. 1941. The exchange of dissolved substances between mud water in lakes. I and II. *J. Ecol.* **28**: 280.
- MURAL, R.J. Y D.J. FRIEDMAN. 1974. Isolation and characterization of a temperate bacteriophage specific for *Rhodospirillum rubrum*. *J. Virol.* **14**: 1288-1292.
- MURPHY, T.P., K.J. HALL Y I. YESAKE. 1983. Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 58-69.
- MURRAY, J.W. Y G. GILL. 1978. The geochemistry of iron in Puget Sound. *Geochim. et Cosmochim. Acta* **42**: 9-19.
- MÜLLER, G. 1971. Aragonite inorganic precipitation in a freshwater lake. *Nature Phys. Sci.* **229**: 18.
- MÜLLER, G., G. IRION Y U. FOERSTNER. 1972. Formation and diagenesis of inorganic Ca-Mg carbonates

- in the lacustrine environment. *Naturwissenschaften* **59**: 158-164.
- NEWCOMBE, C.L. Y J.V. SLATER. 1948. The occurrence of temperatures unusual to American lakes. *Science* **108**: 385-386.
- NICHOLSON, J.A.M., J.F. STOLZ Y B.K. PIERSON. 1987. Structure of a microbial mat at Great Sippewissett marsh, Cape Cod, Massachusetts. *FEMS Microbiol. Ecol.* **45**: 343-364.
- NIELSEN, A. E. 1964. *Kinetics of precipitation*. Pergamon Press, Oxford.
- NORTHCOTE, T.G. Y T.G. HALSEY. 1969. Seasonal changes in the limnology of some meromictic lakes in southern British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **26**: 1763-1787.
- OHLE, W. 1952. Die hypolimnische kohlendioxid-akkumulation als produktionsbiologischer Indikator. *Arch. Hydrobiol.* **46**: 153-285.
- OHLE, W. 1980. Mineral impact of lakes as background for their biogenic dynamics. *Hydrobiologia* **72**: 51-59.
- OELZE, J. Y G. DREWS. 1972. Membranes of photosynthetic bacteria. *Biochim. Biophys. Acta* **265**: 209-239.
- ORION RESEARCH INCORPORATED. 1980. *Instruction manual sulfide ion electrode model 94-16*. USA.
- ORION RESEARCH INCORPORATED. 1983. *Instruction manual ammonia electrode model 95-12*. USA.
- ORION RESEARCH INCORPORATED. 1984. *Instruction manual chloride electrode model 94-17B*. USA.
- ORION RESEARCH INCORPORATED. 1986. *Instruction manual nitrate electrode model 93-07*. USA.
- OTSUKI, A. Y R.G. WETZEL. 1972. Coprecipitation of phosphate with carbonates in a marl lake. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 763-767.
- OTSUKI, A. Y R.G. WETZEL. 1974. Calcium and total alkalinity budgets and calcium carbonate precipitation of a small hard-water lake. *Arch. Hydrobiol.* **73**: 14-30.
- OVERBECK, J. 1977. Distribution pattern of phytoplankton and bacteria, microbial decomposition of organic matter and bacterial production in eutrophic, stratified lake. En: Z. Kajak y A. Hillbricht-Ilkowska (Eds.). *Productivity problems of freshwaters*.
- OVERMANN, J. 1987. *Untersuchungen zu den Produktionsverhältnissen photoautotropher Organismen im Mittleren Buchensee*. Diplomarbeit. Univ. Freiburg.
- OVERMANN, J. Y M.M. TILZER. 1989. Control of primary productivity and the significance of photosynthetic bacteria in a meromictic kettle lake, Mittlerer Buchensee, West-Germany. *Aquatic Sciences* **51**: 261-278.
- OVERMANN, J., J.T. BEATTY, K.J. HALL, N. PFENNIG Y T.G. NORTHCOTE. 1991a. Characterization of a dense purple sulfur bacteria plate in a meromictic salt lake. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 846-859.
- OVERMANN, J., S. LEHMANN Y N. PFENNIG. 1991b. Gas vesicle formation and buoyancy regulation in *Pelodictyon paheoclathratiforme* (Green Sulfur Bacteria). *Arch. Microbiol.* **156**: 1-9.

- OVERMANN, J., U. FISHER Y N. PFENNIG. 1992a. A new purple sulfur bacterium from saline littoral sediments, *Thiorhodovibrio winogradskyi* gen. nov. and sp. nov. *Arch. Microbiol.* **157**: 329-335.
- OVERMANN, J. Y N. PFENNIG. 1992. Continuous chemotrophic growth and respiration of Chromatiaceae species at low oxygen concentration. *Arch. Microbiol.* **158**: 59-67.
- OVERMANN, J., H. CYPIONKA Y N. PFENNIG. 1992b. An extremely low-light adapted phototrophic sulfur bacterium from the Black sea. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 150-155.
- PARDO, L. 1948. *Catálogo de los lagos de España*. Ministerio de Agricultura. Instituto Forestal de Investigación y Experiencias. Madrid. nº 41. 521 pp.
- PARKER, R.D., J.R. LAWRENCE Y U.T. HAMMER. 1983. A comparison of phototrophic bacteria in two adjacent saline meromictic lakes. *Hydrobiologia* **105**: 53-61.
- PARKIN, T.B. Y T.D. BROCK. 1980. Photosynthetic bacterial production in lakes: The effects of light intensity. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 711-718
- PARKIN, T.B. Y T.D. BROCK. 1981. The role of phototrophic bacteria in the sulfur cycle of a meromictic lake. *Limnol. Oceanogr.* **26**: 880-890.
- PARMA, S. (ED). 1978. Limnological Institute. Progress Report 1978, Vijverhof and Tjenkemeer Lab. Holanda.
- PEDRÓS-ALIÓ, C., E. MONTESINOS Y R. GUERRERO. 1983. Factors determining annual changes in bacterial photosynthetic pigments in holomictic Lake Cisó, Spain. *Appl. Environ. Microbiol.* **46**: 999-1006.
- PEDRÓS-ALIÓ, C. Y M.M. SALA. 1990. Microdistribution and diel vertical migration of flagellated vs. gas-vacuolate purple sulfur bacteria in a stratified water body. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 1637-1644.
- PEDRÓS-ALIÓ, C., C. ABELLA Y R. GUERRERO. 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., J.M. GASOL Y R. GUERRERO. 1986. Microbial ecology of sulfurous lake Cisó. p. 638-643. En: F. Megusar y M. Gantar (Eds.). *Perspectives in Microbial Ecology*. Slovenian Soc. Microbiol, Ljubjana, Yugoslavia.
- PEDRÓS-ALIÓ, C., J.M. GASOL Y R. GUERRERO. 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.
- PEINADO-LORCA, M. Y J.M. MARTÍNEZ-PARRAS. 1985. *El paisaje vegetal de Castilla La Mancha*. Serv. Publicaciones I.C.C.M. Monografías 2. Toledo.
- PETTERSSON, K. 1986. The fractional composition of sedimentary phosphorus in Swedish lake sediments of different characteristics. pp: 149-155. En: P.G. Sly (ed.). *Sediment and water interactions*. Springer-Verlag NY.
- PETTERSSON, K. Y V. ISTVANOVICS. 1988. Sediment phosphorus in lake Balaton. Forms and mobility. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **30**: 25-41.

- PFENNIG, N. 1965. Anreicherungskulturen für Rote und Grüne Schwefelbacterium. *Zentralb. Bakteriol Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. I. Suppl.* 1: 179-189.
- PFENNIG, N. 1975. The phototrophic bacteria and their role in the sulfur cycle. *Plant soil* 43: 1-16.
- PFENNIG, N. 1967. Photosynthetic bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.* 31: 275.
- PFENNIG, N. 1977. Phototrophic green and purple bacteria: a comparative, systematic survey. *Ann. Rev. Microbiol.* 31: 275-290.
- PFENNIG, N. 1978. General physiology and ecology of photosynthetic bacteria. En: R.K. Clayton y W.R. Sistrom (Eds.), *The photosynthetic bacteria*. Plenum Press, New York.
- PFENNIG, N. 1989. Ecology of phototrophic purple and green bacteria. pp: 97-116. En: H.G. Schegel y B. Bowien (Eds). *Autotrophic bacteria*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- PFENNIG, N. Y G. COHEN-BAZIRE. 1967. Some properties of the green bacterium *Pelodictyon clathratiforme*. *Arch. Microbiol.* 59: 222-236.
- PFENNIG, N. Y H.G. TRÜPER. 1981. Isolation of members of the families Chromatiaceae and Chlorobiaceae. pp. 279-289. En: M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows y H.G. Schegel (Eds.). *The Prokaryotes*. Springer Verlag, Berlin.
- PFENNIG, N. Y H.G. TRÜPER. 1989. Anoxygenic phototrophic bacteria. pp. 1635-1709. En: J.T. Staley, M.P. Bryant, N. Pfennig, y J.G. Holt (Eds). *Bergey's manual of systematic bacteriology*, Vol. 3. Williams y Wilkins, Baltimore.
- PIBERNAT, I. 1995. *Ecologia microbiana dels bacteris verds del sofre. Diversitat i fisiologia de Chlorobium sp.* Tesis Doctoral. Universitat de Girona. 254 pp.
- PICK, F.R. Y D.R.S. LEAN. 1984. Diurnal movements of a metalimnetic phytoplankton. *J. Phycol.* 20: 430-436.
- PILSKALN, C.H. Y T.C. JOHNSON. 1991. Seasonal signals in Lake Malawi sediments. *Limnol. Oceanogr.* 36: 544-557.
- POCRATZKY, L.A. 1982. *Nutritional, chemical and ultrastructural characterization of the lorica and extracellular mucilage of Phacotus lenticularis (Phacotaceae, Vovocales)*. Diss. Univ. de Tennessee, Knoxville, 283 pp.
- PUCHKOVA, N.N. 1984. Green sulfur bacteria inhabiting shallow saline water bodies. *Microbiology* 261: 265.
- PULVERMUELLER, A.G., J. KLEINER Y W. MAUSER. 1995. Calcite patchiness in Lake Constance as viewed by LANDSAT-TM. *Aquatic Science* 57: 338-349.
- RAIDT, H. Y R. KOSCHEL. 1988. Morphology of calcite crystals in hardwater lakes. *Limnologica* (Berlin). 19: 3-12.
- RESTITUITO, F. 1984. Contribution a l'étude d'une couche a hydrogène sulfure en lac mèromictique (Lac Pavin, France). *Hidrobiologia* 109: 235-241.

- REYNOLDS, C.S. 1976. Succession and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in a lowland mere, with special reference to nutrient availability. *J. Ecol.* **64**: 529-551.
- REYNOLDS, C.S. 1992. Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **35**: 13-31.
- REYNOLDS, R.C. 1978. Polyphenol inhibition of calcite precipitation in lake Powell. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 585-597.
- RIERA, X. G., A. DOMINGUEZ-PLANELLA, L. POLO, R. MORENO-AMICH, Y C.A. ABELLA. 1987. Dinámica de la meromixis en la laguna costera de La Massona (Alt Empordà, Girona). Ciclo anual e intrusiones marinas. *Actas IV Congreso Español de Limnología*. pp: 55-64.
- RODIER, J. 1984. Análisis de las aguas. Aguas naturales, aguas residuales, agua de mar. Omega. Barcelona. 1059 pp.
- RODRIGO, M.A., A. CAMACHO, E. VICENTE Y M.R. MIRACLE. 1992. Inestabilidad of the meromixis in the Coastal Lagoon of Cullera. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **33**: 101.
- ROJO, C. Y M.R. MIRACLE. 1987. Poblaciones fitoplanctónicas de la laguna de La Cruz (Cuenca), una laguna cárstica meromictica. *Actas IV Simp. Botanica Cryptogamica*, Granada: 119-135.
- ROMANENKO, V.I., M. PEREZ-EIRIS, V.M. KUDRYAVTSEV Y M.A. PUBIENNES. 1976. Microbiological processes in meromictic lake Valle de San Juan. Cuba. *Microbiology* **45**: 466-472.
- ROSSKNECHT, H. 1977. Zur Autochthonen Calcitfällung in Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol.* **81**: 35-64.
- ROSSKNECHT, H. 1980. Phosphatelimination durch autochthone Calcitfällung im Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol.* **88**: 328-344.
- ROSSMAN, R. 1980. Inorganic chemistry of particulate matter from the nearshore zone of Lake Michigan. *J. Great Lakes Res. Int. Assoc. Great Lakes Res.* **6**: 348-352.
- RULL, V, T. VEGAS Y J. NAVARRO. 1984. Extinción de la luz en los embalses españoles. Relación con la concentración de clorofila y las partículas en suspensión. *Oecologia aquatica* **7**: 25-36.
- RUTTNER, F. 1937. Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. *Arch. Hydrobiol.* **32**: 167-319.
- SALONEN, K., R.I. JONES Y L. ARVOLA. 1984. Hypolimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. *Freshwater Biol.* **14**: 431-438.
- SANTISTEBAN, C. 1994. Control estructural del sistema cárstico de la zona de los lagos de Cañada del Hoyo (Cuenca). Simposium sobre los ecosistemas acuáticos de Castilla-La Mancha. *Libro de resúmenes*, pp: 45.
- SANTSCHI, P. 1975. *Chemische Piozesse im Bielersee*. Tesis Doctoral, Universidad de Berna, Suiza. 307 pp.
- SCAVIA, D. 1979. Examination of phosphorus cycling and control of phytoplankton dynamics in lake Ontario with an ecological model. *J. Fish. Res. Board Can.* **36**: 1336-1346.

- SCAVIA, D., G.L. FAHNENSTIEL, M.S. EVANS, D.J. JUDE Y J.T. LEHMAN. 1986. Influence of salmonid predation and weather on long-term water quality trends in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 435-443.
- SCHÄFER, A., Y K.R. STAPF. 1972. Calcite whittings in Bodensee-Untersee. *Natur. Mus.*, **102**(8).
- SCHMIDT, G.L. Y M.D. KAMEN. 1970. Variable cellular composition of *Chromatium* in growing cultures. *Arch Microbiol.* **73**: 1-19.
- SCHMIDT, L.S., H.C. MEN Y H. GEST. 1974. Bioenergetic aspects of bacteriophage replication in the photosynthetic bacterium *Rhodospseudomonas capsulata*. *Arch. Biochem. Biophys.* **165**: 229-239.
- SCHMIDT, K. 1980. A comparative study on the composition of chlorosomes (chlorobium vesicles) and cytoplasmic membranes from *Chloroflexus aurantiacus* strain ok-70-fl and *Chlorobium limicola f. thiosulfatophilum* strain Arch. *Microbiol.* **124**: 21-31.
- SCHNOOR, J.L. Y D.M. DITORS. 1980. Differential phytoplankton sinking and growth rates: an eigenvalue analysis. *Ecol. Modelling* **9**: 233-245.
- SCHRÖDER, H.G. 1982. Biogene benthische Entkalkung als Beitrag zur Genese limnischer Sedimente. Beispiel: Attersee (Salz-kammergut; Oberösterreich). *Diss., Univ. Göttingen*, 1-178.
- SEVERN, S.R. 1982. *Factors influencing the seasonal changes in primary productivity of phototrophic bacteria of Crawford Lake, Ontario*. Tesis de licenciatura. Universidad Brock, Ontario, Canada.
- SIGG, L., STURM, M. Y KISTLER, D. 1987. Vertical transport of heavy metals by settling particles in Lake Zurich. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 112-130.
- SIVERAG, R Y J.G. ORMEROD. 1970. Carbon dioxide fixation in green photosynthetic bacteria. *Science* **169**: 186-188.
- SIVERAG, R Y J.G. ORMEROD. 1977. Synthesis, storage and degradation of polyglucose in *Chlorobium thiosulfatophilum*. *Arch. Microbiol.* **111**: 239-244.
- SISTROM, W.R. 1978. Control of antenna pigment components. En: R.K. Clayton, y W.R. Sistrom (Eds.). *The photosynthetic bacteria*. Plenum Press.
- SOMMER, U. 1982. Vertical niche separation between two closely related planktonic flagellate species (*Rhodomonas lens* and *Rhodomonas mimuta v. nannoplanktonica*). *J. Plank. Res.* **4**: 137-142.
- SOMMER, U. Y Z.M. GLIWICZ. 1986. Long range vertical migration of *Volvox* in tropical Lake Cahora Bassa (Mozambique). *Limnol. Oceanogr.* **31**: 650-653.
- SOROKIN, Y.I. 1965. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* **18**: 187-205.
- SOROKIN, Y.I. 1970. Interrelations between sulphur and carbon turnover in meromictic lakes. *Arch. Hydrobiol.* **66**: 391-446.
- SOROKIN, J.D. Y N. DONATO. 1975. On the carbon and sulfur metabolism in the meromictic lake Faro (Sicily). *Hydrobiologia* **47**: 241-252.

- SOROKIN, Y.I. Y N. KADOTA (EDS.) 1972. *Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in fresh waters*. IBP n° 23. Blackwell, Oxford.
- SOSSAU, C. Y R. PECHLANER. 1988. The regained, but hidden holomixis of the Austrian Lake Traunsee. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 74-79.
- STABEL, H.-H. 1986. Calcite precipitation in Lake Constance: Chemical equilibrium, sedimentation, and nucleation by algae. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1081-1093.
- STAL, L.J., H. VAN GEMERDEN Y W.E. KRUMBEIN. 1984. The simultaneous assay of chlorophyll and bacteriochlorophyll in natural microbial communities. *Journal of Microbiological Methods* 2: 295-306.
- STANIER, R.Y. Y J.H. SMITH. 1960. The chlorophylls of green bacteria. *Biochim. biophys. Acta.* 41: 478-484.
- STEENBERGEN, C.L.M. Y H.J. KORTHALS. 1982. Distribution of phototrophic microorganisms in the anaerobic and microaerophilic strata of lake Vechten (The Netherlands). Pigments analysis and role in primary production. *Limnol. Oceanogr.* 27: 883-895.
- STEENBERGEN, C.L.M., H.J. KORTHALS, A.L. BAKER Y C.J. WATRAS. 1989. Microscale vertical distribution of algal and bacterial plankton in Lake Vechten (The Netherlands). *FEMS Microbiol. Ecol.* 62: 209-220.
- STEPHANOPOULOS, G. Y A.G. FREDICKSON. 1979. Coexistence of photosynthetic microorganisms with growth rates depending on the spectral quality of light. *Bull. Math. Biol.* 41: 525-542.
- STOLZ, J.F. 1991. *Structure of phototrophic prokaryotes*. CRC Press. London.
- STOLP, H. Y H. PETZOLD. 1962. Untersuchungen über einen obligat parasitischen Microorganismus mit lytischer activitat für *Pseudomonas* Bakterien. *Phytopathol.* 2.45: 364-390.
- STRICKLAND, J.D.H. Y T.R. PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 167.
- STRONG, A.E. Y B.J. EADIE. 1978. Satellite observations of calcium carbonate precipitations in the Great Lakes. *Limnol. Oceanogr.* 23: 877-887.
- STUMM, W. Y J.J. MORGAN. 1981. 4. Dissolved carbon dioxide. En: *Aquatic Chemistry. An introduction Emphasizing Chemical Equilibria in Natural Waters*. Wiley-Interscience, 583 pp.
- STUMM, W., Y E. STUMM-ZOLLINGER. 1968. Chemische Prozesse in natürlichen Gewässern. *Chimia*, 22: 325-337.
- STURM, M., U. ZEH, J. MÜLLER, L. SIGG, Y H.-H. STABEL. 1982. Schwebstoffuntersuchungen im Bodensee mit Intervall-Sedimentationsfallen. *Eclogae Geol. Helv.* 75: 597-588.
- SUESS, E. 1970. Interaction of organic compounds with calcium carbonate. 1. Association phenomena and geochemical implications. *Geochim. Cosmochim. Acta* 34: 157-168.
- SUESS, E. 1973. Interactions of organic compounds with calcium carbonate. II. Organo-carbonate association in recent sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 37: 2435-2447.

- TAKACS, B.J. Y S.C. HOLT. 1971a. *Thiocapsa floridiana*: a cytological, physical and chemical characterization. I. Cytology of whole cells and isolated chromatophores membranes. *Biochimica et biophysica Acta*. **233**: 258-277.
- TAKACS, B.J. Y S.C. HOLT. 1971b. *Thiocapsa floridiana*: a cytological, physical and chemical characterization. II. Physical and chemical characteristics of isolated and reconstituted chromatophores. *Biochimica et Biophysica Acta*. **233**: 278-295.
- TAKAHASHI, M. Y S. ICHIMURA. 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.* **13**: 644-655.
- TAKAHASHI, M. Y S. ICHIMURA. 1970. Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **15**: 929-944.
- TAKAHASHI, T., W. BROECKER, Y. H. LI Y D. THURBER. 1968. Chemical and isotopic balances for a meromictic lake. *Limnol. Oceanogr.* **13**: 272-292.
- TAKAHASHI, M., K. SHIORAMA Y S. ICHIMURA. 1972. Photosynthetic characteristics of photosynthetic sulfur bacteria in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **15**: 924-944.
- TILZER, M.M. 1973. Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake. *Limnol. Oceanogr.* **18**: 15-30.
- TIMMS, B.V. 1972. A meromictic lake in Australia. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 918-922.
- TRUESDELL, A.H. Y B.F. JONES. 1979. Wateqf, a computer program for calculating chemical equilibria of natural water. *J. Res. U.S. Geol. Survey.* **2**: 233-248.
- TRÜPER, H.G. Y S. GENOVESE. 1968. Characterization of photosynthetic sulfur bacteria causing red water in lake Faro (Messina, Sicily). *Limnol. Oceanogr.* **13**: 225-232.
- TRÜPER, H.G. Y C.S. YENTSCH. 1967. Use of glass fiber filters for the rapid preparation of *in vivo* absorption spectra of photosynthetic bacteria. *J. Bacteriol.* **94**: 1255-1256.
- TRÜPER, H.G. Y N. PFENNIG. 1981. Characterization and identification of the anoxygenic phototrophic bacteria. *The Prokaryotes: A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria*.
- TUDOR, J.J. Y S.F. CONTI. 1977a. Characterization of bdelloccysts of *Bdellovibrio* sp. *J. Bacteriol.* **131**: 314-322.
- TUDOR, J.J. Y S.F. CONTI. 1977b. Ultrastructural changes during encystment and germination of *Bdellovibrio* sp. *J. Bacteriol.* **131**: 323-330.
- TURET, J. 1981. *Colonització i dinàmica poblacional de bacteris fotosintètics en un estanyol de nova formació a la zona càrstica de Banyoles*. Tesina de Licenciatura. Universidad Autònoma de Barcelona.
- TYLER, P.A. Y R.T. BUCKNEY. 1974. Stratification and biogenic meromixis in Tasmanian reservoirs. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* **25**: 299-313.
- UEMATSU-KANEDA, H. Y N. FURUYA. 1982. Effect of viscosity on phototactic movement and period of cell rotation in *Cryptomonas* sp. *Physiol. Plant.* **56**: 194-198.

- UKELES, U. Y W.E. ROSE. 1976. Observations of organic carbon utilization by photosynthetic marine microalgae. *Mar. Biol.* **37**: 11-28.
- UTERMÖHL, H. 1925. Limnologische Phytoplanktonstudien Die Besiedelung osthosteinischer Senn mit Schwebpflanzen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **5**: 1-527.
- VAJTUZIS, Z. Y R.N. DOETSCH. 1969. Motility tracks: Technique for quantitative study of bacterial movement. *Appl. Microbiol.* **17**: 584-588.
- VANDERPLOEG, H.A., B.J. EADIE, J.R. LIEBIG, S.J. TARAPCHYAK, Y M.R. GLOVER. 1987. Contribution of calcite to the particle-size spectrum of lake Michigan seston and its interactions with the plankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1898-1914.
- VAN GEMERDEN, H. 1974. Coexistence of organisms competing for the same substrate: an example among the purple sulfur bacteria. *Micr. Ecol.* **1**:104-119.
- VAN GEMERDEN, H. 1980. Survival of *Chromatium vinosum* at low light intensities. *Arch. Microbiol.* **125**: 115-121.
- VAN GEMERDEN, H. 1983. Physiological ecology of purple and green bacteria. *Annal. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, **134**:73.
- VAN GEMERDEN, H. 1984. The sulfide affinity of phototrophic bacteria in relation to the location of elemental sulfur. *Arch. Microbiol.* **139**: 289-294.
- VAN GEMERDEN, H. y H.H. BEEFTINK. 1978. Specific rates of substrate oxidation and product formation in autotrophically growing *Chromatium vinosum* cultures. *Arch. Microbiol.* **119**: 135-143.
- VAN GEMERDEN, H. y H.H. BEEFTINK. 1981. Coexistence of *Chlorobium* and *Chromatium* in a sulfide-limited continuous culture. *Arch. Microbiol.* **129**: 32-34.
- VAN GEMERDEN, H. y H.H. BEEFTINK. 1983. Ecology of phototrophic bacteria. p. 146-185. En: J.G. Ormerod (Ed.) *The phototrophic bacteria: anaerobic life in the light*. Studies in Microbiology, **4**. Blackwells Sci. Pub. Oxford.
- VAN GEMERDEN, H. Y R. DE WIT. 1986. Strategies of phototrophic bacteria in sulphide-containing environments. pp: 111-127. En: R.A. Herbert y G.A. Codd (Eds.). *Microbes in Extreme Environments*. Academic Press, London.
- VAN GEMERDEN, H., C.S. TUGHAN, R. DE WIT Y R.A. HERBERT. 1989. Laminated microbial ecosystems on sheltered beaches in Scapa flow, Orkney Islands. *FEMS Microbiol. Ecol.* **62**: 87-102.
- VAN GEMERDEN, H., E. MONTESINOS, J. MAS Y R. GUERRERO. 1985. Diel cycle of metabolism of phototrophic purple sulfur bacteria in lake Cisó (Spain). *Limnol. Oceanog.* **30**: 932-943.
- VAN LIERE, L., G.J. DE GROOT Y L.R. MUR. 1979. Pigment variation with irradiance in *Oscillatoria agardhii* Gomont in nitrogen (nitrate)-limited chemostat cultures. *FEMS Microbiol. Letters* **6**: 337-340.
- VAN NIEL, C.B. 1944. The culture, general physiology, morphology and classification of the non-sulfur purple and brown bacteria. *Bact. Rev.* **8**: 1-118.

- VAN RIJN, J. Y M. SHILO. 1985. Carbohydrate fluctuations, gas vacuolation, and vertical migration of scum-forming cyanobacteria in fishponds. *Limnol. Oceanogr.*, **30**: 1219.
- VELDKAMP, H., H.VAN GEMERDEN, W. HARDER Y H.J. LAANBROEK. 1984. Microbial competition among bacteria: an overview. pp: 279-290. En: M.J. Klug y C.A. Reddy (Eds.). *Current perspectives in Microbial Ecology*. American Society for Microbiology. Washintong, D.C.
- VERDOUW, H. Y E.H.J. DEKKERS. 1980. Iron and manganese in lake Vechten (The Netherlands); dynamics and role in the cycle of reducing power. *Arch. Hydrobiol.* **89**: 509-532.
- VICENTE, E. Y M.R. MIRACLE. 1984. Distribution of photosynthetic organisms in a temporal stratified karstic pond near Cuena, Spain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22**: 1704-1710.
- VICENTE, E. Y M.R. MIRACLE. 1988. Physicochemical and microbial stratification in a meromictic karstic lake of Spain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23**: 522-529.
- VICENTE, E. A. CAMACHO Y M.A. RODRIGO. 1993. Morphometry and physico-chemistry of the crenogenic meromictic Lake El Tobar (Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 698-704.
- VICENTE, E., M.A. RODRIGO, A. CAMACHO Y M.R. MIRACLE. 1991. Phototrophic prokaryotes in a karstic sulphate lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23**: 998-1004.
- VILA, X. 1996. *Ecologia microbiana de poblacions de bacteris fototròfics en el plàncton lacustre: la distribució espectral de la llum en la selecció entre espècies de diferent composició pigmentària*. Tesis Doctoral. Universitat de Girona. 294 pp.
- VILLAREAL, T.A. Y E.J. CARPENTER. 1990. Diel buoyancy regulation in the marine diazotrophic cyanobacterium *Trichodesmium thiebautii*. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 1832-1837.
- VOLLENWEIDER, R.A. (ED.). 1974. Primary production in aquatic environments. IBP Handbook, nº 12 Ed. Blackwells Sci. Pub. Oxford.
- WALKER, F.K. 1975. The seasonal phytoplankton cycles of two saline lakes in central Washington. *Limnol. Oceanogr.* **15**: 924-944.
- WALKER, F.K. Y G.E. LIKENS. 1975. Meromixis and a reconsidered typology of lakes circulation patterns. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19**: 442-458.
- WALL, J.D., P.F. WEAPER Y H. GEST. 1975. Gene transfer agents bacteriophages and bacteriocins of *Rhodospseudomonas capsulata*. *Arch. Microbiol.* **105**: 217-222.
- WALSBY, A.E., H.C. UTLIKEN Y I.J. JOHNSEN. 1983. Buoyancy changes of a red coloured *Oscillatoria agardhii* in Lake Gjernsjoen, Norway. *Arch. Hydrobiol.* **97**: 18-38.
- WALTER, H Y H. LIETH. 1960-1967. *Klimadiagram-Weltatlas*. Fisher, 3 Vols. Jena.
- WATABANABE, M., K. KOHATA Y T. KIMURA. 1991. Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 593-602.
- WEIDEMANN, A.D., T.T. BANISTER, S.W. EFFLER Y D.L. JOHNSON. 1985. Particulate and optical properties during CaCO₃ precipitation in Otisco lake. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 1078-1083.

- WELLS, A.J. Y L.V. ILLING. 1964. Present day precipitation of calcium carbonate in the Persian Gulf. pp: 429-435. En: van Straaten (Ed). *Deltaic and Shallow Marine Deposits*.
- WESTLAKE, D.F. 1980. Primary production. pp: 141-246. En: E.D. LeCren y R.H. Lowe-McConnell (Eds.). *The Functioning of Freshwater Ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge.
- WETZEL, R.G. 1981. *Limnologia*. Ed: Omega. 679 pp.
- WETZEL, R.G. Y G.E. LIKENS. 1979. *Limnological analysis*. W.B. Saunders Co. Philadelphia.
- WHITE, W.S. Y R.G. WETZEL. 1985. Association of vitamin B₁₂ with calcium carbonate in hardwater lakes. *Arch. Hydrobiol.* **104**: 305-309.
- WINOGRADSKY, S. 1949. *Microbiologie du sol*. Masson, Paris. 861 pp.
- WRIGHT, D., W.K. O'BRIEN Y G. L. VINYARD. 1980. Adaptive value of vertical migration: a simulation model argument for the predation hypothesis. pp: 138-147. En: W.C. Kerfoot (Ed.). *Evolution and ecology of zooplankton communities*. New England Univ. Press.
- WRIGHT, R.F., A. MATTER, M. SCHWEINGRUBER Y U. STEGENTHALER. 1980. Sedimentation in Lake Biel, a eutrophic hard-water lake in northwestern Switzerland. *Schweiz. Z. Hydrol.* **42**: 101-126.
- YIN, C., Y D.L. JOHNSON. 1984. An individual particle analysis and budget study of Onondaga Lake sediments. *Limnol. Oceanogr.* **29**: 1193-1201.

APÉNDICES

APÉNDICE 1. Datos fisico-químicos de las lagunas de Cañada del Hoyo.

APÉNDICE 2. Datos fisico-químicos de las lagunas del Humedal de Arcas-Ballesteros y Fuentes.

APÉNDICE 3. Datos fisico-químicos y biológicos de la laguna de La Cruz usados en los análisis estadísticos.

APÉNDICE 4. Datos fisico-químicos y biológicos de la laguna Arcas-2 usados en los análisis estadísticos.

APÉNDICE 5. Matriz de correlación de la laguna de La Cruz.

APÉNDICE 6. Matriz de correlación de la laguna Arcas-2.

APÉNDICE 7. Artículos publicados.

APÉNDICE 1. Datos fisico-químicos de las lagunas de Cañada del Hoyo

LT: Laguna del Tejo

LoT: Lagunillo del Tejo

LCruz: Laguna de La Cruz

LCar: Laguna de las Cardenillas

LoCar: Lagunillo de las Cardenillas

LP: Laguna de La Parra

LL: Laguna Llana

Laguna	Fecha	Prof. m	Temp °C	O2 mg/l	Sat O2 %	Luz μE/m2s	% llum	Clor a mg/m3	Eh mV	pH	Cond μS/cm	Alcalin meq/l
LT	21/6/87	0	20.9	8.8	109	520	100	*	347	8.85	479	*
LT	21/6/87	0.5	20.6	8.9	109	350	67.31	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	1	20.4	9	109	290	55.77	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	2	19.8	8.9	108	260	50.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	3	19.6	9	107	250	48.08	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	4	19.5	8.95	107	225	43.27	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	5	19.4	9	107	208	40.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	6	19.4	9	106	185	35.58	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	7	19	9.2	110	165	31.73	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	7.5	17.5	11.5	132	157.5	30.29	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	8	16.5	12.1	138	150	28.85	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	8.5	16	12	135	140	26.92	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	9	15.3	12	132	130	25.00	*	262	8.79	462	*
LT	21/6/87	9.5	14.3	11.95	130	105	20.19	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	10	13.3	12.2	128	78	15.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	11	11.5	12.2	124	55	10.58	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	12	10.1	11.9	117	39	7.50	*	365	8.8	477	*
LT	21/6/87	13	8.8	11.9	114	27.5	5.29	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	14	7.7	11.7	108	19.8	3.81	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	15	6.9	11	99.5	13.7	2.63	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	16	6.4	10.4	94	9.3	1.79	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	17	6	10.1	91	5.8	1.12	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	18	5.7	8.9	80	3.2	0.62	*	353	8.67	481	*
LT	21/6/87	19	5.5	7.1	63	1.7	0.33	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	20	5.25	4.3	38	1.05	0.20	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	21	5.2	3.9	34	0.35	0.07	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	22	5.15	3.4	30	0.1	0.02	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	22.5	5.125	3	26.5	0.055	0.01	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	23	5.1	2.6	23	0.01	0.00	*	394	8.38	493	*
LT	21/6/87	23.5	5.1	2.1	18.5	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	24	5.1	1.6	14	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	24.5	5.1	1.2	11	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	24.75	5.1	1.2	11	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	25	5.1	1.1	9	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	25.5	5.1	1.1	9	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	26	5.1	0.3	2	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	26.1	5.1	0.2	2	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	26.25	5.1	0.2	2	0	0.00	*	379	8.27	497	*
LT	21/6/87	26.5	5.1	0.1	1	0	0.00	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	27	5.1	0.1	1	0	0.00	*	364	8.23	499	*
LT	21/6/87	28.3	5.1	0	0	0	0.00	*	221	8.12	502	*
LT	21/6/87	29.5	5.1	0	0	0	0.00	*	198	8.12	509	*
LT	29/4/92	0.5	15.9	9.9	108	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	1	15.9	10	108	*	*	3.41	*	*	458	7.93
LT	29/4/92	2	15.5	10	109	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	3	14.4	10.9	115	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	4	13.2	11	114	*	*	*	*	*	457	*
LT	29/4/92	5	12.5	11.1	113	*	*	*	*	*	457	*
LT	29/4/92	6	11.6	11.3	113	*	*	*	*	*	457	*
LT	29/4/92	7	11	11.5	113	*	*	*	*	*	457	*
LT	29/4/92	8	10.1	11.4	111	*	*	2.16	*	*	457	6.16

Lag.	Fecha	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	meq/l	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
LT	21/6/87	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	0.5	*	*	23.74	*	*	0	0.48	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	7.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	8.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	9	*	*	41.44	*	*	0	0.58	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	9.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	11	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	12	*	*	22.52	*	*	0.01	0.18	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	13	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	14	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	15	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	16	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	17	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	18	*	*	22.5	*	0	0	3.51	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	19	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	20	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	21	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	22	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	22.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	23	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	23.5	*	*	43.88	*	0	0.16	13.19	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	24	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	24.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	24.8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	25	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	25.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	26	*	*	45.65	*	0	0.18	15.79	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	26.1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	26.3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	26.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	27	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	28.3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	21/6/87	29.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	0.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	1	0.23	0.089	62.3	0.06	1.69	0.14	1.8	0.4	2.81	0.2	0.05	0.13	4.6	0.044
LT	29/4/92	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	8	0.23	0.084	48.9	0.07	1.49	0.15	0.3	0.4	2.77	0.2	0.05	0.13	3.8	0.038

Laguna	Fecha	Prof.	Temp	O2	Sat O2	Luz	% Ilum	Clor a	Eh	pH	Cond	Alcalin
		m	°C	mg/l	%	µE/m2s		mg/m3	mV		µS/cm	meq/l
LT	29/4/92	9	9.5	11.5	109	*	*	*	*	*	457	*
LT	29/4/92	10	9	11.3	108	*	*	3.87	*	*	458	*
LT	29/4/92	11	8.3	11.5	106	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	12	7.7	11.5	105	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	13	7.1	11.5	103	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	14	6.7	11.4	102	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	15	6.2	10.7	98	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	16	6	10.6	96	*	*	*	*	*	458	6.11
LT	29/4/92	17	5.8	10.6	92	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	18	5.6	10.3	90	*	*	*	*	*	458	*
LT	29/4/92	19	5.5	10	86	*	*	*	*	*	459	*
LT	29/4/92	20	5.4	9.1	80	*	*	*	*	*	460	*
LT	29/4/92	21	5.3	7.9	66	*	*	7.17	*	*	461	6.25
LT	29/4/92	22	5.2	6.3	55	*	*	*	*	*	463	*
LT	29/4/92	23	5.2	5.5	46	*	*	*	*	*	467	*
LT	29/4/92	24	5.2	4.3	39	*	*	*	*	*	470	*
LT	29/4/92	25	5.2	2.9	25	*	*	*	*	*	471	*
LT	29/4/92	26	5.2	1.1	10	*	*	*	*	*	472	*
LT	29/4/92	27	5.2	0.5	5	*	*	*	*	*	474	*
LT	29/4/92	28	5.2	0.2	2	*	*	*	*	*	476	6.2
LT	23/9/92	2	20.5	9.7	117	*	*	0.1	*	8.8	454	6.09
LT	23/9/92	11	17.9	12.7	147	*	*	0.1	*	8.8	458	6.22
LT	23/9/92	15	11.3	11.5	115	*	*	0.1	*	8.8	460	6.14
LT	23/9/92	18	8	7.7	72	*	*	1.54	*	8.6	463	6.14
LT	23/9/92	21.5	6.2	0.9	9	*	*	4.26	*	8.3	474	6.31
LoT	24/8/90	0.2	26.2	6.8	92	1550	100.00	*	*	*	523	*
LoT	24/8/90	0.5	25.7	6.2	86	780	50.32	*	189	9.32	*	7.58
LoT	24/8/90	1	24.7	6.1	81	520	33.55	*	*	*	525	*
LoT	24/8/90	1.5	24.5	6	78	320	20.65	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	2	24.3	5.9	77	250	16.13	*	*	*	527	*
LoT	24/8/90	2.5	24.1	5.9	77	185	11.94	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	3	24	5.7	75	140	9.03	*	193	9.29	528	7.66
LoT	24/8/90	3.5	24	5.6	72	110	7.10	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	4	23.9	5.1	63	84	5.42	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	4.5	23.6	2.5	30	61	3.94	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	5	22.3	1.5	19	47	3.03	*	*	*	*	7.66
LoT	24/8/90	5.25	21.1	2.3	28	38	2.45	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	5.5	20.3	2.3	28	34	2.19	*	*	*	595	*
LoT	24/8/90	5.75	19.1	1.5	16	29	1.87	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6	18.3	0.5	5	25	1.61	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.1	18.1	0.4	4	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.2	17.3	0.3	3	21	1.35	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.3	17	0.3	3	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.4	16.6	0.3	3	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.5	16.3	0.3	3	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.8	15.5	0.2	2	*	*	*	240	7.51	620	8.18
LoT	24/8/90	6.9	15.2	0.2	2	*	*	*	*	7.42	*	*
LoT	24/8/90	7	15	0.2	2	13	0.84	*	110	7.37	*	*
LoT	24/8/90	7.1	14.9	0.2	2	8.8	0.57	*	84	7.3	*	*
LoT	24/8/90	7.2	14.8	0.2	2	7.7	0.50	*	66	7.2	656	*
LoT	24/8/90	7.3	14.5	0.1	1	5.4	0.35	*	*	*	*	8.92

Lag.	Fecha	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	meq/l	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
LT	29/4/92	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	11	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	12	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	13	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	14	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	15	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	16	0.22	0.092	39.9	0.08	1.23	0.14	0.7	0.4	2.77	0.2	0.06	0.13	2.7	0.035
LT	29/4/92	17	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	18	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	19	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	20	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	21	0.22	0.086	55.6	0.1	1.46	0.16	3.3	0.4	2.69	0.2	0.05	0.13	3.4	0.036
LT	29/4/92	22	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	23	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	24	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	25	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	26	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	27	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LT	29/4/92	28	0.23	0.086	92.9	0.11	0.9	0.43	8.2	0.4	2.56	0.2	0.05	0.14	3	0.034
LT	23/9/92	2	0.22	0.16	23.4	0.1	0.82	0.47	0.51	*	*	*	*	*	*	*
LT	23/9/92	11	0.29	0.14	23.8	0.02	2	0.5	0.35	*	*	*	*	*	*	*
LT	23/9/92	15	0.25	0.1	20.3	0.08	2	0.47	0.18	*	*	*	*	*	*	*
LT	23/9/92	18	1.1	0.11	25.5	0.06	1.82	0.43	0.94	*	*	*	*	*	*	*
LT	23/9/92	21.5	0.32	0.1	17.3	0.08	0.35	0.48	2.7	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	0.5	*	*	4.99	0.06	0.05	0.02	79.16	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	1.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	2.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	3	*	*	7.99	0.03	0.02	0.06	79.98	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	3.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	4.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	5	*	*	8.73	0.03	0.01	0.07	79.98	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	5.25	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	5.75	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.8	*	*	10.06	0.03	0.01	0.07	122.1	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	6.9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	7	*	*	*	0	0.03	0.12	148.7	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	7.1	*	*	27.28	*	0.02	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	7.2	*	*	50.38	*	0.04	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	7.3	*	*	74.86	0.01	0.02	0.01	175.3	*	*	*	*	*	*	*

Laguna	Fecha	Prof. m	Temp °C	O2 mg/l	Sat O2 %	Luz μE/m2s	% llum	Clor a mg/m3	Eh mV	pH	Cond μS/cm	Alcalin meq/l
LoT	24/8/90	7.4	14.2	0.1	1	4.6	0.30	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	7.5	14	0.1	1	3.2	0.21	*	*	*	*	*
LoT	29/4/92	1	*	*	*	*	*	2.54	*	*	*	7.88
LoT	29/4/92	4	*	*	*	*	*	2.46	*	*	*	7.79
LoT	29/4/92	6.5	*	*	*	*	*	3.15	*	*	*	7.66
LoT	23/9/92	1	19.4	5.3	63	*	*	2.52	*	9.3	588	8.51
LoT	23/9/92	3	19.4	5	60	*	*	3.44	*	9.3	585	8.51
LoT	23/9/92	5.25	19.3	4.5	55	*	*	2.4	*	9.3	595	8.49
LCruz	1/5/92	1	*	*	*	*	*	1.14	*	*	*	6.7
LCruz	1/5/92	5	*	*	*	*	*	3.89	*	*	*	6.52
LCruz	1/5/92	10	*	*	*	*	*	11.9	*	*	*	7.66
LCruz	1/5/92	13.5	*	*	*	*	*	13.99	*	*	*	6.52
LCruz	1/5/92	20	*	*	*	*	*	sd	*	*	*	7.75
LCruz	23/9/92	1	21	10.1	124	*	*	0.1	*	9	451	6.58
LCruz	23/9/92	5	20.8	10	122	*	*	0.1	*	9	452	5.78
LCruz	23/9/92	10	16	18.3	203	*	*	0.1	*	8.9	452	6.09
LCruz	23/9/92	12	10	6.5	65	*	*	19.64	*	8.7	489	6.38
LCruz	23/9/92	13	8.5	0.7	7	*	*	40.5	*	8.4	502	6.44
LCar	5/8/87	0.2	25.9	8.2	109	125	83.33	*	*	*	396.9	*
LCar	5/8/87	0.5	25.8	8	108	83.5	55.67	*	*	*	396.9	*
LCar	5/8/87	1	25.4	8.1	108	42	28.00	0.7	317	8.65	400.95	4.27
LCar	5/8/87	2	24.9	8.1	108	28	18.67	*	317	8.65	402	*
LCar	5/8/87	3	24.7	8.1	107	20	13.33	*	*	*	402	*
LCar	5/8/87	4	24.5	8.1	107	14.5	9.67	*	*	*	404	*
LCar	5/8/87	5	24.4	8	106	10.5	7.00	*	*	*	404	*
LCar	5/8/87	6	24.1	8.2	106	7.5	5.00	*	329	8.53	408	*
LCar	5/8/87	6.5	21.9	11.1	139	6.35	4.23	1.66	329	8.53	*	4.25
LCar	5/8/87	7	20.9	10.9	132	5.2	3.47	*	*	*	399.6	*
LCar	5/8/87	7.5	18.3	10.3	121	4.2	2.80	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	8	17	9.7	110	3.2	2.13	*	*	*	394.4	*
LCar	5/8/87	8.5	15.6	8.6	75	2.5	1.67	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	9	14.3	6.5	70	1.8	1.20	*	*	*	405.9	*
LCar	5/8/87	9.5	13.2	4.7	49	1.25	0.83	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	10	12.3	1.8	19	0.7	0.47	4.59	348	7.8	403.2	4.4
LCar	5/8/87	10.25	11.3	0.2	2	0.5	0.33	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	10.5	10.6	0.1	2	0.3	0.20	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	11	11.4	0.2	2	0.12	0.08	9.11	*	*	409.2	4.48
LCar	5/8/87	11.5	10.4	0.1	1	0.05	0.03	0	92	7.59	418.5	*
LCar	1/5/92	0.2	16.9	9.5	106	*	*	*	*	*	421	*
LCar	1/5/92	1	15.8	9.5	105	*	*	2.36	*	8.9	421	5.56
LCar	1/5/92	2	15.6	9.6	104	*	*	*	*	*	422	*
LCar	1/5/92	3	15.5	9.6	104	*	*	*	*	*	422	*
LCar	1/5/92	4	13.7	10.8	114	*	*	*	*	*	422	*
LCar	1/5/92	5	12.2	11.3	114	*	*	2.95	*	8.9	422	5.61
LCar	1/5/92	6	10.8	11.2	111	*	*	*	*	*	422	*
LCar	1/5/92	7	10.1	10.9	106	*	*	*	*	*	422	*
LCar	1/5/92	8	9.2	10.8	102	*	*	*	*	*	425	*
LCar	1/5/92	9	8.7	10.1	96	*	*	*	*	*	425	*
LCar	1/5/92	10	8	7.2	65	*	*	*	*	*	430	*
LCar	1/5/92	10.5	7.9	4.6	42	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	11	7.8	3.3	31	*	*	5.59	*	8.6	436	5.66

Lag.	Fecha	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	meq/l	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
LoT	24/8/90	7.4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	24/8/90	7.5	*	*	112.8	*	0.03	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoT	29/4/92	1	0.05	0.46	36.4	0.14	0	0.16	28	0.3	4.01	0.2	0.05	0.07	3.8	0.028
LoT	29/4/92	4	0.27	0.431	34.7	0.14	0	0.12	41	0.3	3.98	0.2	0.05	0.07	3.8	0.028
LoT	29/4/92	6.5	0.28	0.442	50.3	0.11	0	0.16	48	0.3	3.93	0.2	0.05	0.07	4	0.03
LoT	23/9/92	1	0.34	0.56	24.5	0.03	0.01	0.32	13	*	*	*	*	*	*	*
LoT	23/9/92	3	0.37	0.52	27.3	0.11	0	0.33	12.52	*	*	*	*	*	*	*
LoT	23/9/92	5.25	0.36	0.54	26.8	0.11	0	0.32	12.52	*	*	*	*	*	*	*
LCruz	1/5/92	1	0.26	0.037	76	0.06	6.9	0.16	*	0.5	2.7	0.2	0.06	0.19	2.7	0.034
LCruz	1/5/92	5	0.28	0.045	60.6	*	*	0.22	*	0.5	2.7	0.2	0.06	0.19	3.7	0.044
LCruz	1/5/92	10	0.24	0.033	68	0.11	6.03	0.21	*	0.5	2.65	0.3	0.06	0.19	4.5	0.052
LCruz	1/5/92	13.5	0.25	0.032	92.4	0.17	1.87	0.29	*	0.5	2.6	0.2	0.05	0.2	3.2	0.034
LCruz	1/5/92	20	0.26	0.026	165.4	0	0	0.86	*	0.9	2.72	0.2	0.06	0.35	2.7	0.03
LCruz	23/9/92	1	0.28	0.05	21.6	0.21	2.69	0.27	*	*	*	*	*	*	*	*
LCruz	23/9/92	5	0.26	0.05	31	0	2.65	0.26	*	*	*	*	*	*	*	*
LCruz	23/9/92	10	0.29	0.06	27.9	0.06	1.59	0.25	*	*	*	*	*	*	*	*
LCruz	23/9/92	12	0.28	0.04	26.3	0.01	0.52	0.26	*	*	*	*	*	*	*	*
LCruz	23/9/92	13	0.29	0.03	27.3	0.04	0.29	0.3	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	0.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	1	0.11	*	0.4	0	*	0	1.08	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	6.5	0.13	*	0.4	0	*	0	0.65	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	7.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	8.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	9.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	10	0.14	*	0.4	0	*	0.03	16.1	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	10.3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	10.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	11	0.15	*	62.74	0	*	0.14	32.73	*	*	*	*	*	*	*
LCar	5/8/87	11.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	1	0.22	0.096	15.6	0.09	0.51	0.11	3.7	0.7	2	0.1	0.06	0.33	2.2	0.036
LCar	1/5/92	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	5	0.21	0.093	22.9	0.04	0.21	0.14	3.1	0.7	2.04	0.1	0.06	0.32	2.2	0.035
LCar	1/5/92	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	10.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCar	1/5/92	11	0.22	0.092	37.9	0.22	1.64	0.11	6.5	0.7	2.13	0.1	0.06	0.31	1.8	0.03

Laguna	Fecha	Prof. m	Temp °C	O2 mg/l	Sat O2 %	Luz μE/m2s	% llum	Clor a mg/m3	Eh mV	pH	Cond μS/cm	Alcalin meq/l
LCar	23/9/92	1	21	8.3	101	*	*	0.1	*	8.8	426	5.56
LCar	23/9/92	5	20.4	8.2	100	*	*	0.1	*	8.8	427	5.3
LCar	23/9/92	8.5	16.5	2.8	31	*	*	0.1	*	8.4	440	5.34
LoCar	5/8/87	0.2	25.5	7.5	100	*	*	*	*	*	1287	*
LoCar	5/8/87	0.5	*	7.1	98	*	*	3.53	352	8.56	1287	15.71
LoCar	5/8/87	1	24.6	6.9	92	*	*	*	*	*	1313	*
LoCar	5/8/87	1.5	24.2	6.9	92	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	2	24	6.8	89	*	*	*	*	*	1305.6	*
LoCar	5/8/87	2.5	23.9	6.5	85	*	*	*	*	*	1305.6	*
LoCar	5/8/87	3	23.7	4.8	62	*	*	6.34	356	8.49	1305	15.7
LoCar	5/8/87	3.5	23.6	4.5	58	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	4	23.4	4.3	56	*	*	*	*	*	1318.4	*
LoCar	5/8/87	4.5	23.1	3.3	42	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5	21.6	0.5	5	*	*	6.69	359	8.25	1337.5	15.24
LoCar	5/8/87	5.1	*	0.6	6	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.2	21.1	0.8	8	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.3	20.6	1	10	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.4	20.3	1.2	12	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.5	19.6	1.3	13	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.6	19.4	1.5	15	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.7	19.1	1.5	15	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.8	18.8	1.8	18	*	*	20.74	363	8.22	1333.4	15.55
LoCar	1/5/92	1	*	*	*	*	*	4.83	*	*	*	21.35
LoCar	1/5/92	3.5	*	*	*	*	*	5.59	*	*	*	21.17
LoCar	1/5/92	4.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	21.63
LoCar	23/9/92	1	20.5	7.8	96	*	*	10.09	*	8.9	1299	22.74
LoCar	23/9/92	2	20	7.3	88	*	*	13.54	*	8.8	1304	22.98
LoCar	23/9/92	4	20	6.5	78	*	*	10.44	*	8.8	1307	23.07
LP	5/8/87	0.2	24.5	8.2	107	*	*	*	*	*	429.25	*
LP	5/8/87	0.5	24.5	8.2	107	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	1	24.2	8.2	107	*	*	*	303	8.48	411.08	4.35
LP	5/8/87	1.5	23.9	8.2	107	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	2	23.8	8.3	107	*	*	*	*	*	413.1	*
LP	5/8/87	2.5	23.8	8.3	108	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	3	23.8	8.2	107	*	*	*	*	*	413.1	*
LP	5/8/87	3.5	23.7	8.2	106	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	4	23.6	8.2	106	*	*	*	*	*	413.1	*
LP	5/8/87	4.5	23.6	8.2	106	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	5	23.6	8.2	105	*	*	*	*	*	420.24	*
LP	5/8/87	6	23.6	8.2	105	*	*	*	*	*	420.24	*
LP	5/8/87	7	23.5	8.2	105	*	*	*	303	8.45	420.24	4.29
LP	5/8/87	7.5	22.6	11.6	155	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	8	21.5	14.2	177	*	*	*	*	*	417.3	*
LP	5/8/87	8.5	20	14.8	178	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	9	18.3	15.1	177	*	*	*	313	8.49	409.06	4.43
LP	5/8/87	9.5	17.2	14.7	167	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	10	15.7	14.1	155	*	*	*	*	*	408	*
LP	5/8/87	10.5	14.8	14	150	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	11	12.8	14.3	152	*	*	*	*	*	416	*
LP	5/8/87	11.5	13	14.3	149	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	12	12.3	14.8	151	*	*	*	317	8.65	403.77	4.37

Lag.	Fecha	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	meq/l	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
LCar	23/9/92	1	0.24	0.15	21.1	0.06	0.32	0.55	0.55	*	*	*	*	*	*	*
LCar	23/9/92	5	0.22	0.14	18.5	0.03	0.07	0.51	0.4	*	*	*	*	*	*	*
LCar	23/9/92	8.5	0.17	0.15	20.9	0.06	0.14	0.51	1.03	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	0.5	0.38	0.397	3.3	0	*	0	136.4	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	1.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	2.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	3	0.44	0.38	3.3	0	*	0	152.2	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	3.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	4.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5	0.49	0.383	0.99	0	*	0	221.5	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	5/8/87	5.8	0.53	*	0.8	0	*	0	325.2	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	1/5/92	1	0.77	0.397	92.9	0.12	0	0.14	125	0.5	6.78	0.7	0.29	0.07	2.5	0.07
LoCar	1/5/92	3.5	0.71	0.38	90.1	0.12	0	0.14	130.2	0.5	6.72	0.7	0.32	0.07	2.1	0.068
LoCar	1/5/92	4.5	0.73	0.383	85.6	0.16	0	0.26	139.4	0.5	6.89	0.6	0.31	0.07	1.9	0.061
LoCar	23/9/92	1	1	0.45	13	0.06	0	0.16	31.25	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	23/9/92	2	0.83	0.41	25.3	0.08	0	0.11	31.18	*	*	*	*	*	*	*
LoCar	23/9/92	4	0.81	0.39	18.3	0.02	0	0.05	30.79	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	0.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	1	0.18	*	0.5	*	*	0	0.12	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	1.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	2.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	3.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	4.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	7	0.19	*	0.6	*	*	0	0.78	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	7.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	8.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	9	0.21	*	0.6	*	*	0	0.26	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	9.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	10.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	11	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	11.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	12	0.22	*	0.7	*	*	0	33.55	*	*	*	*	*	*	*

Laguna	Fecha	Prof. m	Temp °C	O2 mg/l	Sat O2 %	Luz μE/m2s	% Ilum	Clor a mg/m3	Eh mV	pH	Cond μS/cm	Alcalin meq/l
LP	5/8/87	12.5	11.5	14.2	143	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	13	10.8	11.1	108	*	*	*	*	*	420.76	*
LP	5/8/87	13.5	10	4.2	40	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	13.75	9.6	0.2	2	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	14	9.8	1.2	12	*	*	*	337	7.73	427.44	4.53
LP	5/8/87	14.5	9.3	0.1	1	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	15	8.9	0.1	1	*	*	*	178	7.54	455	4.84
LP	5/8/87	15.5	8.8	0.1	1	*	*	*	*	*	462	*
LP	1/5/92	0.2	16.2	9.7	108	*	*	*	*	*	429	*
LP	1/5/92	1	16.1	9.5	104	*	*	1.33	*	8.8	430	5.61
LP	1/5/92	2	15	9.7	104	*	*	*	*	*	431	*
LP	1/5/92	3	14.8	9.5	102	*	*	*	*	*	432	*
LP	1/5/92	4	13.6	10.4	109	*	*	*	*	*	432	*
LP	1/5/92	4.5	13.2	10.4	108	*	*	*	*	*	432	*
LP	1/5/92	5	12.6	10.6	108	*	*	*	*	*	432	*
LP	1/5/92	5.5	12.2	10.9	109	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	6	11.7	10.9	109	*	*	*	*	*	432	*
LP	1/5/92	6.5	11.4	10.8	108	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	7	10.8	10.8	106	*	*	*	*	*	433	*
LP	1/5/92	8	10.1	10.6	103	*	*	2.12	*	8.7	433	5.7
LP	1/5/92	9	9.1	11	104	*	*	*	*	*	435	*
LP	1/5/92	9.5	8.7	11.1	104	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	10	8.2	11.1	102	*	*	*	*	*	436	*
LP	1/5/92	11	7.6	10.5	96	*	*	*	*	*	436	*
LP	1/5/92	12	7	9.8	89	*	*	*	*	*	438	*
LP	1/5/92	13	6.8	8.1	74	*	*	*	*	*	439	*
LP	1/5/92	14	6.6	3.7	33	*	*	5.26	*	8.5	442	5.75
LP	1/5/92	14.5	6.6	2.4	22	*	*	*	*	*	447	*
LP	1/5/92	14.75	6.6	2.1	20	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	15	6.6	1.8	17	*	*	*	*	*	447	*
LP	23/9/92	1	21.2	8.9	110	*	*	0.1	*	8.5	412	5.26
LP	23/9/92	6	20.8	9	110	*	*	0.1	*	8.5	413	5.43
LP	23/9/92	11	17.2	10.9	124	*	*	0.1	*	8.5	440	5.23
LP	23/9/92	12	14.9	6.9	74	*	*	5.8	*	8.2	452	5.78
LL	5/8/87	0.2	26.7	12.1	166	*	*	*	305	9.04	351	*
LL	5/8/87	0.5	26.3	12.2	165	*	*	4.67	*	*	*	3.42
LL	5/8/87	1	25.4	14	187	*	*	*	*	*	344.52	*
LL	5/8/87	1.25	25.2	13.3	177	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	1.5	25.1	13	171	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	1.75	24.9	13	171	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	2	24.9	13.1	174	*	*	5.48	315	9.1	350	*
LL	5/8/87	2.25	24.7	13.7	180	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	2.5	24.6	13.5	177	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	2.75	24.6	13.1	172	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	3	24.6	12.9	16.9	*	*	*	*	*	353.5	3.5
LL	5/8/87	3.5	24.5	12.9	16.9	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	4	24.4	12.7	16.6	*	*	6.67	322	9.02	351.48	*
LL	5/8/87	4.5	24.3	12.2	16	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	5	24.1	11.5	15	*	*	*	*	*	357	3.47
LL	5/8/87	5.5	23.9	10.1	13.1	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	6	23.6	8.5	10.9	*	*	*	338	8.49	401.7	3.75

Lag.	Fecha	Prof. m	Cl- meq/l	SO4 meq/l	NH4 μM	NO2 μM	NO3 μM	PO4 μM	Si2O5 μM	Ca mM	Mg mM	Na mM	K mM	Ca Mg	Na K	Na+K Ca+Mg
LP	5/8/87	12.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	13	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	13.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	13.8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	14	0.22	*	135.9	*	*	0.02	91.48	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	14.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	15	0.23	*	199.6	*	*	0	136.7	*	*	*	*	*	*	*
LP	5/8/87	15.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	1	0.04	0.104	86.4	0	14.5	0.23	63.4	0.9	1.85	*	0.07	0.46	*	*
LP	1/5/92	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	4.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	6.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	8	0.22	0.074	76.9	0.01	14.5	0.23	55.3	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	9.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	11	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	12	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	13	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	14	0.2	0.101	101.2	0.06	9.36	0.12	89.4	0.9	1.88	0.1	0.06	0.46	1.8	0.031
LP	1/5/92	14.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	14.8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	1/5/92	15	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LP	23/9/92	1	0.21	0.16	27.2	0.12	6.53	0.41	2.31	*	*	*	*	*	*	*
LP	23/9/92	6	0.22	0.14	24.3	0.09	7.2	0.46	2.38	*	*	*	*	*	*	*
LP	23/9/92	11	0.24	0.14	23.8	0.02	7.4	0.39	2.21	*	*	*	*	*	*	*
LP	23/9/92	12	0.22	0.12	37.3	0.03	3.9	0.42	22.3	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	0.5	0.1	*	3.64	*	*	0	31.01	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	1.25	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	1.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	1.75	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	2.25	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	2.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	2.75	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	3	0.14	*	4.63	*	*	0	30.35	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	3.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	4.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	5	0.15	*	1.98	*	*	0	30.01	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	5/8/87	6	0.17	*	1	*	*	0	69.22	*	*	*	*	*	*	*

Laguna	Fecha	Prof. m	Temp °C	O2 mg/l	Sat O2 %	Luz μE/m2s	% llum	Clor a mg/m3	Eh mV	pH	Cond μS/cm	Alcalin meq/l
LL	1/5/92	0.2	15.7	10.4	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	1	15.1	10.2	*	*	*	*	*	*	399	*
LL	1/5/92	2	15	10.1	*	*	*	0.8	*	8.8	400	5.34
LL	1/5/92	3	15	10.1	*	*	*	*	*	*	400	*
LL	1/5/92	4	14.9	9.8	*	*	*	*	*	*	401	*
LL	1/5/92	4.5	14.6	11.3	*	*	*	0.99	*	*	402	5.41
LL	1/5/92	5	14.6	11.3	*	*	*	*	*	8.8	402	*
LL	1/5/92	5.5	14.5	11.3	*	*	*	*	*	*	402	*
LL	1/5/92	6	14.5	11.1	*	*	*	*	*	*	402	*
LL	1/5/92	6.5	14.4	10.8	*	*	*	0.91	*	*	402	5.43
LL	1/5/92	6.8	14.3	10	*	*	*	*	*	8.8	402	*
LL	23/9/92	1	20.3	8.1	99	*	*	1.95	*	8.8	375	4.91
LL	23/9/92	4	20.3	8.1	99	*	*	2.79	*	8.8	375	3.89
LL	23/9/92	6	20.2	8.1	98	*	*	1.43	*	8.8	375	4.86

Lag.	Fecha	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	meq/l	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
LL	1/5/92	0.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	1	*	*	*	*	*	*	*	0.6	2	*	0.04	0.31	*	*
LL	1/5/92	2	0.2	*	73	0.05	0.21	0.11	5.5	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	4.5	0.23	*	85.6	0.02	0.23	0.14	2.7	0.6	1.98	0.1	0.04	0.32	2.5	0.027
LL	1/5/92	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	1/5/92	6.5	0.22	*	63.4	0.03	0.34	0.12	0.9	0.6	2	0.1	0.04	0.32	2.5	0.027
LL	1/5/92	6.8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LL	23/9/92	1	0.21	0.11	17.6	0.03	0.35	0.29	7.59	*	*	*	*	*	*	*
LL	23/9/92	4	0.2	0.11	23.4	0.04	0.33	0.19	8	*	*	*	*	*	*	*
LL	23/9/92	6	0.21	0.12	32.9	0.03	0.6	0.19	8.06	*	*	*	*	*	*	*

**APÉNDICE 2. Datos fisico-químicos de las lagunas del Humedal de
Arcas-Ballesteros y Fuentes.**

Ar: Lagunas de Arcas

Bll: Lagunas de Ballesteros

Rin: Laguna del Rincón

Barr: Lagunas de Barraganes

Fu: Lagunas de Fuentes

Zm: Las Zomas

Laguna	Fecha	Prof.	Temp	O2	Sat O2	Clor a	Eh	pH	Cond	Alcalin	Cl-
		m	°C	mg/l	%	mg.m-3	mV		µS/cm	meq/l	meq/l
Ar-1	17/10/86	0	15.5	7.3	15.5	*	*	7.2	2480	*	*
Ar-1	17/10/86	1	15.5	7.6	15.5	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	2	15.4	7.7	15.4	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	3	15.3	8	15.3	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	4	15.3	8.1	15.3	10.6	*	7.2	2480	4.01	0.27
Ar-1	17/10/86	5	15.3	8.3	15.3	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	6	15.2	8.4	15.2	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	7	15.2	8.3	15.2	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	8	15.2	8.2	15.2	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	8.5	15.2	8.2	15.2	*	*	7.2	2480	3.98	0.21
Ar-1	17/10/86	9	15.2	8.2	15.2	*	*	*	*	*	*
Ar-1	11/5/92	1	16.7	9.5	10.5	2.63	*	7.4	2310	4.79	0.18
Ar-1	11/5/92	5	15.4	7.4	80	6.2	*	7.3	2320	4.84	0.17
Ar-1	11/5/92	9	15.1	3.7	40	4.06	*	7.1	2320	4.88	0.17
Ar-1	10/10/92	1	15.8	6.7	73	2.48	*	7.4	2380	4.77	0.21
Ar-1	10/10/92	5	15.4	6.6	72	5.12	*	7.3	2390	4.82	0.19
Ar-1	10/10/92	10	15.1	3.4	37	3.49	*	7.2	2390	4.82	0.21
Ar-2-1	18/10/86	0	16.7	6.1	69	*	*	7.78	2750	*	*
Ar-2-1	18/10/86	1	16.6	6.1	68	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	2	16.6	6.3	71	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	3	16.5	6.5	72	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	4	16.5	6.6	74	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	5	16.5	6.6	74	3.9	*	7.78	2750	3.3	0.33
Ar-2-1	18/10/86	6	16.4	6.6	74	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	7	16.4	6.6	74	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	8	16.4	6.1	68	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	9	16.3	5.2	60	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	9.5	16	1.9	20	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	9.75	15.3	0.5	5	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	10	14.5	0.1	1	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	10.5	11.9	0	0	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	11	11.1	0	0	*	*	7.05	2770	6.4	0.66
Ar-2-1	18/10/86	11.5	10.7	0	0	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	0	12.4	4.2	42	*	303	7.38	1900	*	*
Ar-2-1	7/11/86	1	12.3	4	41	*	303	7.38	1900	*	*
Ar-2-1	7/11/86	2	12.3	3.9	39	*	303	7.38	1920	*	*
Ar-2-1	7/11/86	3	12.2	3.9	39	*	303	7.38	1950	*	*
Ar-2-1	7/11/86	4	12.2	3.9	39	*	303	7.38	1950	*	*
Ar-2-1	7/11/86	5	12.2	3.8	38	*	303	7.38	1950	3.27	0.28
Ar-2-1	7/11/86	6	12.2	3.8	38	*	303	7.38	1950	*	*
Ar-2-1	7/11/86	7	12.2	3.8	38	*	303	7.38	1960	*	*
Ar-2-1	7/11/86	8	12.2	3.8	38	*	303	7.38	1990	*	*
Ar-2-1	7/11/86	9	12.2	3.8	38	*	303	7.38	1990	*	*
Ar-2-1	7/11/86	10	12.2	3.8	40	*	303	7.38	1990	*	*
Ar-2-1	7/11/86	11	12.2	3.8	40	*	303	7.38	1990	5.9	0.28
Ar-2-1	7/11/86	12	12.2	3.8	40	*	303	7.38	2000	*	*
Ar-2-1	11/5/92	1	17.7	9.5	108	0.5	*	8.1	2460	4.09	0.22
Ar-2-1	11/5/92	3	15.1	12.2	13	4.1	*	8.2	2460	4.16	0.23
Ar-2-1	11/5/92	6.5	11.7	11.8	117	5.46	*	8.2	2465	3.84	0.23
Ar-2-1	11/5/92	9.2	8.6	1.2	12	6.34	*	7.8	2480	4.2	0.23
Ar-2-1	11/5/92	10	8.4	0.2	2	8.34	*	*	2480	4.07	0.23
Ar-2-2	18/10/86	0	16	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-2	18/10/86	4	15.8	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-2	11/5/92	2.5	16.2	9.6	106	3.78	*	7.9	2520	4.02	0.23

Lag.	Fecha	Prof. m	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
			meq/l	µM	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM	Mg	K
Ar-1	17/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	4	27.5	0	0.63	108	*	158.4	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	8.5	26.6	0	0.56	102	*	146.7	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	17/10/86	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	11/5/92	1	26.4	26.1	0.07	127.2	0.001	122.7	16	1.86	0.1	0.03	8.602	18.6	0.00364
Ar-1	11/5/92	5	26.7	29.2	0.11	125.5	0.11	133	16	1.85	0.1	0.03	8.649	18.5	0.00364
Ar-1	11/5/92	9	27.2	58.4	0.1	134	0	148.8	16.4	1.87	0.1	0.03	8.77	18.7	0.00356
Ar-1	10/10/92	1	32.8	5.7	0.65	112	0	135	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	10/10/92	5	30.5	8.9	0.59	91.4	0	133	*	*	*	*	*	*	*
Ar-1	10/10/92	10	*	12.5	0.08	96.4	0	139	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	5	34.4	47	0.59	14.5	0	202.3	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	9.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	9.75	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	10.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	11	32.2	679	0.04	0	0	365.5	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	18/10/86	11.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	5	32.2	38	0.69	14.5	0	214.2	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	11	28	178	0.57	116.8		177.5	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	7/11/86	12	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-1	11/5/92	1	31.8	39.6	0.02	23.6	0	154.4	16.8	3	0.18	0.05	5.6	16.67	0.00581
Ar-2-1	11/5/92	3	35	39.6	0.03	25.1	0	156.1	17	2.9	0.18	0.05	5.862	16.11	0.00578
Ar-2-1	11/5/92	6.5	34.8	107.5	0.03	30.3	0	160.3	17	3	0.17	0.05	5.667	17.65	0.0055
Ar-2-1	11/5/92	9.2	32.7	107.5	0.105	18	0	205.5	17	2.9	0.17	0.05	5.862	17.06	0.00553
Ar-2-1	11/5/92	10	30.9	66	0.31	21.1	0	191.1	17.6	3	0.18	0.05	5.867	16.67	0.00558
Ar-2-2	18/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-2	18/10/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-2-2	11/5/92	2.5	30.8	81.1	0.1	14.4	0	159.6	17.4	3.2	0.18	0.05	5.438	17.78	0.00558

Laguna	Fecha	Prof. m	Temp °C	O2 mg/l	Sat O2 %	Clor a mg.m-3	Eh mV	pH	Cond µS/cm	Alcalin meq/l	Cl- meq/l
Ar 2-2	10/10/92	2.5	15.8	7.5	81	3.34	*	7.9	2765	3.81	0.24
Ar-3-1	20/10/86	0	17	7.6	85	1.6	*	8.09	2840	*	*
Ar-3-1	20/10/86	1	15.4	5.6	61	*	*	8.09	2840	*	*
Ar-3-1	20/10/86	2	15	5.9	63	*	*	8.09	2850	*	*
Ar-3-1	20/10/86	3	14.9	5.9	63	10.7	*	8.09	2860	2.2	0.24
Ar-3-1	20/10/86	4	14.7	5.9	63	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	5	14.65	5.8	61	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	6	14.6	5.8	61	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	7	14.6	5.9	62	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	7.5	14.6	5.9	62	*	*	*	*	*	*
Ar 3-1	12/5/92	1	18.7	9.2	109	3.89	*	8.2	2470	2.38	0.21
Ar 3-1	12/5/92	3	15.1	13.2	142	6.98	*	8.2	2470	2.66	0.22
Ar 3-1	12/5/92	6.5	12.4	3.4	34	7.05	*	7.9	2480	2.84	0.2
Ar3-1	10/10/92	1	16.9	5.8	66	2.85	*	7.7	2720	3.01	0.34
Ar3-1	10/10/92	4	15.8	4.1	45	5.41	*	7.6	2730	2.84	0.28
Ar3-1	10/10/92	6.5	15.6	2.9	32	8.13	*	7.5	2730	2.79	0.26
Ar-3-2	20/10/86	0	16.8	4.5	50	*	*	7.47	2850	*	*
Ar-3-2	20/10/86	1	15.8	4.1	45	*	*	7.47	2850	*	*
Ar-3-2	20/10/86	2	15.6	4.4	47	*	*	7.47	2850	*	*
Ar-3-2	20/10/86	3	15.3	4.5	48	11.2	*	7.47	2860	2	0.24
Ar-3-2	20/10/86	4	15.3	4.1	45	*	*	7.47	2870	*	*
Ar-3-2	20/10/86	5	15.3	3.8	42	*	*	7.47	2870	*	*
Ar-3-2	20/10/86	6	15.2	3.9	42	*	*	7.47	2880	*	*
Ar-3-2	20/10/86	7	15	3.9	42	*	*	7.47	2890	*	*
Ar-3-2	20/10/86	7.5	15	3.8	39	*	*	7.47	2890	*	*
Ar3-2	10/10/92	4	16.6	1.8	19	4.79	*	7.5	2710	2.97	0.24
Ar-4	6/11/86	0	10.8	12.5	120	*	328	7.58	1206	*	*
Ar-4	6/11/86	1	10.8	12.5	120	0.74	328	7.58	1340	3.81	0.24
Ar-4	6/11/86	2	10.8	12.5	120	*	328	7.58	1608	*	*
Ar-4	6/11/86	2.5	10.8	12.5	120	*	328	7.58	1876	*	*
Ar-4	27/5/92	0.5	17.8	6.9	79	*	*	7.5	2220	5.78	0.07
Ar-4	27/5/92	1.1	17.7	4.8	55	*	*	7.4	2220	5.72	0.06
Ar-4	10/10/92	0.5	16.5	4.6	52	3.73	*	8.1	2330	3.5	0.24
BII-1	6/11/86	0	10.4	5	48	*	323	7.32	2150	*	*
BII-1	6/11/86	1	9.9	5.2	49	*	323	7.32	2100	*	*
BII-1	6/11/86	2	9.8	5.5	53	1.27	324	7.31	2100	3.81	0.24
BII-1	6/11/86	3	9.6	5.8	55	*	324	7.31	2100	*	*
BII-1	6/11/86	3.75	9.5	5.7	54	*	324	7.31	2100	*	*
BII-1	11/5/92	1	17.9	8.7	100	0.92	*	7.7	2710	3.47	0.24
BII-1	11/5/92	3.5	15.7	2.3	25	5.97	*	*	2730	3.7	0.24
BII-1	10/10/92	0.5	14.7	5.9	64	6.38	*	7.4	2935	4.77	0.47
BII-1	10/10/92	2	13.8	7.8	82	3.91	*	7.4	2940	4.73	0.45
BII-2	6/11/86	0	11.2	6.2	60	*	308	7.79	4655	*	*
BII-2	6/11/86	0.5	9.2	4.6	42	*	308	7.7	4517	*	*
BII-2	6/11/86	1	8.2	4.2	37	4.72	310	7.6	4544	5.11	0.24
BII-2	6/11/86	1.5	8.2	4.3	38	*	310	7.6	4544	*	*
BII-2	6/11/86	2.5	8	3.8	36	*	310	7.6	4544	*	*
BII-2	11/5/92	0.5	19.3	11.6	134	0.74	*	8.1	4330	3.25	1.96
BII-2	11/5/92	1.5	17.3	3.3	37	1.82	*	8	4350	3.34	2.01
BII-2	11/5/92	2	15.5	0.2	2	5.72	*	7.5	4370	3.66	2.02
BII-2	10/10/92	0.5	14.1	6.7	71	2.46	*	8	5610	4.2	*
BII-2	10/10/92	1.5	13.3	7.3	77	2.9	*	8	5620	4.03	2.4
BII-3	11/5/92	0.5	18.2	5.7	66	1.12	*	7.3	3420	3.87	0.97

Lag.	Fecha	Prof.	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
Ar 2-2	10/10/92	2.5	40.6	21.5	0.04	6.9	0	365.2	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	3	30.3	31.1	0.48	2.1		320.8	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-1	20/10/86	7.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar 3-1	12/5/92	1	31.8	15.4	0	0.23	*	60.2	*	*	*	*	*	*	*
Ar 3-1	12/5/92	3	30.1	90.4	0.01	0.01	*	52.5	*	*	*	*	*	*	*
Ar 3-1	12/5/92	6.5	32.2	46.8	0	0.01	*	68.8	*	*	*	*	*	*	*
Ar3-1	10/10/92	1	39.9	30.1	0.02	0.34	0	306.6	*	*	*	*	*	*	*
Ar3-1	10/10/92	4	39.9	30.3	0.04	0.21	0	295	*	*	*	*	*	*	*
Ar3-1	10/10/92	6.5	39.9	30.9	0.01	0.31	0	300	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	3	36.1	23	0.12	0.97		359.3	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-3-2	20/10/86	7.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar3-2	10/10/92	4	39.1	15	0.01	0.94	0	334.6	*	*	*	*	*	*	*
Ar-4	6/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-4	6/11/86	1	29.6	0.32	0.6	33.9	0	228.5	*	*	*	*	*	*	*
Ar-4	6/11/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-4	6/11/86	2.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ar-4	27/5/92	0.5	26.4	12	0.03	0.32	0	206.2	17.3	3.2	0.22	0.02	5406	14.55	0.00585
Ar-4	27/5/92	1.1	27	11	0.11	0.1	0.06	204.6	13.5	3.3	0.23	0.02	4.091	14.35	0.00744
Ar-4	10/10/92	0.5	34.9	12.8	0	0.36	0	28.1	*	*	*	*	*	*	*
BII-1	6/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-1	6/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-1	6/11/86	2	29.6	0.32	0.6	33.9	0	228.5	*	*	*	*	*	*	*
BII-1	6/11/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-1	6/11/86	3.75	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-1	11/5/92	1	39.2	86	0.18	0	0.13	196.8	17.4	4.4	0.41	0.28	3.955	10.73	0.01583
BII-1	11/5/92	3.5	37.7	87.5	0.11	0.05	0	204.8	17.4	4.3	0.4	0.08	4.047	10.75	0.01106
BII-1	10/10/92	0.5	44	7.8	0.04	0.31	0.15	342	*	*	*	*	*	*	*
BII-1	10/10/92	2	45.2	19.8	0.05	0.21	0.19	315	*	*	*	*	*	*	*
BII-2	6/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-2	6/11/86	0.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-2	6/11/86	1	100	0	0.62	32.1	0.07	171.4	*	*	*	*	*	*	*
BII-2	6/11/86	1.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-2	6/11/86	2.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-2	11/5/92	0.5	81.4	102.5	0.12	0.21	0.028	174.3	14.5	28.4	2.2	0.55	0.511	12.91	0.03205
BII-2	11/5/92	1.5	76.3	143.5	0.11	0.11	0	183.4	15.4	29.2	2.24	0.55	0.526	13.04	0.03131
BII-2	11/5/92	2	80	104.8	0.12	0	0.017	243.3	16.7	30.4	2.38	0.53	0.549	12.77	0.03089
BII-2	10/10/92	0.5	103.2	39.5	0.16	0.03	0.17	603	*	*	*	*	*	*	*
BII-2	10/10/92	1.5	107	18.6	0.17	0	0.13	618	*	*	*	*	*	*	*
BII-3	11/5/92	0.5	64	31.5	0.07	0	0	243.2	14.5	17.5	1.38	0.4	0.829	12.68	0.02781

Laguna	Fecha	Prof.	Temp	O2	Sat O2	Clor a	Eh	pH	Cond	Alcalin	Cl-
		m	°C	mg/l	%	mg.m-3	mV		µS/cm	meq/l	meq/l
BII-3	11/5/92	1.5	18	5	58	0.58	*	7.5	3440	2.05	0.98
BII-3	10/10/92	0.5	11.5	9	71	120.2	*	7.8	5300	5.04	1.97
BII-4	6/11/86	0	11.2	9.1	90	*	277	7.95	3458	*	*
BII-4	6/11/86	1	11.1	9.4	92	*	278	7.92	3458	*	*
BII-4	6/11/86	2	11.1	9.7	95	*	279	7.91	3485	*	*
BII-4	6/11/86	3	11	9.9	96	*	280	7.9	3485	*	*
BII-4	6/11/86	4	11	10	98	15.7	281	7.88	3485	1.03	0.49
BII-4	6/11/86	4.5	11	9.7	95	*	281	7.88	3485	*	*
BII-4	6/11/86	5	11	8.5	83	*	281	7.88	3485	*	*
BII-4	6/11/86	5.5	10.9	8.2	80	*	281	7.88	3500	*	*
BII-4	6/11/86	6	8.8	8.1	79	*	281	7.88	3668	*	*
BII-4	27/5/92	1	18.8	9.4	111	5.25	*	8.2	3280	2.05	0.56
BII-4	27/5/92	3.5	15.6	11	110	5.62	*	8.1	3300	2.05	0.58
BII-4	27/5/92	5.5	12.9	3.9	39	8.04	*	7.9	3285	2.22	0.58
BII-4	10/10/92	1	12.6	7.4	76	4.26	*	8	3560	1.21	0.69
BII-4	10/10/92	4.5	12.2	6.7	68	4.83	*	7.9	3600	1.26	0.72
BII-4	10/10/92	6	11.9	5.9	59	5.11	*	7.7	3620	1.17	0.75
BII-5	6/11/86	0	11.7	6.8	68	*	305	7.7	3537	*	*
BII-5	6/11/86	1	11.1	6.8	66	*	300	7.7	3591	*	*
BII-5	6/11/86	2	11	6.9	68	*	297	7.7	3591	*	*
BII-5	6/11/86	3	10.9	7.1	69	*	295	7.7	3591	*	*
BII-5	6/11/86	4	10.8	7.2	70	*	293	7.65	3591	1.44	0.56
BII-5	6/11/86	5	10.8	7.1	69	*	293	7.65	3591	*	*
BII-5	6/11/86	6	10.7	6.8	66	*	293	7.65	3591	*	*
BII-5	6/11/86	6.5	10.6	6.7	65	*	293	7.65	3591	*	*
BII-5	27/5/92	1.5	19.7	10.1	121	1.71	*	9	3080	0.9	39
BII-5	27/5/92	4	15.9	12.1	134	4.67	*	8.4	3050	1.48	0.37
BII-5	27/5/92	5.5	13.2	0.2	2	6.88	*	7.8	3090	2.25	0.39
BII-5	10/10/92	1	13.4	8.8	92	10.78	*	8.1	3500	0.9	0.48
BII-5	10/10/92	4	12.6	7.7	77	11.43	*	8.1	3540	0.9	0.5
BII-5	10/10/92	5.5	12.4	6	61	8.64	*	8	3540	0.9	0.5
BII-6	6/11/86	0	11.2	8.9	87	*	319	7.48	396.9	*	*
BII-6	6/11/86	1	11	8.8	86	*	317	7.5	396.9	*	*
BII-6	6/11/86	2	10.8	8.95	86	0.79	315	7.55	400.95	4.05	0.59
BII-6	6/11/86	3	10.8	8.8	86	*	315	7.55	402	*	*
BII-6	6/11/86	4	10.7	8.8	86	*	315	7.55	402	*	*
BII-6	6/11/86	5	10.6	9.4	91	*	315	7.55	404	*	*
BII-6	6/11/86	5.25	10.6	9.4	91	*	315	7.55	404	*	*
BII-6	27/5/92	1	17.7	9.2	105	1.87	*	7.6	2350	4.82	0.16
BII-6	27/5/92	3	17	12	134	2.2	*	7.6	2340	4.73	0.15
BII-6	27/5/92	4.75	14.7	3.7	40	4.11	*	7.2	2360	4.99	0.18
BII-6	10/10/92	1	13.1	7.9	82	1.25	*	7.6	2360	4.2	0.21
BII-6	10/10/92	3	12.7	7.9	81	2.27	*	7.6	2360	4.03	0.21
BII-6	10/10/92	5	12.6	8.1	82	2.47	*	7.6	2360	4.16	0.18
Rin	20/10/86	0	16.2	6.4	71	*	*	7.85	2720	*	*
Rin	20/10/86	1	15.9	6.3	69	4.59	*	7.8	2720	3.6	*
Rin	20/10/86	2	15.7	6.45	69	*	*	7.85	2740	*	*
Rin	20/10/86	3	15.6	6.3	69	*	*	7.85	2740	*	*
Rin	20/10/86	4	15.6	6.3	69	9.11	*	7.85	2740	*	*
Rin	20/10/86	5	15.5	5.7	62	*	*	7.85	2740	*	*
Rin	20/10/86	5.1	15.4	4.6	48	*	*	7.85	2740	*	*
Rin	27/5/92	1	19.2	7.9	93	5.77	*	7.8	2400	3.56	0.21
Rin	27/5/92	3	17.1	14.9	168	8.45	*	7.7	2370	3.45	0.23
Rin	27/5/92	4.5	12.9	0.6	6	8.45	*	7.8	2400	3.43	0.27

Lag.	Fecha	Prof.	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
BII-3	11/5/92	1.5	63.9	19.3	0.04	0	0.14	233.4	14.7	17.6	1.33	0.41	0.835	13.23	0.02693
BII-3	10/10/92	0.5	79.7	18.7	0.29	0	0.38	706	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	4	58.5	0.7	0.43	0.16	0	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	4.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	6/11/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	27/5/92	1	58.6	12	0.03	0.31	0	9	18.9	11.2	0.77	0.2	1.688	14.55	0.01611
BII-4	27/5/92	3.5	61	29.6	0.04	0.36	0	10.3	19.2	10.6	0.78	0.19	1.811	13.59	0.01628
BII-4	27/5/92	5.5	57.6	15	0.08	5.14	0	4	19.5	11.1	0.78	0.18	1.757	14.23	0.01569
BII-4	10/10/92	1	67.3	38.8	0.15	1.1	0.13	14.6	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	10/10/92	4.5	64.8	30.7	0.19	1	0.09	14	*	*	*	*	*	*	*
BII-4	10/10/92	6	66.5	33.5	0.25	0.8	0.17	14.7	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	4	59.2	11	0	1.94	0	38.8	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	6/11/86	6.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	27/5/92	1.5	55.4	0	0.03	0.05	0.06	20.3	18.9	11.2	0.77	0.2	1.688	14.55	0.01611
BII-5	27/5/92	4	53.8	0	0.03	0	0	18.4	19.2	10.6	0.78	0.19	1.811	13.59	0.01628
BII-5	27/5/92	5.5	52.4	12	0.03	0	0	47.4	19.5	11.1	0.78	0.18	1.757	14.23	0.01569
BII-5	10/10/92	1	63.2	34.2	0.18	0.39	0.09	36	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	10/10/92	4	63.1	24.9	0.11	0.44	0.04	35.6	*	*	*	*	*	*	*
BII-5	10/10/92	5.5	63.2	20.2	0.13	0.17	0.04	36.2	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	6/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	6/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	6/11/86	2	42.7	1.2	0.23	0.48	0	289	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	6/11/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	6/11/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	6/11/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	6/11/86	5.25	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	27/5/92	1	30.1	17.4	0.03	95.1	0.02	117.7	19.1	9	0.55	0.17	2.122	16.36	0.01281
BII-6	27/5/92	3	31.1	12	0.03	100.2	0	123.7	19.3	9.4	0.52	0.12	2.053	18.08	0.01115
BII-6	27/5/92	4.75	30.1	13	0.03	139.9	0	147.1	18.2	8.2	0.51	0.12	2.22	16.08	0.01193
BII-6	10/10/92	1	29.2	47	0.22	63.7	0.25	37	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	10/10/92	3	29.3	40.2	0.24	61.6	0.17	37.3	*	*	*	*	*	*	*
BII-6	10/10/92	5	28.4	35.5	0.23	64.1	0.16	37.3	*	*	*	*	*	*	*
Rin	20/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rin	20/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rin	20/10/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rin	20/10/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rin	20/10/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rin	20/10/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rin	20/10/86	5.1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rin	27/5/92	1	35.2	10	0.4	0.18	0.07	35.1	16.6	2.9	0.17	0.09	5.724	17.06	0.00667
Rin	27/5/92	3	34.3	63.4	0.36	0.4	0	39.1	16.9	3	0.18	0.1	5.633	16.67	0.00704
Rin	27/5/92	4.5	35.5	23.5	0.69	1.29	0	39	16.4	2.9	0.17	0.1	5.655	17.06	0.00699

Laguna	Fecha	Prof.	Temp	O2	Sat O2	Clor a	Eh	pH	Cond	Alcalin	Cl-
		m	°C	mg/l	%	mg.m-3	mV		µS/cm	meq/l	meq/l
Rin	10/10/92	1	18.2	7.2	82	17.56	*	7.7	2590	3.45	0.28
Rin	10/10/92	2.5	17.4	5.1	58	19.7	*	7.6	2600	2.93	0.25
Rin	10/10/92	4.4	17.1	2.8	32	22.83	*	7.6	2610	3.45	0.24
Barr-1	20/10/86	0	15.4	6.6	71	*	*	7.5	2460	*	*
Barr-1	20/10/86	1	14.5	4.4	47	*	*	7.5	2470	*	*
Barr-1	20/10/86	2	14.5	4.8	51	9.3	*	7.5	2480	4.02	0.31
Barr-1	20/10/86	3	14.3	4.4	46	*	*	7.55	2490	*	*
Barr-1	20/10/86	4	14.2	4.2	44	*	*	7.59	2495	*	*
Barr-1	20/10/86	5	14.3	4.1	43	*	*	7.6	2495	*	*
Barr-1	20/10/86	6	14.3	3.9	42	3.7	*	7.61	2500	4.02	0.24
Barr-1	20/10/86	7	14.5	4	42	*	*	7.4	2490	*	*
Barr-1	20/10/86	8	14.6	4	43	*	*	7.3	2460	*	*
Barr-1	20/10/86	9	14.6	4.1	44	*	*	7.2	2440	*	*
Barr-1	20/10/86	10	14.6	4.2	44	0.19	*	7.12	2420	4.12	0.32
Barr-1	20/10/86	11	14.6	4.2	100	*	*	7.12	2420	*	*
Barr-1	20/10/86	12	14.6	4.2	98	*	*	7.12	2420	*	*
Barr-1	11/5/92	1	16.5	7.5	83	6.34	*	7.4	2340	4.82	0.18
Barr-1	11/5/92	5	14.8	4.8	52	9.44	*	7.2	2350	4.95	0.22
Barr-1	11/5/92	10	14.7	4.2	44	7.99	*	7.2	2380	4.86	0.23
Barr-1	10/10/92	1	14.6	5	53	2.89	*	7.2	2380	4.82	0.23
Barr-1	10/10/92	5	14.5	4.8	51	6.63	*	7.2	2400	4.95	0.26
Barr-1	10/10/92	10.5	14.5	4.7	50	5.76	*	7.2	2400	4.86	0.28
Barr-2	7/11/86	0	10	7.2	70	*	202	7.45	2312	*	*
Barr-2	7/11/86	1	9.7	7.1	67	*	202	7.45	2312	*	*
Barr-2	7/11/86	2	9.6	7.1	67	2.11	202	7.45	2312	3.57	0.25
Barr-2	7/11/86	3	9.5	7.1	67	*	202	7.45	2346	*	*
Barr-2	7/11/86	4	9.5	7	66	*	202	7.45	2346	*	*
Barr-2	7/11/86	5	9.5	7	66	*	202	7.45	2346	*	*
Barr-2	7/11/86	6	9.5	7	66	*	202	7.45	2346	*	*
Barr-2	7/11/86	7	9.4	7	66	*	202	7.45	2346	*	*
Barr-2	7/11/86	7.2	9.3	7.5	70	*	202	7.45	2346	*	*
Barr-2	11/5/92	1	18.3	9.2	105	0.5	*	7.7	2350	4.11	0.22
Barr-2	11/5/92	4	14.1	7.7	82	0.5	*	7.7	2360	4.43	0.22
Barr-2	11/5/92	6.5	13	2.5	26	0.6	*	7.3	2360	4.66	0.23
Barr-2	1/10/92	1	16.2	7.5	83	3.41	*	7.5	2470	4.42	0.23
Barr-2	1/10/92	3	16	7.1	78	3.07	*	7.5	2480	4.51	0.24
Barr-2	1/10/92	5.5	15.1	3.4	37	3.11	*	7.4	2460	4.51	0.24
Fu-1	7/11/86	0	12.6	10.5	105	*	215	7.56	2043	*	*
Fu-1	7/11/86	1	11.9	10.4	104	*	215	7.56	2043	*	*
Fu-1	7/11/86	2	11.5	10.6	104	*	215	7.56	2043	*	*
Fu-1	7/11/86	3	11.4	10.6	104	*	215	7.56	2043	*	*
Fu-1	7/11/86	4	11.2	10.5	103	11.73	215	7.56	2043	4.24	0.21
Fu-1	7/11/86	5	11.2	10.5	103	*	215	7.56	2043	*	*
Fu-1	7/11/86	6	11.2	10.1	99	*	215	7.56	2074	*	*
Fu-1	7/11/86	6.5	11.2	10	98	*	215	7.56	2074	*	*
Fu-1	27/5/92	1	20	8.8	107	3.45	*	7.8	2290	3.61	0.16
Fu-1	27/5/92	3.5	17.4	11.2	129	4.16	*	7.7	2280	3.85	0.15
Fu-1	27/5/92	6	12.8	14	146	6.83	*	7.6	2230	3.85	0.16
Fu-1	14/10/92	1	12.9	9.4	98	5.35	*	7.9	2130	4.14	0.2
Fu-1	14/10/92	3	12.8	9.4	98	5.3	*	7.9	2150	3.59	0.24
Fu-1	14/10/92	6	12.8	9.1	95	4.9	*	7.9	2150	3.37	0.2
Fu-2	7/11/86	0	12.7	8.1	82	*	360	7.4	2272	*	*
Fu-2	7/11/86	1	12.7	7.9	79	*	360	7.4	2272	*	*
Fu-2	7/11/86	2	12.6	7.7	78	*	360	7.4	2272	*	*

Lag.	Fecha	Prof. m	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
			meq/l	μM	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Mg	K
Rin	10/10/92	1	37.5	17.6	0.01	1.05	0.006	40.3	*	*	*	*	*	*	*
Rin	10/10/92	2.5	35.9	23.6	0.04	1.06	0.006	40.4	*	*	*	*	*	*	*
Rin	10/10/92	4.4	36.8	35.5	0.02	1.42	0.01	40.5	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	2	26.3	0	0.27	75.32	0	176.5	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	6	28.3	0	0.39	185.2	*	184	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	10	26.2	0	1.2	185.7	*	165.3	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	11	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	20/10/86	12	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	11/5/92	1	27.9	54	0.07	149.9	0	142.9	15.3	2.23	0.13	0.04	6.861	17.15	0.00485
Barr-1	11/5/92	5	28.6	48.6	0.07	167.4	0.11	159.6	15	2.22	0.12	0.03	6.757	18.5	0.00436
Barr-1	11/5/92	10	27.7	74.8	0.07	167.3	0.11	162.8	15.5	2.24	0.13	0.04	6.92	17.23	0.00479
Barr-1	10/10/92	1	30.6	12.2	0.08	185.5	0	153.2	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	10/10/92	5	31.7	22.8	0.05	169.6	0	148.4	*	*	*	*	*	*	*
Barr-1	10/10/92	10.5	30.6	17.6	0.1	169.6	0	156.8	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	2	32.9	27.2	0.39	12.3	*	268.1	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	7/11/86	7.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	11/5/92	1	29.4	86	0.17	30.6	0	50.9	15.8	2.83	0.15	0.04	5.583	18.87	0.0051
Barr-2	11/5/92	4	28.2	86.3	0.13	49.9	0	70.6	17.9	2.65	0.15	0.04	6.755	17.67	0.00462
Barr-2	11/5/92	6.5	28.7	127.3	0.08	72.9	0.08	118.9	15.7	2.53	0.3	0.04	6.206	8.433	0.00933
Barr-2	1/10/92	1	34.2	10.8	0.15	50.5	0	206.9	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	1/10/92	3	33.1	25.3	0.11	43	0	218.8	*	*	*	*	*	*	*
Barr-2	1/10/92	5.5	33.1	24.3	0.3	59.1	0	219.4	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	4	21.2	0	1.2	132.6	0	104.3	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	7/11/86	6.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	27/5/92	1	26.8	19	0	93.7	0	24.9	14.1	1.67	0.13	0.03	8.443	12.85	0.00507
Fu-1	27/5/92	3.5	27	19.6	0.02	116.3	0	46.6	15.7	1.63	0.1	0.03	9.632	16.3	0.00375
Fu-1	27/5/92	6	26.1	14	0.04	100.4	0	37.5	15.2	1.6	0.11	0.03	9.5	14.55	0.00417
Fu-1	14/10/92	1	23.7	27.6	0.47	75.5	0.13	18.2	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	14/10/92	3	24.7	26	0.47	73.6	0.11	18.7	*	*	*	*	*	*	*
Fu-1	14/10/92	6	26.4	23.4	0.56	70.8	0.09	18.8	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Laguna	Fecha	Prof. m	Temp °C	O2 mg/l	Sat O2 %	Clor a mg.m-3	Eh mV	pH	Cond µS/cm	Alcalin meq/l	Cl- meq/l
Fu-2	7/11/86	3	12.5	7.9	79	3.33	360	7.4	2272	4.7	0.33
Fu-2	7/11/86	3.5	12.5	7.9	79	*	360	7.4	2272	*	*
Fu-2	7/11/86	4	12.5	7.7	78	*	360	7.4	2272	*	*
Fu-2	7/11/86	5	12.5	7.6	77	*	360	7.4	2272	*	*
Fu-2	7/11/86	6	12.5	7.6	76	*	360	7.4	2380	*	*
Fu-2	7/11/86	7	12.4	7.6	76	*	360	7.4	2380	*	*
Fu-2	7/11/86	8	12.4	7.6	76	4.05	366	7.4	2380	4.68	0.2
Fu-2	7/11/86	8.5	12.5	7.8	79	*	366	7.4	2380	*	*
Fu-2	7/11/86	9	13.9	8.5	88	*	366	7.4	2380	*	*
Fu-2	7/11/86	9.5	14.1	8.6	89	*	366	7.4	2380	*	*
Fu-2	7/11/86	10	14.1	8.6	90	*	366	7.4	2380	*	*
Fu-2	17/5/92	1	15.2	9.8	106	0.21	*	7.4	1973	5.47	0.16
Fu-2	17/5/92	5	14.4	9	96	0.68	*	7.3	1999	5.52	0.16
Fu-2	17/5/92	9	14.3	8.5	90	0.6	*	7.3	2070	5.59	0.17
Fu-2	14/10/92	1	13	7.7	81	1.83	*	7.4	2140	4.9	0.19
Fu-2	14/10/92	4	13	7.7	80	3.02	*	7.4	2160	4.86	0.21
Fu-2	14/10/92	7	12.9	7.6	79	1.99	*	7.4	2160	4.82	0.19
Fu-3-1	16/10/86	0	15.9	8.3	178	*	*	7.69	2490	*	*
Fu-3-1	16/10/86	0.5	15.6	8.3	177	*	*	7.69	2490	*	*
Fu-3-1	16/10/86	1	15.5	8.4	167	*	*	7.69	2490	*	*
Fu-3-1	16/10/86	1.5	15.2	8.4	155	*	*	7.69	2490	4.2	0.31
Fu-3-1	16/10/86	2	15.1	8.5	150	*	*	7.69	2490	*	*
Fu-3-1	16/10/86	2.5	15	8.6	152	*	*	7.69	2490	*	*
Fu-3-1	16/10/86	3	14.9	8.3	149	*	*	7.69	2490	*	*
Fu-3-1	11/5/92	1	18	9.5	109	1.82	*	7.6	2310	5.07	0.22
Fu-3-1	11/5/92	2.5	17.2	9.1	103	*	*	7.7	2310	5.04	0.24
Fu-3-1	10/10/92	1	12.6	9.9	102	0.69	*	7.6	2240	4.25	0.22
Fu-3-1	10/10/92	3.5	12.5	10.5	108	0.84	*	7.7	2240	4.03	0.21
Fu3-2	16/10/86	0	15.5	8.2	143	*	*	7.69	2490	*	*
Fu3-2	16/10/86	1	15.4	8.3	108	*	*	7.69	2490	*	*
Fu3-2	16/10/86	2	14.9	7.9	40	*	*	7.69	2490	4.2	0.31
Fu3-2	16/10/86	3	14.6	7.6	2	*	*	7.69	2490	*	*
Fu3-2	16/10/86	3.5	14.1	7.9	12	*	*	7.69	2490	*	*
Fu3-2	16/10/86	3.8	13.9	7.5	1	*	*	7.69	2490	*	*
Fu3-2	11/5/92	1	18.4	9.6	111	1.85	*	7.6	2300	5.02	0.22
Fu3-2	11/5/92	3	16.3	7.4	82	1.25	*	7.4	2310	5.04	0.22
Fu3-2	10/10/92	1.5	12.6	10.1	105	0.54	*	7.7	2200	4.42	0.24
Zm	17/5/92	2	15.4	10.9	118	3.42	*	7.7	2210	5.45	0.25
Zm	17/5/92	4	13.7	8.2	86	9.08	*	7.4	2230	5.45	0.24
Zm	17/5/92	7	13.5	4.1	43	7.18	*	7.2	2230	5.45	0.23
Zm	10/10/92	1	12.6	6.2	65	5.7	*	7.4	2240	4.86	0.24
Zm	10/10/92	4	12.5	6	63	7.44	*	7.4	2260	4.95	0.26
Zm	10/10/92	7	12.5	5.9	61	6.75	*	7.4	2270	4.95	0.24

Lag.	Fecha	Prof.	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	Si2O5	Ca	Mg	Na	K	Ca	Na	Na+K
		m	meq/l	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Mg	K	Ca+Mg
Fu-2	7/11/86	3	21.9	0	0	137.1	0	104.4	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	3.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	8	21.8	0	0.11	134.5	0	111.3	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	8.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	9	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	9.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	7/11/86	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	17/5/92	1	20.5	44.2	0	165.4	0	85.7	15.1	1.1	0.09	0.02	13.73	12.22	0.0034
Fu-2	17/5/92	5	22.8	71.3	0.05	166.2	0.05	96.2	14.2	1.2	0.18	0.02	11.83	6.667	0.00649
Fu-2	17/5/92	9	21.9	86.9	0.08	182.8	0.12	104	14.2	1.2	0.08	0.02	11.83	15	0.00325
Fu-2	14/10/92	1	23	27	0.08	133.7	0.11	22.5	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	14/10/92	4	23.2	23.4	0.15	142.3	0.16	22.4	*	*	*	*	*	*	*
Fu-2	14/10/92	7	23.1	15.6	0.13	145.8	0.11	22.9	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	16/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	16/10/86	0.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	16/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	16/10/86	1.5	27.2	0	1.65	62.1	0	28.6	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	16/10/86	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	16/10/86	2.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	16/10/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	11/5/92	1	27.1	103.6	0	179.7	0.04	135.3	15.5	2.11	0.12	0.03	7.346	17.58	0.00426
Fu-3-1	11/5/92	2.5	25.5	93	0	182.7	0	133.6	16.3	2.19	0.12	0.03	7.443	18.25	0.00406
Fu-3-1	10/10/92	1	27	37.4	0.71	146.8	0.11	28.9	*	*	*	*	*	*	*
Fu-3-1	10/10/92	3.5	27	30.1	0.8	157.2	0.07	28.4	*	*	*	*	*	*	*
Fu3-2	16/10/86	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu3-2	16/10/86	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu3-2	16/10/86	2	27.2	0	1.65	62.1	0	28.6	*	*	*	*	*	*	*
Fu3-2	16/10/86	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu3-2	16/10/86	3.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu3-2	16/10/86	3.8	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fu3-2	11/5/92	1	28.4	162.4	0.13	186.3	0	136.4	15.7	2.2	0.12	0.03	7.136	18.33	0.00419
Fu3-2	11/5/92	3	28.2	52.9	0.03	189.8	0.08	134.2	15	2.2	0.12	0.03	6.818	18.33	0.00436
Fu3-2	10/10/92	1.5	27.71	25.8	0.71	144.9	0.25	28.1	*	*	*	*	*	*	*
Zm	17/5/92	2	26.7	82.9	0.12	198.5	0	120	16.1	1.6	0.22	0.06	10.06	7.273	0.00791
Zm	17/5/92	4	26.8	73.9	0.19	185.9	0	121.9	15.7	1.7	0.14	0.06	9.235	12.14	0.00575
Zm	17/5/92	7	25.7	76.2	0.33	228	0	148	16.8	1.6	0.13	0.06	10.5	12.31	0.00516
Zm	10/10/92	1	82.9	29.5	2.11	157	0.15	35.6	*	*	*	*	*	*	*
Zm	10/10/92	4	73.9	34.4	2.22	156.4	0.13	34.5	*	*	*	*	*	*	*
Zm	10/10/92	7	76.2	33.7	2.11	161	0.15	35.7	*	*	*	*	*	*	*

**APÉNDICE 3. Datos fisico-químicos y biológicos de la laguna de La Cruz
usados en los análisis estadísticos.**

1. Junio 1987
2. Julio 1987
3. Agosto 1987
4. Septiembre 1987
5. Noviembre 1987
6. Febrero 1988
7. Abril 1988
8. Junio 1988
9. Julio 1988
10. Octubre 1988

Mes	Prof.	T	O2	Sat. O2	Luz	% luz	Clor a	Bchl a	Chrom.	Bchl d	Chlor.	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal.
	m	°C	mg/l	%	µEm-2s-1		mg.m-3	mg.m-3	cel.ml-1	mg.m-3	cel.ml-1	µM	mV		µS.cm-1	meq.l-1
									x 105		x 105					
Jun	0	20	9.8	120	1650	100	1.42	0	0	0	0	0	313	8.8	475	5.01
1	5	20	9.9	119	300	18.180	1.73	0	0	0	0	0	316	8.82	479	5.40
1	7	17	13.3	151	200	12.120	1.64	0	0	0	0	0	321	8.79	471	5.48
1	9	13	13.6	140	145	8.790	1.34	0	0	0	0	0	321	8.85	468	5.12
1	11	9.7	12.9	124	95	5.760	2.76	0	0	0	0	0	322	8.88	474	5.35
1	13	7.6	11.4	105	65	3.940	4.18	0	0	0	0	0	323	8.85	478	5.51
1	14	6.9	2.4	23	40	2.420	15.82	0	0	0	0	0	329	8.48	504	5.20
1	14.5	6.6	0.5	4	29	1.760	13.03	0.34	0.10	0	0	0	325	8.36	504	5.00
1	14.8	6.5	0.1	1	24.5	1.485	26.73	3.29	0.48	22.36	0	0	324	8.33	504	4.90
1	15	6.4	0.1	1	20	1.210	36.48	5.08	0.91	37.05	0	0	316	8.28	505	5.03
1	15.3	6.3	0	0	15.25	0.924	51.24	7.18	1.34	51.74	1.66	0.02	299	8.23	508	5.16
1	15.5	6.2	0	0	10.5	0.640	0	15.99	3.20	64.54	1.70	0.03	266	8.2	508	5.20
1	15.6	6.1	0	0	7.2	0.436	0	16.76	3.80	77.52	2.00	0.04	237	8.16	508	5.30
1	15.8	6.1	0	0	5.55	0.336	0	17.14	5.18	77.83	2.30	0.05	219	8.15	510	5.42
1	16	5.8	0	0	3.9	0.240	0	17.33	5.18	79.03	3.00	0.10	199	8.09	510	5.49
1	16.5	5.5	0	0	1.55	0.090	0	19.95	5.18	79.70	4.38	0.30	165	8	511	5.55
1	17	5.5	0	0	0.51	0.030	0	22.48	12.70	85.32	5.76	0.56	160	7.98	515	5.53
1	17.5	5.3	0	0	0.17	0.010	0	21.62	6.57	109.97	7.65	1.02	158	7.9	515	5.51
1	18	5.2	0	0	0.04	0.002	0	17.33	0.43	178.30	9.54	4.35	147	7.92	533	5.55
1	18.3	5.2	0	0	0	0.000	0	11.59	0.43	164.34	7.52	5.10	80	7.75	540	5.59
1	18.5	5.2	0	0	0	0.000	0	12.54	0.43	165.51	5.49	5.84	64	7.64	550	5.78
1	19	5.2	0	0	0	0.000	0	6.32	0.43	74.19	1.44	5.30	69	7.3	640	6.17
1	19.3	5.2	0	0	0	0.000	0	4.14	0.40	57.02	1.52	5.32	72	7.25	700	6.17
1	20	5.2	0	0	0	0.000	0	6.03	0.37	32.15	1.60	5.34	74	6.9	1090	6.54
1	20.5	5.4	0	0	0	0.000	0	5.75	0.51	29.13	1.63	5.88	74	6.7	1340	8.16
1	21	5.6	0	0	0	0.000	0	12.35	0.64	32.15	1.65	6.12	72	6.58	1580	13.34
1	21.5	5.8	0	0	0	0.000	0	13.36	0.45	28.95	1.69	6.08	68	6.51	1700	17.46
1	22	6	0	0	0	0.000	0	12.57	0.26	28.34	1.73	5.96	67	6.48	1960	21.05
1	23	6.1	0	0	0	0.000	0	12	0.20	28.00	1.70	5.45	67	6.47	2100	22.74
Jul	0.2	24	10.1	131	*	83.00	3.58	0	0	0	0	0.00	278	8.76	475	5.59
2	5	24	10	131	*	15.00	3.22	0	0	0	0	0.00	280	8.73	475	5.56
2	7	20	17.4	188	*	10.00	3.2	0	0	0	0	0.00	295	8.71	473	5.80
2	9	15	14.4	159	*	5.50	5.08	0	0	0	0	0.00	297	8.73	470	5.87
2	11	11	11.6	116	*	0.90	4.17	0	0	0	0	0.00	302	8.68	480	6.00
2	12.5	9.4	9.7	94	*	0.80	3.04	0	0	0	0	0.00	304	8.61	485	6.00
2	13	8.8	7.4	71	*	0.70	2.71	0	0	0	0	0.00	303	8.54	489	6.00
2	14	8	0.9	8	*	0.600	3.5	0	0	0	0	0.00	286	8.11	506	6.00
2	14.6	7.7	0.5	5	*	0.570	39.51	1.49	0.6	0	0	0.00	280	8.1	509	6.01
2	15	7.5	0.4	4	*	0.540	80.75	4.98	1.2	65.12	1.30	0.00	269	8.07	510	6.02
2	15.2	7.4	0.2	2	*	0.410	79.57	5.46	3.23	69.76	1.67	0.03	233	8.05	510	6.08
2	15.4	7.2	0	0	*	0.280	0	11.63	3	70.93	1.48	0.09	191	8.01	512	6.10
2	15.6	7.2	0	0	*	0.230	0	23.56	3.32	87.21	1.54	0.40	170	7.97	510	6.12
2	15.8	7	0	0	*	0.170	0	26.14	3.33	103.49	7.58	1.00	135	7.88	512	6.14
2	16	6.9	0	0	*	0.120	0	31.6	7.22	145.93	8.35	6.50	115	7.82	516	6.18
2	16.5	6.5	0	0	*	0.030	0	52.72	9.88	150.00	10.10	7.00	102	7.75	520	6.17
2	17	6.1	0	0	*	0.003	0	39.79	5.27	235.27	19.30	7.60	50	7.67	524	6.16
2	17.6	5.8	0	0	0	0	0	24.99	5.27	233.03	14.00	12.15	7	7.56	536	6.19
2	17.8	5.6	0	0	0	0	0	22.7	1.63	217.06	9.50	14.43	2	7.47	547	6.3
2	18	5.5	0	0	0	0	0	10.92	1.82	169.11	7.92	16.70	4	7.35	559	6.32
2	18.5	5.4	0	0	0	0	0	8.91	1.64	107.56	3.53	13.50	14	7.13	606	6.34
2	19	5.4	0	0	0	0	0	5.89	1.61	67.04	2.79	14.50	19	6.98	697	6.49

Mes	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	SiO4	Fe	Ca	Mg	Na	K	Mg/Ca	Na/K	Mg+Ca
	m	meq.l-1	meq.l-1	µM	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM			Na+K
Jan	0	0.3	0.053	4.93	0.27	16.9	0.12	4.93	0	0.72	3.27	0.169	0.072	4.53	2.33	0.030
1	5	0.35	0.053	9.20	0.18	30.1	0.1	9.20	0	0.75	3.48	0.203	0.081	4.63	2.51	0.034
1	7	0.32	0.053	1.28	0.14	30.1	0.14	1.28	0	0.70	3.08	0.167	0.066	4.41	2.51	0.031
1	9	0.3	0.048	6.09	0.21	7.46	0.07	6.09	0	0.60	2.72	0.148	0.062	4.53	2.41	0.032
1	11	0.32	0.050	1.00	0.09	20.9	0.00	1.00	0	0.75	3.04	0.200	0.075	4.08	2.67	0.036
1	13	0.3	0.053	1.34	0.34	23	0.22	1.34	0	0.77	3.15	0.224	0.076	4.07	2.95	0.038
1	14	0.35	0.047	25.24	0.09	18.9	0.02	25.24	0	0.73	2.90	0.175	0.060	3.95	2.90	0.032
1	14.5	0.35	0.046	24.92	0.07	39.4	0.02	24.92	0	0.78	2.96	0.207	0.062	3.80	3.37	0.036
1	14.8	0.35	0.046	25.94	0.07	25.7	0.10	25.94	0	0.58	1.80	0.444	0.231	3.08	1.92	0.141
1	15	0.35	0.044	30.69	0.06	34.6	0.42	30.69	0	0.83	3.03	0.240	0.063	3.67	3.83	0.039
1	15.3	0.35	0.045	29.73	0.16	34.6	0.74	29.73	1.0	0.84	3.06	0.235	0.064	3.65	3.68	0.038
1	15.5	0.34	0.032	29.46	0.12	29.2	0.11	29.46	1.0	0.85	3.09	0.230	0.065	3.63	3.53	0.037
1	15.6	0.34	0.048	28.97	0.09	14.2	0.1	28.97	2.0	0.86	3.12	0.225	0.066	3.61	3.39	0.037
1	15.8	0.34	0.045	32.08	0.1	7.46	0.09	32.08	3.0	0.87	3.13	0.223	0.067	3.60	3.33	0.036
1	16	0.35	0.044	30.78	0	0	0.08	30.78	3.0	0.88	3.15	0.220	0.068	3.59	3.26	0.036
1	16.5	0.35	0.045	30.38	0	0	0.05	30.38	5.0	0.84	3.07	0.222	0.070	3.64	3.18	0.037
1	17	0.34	0.044	32.44	0	0	0.07	32.44	7.16	0.81	2.99	0.224	0.072	3.69	3.11	0.039
1	17.5	0.34	0.049	32.79	0	0	0.52	32.79	14.3	1.08	3.80	0.271	0.067	3.51	4.02	0.035
1	18	0.34	0.039	45.11	0	0	0.31	45.11	21.5	1.35	4.60	0.318	0.063	3.40	5.08	0.032
1	18.3	0.34	0.037	58.45	0	0	0.10	58.45	35.1	0.96	3.88	0.243	0.086	4.04	2.82	0.034
1	18.5	0.34	0.038	57.48	0	0	0.20	57.48	48.7	0.57	3.16	0.167	0.109	5.56	1.53	0.037
1	19	0.35	0.036	115	0	0	0.41	114.65	82.4	1.60	3.30	0.239	0.088	2.06	2.72	0.033
1	19.3	0.35	0.048	164	0	0	0.21	164.03	185	2.35	3.24	0.243	0.100	1.38	2.43	0.031
1	20	0.35	0.050	191	0	0	0.20	190.92	443	3.09	3.18	0.246	0.111	1.03	2.21	0.029
1	20.5	0.35	0.060	261	0	0	0.44	260.92	606	3.83	3.12	0.249	0.123	0.81	2.03	0.027
1	21	0.34	0.060	335	0	0	31.96	334.84	930	4.58	3.05	0.253	0.135	0.67	1.87	0.025
1	21.5	0.35	0.060	424	0	0	93.55	423.59	858	4.78	3.04	0.242	0.142	0.64	1.71	0.025
1	22	0.35	0.065	478	0	0	123.33	478.10	900	4.98	3.03	0.232	0.149	0.61	1.56	0.024
1	23	0.35	0.065	479	0	0	138.89	478.98	1000	6.56	3.89	0.375	0.184	0.59	2.04	0.027
Jul	0.2	0.19	0.061	3.84	0.07	0.79	0.07	3.84	0	0.71	2.82	0.174	0.068	3.98	2.57	0.034
2	5	0.21	0.074	3.16	0.09	11.1	0.05	3.16	0	0.54	2.61	0.140	0.058	4.86	2.43	0.031
2	7	0.25	0.051	2.75	0.08	7.94	0.11	2.75	0	0.65	2.85	0.166	0.083	4.40	2.01	0.035
2	9	0.26	0.058	1.44	0.1	7.94	0.13	1.44	0	0.93	2.87	0.261	0.098	3.08	2.67	0.047
2	11	0.27	0.053	1.22	0.07	7.94	0.07	1.22	0	1.21	2.88	0.357	0.113	2.37	3.16	0.057
2	12.5	0.23	0.061	2.23	0.19	0.79	0.03	2.23	0	0.85	3.43	0.244	0.081	4.04	3.03	0.038
2	13	0.23	0.059	2.17	0.06	15.9	0.00	2.17	0	0.76	3.20	0.189	0.068	4.20	2.76	0.032
2	14	0.24	0.046	9.77	0.08	15.9	0.13	9.77	0	0.61	2.47	0.137	0.056	4.05	2.48	0.031
2	14.6	0.23	0.071	13.00	0.28	15.9	0.10	13.00	0	0.87	3.35	0.220	0.056	3.86	3.93	0.033
2	15	0.24	0.072	13.82	0.17	0	0.07	13.82	0	1.13	4.23	0.302	0.056	3.76	5.36	0.033
2	15.2	0.23	0.028	14.75	0.09	7.94	0.06	14.75	0	1.10	4.11	0.296	0.059	3.75	5.05	0.034
2	15.4	0.27	0.045	13.44	0.04	15.9	0.052	13.44	1	1.07	4.03	0.291	0.059	3.76	4.93	0.034
2	15.6	0.26	0.067	14.32	0.08	19	0.045	14.32	3	1.09	4.03	0.288	0.060	3.70	4.76	0.034
2	15.8	0.25	0.058	15.44	0.09	15.9	0.03	15.44	4	1.07	3.93	0.281	0.063	3.66	4.49	0.034
2	16	0.24	0.054	15.36	0	0	0.02	15.36	5	1.06	3.83	0.274	0.065	3.63	4.24	0.035
2	16.5	0.24	0.054	15.90	0	0	0.03	15.88	8	1.02	3.63	0.261	0.069	3.55	3.78	0.035
2	17	0.25	0.054	16.39	0	0	0.05	16.39	9.85	0.99	3.43	0.247	0.073	3.48	3.38	0.036
2	17.6	0.26	0.046	18.00	0	0	0.024	18.20	12.5	1.10	3.73	0.255	0.081	3.38	3.14	0.035
2	17.8	0.26	0.037	20.00	0	0	0.01	20.00	16.4	1.16	3.88	0.259	0.085	3.34	3.04	0.034
2	18	0.26	0.037	27.58	0	0	0.00	27.58	20.2	1.22	4.03	0.263	0.089	3.31	2.95	0.033
2	18.5	0.26	0.034	43.06	0	0	0.01	43.06	38.3	1.71	3.77	0.420	0.118	2.21	3.56	0.049
2	19	0.26	0.020	63.95	0	0	0.02	63.95	64.8	2.20	3.52	0.577	0.147	1.60	3.93	0.063

Mes	Prof. m	T °C	O2 mg/l	Sat. O2 %	Luz $\mu\text{Em-2s-1}$	% luz	Clor a mg.m-3	Bchl a mg.m-3	Chrom. cel.ml-1 x 105	Bchl d mg.m-3	Chlor. cel.ml-1 x 105	S= μM	Eh mV	pH	Cond. $\mu\text{S.cm-1}$	Alcal. meq.l-1
2	19.5	5.4	0	0	0	0	0	4.74	0.742	42.73	2.05	14.40	32	6.67	875	6.97
2	20	5.5	0	0	0	0	0	4.02	0.282	34.88	2.10	14.40	38	6.45	1132	7.44
2	20.5	5.6	0	0	0	0	0	3.02	0.595	31.45	0.34	13.70	31	6.35	1425	9.00
2	21	5.7	0	0	0	0	0	2.15	0.256	29.65	0.34	13.80	26	6.32	1645	13.00
2	22	6	0	0	0	0	0	5.39	1.3	33.07	0.36	14.30	27	6.26	1974	17.24
2	23	6.2	0	0	0	0	0	6.57	1.02	34.14	0.38	15.40	29	6.25	2030	22.63
Ago	0	23	8.2	108	1250	100.00	0.82	0	0	0	0	0	403	8.82	455	4.87
3	5	23	8.7	113	210	16.80	0.83	0	0	0	0	0	390	8.81	455	4.84
3	7	23	8.8	114	140	11.20	0.955	0	0	0	0	0	377	8.82	455	4.79
3	9	18	14.8	172	90	7.20	1.08	0	0	0	0	0	375	8.86	462	4.91
3	10	15	12.8	140	70	5.60	1.79	0	0	0	0	0	383	8.8	469	4.99
3	12	11	8.3	84	33	2.64	5.57	0	0	0	0	0	387	8.69	478	5.05
3	13	10	4.3	42	21.5	1.72	6.9	0	0	0	0	0	386	8.57	489	5.10
3	13.7	9.1	4.3	41	14	1.12	26.65	0	0	0	0	0	366	8.58	500	5.09
3	14	8.8	3.8	35	11.5	0.920	46.4	0	0	0	0	0	363	8.57	504	5.09
3	14.5	8.4	1.9	18	6	0.480	60.03	3.38	1.38	38.75	0.83	0	367	8.33	504	5.14
3	14.7	8.3	0.2	2	4.275	0.342	77.64	7.90	2.75	52.76	1.65	0	358	8.28	504	5.17
3	14.9	8.2	0.1	1	3.4125	0.273	0	14.02	4.26	76.25	2.56	0.01	339	8.25	504	5.17
3	15	8	0	0	2.55	0.204	0	26.57	4.38	92.15	2.49	0.07	272	8.23	505	5.17
3	15.2	7.9	0	0	1.62	0.130	0	44.67	5.57	95.70	2.56	0.37	211	8.17	505	5.45
3	15.5	7.6	0	0	0.69	0.055	0	73.54	17.46	104.19	2.65	0.67	206	8.12	506	5.12
3	16	7.2	0	0	0.06	0.005	0	52.38	4.38	219.23	7.04	6.93	111	8.01	510	5.17
3	16.3	6.8	0	0	0	0	0	45.53	4.40	245.87	18.90	6.29	66	7.97	515	5.27
3	17	6.3	0	0	0	0	0	19.63	1.12	174.23	10.72	5.64	53	7.76	520	5.43
3	18	5.8	0	0	0	0	0	11.11	0.64	107.09	6.88	5.27	62	7.45	555	6.02
3	18.5	5.7	0	0	0	0	0	9.19	1.12	85.54	6.00	6.89	74	7.2	663	6.93
3	19	5.6	0	0	0	0	0	8.04	1.32	55.86	5.60	8.50	84	7.03	770	7.83
3	20	5.7	0	0	0	0	0	7.76	1.48	40.35	4.93	10.09	86	6.58	1220	12.16
3	21	5.8	0	0	0	0	0	11.29	1.70	34.80	4.30	8.50	88	6.45	1700	13.40
3	22.5	6.1	0	0	0	0	0	21.55	1.80	46.32	4.90	16.86	82	6.43	1920	19.84
Sep	1	22	8.8	109	350	38.890	1.27	0	0	0	0	0	406	8.84	465	4.87
4	5	21	8.9	110	105	11.670	1.13	0	0	0	0	0	375	8.85	465	4.81
4	9	21	9.1	21.1	41	4.560	1.65	0	0	0	0	0	371	8.83	464	4.86
4	9.6	18	12.6	146	35	3.889	1.92	0	0	0	0	0	375	8.78	470	4.91
4	10.5	15	12	131	27.5	3.056	2.64	0	0	0	0	0	374	8.8	478	4.91
4	11.5	13	11.3	118	19	2.111	10.27	0	0	0	0	0	378	8.82	480	4.92
4	13.5	10	6.7	65	6.85	0.761	16.39	0	0	0	0	0	380	8.7	495	4.99
4	14	9.3	2.9	28	4.2	0.470	143	0.57	0.02	0	0	0.05	392	8.55	520	5.17
4	14.5	8.7	0.5	5	2.34	0.260	147.2	6.62	1.00	0	0	0.10	395	8.37	520	5.12
4	14.8	8.6	0.1	1	1.41	0.157	145.2	10.30	1.40	0	0	0.40	383	8.33	520	5.12
4	15	8.5	0	0	0.48	0.050	158.6	21.91	3.02	9.64	0	0.81	315	8.26	510	5.15
4	15.2	8.4	0	0	0.2	0.022	132.9	36.39	8.97	97.98	8.93	1.27	193	8.03	520	5.12
4	15.4	8.1	0	0	0.1	0.011	0	71.53	12.54	149.33	8.96	1.72	126	7.97	520	5.14
4	15.6	8	0	0	0	0.000	0	111.32	22.27	204.86	15.87	1.88	23	7.94	520	5.14
4	15.8	7.8	0	0	0	0.000	0	53.15	8.40	362.10	31.00	4.00	-6.5	7.92	520	5.14
4	16	7.5	0	0	0	0.000	0	40.65	5.12	322.10	23.52	6.13	-36	7.89	520	5.14
4	16.5	7.1	0	0	0	0.000	0	18.96	2.48	223.57	20.86	8.63	-48	7.76	540	5.35
4	17	6.7	0	0	0	0.000	0	18.39	1.64	160.52	12.27	11.13	-50	7.62	561	5.46
4	18	6	0	0	0	0.000	0	16.09	1.37	116.69	8.38	11.16	-38	7.28	622	6.20
4	18.5	5.9	0	0	0	0.000	0	23.09	1.19	150.28	7.00	10.30	-30	7.08	712	6.99
4	19	5.8	0	0	0	0.000	0	15.37	1.16	60.99	3.82	9.44	-22	6.87	803	7.78

Mes	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	SiO4	Fe	Ca	Mg	Na	K	Mg/Ca	Na/K	Mg+Ca
	m	meq.l-1	meq.l-1	µM	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM			Na+K
2	19.5	0.26	0.029	126	0	0	0.05	125.84	160	2.70	3.26	0.431	0.135	1.21	3.19	0.048
2	20	0.27	0.030	209	0	0	0.09	209.48	336	3.19	3.00	0.286	0.124	0.94	2.31	0.033
2	20.5	0.27	0.017	302	0	0	5.75	302.46	602	4.16	3.93	0.310	0.134	0.94	2.31	0.027
2	21	0.27	0.029	232	0	0	35.80	232.06	680	5.13	4.85	0.334	0.145	0.95	2.30	0.024
2	22	0.26	0.030	333	0	0	130.09	332.90	972	6.10	4.63	0.398	0.169	0.76	2.36	0.026
2	23	0.27	0.040	220	0	0	133.00	219.91	1023	7.07	4.41	0.461	0.192	0.62	2.40	0.028
Ago	0	0.39	0.030	0.00	0.11	22.2	0	3.72	0	0.43	2.91	0.148	0.062	6.76	2.39	0.031
3	5	0.39	0.035	0.00	0.12	28.6	0	2.96	0	0.40	2.85	0.209	0.082	7.14	2.54	0.045
3	7	0.34	0.030	0.70	0.1	27	0	2.97	0	0.55	3.88	0.135	0.062	7.07	2.18	0.022
3	9	0.35	0.031	0.00	0.13	25.4	0	1.65	0	0.94	4.26	0.244	0.090	4.52	2.71	0.032
3	10	0.35	0.033	0.00	0.15	28.6	0	2.94	0	0.88	4.04	0.215	0.086	4.61	2.50	0.031
3	12	0.37	0.032	0.00	0.19	27	0	4.81	0	1.33	5.26	0.348	0.119	3.95	2.93	0.035
3	13	0.37	0.031	0.42	0.17	25.4	0	7.74	0	0.80	3.15	0.173	0.063	3.96	2.76	0.030
3	13.7	0.37	0.046	0.30	0.16	22.2	0	9.9704	0	0.76	3.02	0.172	0.060	3.99	2.85	0.031
3	14	0.38	0.062	0.18	0.15	20.6	0	12.20	0	0.72	2.89	0.171	0.058	4.01	2.96	0.032
3	14.5	0.38	0.077	0.43	0.15	19.8	0	13.301	0	0.75	2.93	0.180	0.058	3.89	3.09	0.032
3	14.7	0.39	0.084	1.90	0.16	19	0.1	13.853	0.3	0.77	2.96	0.185	0.059	3.83	3.15	0.033
3	14.9	0.39	0.088	13.00	0.16	19	0.12	14.13	0.5	0.78	2.97	0.187	0.059	3.80	3.18	0.033
3	15	0.38	0.092	14.00	0.17	19	0.13	14.41	5.55	0.79	2.98	0.190	0.059	3.77	3.21	0.033
3	15.2	0.38	0.099	20.50	0.12	19	0.174	14.714	5.19	0.77	2.92	0.190	0.058	3.81	3.27	0.034
3	15.5	0.37	0.099	8.40	0.05	19	0.22	15.022	4.83	0.75	2.86	0.191	0.057	3.84	3.32	0.034
3	16	0.37	0.106	15.64	0	0	0.31	15.64	5.91	0.70	2.75	0.192	0.056	3.91	3.44	0.036
3	16.3	0.365	0.082	43.00	0	0	0.159	18.44	7.79	0.84	2.98	0.212	0.065	3.53	3.24	0.036
3	17	0.36	0.058	21.24	0	0	0.01	21.24	13.4	0.98	3.20	0.231	0.075	3.26	3.09	0.037
3	18	0.45	0.049	40.52	0	0	0.00	40.52	29.9	1.16	2.94	0.223	0.072	2.52	3.08	0.036
3	18.5	0.4	0.041	73.48	0	0	0.05	73.48	65.4	1.51	2.85	0.219	0.075	1.89	2.92	0.034
3	19	0.4	0.032	106	0	0	0.09	106.44	101	1.85	2.77	0.216	0.078	1.49	2.77	0.032
3	20	0.4	0.054	248	0	0	0.13	247.59	393	3.72	3.31	0.297	0.124	0.89	2.39	0.030
3	21	0.4	0.060	421	0	0	141.48	421.08	806	4.87	3.45	0.332	0.149	0.71	2.23	0.029
3	22.5	0.4	0.090	485	0	0	126.38	484.75	939	6.40	4.21	0.445	0.181	0.66	2.46	0.030
Sep	1	0.27	0.057	0.00	0.12	20	0.07	1.06	0	0.62	3.32	0.207	0.073	5.33	2.84	0.035
4	5	0.27	0.077	0.00	0.01	20	0.12	0.47	0	0.73	4.36	0.283	0.095	6.00	2.96	0.037
4	9	0.3	0.073	0.00	0.01	30	0.11	4.66	0	0.43	2.84	0.145	0.061	6.60	2.39	0.032
4	9.6	0.28	0.083	0.00	0.04	26	0.11	2.09	0	0.69	2.95	0.177	0.072	4.26	2.45	0.034
4	10.5	0.3	0.093	0.00	0.03	37	0.11	8.13	0	0.68	2.86	0.170	0.064	4.23	2.65	0.033
4	11.5	0.29	0.086	0.00	0	37	0.11	9.44	0	0.69	2.91	0.171	0.065	4.23	2.62	0.033
4	13.5	0.3	0.078	0.00	0.02	25	0.10	12.11	0	1.39	5.37	0.337	0.113	3.87	2.99	0.033
4	14	0.3	0.085	0.00	0.132	32	0.38	14.32	2	0.93	3.35	0.221	0.076	3.60	2.92	0.035
4	14.5	0.31	0.095	0.00	0.13	39	0.65	15.237	7.34	0.87	3.10	0.228	0.107	3.55	2.14	0.042
4	14.8	0.32	0.012	0.00	0.13	42	0.51	15.697	5.46	0.85	2.98	0.232	0.122	3.52	1.90	0.046
4	15	0.33	0.145	0.00	0.13	51	0.37	16.16	3.58	0.82	2.85	0.236	0.137	3.49	1.72	0.051
4	15.2	0.36	0.130	6.00	0.12	20	0.343	17.244	5.47	0.82	2.85	0.233	0.118	3.48	1.96	0.048
4	15.4	0.38	0.126	13.00	0.12	10	0.315	18.33	7.35	0.82	2.85	0.229	0.100	3.47	2.30	0.045
4	15.6	0.36	0.115	18.00	0.12	0	0.288	19.417	7.84	0.82	2.86	0.226	0.081	3.47	2.80	0.042
4	15.8	0.38	0.112	22.00	0.1	0	0.274	19.961	8.58	0.83	2.86	0.225	0.071	3.46	3.15	0.040
4	16	0.4	0.106	26.00	0	0	0.26	20.50	9.31	0.83	2.86	0.223	0.062	3.46	3.61	0.039
4	16.5	0.38	0.086	47.00	0	0	0.23	22.75	12.8	1.01	2.81	0.216	0.065	2.78	3.34	0.037
4	17	0.38	0.066	87.00	0	0	0.20	24.99	16.3	1.10	2.79	0.213	0.066	2.53	3.22	0.036
4	18	0.38	0.091	220	0	0	0.28	44.17	49.4	1.20	2.77	0.209	0.068	2.31	3.10	0.035
4	18.5	0.7	0.082	485	0	0	0.30	81.35	86.9	1.54	2.76	0.207	0.074	1.79	2.81	0.033
4	19	0.38	0.073	750	0	0	0.31	118.54	124	1.88	2.76	0.206	0.080	1.47	2.57	0.031

Mes	Prof.	T	O2	Sat. O2	Luz	% luz	Clor a	Bchl a	Chrom.	Bchl d	Chlor.	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal.
	m	°C	mg/l	%	µEm-2s-1		mg.m-3	mg.m-3	cel.ml-1	mg.m-3	cel.ml-1	µM	mV		µS.cm-1	meq.l-1
									x 105		x 105					
4	20	5.8	0	0	0	0.000	0	9.77	1.13	42.33	3.90	12.47	-23	6.55	1335	12.57
4	21	5.9	0	0	0	0.000	0	19.82	1.07	40.47	5.02	12.07	-13	6.41	1777	13.89
4	22	6.1	0	0	0	0.000	0	26.72	1.63	51.40	6.14	11.53	-19	6.38	2000	15.21
Nov	0.5	9.5	7.1	68	380	48.720	4.01	0	0	0	0	0	389	8.73	450	4.60
5	5	9.4	7	67	48	6.150	6.3	0	0	0	0	0	395	8.72	488	4.65
5	10	9.4	7.1	68	7.1	0.910	6.08	0	0	0	0	0	387	8.74	480	4.63
5	15	9.3	7	67	1.4	0.180	6.1	0	0	0	0	0	385	8.74	475	4.65
5	16	9.3	7	67	0.98	0.130	6.95	0	0	0	0	0	384	8.73	489	4.95
5	16.5	9.2	5.9	57	0.8	0.100	6.05	0.60	0.03	4.84	0.45	0	383	8.71	523	5.25
5	16.7	8.2	2.2	22	0.55	0.070	15.87	1.74	0.12	14.93	2.24	0.60	382	8.55	539	4.58
5	16.8	8	0.6	5	0.45	0.058	28.74	3.83	0.10	28.57	3.84	0.44	390	8.03	567	5.30
5	16.9	7.7	0.3	3	0.35	0.045	40.07	5.86	0.25	36.51	3.90	0.28	263	7.7	572	5.01
5	17	7.7	0.2	2	0.32	0.040	53.77	12.50	1.54	107.06	4.00	0.78	203	7.62	575	5.27
5	17.1	7.4	0.2	2	0.255	0.033	76.2	19.03	2.26	233.43	5.71	1.27	103	7.54	580	5.53
5	17.3	7.1	0.1	1	0.19	0.030	0	17.52	3.06	217.18	19.71	1.57	78	7.5	580	5.60
5	17.5	7.1	0.1	1	0.11	0.014	0	16.66	2.51	204.77	18.69	5.74	51	7.46	592	5.68
5	18	6.7	0	0	0.03	0.004	0	24.06	4.26	266.75	20.48	3.36	43	7.3	633	5.99
5	18.5	6.3	0	0	0.005	0.001	0	16.72	1.66	154.54	13.70	5.06	43	7.13	699	6.88
5	19	6.1	0	0	0	0.000	0	16.37	0.58	154.07	7.48	6.76	38	6.93	809	7.77
5	20	6	0	0	0	0.000	0	13.21	0.72	108.14	2.37	7.94	41	6.61	1255	11.92
5	21	6	0	0	0	0.000	0	14.94	0.80	120.00	3.10	9.02	33	6.45	1788	17.63
5	22.5	6.2	0	0	0	0.000	0	32.14	2.22	168.75	5.25	8.47	28	6.42	2060	20.89
feb	0.5	6.5	7.9	71	650	52.000	6.45	0	0	0	0	0	397	8.53	495	5.10
6	5	5.9	7.8	70	66	5.280	9.42	0	0	0	0	0	396	8.53	494	5.05
6	10	5.8	7.3	65	6.6	0.530	12.78	0	0	0	0	0	395	8.49	495	5.06
6	12	5.7	6.9	61	2.9	0.232	10.85	0	0	0	0	0	395	8.48	495	5.04
6	15	5.7	6.5	57	0.92	0.074	9.55	0	0	0	0	0	395	8.44	495	5.01
6	17	5.7	5.6	49	0.43	0.034	11.5	0	0	0	0	0	398	8.28	499	5.13
6	17.5	5.7	4.5	40	0.3375	0.027	15.14	0	0	0	0	0	398	8.24	501	5.00
6	18	5.7	4	36	0.245	0.020	14.18	0.25	0	0	0	0	399	8.16	502	5.22
6	18.3	5.7	3.2	28	0.2325	0.019	11.34	0.11	0	0	0	0	397	8.14	502	5.26
6	18.5	5.7	1.2	10	0.22	0.018	29.94	0.68	0	0	0	0.05	384	7.89	507	5.39
6	18.6	5.8	0.7	6	0.1925	0.015	28.66	1.1	0.01	0	0	0.20	356	7.87	510	5.37
6	18.7	5.8	0.1	0	0.165	0.013	28.18	1.68	0.03	0	0	0.30	334	7.87	518	5.39
6	18.8	5.8	0	0	0.14	0.011	33.86	2.45	0.11	0	0	0.30	284	7.83	520	5.39
6	18.9	5.8	0	0	0.12	0.010	40.72	3.5	0.11	0	0	0.30	249	7.8	523	5.41
6	19	5.8	0	0	0.11	0.009	33.55	5.06	0.29	0	0	0.31	220	7.7	527	5.53
6	19.3	5.8	0	0	0.06	0.005	11.34	8.62	1.18	6.53	0	0.30	166	7.53	548	5.64
6	19.5	5.9	0	0	0.04	0.003	9.5	13.44	1.83	25.41	1.47	0.28	99	7.37	565	5.97
6	20	6	0	0	0.02	0.002	0	17.24	1.34	11.13	10.37	3.76	41	7.12	644	6.96
6	20.5	6.1	0	0	0	0	0	20.97	1.12	233.66	13.76	10.47	17	6.85	800	8.74
6	21	6.2	0	0	0	0	0	27.29	1.18	325.76	19.08	12.10	14	6.59	1370	13.92
6	21.5	6.2	0	0	0	0	0	27.87	1.38	337.39	19.37	10.19	11	6.52	1730	16.78
6	22	6.3	0	0	0	0	0	25.86	1.79	367.21	20.70	10.43	14	6.48	1910	19.21
6	22.5	6.3	0	0	0	0	0	35.19	1.44	482.71	27.21	10.09	16	6.47	2028	19.90
6	23	6.3	0	0	0	0	0	28.19	0.67	359.45	15.76	11.20	19	6.47	2100	20.20
6	23.5	6.3	0	0	0	0	0	29.81	1.02	229.36	10.62	8.19	29	6.47	2180	21.34
Abr.	0.5	13	11	114	800	48.480	3.11	0	0	0	0	0.00	245	8.53	456	5.29
7	5	9.5	14.5	139	93	5.640	16.26	0	0	0	0	0.00	334	8.84	448	5.50
7	10	6	11.3	100	3.1	0.190	28.83	0	0	0	0	0.00	340	8.68	431	5.43
7	12	5.7	8	70	1.45	0.090	14.11	0	0	0	0	0.00	353	8.45	448	5.48

Mes	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	SiO4	Fe	Ca	Mg	Na	K	Mg/Ca	Na/K	Mg+Ca
	m	meq.l-1	meq.l-1	µM	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM			Na+K
4	20	0.38	0.083	2200	0	0	0.49	238.61	420	3.27	2.80	0.229	0.117	0.85	1.96	0.028
4	21	0.39	0.090	4500	0	0	59.91	427.28	822	5.66	3.73	0.335	0.163	0.66	2.06	0.027
4	22	0.39	0.090	4000	0	0	119.33	480.00	931	5.41	3.38	0.310	0.163	0.63	1.90	0.027
Nov	0.5	0.29	0.067	3.55	0.21	22	2.44	3.55	0	0.46	2.63	0.132	0.057	5.78	2.31	0.031
5	5	0.31	0.052	3.58	0.27	27	0.00	3.58	0	0.46	2.53	0.137	0.056	5.48	2.47	0.032
5	10	0.32	0.046	4.55	0.15	21	0.00	4.55	0	0.46	2.52	0.128	0.055	5.51	2.34	0.031
5	15	0.33	0.056	8.57	0.25	31	0.00	8.57	0	0.46	2.54	0.129	0.056	5.46	2.32	0.031
5	16	0.34	0.056	4.55	0.3	31	1.48	4.55	0	0.46	2.52	0.141	0.056	5.55	2.50	0.033
5	16.5	0.33	0.056	4.48	0.23	31	0.00	4.48	0	0.48	2.51	0.139	0.057	5.23	2.46	0.033
5	16.7	0.33	0.048	9.51	0.5	18	3.51	9.51	18.3	0.57	2.50	0.141	0.058	4.36	2.44	0.032
5	16.8	0.33	0.045	28.54	0.4	17	0.00	28.54	16	0.62	2.49	0.141	0.058	4.03	2.42	0.032
5	16.9	0.34	0.041	33.12	0.36	17	0.00	33.12	13.8	0.66	2.48	0.142	0.059	3.74	2.41	0.032
5	17	0.34	0.041	33.20	0.24	8	0.00	32.67	17.6	0.76	2.47	0.144	0.060	3.27	2.39	0.032
5	17.1	0.35	0.041	32.21	0	0	0.00	32.21	21.3	0.85	2.46	0.145	0.061	2.90	2.37	0.031
5	17.3	0.35	0.034	34.71	0	0	0.94	34.71	22.7	0.88	2.46	0.148	0.060	2.80	2.48	0.031
5	17.5	0.38	0.046	35.06	0	0	0.00	35.06	23.1	0.91	2.46	0.151	0.058	2.70	2.60	0.031
5	18	0.37	0.044	52.33	0	0	0.00	52.33	37.6	1.12	2.48	0.152	0.062	2.22	2.44	0.030
5	18.5	0.37	0.036	87.38	0	0	0.00	87.38	74.1	1.46	2.52	0.161	0.068	1.73	2.37	0.029
5	19	0.37	0.027	1200	0	0	0.00	112.46	111	1.80	2.55	0.170	0.073	1.42	2.31	0.028
5	20	0.37	0.027	2900	0	0	1.48	271.17	374	3.12	2.65	0.229	0.107	0.85	2.13	0.029
5	21	0.37	0.036	4600	0	0	2.81	404.93	763	4.04	2.82	0.264	0.135	0.70	1.96	0.029
5	22.5	0.37	0.047	5500	0	0	47.25	508.82	958	4.73	2.89	0.244	0.150	0.61	1.62	0.026
feb	0.5	0.77	0.066	8.02	0.23	30	0.11	8.02	0	0.66	2.88	0.154	0.063	4.38	2.44	0.031
6	5	0.39	0.068	8.33	0.23	17	0.11	8.33	0	0.60	2.58	0.139	0.059	4.34	2.37	0.031
6	10	0.39	0.084	8.32	0.26	14	0.08	8.32	0	0.57	2.50	0.135	0.055	4.40	2.46	0.031
6	12	0.4	0.052	8.28	0.19	24	0.08	8.28	0	0.60	2.61	0.131	0.059	4.39	2.21	0.030
6	15	0.41	0.078	8.75	0.4	43	0.07	8.75	0	0.61	2.42	0.133	0.056	3.98	2.39	0.031
6	17	0.41	0.078	10.48	0.63	25	0.03	10.48	3.22	0.61	2.58	0.175	0.060	4.27	2.90	0.037
6	17.5	0.42	0.072	10.74	0.27	27	0.05	10.74	3.49	0.62	2.72	0.166	0.061	4.41	2.73	0.034
6	18	0.43	0.065	11.55	0.23	30	0.07	11.55	3.76	0.63	2.57	0.166	0.060	4.08	2.76	0.035
6	18.3	0.43	0.073	11.61	0.3	40	0.04	11.61	4.7	0.65	2.56	0.172	0.061	3.92	2.81	0.036
6	18.5	0.44	0.080	15.25	0.4	40	0.13	15.25	5.64	0.68	2.55	0.177	0.062	3.77	2.85	0.037
6	18.6	0.43	0.080	15.50	0.24	40	0.02	15.83	6.58	0.69	2.55	0.180	0.063	3.70	2.87	0.038
6	18.7	0.43	0.085	16.00	0.32	40	0.02	16.42	7.52	0.70	2.54	0.183	0.063	3.63	2.88	0.038
6	18.8	0.44	0.085	16.80	0.27	40	0.06	17	7.88	0.71	2.54	0.184	0.064	3.59	2.89	0.038
6	18.9	0.45	0.080	17.59	0.21	40	0.05	17.59	9.49	0.71	2.54	0.186	0.064	3.56	2.90	0.038
6	19	0.46	0.080	145	0.23	40	0.00	19.76	11.1	0.72	2.53	0.188	0.064	3.50	2.92	0.039
6	19.3	0.45	0.075	217	0	0	0.00	24.38	20.5	0.83	2.54	0.182	0.065	3.07	2.79	0.037
6	19.5	0.44	0.070	324	0	0	0.00	31.86	29.9	0.93	2.54	0.176	0.066	2.73	2.66	0.035
6	20	0.4	0.070	611	0	0	0.00	54.86	69.5	1.14	2.55	0.164	0.068	2.25	2.42	0.032
6	20.5	0.4	0.075	1220	0	0	0.00	109.60	168	2.35	2.74	0.212	0.096	1.17	2.21	0.030
6	21	0.42	0.080	3030	0	0	0.00	265.01	471	3.57	2.93	0.260	0.124	0.82	2.09	0.030
6	21.5	0.43	0.082	4240	0	0	0.00	376.20	694	4.00	2.95	0.248	0.133	0.74	1.86	0.027
6	22	0.43	0.083	4590	0	0	4.22	425.48	884	4.43	2.98	0.236	0.142	0.67	1.66	0.026
6	22.5	0.43	0.085	5110	0	0	29.47	454.78	958	4.60	3.02	0.230	0.146	0.66	1.57	0.025
6	23	0.43	0.087	4960	0	0	54.73	479.78	987	4.78	3.07	0.224	0.151	0.64	1.48	0.024
6	23.5	0.43	0.090	5440	0	0	53.42	511.02	1122	4.97	3.08	0.226	0.151	0.62	1.50	0.023
Abr.	0.5	0.092	0.042	0.33	0.17	21	0.02	0.33	0	0.61	2.55	0.134	0.059	4.19	2.27	0.030
7	5	0.12	0.054	0.36	0.11	10	0.00	0.36	0	0.61	2.57	0.146	0.058	4.21	2.51	0.032
7	10	0.12	0.044	4.39	0.16	10	0.11	4.39	0	0.59	2.49	0.143	0.062	4.25	2.31	0.033
7	12	0.12	0.032	5.82	0.06	12	0.05	5.82	0	0.66	2.72	0.158	0.062	4.09	2.53	0.033

Mes	Prof.	T	O2	Sat. O2	Luz	% luz	Clor a	Bchl a	Chrom.	Bchl d	Chlor.	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal.
	m	°C	mg/l	%	µEm-2s-1		mg.m-3	mg.m-3	cel.ml-1 x 105	mg.m-3	cel.ml-1 x 105	µM	mV		µS.cm-1	meq.l-1
7	13.5	5.6	6.2	55	0.84	0.051	9.27	0	0	0	0	0.00	358	8.3	460	5.13
7	15	5.6	4.5	38	0.47	0.030	6.76	0	0	0	0	0.00	364	8.12	473	5.55
7	16	5.6	2.2	19	0.32	0.020	7.09	0	0	0	0	0.00	359	7.99	513	5.41
7	16.2	5.6	1	10	0.3	0.018	8.19	0	0	0	0	0.00	360	7.94	515	5.41
7	16.4	5.6	0.2	2	0.28	0.017	7.89	0	0	0	0	0.10	354	7.91	520	5.41
7	16.5	5.6	0	0	0.2425	0.015	7.72	0	0	0	0	0.15	351	7.93	525	5.41
7	16.6	5.6	0	0	0.2231	0.014	14.72	1.58	0.06	0	0	0.20	351	7.9	530	5.41
7	16.7	5.6	0	0	0.2038	0.012	15.03	2.12	0.13	0	0	0.30	273	7.88	530	5.45
7	16.8	5.6	0	0	0.19	0.012	12.67	1.15	0.16	0	0	0.30	208	7.87	530	5.49
7	16.9	5.6	0	0	0.1844	0.011	9.76	3.65	0.19	0.89	0	0.40	169	7.85	530	5.53
7	17	5.6	0	0	0.165	0.009	6.68	2.95	0.64	2.84	0	0.42	116	7.83	530	5.57
7	17.2	5.6	0	0	0.215	0.013	4.5	4.51	1.08	3.60	0	0.45	94	7.82	531	5.59
7	17.4	5.6	0	0	0.265	0.016	4.14	3.53	0.61	4.33	0	0.52	82	7.81	532	5.60
7	17.6	5.6	0	0	0.1625	0.010	3.63	3.32	0.45	4.60	0	0.60	66	7.8	535	5.62
7	18	5.6	0	0	0.06	0.003	3	4.92	0.69	7.65	0	0.56	56	7.78	530	5.60
7	18.5	5.6	0	0	0.03	0.002	0	6.08	1.21	19.28	0.32	1.24	28	7.73	550	5.81
7	19	5.6	0	0	0	0	0	5.59	1.05	32.15	1.09	6.46	18	7.62	563	5.88
7	19.5	5.7	0	0	0	0	0	6.61	1.11	69.72	3.71	5.69	16	7.4	584	6.23
7	20	5.7	0	0	0	0	0	5.64	1.64	77.20	2.43	8.10	6	7.4	592	6.30
7	20.5	5.8	0	0	0	0	0	8.44	1.81	192.59	10.74	7.07	28	6.91	710	7.92
7	21	5.9	0	0	0	0	0	7.04	1.27	253.20	18.77	10.94	38	6.61	1349	13.28
7	22	6.2	0	0	0	0	0	13.65	1.35	242.88	9.34	10.02	36	6.48	1917	19.56
7	23.5	6.5	0	0	0	0	0	14.77	1.86	131.40	4.74	10.17	39	6.46	2130	21.89
juny	0.5	21	9.3	114	1100	59.460	0.59	0	0	0	0	0	355	8.8	476	5.01
8	5	19	10.5	124	290	15.680	0.63	0	0	0	0	0	347	8.84	477	5.40
8	7	14	21.1	227	160	8.650	6.42	0	0	0	0	0	344	8.98	480	5.48
8	10	7.2	12.2	114	18	0.970	30.18	0	0	0	0	0	352	8.72	485	5.12
8	12	6.2	4.7	43	3.4	0.180	18.61	0	0	0	0	0	343	8.16	496	5.35
8	13	6	1.3	12	1.7	0.090	10.1	0	0	0	0	0	347	7.93	502	5.51
8	13.6	5.9	0.3	3	1.1	0.060	12.8	1.27	0.15	0	0	0.10	346	7.88	502	5.20
8	13.8	5.9	0.1	1	1	0.050	18.23	1.76	0.27	0	0	0.20	340	7.86	503	5.00
8	14	5.9	0.1	1	0.86	0.050	16.32	2.26	0.53	0	0	0.30	233	7.84	504	4.90
8	14.2	5.9	0	0	0.73	0.040	17.7	1.92	0.11	0	0	0.50	192	7.84	505	5.03
8	14.4	5.9	0	0	0.58	0.030	11.1	2.28	0.27	0	0	0.80	165	7.82	506	5.16
8	14.6	5.9	0	0	0.5	0.030	8.5	1.92	0.12	0	0	1.00	114	7.82	507	5.20
8	14.8	5.9	0	0	0.4	0.020	3.94	2.15	0.21	0	0	1.50	102	7.81	508	5.30
8	15	5.9	0	0	0.38	0.020	7.1	3.54	0.21	2.00	0.64	2.08	94	7.8	509	5.42
8	15.5	5.8	0	0	0.24	0.013	0	5.22	0.77	2.21	0.82	2.50	75	7.79	511	5.49
8	16	5.8	0	0	0.13	0.007	0	4.36	0.89	11.41	1.60	2.91	46	7.75	513	5.55
8	16.5	5.8	0	0	0.05	0.002	0	3.83	0.27	15.87	0.71	3.18	34	7.73	515	5.53
8	17	5.8	0	0	0.025	0.001	0	3.02	0.35	18.10	0.80	3.45	26	7.72	517	5.51
8	17.5	5.8	0	0	0	0.000	0	3.93	0.43	17.89	1.02	3.63	21	7.71	518	5.55
8	18	5.8	0	0	0	0.000	0	2.7	0.51	20.21	1.20	3.81	17	7.71	520	5.59
8	18.5	5.8	0	0	0	0.000	0	2.5	0.6	32.50	1.30	3.89	7	7.67	522	5.78
8	19	5.8	0	0	0	0.000	0	2.41	0.73	44.84	1.79	3.97	3	7.59	526	6.17
8	19.5	5.8	0	0	0	0.000	0	3	0.8	60.50	1.90	3.99	11	7.48	564	6.17
8	20	5.8	0	0	0	0.000	0	5	0.92	76.09	2.64	4.01	14	7.26	602	6.54
8	20.5	5.9	0	0	0	0.000	0	6	0.5	122.87	5.00	4.20	29	6.9	911	8.16
8	21	5.9	0	0	0	0.000	0	9.34	0.36	169.65	6.30	4.38	42	6.58	1220	13.34
8	21.5	6	0	0	0	0.000	0	9.5	0.2	153.60	5.20	5.67	39	6.5	1530	17.46
8	22	6	0	0	0	0.000	0	9.91	0.1	137.50	5.00	6.95	44	6.45	1840	21.05

Mes	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	SiO4	Fe	Ca	Mg	Na	K	Mg/Ca	Na/K	Mg+Ca
	m	meq.l-1	meq.l-1	μM	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM			Na+K
7	13.5	0.11	0.034	7.12	0.18	11	0.00	7.12	0	0.65	2.71	0.168	0.063	4.17	2.69	0.034
7	15	0.097	0.031	9.86	0.13	10	0.00	9.86	1.99	0.64	2.71	0.179	0.063	4.25	2.84	0.036
7	16	0.097	0.023	13.75	0.18	11	0.02	13.75	3.4	0.73	2.82	0.160	0.065	3.88	2.46	0.032
7	16.2	0.1	0.028	13.28	0.18	11	0.016	13.702	3.4	0.71	2.72	0.153	0.062	3.84	2.46	0.031
7	16.4	0.1	0.032	12.81	0.18	11.5	0.013	13.675	3.4	0.70	2.68	0.150	0.061	3.83	2.46	0.031
7	16.5	0.098	0.045	12.34	0.18	12	0.011	13.649	3.4	0.69	2.63	0.146	0.060	3.81	2.45	0.031
7	16.6	0.1	0.045	11.87	0.16	11	0.04	11.87	4.2	0.68	2.58	0.143	0.058	3.79	2.45	0.031
7	16.7	0.1	0.042	12.28	0.14	11	0.021	12.289	5	0.68	2.56	0.141	0.058	3.78	2.45	0.031
7	16.8	0.1	0.040	12.71	0.12	11	0.005	12.707	5.5	0.67	2.54	0.139	0.057	3.77	2.45	0.031
7	16.9	0.1	0.035	13.13	0.1	11	0.003	13.125	6.1	0.66	2.49	0.136	0.056	3.75	2.44	0.030
7	17	0.1	0.031	13.54	0	11	0	13.54	6.6	0.65	2.44	0.132	0.054	3.73	2.44	0.030
7	17.2	0.1	0.031	13.94	0.05	10	0	13.9	7	0.66	2.47	0.135	0.055	3.75	2.46	0.030
7	17.4	0.1	0.030	14.54	0.03	10	0	14.6	7.3	0.66	2.49	0.139	0.056	3.77	2.48	0.031
7	17.6	0.1	0.030	15.14	0.07	10	0	15.14	7.9	0.66	2.52	0.142	0.057	3.79	2.50	0.031
7	18	0.1	0.035	16.14	0	0	0	16.14	9.3	0.67	2.54	0.145	0.058	3.81	2.52	0.032
7	18.5	0.15	0.031	18.05	0	0	0	18.05	11.6	0.68	2.53	0.147	0.063	3.73	2.35	0.033
7	19	0.15	0.026	191	0	0	0	21.15	17.2	0.69	2.52	0.150	0.068	3.66	2.21	0.034
7	19.5	0.1	0.028	277	0	0	0	27.68	27.9	0.75	2.56	0.152	0.066	3.40	2.30	0.033
7	20	0.15	0.030	362	0	0	0	29.43	36.2	0.82	2.60	0.155	0.065	3.18	2.39	0.032
7	20.5	0.14	0.036	1116	0	0	0	70.44	122	2.20	2.62	0.201	0.087	1.19	2.32	0.030
7	21	0.14	0.041	3680	0	0	0	234.70	401	3.59	2.63	0.248	0.109	0.73	2.28	0.029
7	22	0.2	0.024	7080	0	0	0.17	420.90	852	4.05	2.77	0.240	0.129	0.68	1.86	0.027
7	23.5	0.2	0.028	7440	0	0	0.44	467.32	1099	4.52	2.90	0.232	0.150	0.64	1.55	0.026
juny	0.5	0.44	0.036	1.00	0	16.9	0.03	1.20	0	0.58	2.42	0.157	0.051	4.15	3.06	0.035
8	5	0.39	0.035	1.20	0.03	30.1	0.08	1.05	0	0.58	2.43	0.130	0.054	4.17	2.42	0.030
8	7	0.45	0.029	0.55	0.08	30.1	0.07	0.6248	0	0.55	2.49	0.144	0.048	4.52	3.02	0.031
8	10	0.45	0.029	0.37	0.14	7.46	0.11	0.20	0	0.55	2.41	0.140	0.051	4.37	2.73	0.032
8	12	0.47	0.027	27.50	0.09	20.9	0.06	3.78	0	0.58	2.44	0.137	0.051	4.21	2.67	0.031
8	13	0.49	0.029	48.80	0.1	23	0.07	7.12	0	0.58	2.44	0.133	0.049	4.19	2.70	0.030
8	13.6	0.49	0.029	51.03	0	18.9	0.1	8.5	0	0.55	2.44	0.135	0.050	4.45	2.70	0.031
8	13.8	0.49	0.029	54.36	0	39.4	0.18	9.5	0	0.52	2.44	0.137	0.051	4.66	2.68	0.032
8	14	0.5	0.029	57.70	0	25.7	0.24	11.04	0	0.54	2.44	0.141	0.052	4.55	2.73	0.032
8	14.2	0.5	0.028	60.00	0	34.6	0.208	11.645	0	0.57	2.45	0.143	0.051	4.28	2.78	0.032
8	14.4	0.5	0.027	61.00	0	29.2	0.172	12.254	0	0.61	2.46	0.144	0.051	4.05	2.82	0.032
8	14.6	0.5	0.024	63.75	0	14.2	0.14	12.6	4	0.62	2.46	0.146	0.051	3.95	2.85	0.032
8	14.8	0.5	0.023	67.80	0	7.46	0.12	13	5	0.65	2.47	0.147	0.051	3.81	2.87	0.032
8	15	0.5	0.022	69.80	0	0	0.10	13.47	6.4	0.68	2.48	0.148	0.051	3.65	2.92	0.031
8	15.5	0.5	0.020	80.35	0	0	0.101	14.542	9	0.65	2.46	0.145	0.053	3.78	2.76	0.032
8	16	0.51	0.018	90.90	0	0	0.10	15.61	11.6	0.62	2.44	0.142	0.054	3.93	2.61	0.032
8	16.5	0.49	0.015	94.85	0	0	0.106	15.272	11.6	0.64	2.45	0.149	0.053	3.82	2.79	0.033
8	17	0.48	0.013	98.80	0	0	0.11	14.93	11.5	0.66	2.46	0.155	0.052	3.72	2.97	0.033
8	17.5	0.47	0.014	100	0	0	0.13	17.107	11.9	0.66	2.48	0.176	0.052	3.75	3.36	0.036
8	18	0.46	0.016	102	0	0	0.15	19.28	12.2	0.66	2.50	0.198	0.053	3.79	3.76	0.040
8	18.5	0.46	0.017	127	0	0	0.19	20.816	14.5	0.67	2.48	0.196	0.054	3.68	3.61	0.040
8	19	0.45	0.018	152	0	0	0.17	22.35	16.8	0.68	2.45	0.195	0.056	3.58	3.48	0.040
8	19.5	0.45	0.020	259	0	0	0.93	29.845	20.8	0.78	2.43	0.186	0.081	3.13	2.31	0.042
8	20	0.44	0.021	366	0	0	0.29	37.34	39	0.87	2.41	0.177	0.105	2.77	1.68	0.043
8	20.5	0.44	0.022	1813	0	0	0.41	135.47	120	1.94	2.54	0.194	0.148	1.31	1.31	0.038
8	21	0.45	0.024	3260	0	0	0.54	233.60	424	3.01	2.66	0.211	0.105	0.89	2.01	0.028
8	21.5	0.44	0.022	4655	0	0	23.25	334.75	644	3.58	2.87	0.233	0.148	0.80	1.57	0.030
8	22	0.44	0.023	6050	0	0	88.92	435.91	950	4.15	3.09	0.254	0.191	0.74	1.33	0.031

Mes	Prof. m	T °C	O2 mg/l	Sat. O2 %	Luz $\mu\text{Em-2s-1}$	% luz	Clor a mg.m-3	Bchl a mg.m-3	Chrom. cel.ml-1 x 105	Bchl d mg.m-3	Chlor. cel.ml-1 x 105	S= μM	Eh mV	pH	Cond. $\mu\text{S.cm-1}$	Akal. meq.l-1
8	22.5	6.3	0	0	0	0.000	0	8.8	0.2	115.70	4.10	6.99	44	6.47	1960	21.61
8	23	6.4	0	0	0	0.000	0	8.04	0.21	93.80	3.89	7.02	52	6.44	2080	22.74
8	23.5	6.5	0	0	0	0.000	0	10.34	0.4	86.05	1.33	7.49	54	6.44	2110	22.84
jul	0.5	25	9.5	125	780	42.162	1.64	0	0	0	0	0	367	8.72	455	5.39
9	4.7	23	11.3	144	42.5	2.297	4.46	0	0	0	0	0	370	8.73	455	5.36
9	7.7	17	17.7	200	6	0.324	8.27	0	0	0	0	0	385	8.84	480	5.80
9	10	11	13.4	140	1.9	0.103	13.71	0	0	0	0	0	394	8.79	486	5.87
9	12	7.4	2.2	20	0.44	0.024	7.42	0	0	0	0	0	411	8.06	511	6.00
9	12.2	7.2	1.6	14	0.37	0.020	7.82	0	0	0	0	0	414	8	511	6.00
9	12.4	7.1	1.1	10	0.3	0.016	9.18	0	0	0	0	0	414	7.97	511	6.00
9	12.6	6.9	0.4	4	0.26	0.014	36.1	0.20	0.02	0	0	0	412	7.96	512	6.00
9	12.7	6.8	0.1	1	0.21	0.011	33.25	0.50	0.04	0	0	0	357	7.95	513	6.01
9	12.8	6.8	0.1	1	0.18	0.010	25.3	1.01	0.12	0	0	0	296	7.95	514	6.02
9	12.9	6.7	0	0	0.185	0.010	23.6	0.14	0.14	0	0	0	312	7.95	515	6.03
9	13	6.7	0	0	0.165	0.009	36.4	2.87	0.39	0	0	0.50	267	7.94	514	6.04
9	13.2	6.6	0	0	0.128	0.007	17.21	5.03	1.30	0	0	0.50	250	7.93	514	6.05
9	13.4	6.6	0	0	0.1	0.005	11.26	7.33	1.10	0	0	0.60	229	7.91	514	6.06
9	13.6	6.6	0	0	0.07	0.004	8.72	8.47	1.40	0	0	0.70	208	7.91	514	6.07
9	13.8	6.6	0	0	0.07	0.004	9.31	11.55	1.50	0	0	0.80	196	7.9	514	6.08
9	14	6.5	0	0	0.03	0.002	6.57	9.70	1.60	0	0	1.20	188	7.89	514	6.08
9	14.5	6.4	0	0	0	0	6.58	13.93	1.90	0	0	2.50	162	7.87	516	6.14
9	15	6.3	0	0	0	0	5.31	14.00	1.70	8.87	0.81	3.97	149	7.86	518	6.19
9	15.5	6.2	0	0	0	0	0	12.35	0.26	29.3	1.8	5.00	119	7.84	518	6.19
9	16	6.2	0	0	0	0	0	6.54	0.55	30	1.5	7.78	99	7.8	519	6.18
9	16.5	6.2	0	0	0	0	0	6.61	0.55	31.8	1.2	7.50	75	7.78	588	6.17
9	17	6.1	0	0	0	0	0	5.10	0.77	28.95	2.5	7.34	71	7.77	522	6.16
9	18	6	0	0	0	0	0	4.45	0.23	33.58	1.7	7.89	40	7.73	532	6.19
9	18.5	6	0	0	0	0	0	4.38	0.35	35.96	2.1	7.94	33	7.63	544	6.34
9	19	6	0	0	0	0	0	5.10	0.84	44.33	2.7	8.02	35	7.55	556	6.49
9	19.5	6	0	0	0	0	0	4.67	0.26	45.93	2.1	8.15	30	7.35	588	6.97
9	20	6	0	0	0	0	0	5.53	0.26	72.3	2.4	8.32	55	7.15	620	7.44
9	20.5	6	0	0	0	0	0	6.32	0.31	96.5	4.4	8.33	60	6.85	782	9.00
9	21	6	0	0	0	0	0	8.33	0.51	114.5	4	8.33	70	6.67	1280	13.00
9	21.5	6.1	0	0	0	0	0	10.92	0.51	118	2.3	8.34	79	6.57	1609	17.24
9	23	6.4	0	0	0	0	0	12.93	0.07	73.84	3.9	9.25	77	6.5	2080	22.63
oct	0.5	19	9.9	116	490	56.980	1.27	0	0	0	0	0	297	8.87	457	5.39
10	5	19	10.1	118	130	15.120	1.13	0	0	0	0	0	297	8.88	457	5.60
10	9.75	16	16.3	181	63	7.330	1.65	0	0	0	0	0	309	8.75	468	5.66
10	11	12	12.5	129	34	3.950	1.92	0	0	0	0	0	319	8.6	487	5.75
10	12	9.9	9.3	90	20	2.330	16.51	0	0	0	0	0	323	8.45	495	5.77
10	13	8.1	2.6	23	10.5	1.220	15.27	0	0	0	0	0	323	8.11	505	5.86
10	13.2	7.9	1.9	18	8.8	1.023	11.88	0.72	0	0	0	0	329	7.92	506	5.86
10	13.7	7.6	0.3	3	6.2	0.720	48.8	1.04	0	0	0	0	321	7.85	506	5.86
10	14	7.6	0.2	2	4.9	0.570	68.8	2.54	0.06	0	0	0.10	323	7.85	506	5.86
10	14.2	7.4	0.1	1	3.5	0.420	41.63	5.11	0.30	21.77	0.07	0.40	225	7.73	506	5.86
10	14.3	7.4	0.1	1	3.2	0.372	41.84	5.34	0.19	22.40	0.09	0.40	206	7.96	507	5.82
10	14.4	7.4	0	0	3	0.349	39.63	9.19	0.94	24.77	0.33	0.50	195	7.92	507	5.75
10	14.5	7.3	0	0	2.85	0.330	56.84	13.29	0.71	34.62	0.32	0.55	185	7.92	507	5.70
10	14.6	7.2	0	0	2.2	0.116	37.84	13.43	1.48	39.52	0.33	0.60	175	7.89	507	5.65
10	14.8	7.1	0	0	1.85	0.210	26.38	23.41	2.35	42.44	1.02	0.75	160	7.82	508	5.50
10	15	7	0	0	1.3	0.150	22.14	34.13	1.90	54.61	8.22	0.79	145	7.78	509	5.53

Mes	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	SiO4	Fe	Ca	Mg	Na	K	Mg/Ca	Na/K	Mg+Ca
	m	meq.l-1	meq.l-1	μM	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM			Na+K
8	22.5	0.43	0.020	6200	0	0	102.19	455	982	4.24	3.00	0.254	0.194	0.71	1.31	0.031
8	23	0.45	0.015	6400	0	0	112.08	465	1014	4.49	2.96	0.254	0.202	0.66	1.26	0.031
8	23.5	0.46	0.011	6560	0	0	115.42	481.10	1108	4.73	2.89	0.254	0.208	0.61	1.22	0.030
jul	0.5	0.36	0.045	1.06	0.06	14	0.023	2.30	0	0.49	3.09	0.154	0.050	6.32	3.08	0.028
9	4.7	0.36	0.042	0.80	0.08	17	0.029	2.00	0	0.42	2.50	0.147	0.049	5.99	2.99	0.034
9	7.7	0.35	0.041	12.80	0.06	18	0.3	0.00	0	0.49	2.39	0.154	0.050	4.86	3.09	0.035
9	10	0.35	0.037	0.96	0.04	21	0.32	0.00	0	0.66	2.96	0.170	0.057	4.50	2.99	0.031
9	12	0.35	0.037	53.00	0.03	24	0.31	9.10	0	0.59	2.41	0.153	0.051	4.07	2.98	0.034
9	12.2	0.35	0.038	56.63	0.03	14	0.31	9.38	0	0.64	2.57	0.154	0.052	4.03	2.97	0.032
9	12.4	0.35	0.039	58.44	0.03	14	0.31	9.67	0	0.66	2.64	0.154	0.052	4.02	2.97	0.031
9	12.6	0.35	0.040	60.25	0.02	14	0.32	9.95	0	0.68	2.72	0.155	0.052	4.00	2.96	0.030
9	12.7	0.35	0.041	62.06	0.02	14	0.32	10.23	0	0.70	2.79	0.155	0.053	3.99	2.96	0.030
9	12.8	0.35	0.042	63.88	0.01	14	0.33	10.5	0	0.72	2.87	0.156	0.053	3.98	2.95	0.029
9	12.9	0.35	0.043	65.69	0.01	14	0.34	11	0	0.74	2.95	0.156	0.053	3.97	2.95	0.028
9	13	0.35	0.044	67.50	0	14	0.36	11.36	0	0.76	3.02	0.157	0.053	3.95	2.94	0.028
9	13.2	0.35	0.045	72.65	0.01	14	0.36	11.6	0	0.73	2.90	0.156	0.054	3.99	2.88	0.029
9	13.4	0.35	0.046	77.80	0.01	15	0.37	11.9	0	0.69	2.78	0.155	0.055	4.03	2.83	0.030
9	13.6	0.34	0.047	82.95	0.02	15	0.38	12.11	1	0.65	2.66	0.154	0.056	4.08	2.77	0.032
9	13.8	0.34	0.047	85.53	0.03	15	0.39	12.49	2	0.63	2.60	0.154	0.056	4.10	2.74	0.032
9	14	0.34	0.048	88.10	0.03	19	0.4	12.87	5	0.62	2.54	0.154	0.057	4.13	2.72	0.033
9	14.5	0.34	0.042	96.55	0	0	0.39	11.44	7	0.68	2.51	0.152	0.056	3.71	2.69	0.033
9	15	0.35	0.035	105	0	0	0.38	10.01	9	0.74	2.48	0.150	0.056	3.36	2.67	0.032
9	15.5	0.39	0.030	120	0	0	0.375	12.72	10	0.72	2.56	0.153	0.056	3.54	2.73	0.032
9	16	0.44	0.024	134	0	0	0.37	15.44	11.1	0.71	2.64	0.155	0.056	3.72	2.79	0.031
9	16.5	0.46	0.025	143	0	0	0.395	15.519	11.5	0.71	2.62	0.156	0.055	3.71	2.82	0.032
9	17	0.48	0.026	151	0	0	0.42	15.60	11.8	0.70	2.60	0.156	0.054	3.71	2.86	0.032
9	18	0.49	0.024	193	0	0	0.31	20.53	15.6	0.72	2.49	0.144	0.056	3.46	2.60	0.031
9	18.5	0.47	0.024	231	0	0	0.315	24.24	19.1	0.76	2.49	0.147	0.057	3.28	2.57	0.031
9	19	0.45	0.025	269	0	0	0.32	27.95	22.6	0.80	2.48	0.150	0.059	3.12	2.54	0.032
9	19.5	0.44	0.024	502	0	0	0.32	41.122	42.7	0.97	2.50	0.158	0.063	2.58	2.51	0.032
9	20	0.43	0.024	734	0	0	0.32	54.30	62.7	1.15	2.52	0.167	0.067	2.20	2.48	0.032
9	20.5	0.48	0.025	1000	0	0	0.32	79	140	2.00	2.57	0.196	0.074	1.29	2.63	0.030
9	21	0.5	0.026	3900	0	0	0.33	200	195	2.99	2.67	0.225	0.102	0.89	2.20	0.029
9	21.5	0.53	0.026	4590	0	0	0.33	335.54	270	3.79	2.78	0.225	0.130	0.73	1.73	0.027
9	23	0.5	0.023	4160	0	0	13.52	555.76	1048	4.49	2.84	0.231	0.130	0.63	1.77	0.025
oct	0.5	0.33	0.063	4.05	0.06	10	0.1	1.08	0	0.42	2.54	0.130	0.062	6.08	2.12	0.032
10	5	0.34	0.061	3.41	0.09	11	0.05	1.1308	0	0.38	3.40	0.183	0.070	8.95	2.62	0.033
10	9.75	0.34	0.052	2.77	0.12	10	0.06	1.18	0	0.58	2.44	0.133	0.072	4.18	1.84	0.034
10	11	0.33	0.041	7.82	0.16	13	0.065	2.52	0	0.83	3.25	0.182	0.064	3.93	2.82	0.030
10	12	0.33	0.039	22.30	0.09	12	0.07	3.55	0	0.74	2.74	0.157	0.057	3.70	2.76	0.031
10	13	0.33	0.038	39.00	0.02	9	0.08	6.05	0	0.66	2.45	0.144	0.056	3.71	2.60	0.032
10	13.2	0.33	0.044	40.00	0.03	9	0.08	6	0	0.66	2.46	0.147	0.058	3.71	2.54	0.033
10	13.7	0.33	0.050	42.00	0.05	9	0.09	5.9278	0	0.67	2.47	0.150	0.061	3.69	2.48	0.033
10	14	0.33	0.063	45.60	0.07	9	0.3	5.81	0	0.68	2.50	0.156	0.066	3.67	2.37	0.035
10	14.2	0.33	0.058	48.60	0.07	9	0.25	5.5678	0	0.69	2.53	0.159	0.066	3.66	2.41	0.035
10	14.3	0.33	0.055	51.60	0.07	9	0.24	5.3255	2	0.70	2.57	0.161	0.066	3.65	2.45	0.035
10	14.4	0.33	0.050	54.60	0.07	9	0.22	5.0833	3	0.71	2.61	0.164	0.066	3.65	2.49	0.035
10	14.5	0.33	0.047	57.60	0.07	9	0.2	4.841	4	0.73	2.64	0.167	0.066	3.64	2.52	0.035
10	14.6	0.33	0.040	63.60	0.07	9	0.18	4.5	5	0.75	2.67	0.170	0.066	3.57	2.55	0.034
10	14.8	0.33	0.036	66.60	0.07	9	0.16	4	6	0.76	2.72	0.174	0.066	3.57	2.62	0.035
10	15	0.33	0.030	69.60	0.07	10	0.15	3.87	8	0.77	2.79	0.179	0.067	3.61	2.68	0.034

Mes	Prof. m	T °C	O2 mg/l	Sat. O2 %	Luz $\mu\text{Em-2s-1}$	% luz	Clor a mg.m-3	Bchl a mg.m-3	Chrom. cel.ml-1 x 105	Bchl d mg.m-3	Chlor. cel.ml-1 x 105	S= μM	Eh mV	pH	Cond. $\mu\text{S.cm-1}$	Alcal. meq.l-1
10	15.2	6.9	0	0	0.85	0.094	0	29.52	1.70	70.52	0.99	1.30	117	7.82	509	5.60
10	15.4	6.8	0	0	0.64	0.074	0	35.05	3.75	87.79	2.12	1.51	95	7.84	510	5.70
10	15.6	6.7	0	0	0.43	0.050	0	35.48	2.10	104.27	2.05	1.92	75	7.81	512	5.80
10	15.8	6.7	0	0	0.23	0.027	0	32.82	2.07	129.54	2.99	2.32	41	7.8	514	5.85
10	16	6.7	0	0	0.14	0.016	0	30.45	1.66	130.58	3.29	2.52	25	7.77	516	5.92
10	16.5	6.5	0	0	0.04	0.005	0	19.19	1.01	74.02	1.57	2.72	14	7.73	522	6.50
10	17	6.2	0	0	0	0.000	0	11.61	0.93	48.21	2.27	3.12	10	7.64	529	7.07
10	18	6.1	0	0	0	0.000	0	6.26	0.29	37.19	1.87	3.52	11	7.53	555	6.40
10	19	6.1	0	0	0	0.000	0	5.31	0.19	40.73	1.05	4.54	18	7.33	599	6.98
10	20	6.1	0	0	0	0.000	0	5.31	0.19	40.41	0.84	5.56	37	6.94	755	8.56
10	21	6.1	0	0	0	0.000	0	8.19	0.22	65.52	0.51	7.53	52	6.5	1660	16.93
10	22	6.3	0	0	0	0.000	0	9.48	0.40	53.95	1.25	9.00	48	6.44	1806	21.43
10	23	6.5	0	0	0	0.000	0	11.49	0.34	49.42	1.97	9.24	46	6.44	1911	22.51

Mes	Prof.	Cl-	SO4	NH4	NO2	NO3	PO4	SiO4	Fe	Ca	Mg	Na	K	Mg/Ca	Na/K	Mg+Ca
	m	meq.l-1	meq.l-1	μM	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM			Na+K
10	15.2	0.33	0.030	77.70	0.04	9	0.15	4.4682	9	0.79	2.83	0.180	0.065	3.59	2.75	0.034
10	15.4	0.33	0.030	85.80	0.03	9	0.14	5.0644	10	0.81	2.87	0.181	0.064	3.57	2.83	0.033
10	15.6	0.34	0.030	93.90	0	0	0.13	5.5	11	0.81	2.88	0.182	0.063	3.56	2.91	0.033
10	15.8	0.34	0.030	97.95	0	0	0.13	6	12	0.81	2.92	0.183	0.062	3.60	2.96	0.033
10	16	0.34	0.030	102	0	0	0.13	6.26	13.6	0.84	2.96	0.184	0.061	3.53	2.99	0.032
10	16.5	0.34	0.027	123	0	0	0.125	6.93	14.5	0.81	2.76	0.172	0.062	3.42	2.77	0.033
10	17	0.35	0.024	144	0	0	0.12	7.60	15.4	0.78	2.57	0.161	0.063	3.31	2.55	0.033
10	18	0.36	0.023	214	0	0	0.14	10.96	21.5	0.94	2.60	0.166	0.075	2.78	2.21	0.034
10	19	0.36	0.018	395	0	0	0.16	16.83	35.5	1.25	2.87	0.190	0.080	2.29	2.38	0.033
10	20	0.37	0.021	1090	0	0	0.18	30.46	111	1.64	2.55	0.171	0.163	1.55	1.05	0.040
10	21	0.3	0.083	4860	0	0	15	114.40	592	3.32	2.79	0.227	0.226	0.84	1.01	0.037
10	22	0.3	0.078	6880	0	0	89	167.60	957	4.09	2.99	0.249	0.317	0.73	0.79	0.040
10	23	0.3	0.054	6910	0	0	90	164.43	1019	5.06	3.95	0.341	0.256	0.78	1.33	0.033

**APÉNDICE 4. Datos fisico-químicos y biológicos de la laguna Arcas-2
usados en los análisis estadísticos.**

1. Junio 1987
2. Julio 1987
3. Agosto 1987
4. Septiembre 1987
5. Noviembre 1987
6. Febrero 1988
7. Abril 1988
8. Junio 1988

Mes	Prof.	T	O2	Sat. O2	Luz	% luz	Clor a	Bclor a	Chrom.	Bclor d	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal
	m	°C	mg/l	%	µEm-2s-1		mg.m-3	mg.m-3	cel.ml-1	mg.m-3	mM	mV		µS.cm-1	meq.l-1
									x 105						
Jun	0	20.1	9.3	110	*	100.000	3.36	0.00	0.00	0.00	0.00	435	8.40	2660	2.82
1	3	18.9	9.2	107	*	8.000	4.61	0.00	0.00	0.00	0.00	435	8.40	2690	3.28
1	6	14.1	14.1	147	*	1.000	7.07	0.00	0.00	0.00	0.00	413	7.95	2610	3.39
1	8	10.2	3.2	28	*	0.500	10.46	0.00	0.00	0.00	0.00	397	7.52	2650	3.58
1	9	9.3	0.2	2	*	0.100	6.38	16.72	0.37	2.02	0.43	-13	7.35	2650	3.62
1	10	8.9	0.1	1	*	0.050	5.67	6.28	1.31	4.33	0.65	-81	7.25	2660	3.93
1	11	8.9	0	0	*	0.010	6.60	6.14	1.02	4.82	0.70	-110	7.21	2680	4.33
1	13	8.9	0	0	*	0.000	9.54	5.94	0.62	2.71	0.80	-126	7.17	2700	4.46
1	14.5	8.8	0	0	*	0.000	8.10	8.95	0.70	1.41	1.49	-147	6.95	2900	7.50
Jul	0	24	7.3	99	1300	100.000	1.79	0.00	0.00	0.00	0.00	338	7.75	2499	3.82
2	4	23.4	8.3	105	105	8.080	4.04	0.00	0.00	0.00	0.00	328	7.64	2454	3.87
2	6	15.3	10.4	113	30	2.310	6.03	0.00	0.00	0.00	0.00	332	7.58	2321	4.05
2	7	12.8	8.8	88	18	1.390	5.07	0.00	0.00	0.00	0.00	334	7.51	2294	4.08
2	7.4	11.9	4	40	15	1.154	5.62	0.00	0.00	0.00	0.00	337	7.40	2300	4.15
2	7.6	11.6	3	30	12	0.923	5.96	0.00	0.00	0.00	0.00	337	7.28	2310	4.16
2	7.8	11.5	2.1	20	10.75	0.827	5.26	0.00	0.00	0.00	0.00	337	7.25	2320	4.18
2	8	11	0.6	6	9.50	0.731	4.64	0.00	0.00	0.00	0.00	316	7.22	2340	4.24
2	8.2	10.9	0.4	4	7.77	0.598	7.38	0.86	0.06	0.81	0.00	261	7.22	2340	4.24
2	8.3	10.6	0.2	2	6.54	0.503	11.05	0.47	0.07	1.75	0.10	243	7.22	2340	4.24
2	8.4	10.5	0.2	2	6.04	0.465	26.75	3.40	0.14	2.06	0.20	214	7.22	2340	4.24
2	8.5	10.5	0.2	2	5.55	0.427	21.12	5.94	0.21	3.74	0.55	21	7.21	2354	4.24
2	8.6	10.3	0.1	1	3.58	0.275	20.88	110.17	6.41	5.72	0.63	-8	7.20	2354	4.69
2	9	9.9	0	0	1.60	0.120	11.07	123.10	2.66	8.14	0.74	-81	7.06	2354	5.14
2	9.5	9.8	0	0	0.40	0.030	4.90	54.30	1.36	7.51	1.07	-96	7.00	2370	5.59
2	10	9.7	0	0	0.08	0.010	8.13	13.74	1.44	12.37	1.31	-104	6.97	2380	6.04
2	11	9.6	0	0	0	0	15.59	27.51	2.02	12.47	1.31	-109	6.95	2406	6.34
2	12	9.5	0	0	0	0	19.64	32.32	1.08	13.58	1.39	-114	6.94	2415	6.48
2	13	9.5	0	0	0	0	23.53	44.82	1.54	14.28	1.39	-117	6.93	2415	6.62
2	14	9.5	0	0	0	0	27.41	34.76	1.62	14.97	1.50	-115	6.90	2519	6.73
Ago	0	22.5	7.9	99	1500	100.000	3.37	0.00	0.00	0.00	0.00	410	7.90	2415	2.98
3	4	22.2	7.8	97	130	8.670	3.96	0.00	0.00	0.00	0.00	401	7.88	2438	2.99
3	6	19.3	5.4	63	55	3.670	5.49	0.00	0.00	0.00	0.00	406	7.42	2352	3.54
3	7	16	1.8	18	33	2.200	6.87	0.00	0.00	0.00	0.00	404	7.35	2376	3.34
3	7.4	15.1	0.3	4	28.875	1.925	2.14	0.00	0.00	0.00	0.00	380	7.32	2356	3.33
3	7.6	14.5	0.2	2	24.75	1.650	6.63	0.00	0.00	0.00	0.00	366	7.33	2335	3.32
3	7.8	14.1	0.2	2	20.625	1.375	9.60	0.00	0.00	0.00	0.00	351	7.34	2315	3.36
3	8	13.7	0.2	2	16.5	1.100	11.05	0.40	0.05	1.20	0.10	181	7.35	2294	3.40
3	8.2	13.4	0.1	1	13.5	0.900	8.16	0.65	0.17	1.05	0.16	179	7.35	2315	3.38
3	8.4	13	0.1	1	10.5	0.700	6.23	2.15	0.34	2.20	0.24	128	7.35	2325	3.37
3	8.6	12.5	0.1	1	7.5	0.500	6.05	2.97	0.37	2.27	0.32	88	7.35	2335	3.36
3	8.8	12.1	0.2	2	5.25	0.350	25.67	307.59	10.20	16.45	0.55	123	7.35	2356	3.33
3	9	11.8	0.1	1	3	0.200	23.00	342.34	12.70	17.90	0.97	88	7.35	2376	3.31
3	9.2	11.6	0	0	1.7	0.110	22.00	163.89	6.04	18.90	0.94	53	7.29	2407	3.82
3	9.5	11	0	0	0.2	0.010	20.39	69.67	3.91	20.39	1.64	-2	7.09	2420	4.34
3	10	10.1	0	0	0	0.000	19.49	69.23	3.78	19.61	2.29	-63	7.03	2380	5.37
3	11	9.7	0	0	0	0.000	18.59	97.29	2.97	18.84	2.79	-92	7.00	2407	6.30
3	12	9.7	0	0	0	0.000	17.69	115.20	3.32	18.06	2.70	-97	6.99	2420	6.61
3	13.5	9.6	0	0	0	0.000	16.79	89.44	1.70	17.28	3.29	-99	6.91	2462	8.19
Sep	1	20.2	7.5	89	270.00	30.000	4.29	0.00	0.00	0.00	0.00	400	7.85	2660	3.04
4	5	19.7	7.1	85	38.00	4.220	4.00	0.00	0.00	0.00	0.00	400	7.80	2690	3.06
4	7	19.6	6.6	79	15.00	1.670	4.98	0.00	0.00	0.00	0.00	390	7.50	2690	3.13

Mes	Prof.	Cl-	SO4	PO4	Si2O5	NO3	NO2	NH4	Ca	Mg	Na	K	Mg	K	Na+K
	m	meq.l-1	meq.l-1	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM	Ca	Na	Ca+Mg
Jun	0	0.293	34.14	0.000	131.56	25.70	0.58	0.90	22.14	3.90	0.219	0.071	0.18	0.32	0.0056
1	3	0.250	32.94	0.000	129.32	14.23	0.49	0.56	23.47	4.11	0.247	0.074	0.18	0.30	0.0058
1	6	0.303	31.89	0.000	147.58	25.7	0.68	8.60	17.39	2.96	0.208	0.055	0.17	0.27	0.0065
1	8	0.280	31.94	0.058	210.14	8.79	0.39	66.10	17.78	2.97	0.251	0.057	0.17	0.23	0.0074
1	9	0.250	32.00	0.000	222.38	0	0	100.00	21.68	3.76	0.258	0.072	0.17	0.28	0.0065
1	10	0.250	30.22	0.000	250.93	0	0	148.00	22.46	3.93	0.281	0.076	0.18	0.27	0.0068
1	11	0.225	35.04	0.000	259.91	0	0	163.00	21.21	3.65	0.255	0.074	0.17	0.29	0.0066
1	13	0.225	33.65	0.000	261.18	0	0	200.00	20.35	3.57	0.260	0.072	0.18	0.28	0.0069
1	14.5	0.225	33.27	7.653	245.26	0	0	870.00	22.61	4.01	0.359	0.109	0.18	0.30	0.0088
Jul	0	0.210	35.09	0.657	146.52	42.90	0.22	14.40	28.93	3.93	0.231	0.079	0.14	0.34	0.0047
2	4	0.210	33.22	0.652	139.30	98.40	0.36	15.60	24.64	3.19	0.183	0.058	0.13	0.32	0.0043
2	6	0.230	32.19	0.631	152.37	69.84	0.51	31.90	27.68	3.58	0.207	0.068	0.13	0.33	0.0044
2	7	0.240	33.50	0.636	188.72	53.97	0.27	50.20	26.90	3.57	0.235	0.072	0.13	0.31	0.0050
2	7.4	0.242	33.27	0.64	198.48	46.83	0.3	53.10	28.03	3.85	0.253	0.079	0.14	0.31	0.0052
2	7.6	0.245	33.05	0.639	208.25	39.69	0.5	56.00	29.16	4.13	0.271	0.086	0.14	0.32	0.0054
2	7.8	0.247	32.83	0.64	218.02	32.54	0.73	58.90	30.29	4.42	0.289	0.092	0.15	0.32	0.0055
2	8	0.250	32.60	0.641	227.79	25.40	0.5	61.80	31.42	4.70	0.307	0.099	0.15	0.32	0.0056
2	8.2	0.25	32.61	0.65	231.35	19.45	0.3	75.53	29.53	4.29	0.280	0.091	0.15	0.33	0.0055
2	8.3	0.26	32.63	0.66	234.92	13.50	0.3	89.25	27.64	3.89	0.253	0.083	0.14	0.33	0.0053
2	8.4	0.26	32.64	0.67	238.48	7.55	0.1	102.98	25.75	3.48	0.226	0.075	0.14	0.33	0.0051
2	8.5	0.260	32.66	0.684	242.04	1.60	0.03	116.70	23.86	3.08	0.199	0.067	0.13	0.34	0.0049
2	8.6	0.250	33.41	0.683	253.88	1.50	0.04	199.88	26.04	3.44	0.234	0.073	0.13	0.59	0.5225
2	9	0.250	33.65	0.68	262.68	0.00	0	283.05	28.22	3.81	0.270	0.078	0.14	0.29	0.0054
2	9.5	0.250	33.81	0.68	279.03	0.00	0	366.23	29.04	3.97	0.281	0.083	0.14	0.30	0.0055
2	10	0.250	33.97	0.673	295.37	0.00	0	449.40	29.86	4.13	0.293	0.088	0.14	0.30	0.0056
2	11	0.250	32.97	0.694	302.59	0.00	0	557.50	27.60	3.75	0.268	0.083	0.14	0.31	0.0056
2	12	0.250	32.28	0.694	303.64	0.00	0	570.80	29.71	4.24	0.295	0.090	0.14	0.30	0.0057
2	13	0.250	33.39	0.790	303.12	0.00	0	590.80	28.61	3.98	0.276	0.088	0.14	0.32	0.0056
2	14	0.250	33.63	0.689	197.74	0.00	0	610.80	27.99	3.78	0.268	0.086	0.14	0.32	0.0056
Ago	0	0.380	39.03	0.127	194.96	42.90	0	21.40	29.86	5.37	0.359	0.108	0.18	0.30	0.0066
3	4	0.370	38.52	0.111	195.93	53.00	0.37	21.50	22.69	4.17	0.235	0.075	0.18	0.32	0.0058
3	6	0.350	35.39	0.064	200.07	64.90	0.43	23.40	21.75	3.87	0.226	0.073	0.18	0.32	0.0058
3	7	0.370	35.64	0.143	226.56	61.00	0.52	26.50	16.37	3.05	0.181	0.062	0.19	0.34	0.0063
3	7.4	0.385	35.20	0.117	234.22	48.25	0.32	26.98	19.10	3.50	0.201	0.070	0.18	0.35	0.0060
3	7.6	0.400	34.77	0.090	241.89	35.50	0.43	27.45	21.83	3.96	0.220	0.077	0.18	0.35	0.0058
3	7.8	0.400	36.11	0.064	249.56	22.75	0.3	27.93	20.93	3.87	0.225	0.076	0.18	0.34	0.0061
3	8	0.400	37.45	0.037	257.22	10.00	0.2	28.40	20.04	3.79	0.229	0.074	0.19	0.32	0.0064
3	8.2	0.435	37.04	0.044	267.12	7.50	0.15	28.54	20.23	3.80	0.243	0.074	0.19	0.30	0.0066
3	8.4	0.453	36.84	0.047	272.07	6.25	0.15	28.68	20.43	3.81	0.257	0.073	0.19	0.28	0.0068
3	8.6	0.470	36.64	0.050	277.02	5.00	0.1	28.95	20.82	3.83	0.284	0.072	0.18	0.25	0.0072
3	8.8	0.505	36.23	0.057	286.92	2.50	0.1	29.23	21.21	3.86	0.312	0.071	0.18	0.23	0.0076
3	9	0.540	35.82	0.064	296.82	0.00	0.1	29.50	21.60	3.88	0.340	0.069	0.18	0.20	0.0080
3	9.2	0.41	35.87	0.09	311.09	0.00	0.00	34.75	22.24	4.03	0.334	0.079	0.18	0.24	0.0079
3	9.5	0.27	35.92	0.12	325.36	0.00	0.00	40.00	22.88	4.18	0.329	0.089	0.18	0.27	0.0077
3	10	0.270	36.01	0.170	353.89	0.00	0.00	50.50	24.17	4.47	0.318	0.109	0.18	0.34	0.0074
3	11	0.250	35.04	0.270	371.10	0.00	0.00	70.90	17.85	3.27	0.205	0.078	0.18	0.38	0.0067
3	12	0.260	36.63	0.302	383.94	0.00	0.00	111.70	20.66	3.78	0.273	0.093	0.18	0.34	0.0075
3	13.5	0.260	35.77	0.482	406.08	0.00	0.00	743.80	17.85	3.41	0.209	0.093	0.19	0.44	0.0071
Sep	1	0.290	38.46	0.053	208.16	80.00	0.37	0.40	18.40	3.30	0.181	0.065	0.18	0.36	0.0057
4	5	0.320	38.46	0.000	207.20	52.00	0.34	0.40	18.40	3.30	0.181	0.065	0.18	0.36	0.0057
4	7	0.330	38.01	0.053	214.90	70.00	0.33	3.50	19.56	3.39	0.194	0.070	0.17	0.36	0.0058

Mes	Prof.	T	O2	Sat. O2	Luz	% luz	Clor a	Bclor a	Chrom.	Bclor d	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal
	m	°C	mg/l	%	µEm-2s-1		mg.m-3	mg.m-3	cel.ml-1	mg.m-3	mM	mV		µS.cm-1	meq.l-1
										x 105					
4	7.6	17.4	0.5	5	11.75	1.306	9.58	0.00	0.00	0.00	0.00	310	7.35	2660	3.32
4	7.8	16.7	0.2	2	10.13	1.125	8.73	0.00	0.00	0.00	0.00	300	7.30	2640	3.36
4	8	15.8	0.1	1	8.50	0.940	8.05	0.07	0.01	4.91	0.00	296	7.35	2620	3.36
4	8.4	14.8	0.1	1	5.18	0.575	7.25	0.34	0.04	4.56	0.05	296	7.37	2600	3.45
4	8.7	13.9	0.4	4	3.51	0.390	17.93	2.44	0.06	2.22	0.04	303	7.38	2600	3.36
4	8.9	13.5	0.1	1	1.85	0.210	21.36	202.29	11.90	8.68	0.23	96	7.34	2600	3.26
4	9.1	13	0.1	1	0.94	0.106	14.79	116.11	6.91	5.89	0.23	-70	7.29	2620	3.53
4	9.3	12.9	0	0	0.025	0.003	19.32	81.59	5.83	21.20	0.79	-97	7.22	2660	3.80
4	9.5	12.3	0	0	0	0.000	11.17	32.37	2.36	18.26	1.20	-126	7.11	2750	4.41
4	10	11.2	0	0	0	0.000	14.70	28.73	2.29	15.43	1.96	-145	7.04	2800	5.53
4	11	10.4	0	0	0	0.000	12.00	49.70	2.36	16.00	2.05	-145	7.01	2850	6.79
4	12	10.2	0	0	0	0.000	10.00	76.90	2.30	15.00	2.15	-150	7.01	2860	6.68
4	13	10.1	0	0	0	0.000	8.00	54.68	1.86	16.00	1.86	-151	6.99	2920	7.55
4	14	9.9	0	0	0	0.000	5.00	40.12	1.99	14.00	2.23	-159	6.93	2990	9.16
Nov	0.5	7.4	8.9	81	400	47.060	3.17	0.00	0.00	0.00	0.00	438	7.75	2790	2.71
5	4	7	8.9	80	51	6.000	3.62	0.00	0.00	0.00	0.00	436	7.76	2790	2.66
5	8	7	8.8	79	7.5	0.880	4.01	0.00	0.00	0.00	0.00	428	7.76	2790	2.62
5	10	7	8.8	79	3.15	0.370	4.24	0.00	0.00	0.00	0.00	420	7.76	2790	2.67
5	12	6.9	8.7	79	1.3	0.150	3.93	0.00	0.00	0.00	0.00	408	7.80	2790	2.70
5	14	6.95	8.7	79	0.215	0.030	3.50	0.00	0.00	0.00	0.00	391	7.80	2780	2.68
Feb	0.5	6.9	10.5	93	64	42.670	3.00	0.00	0.00	0.00	0.00	346	7.99	2690	3.35
6	4	6.8	10.3	92	12.4	8.270	3.63	0.00	0.00	0.00	0.00	352	7.98	2700	3.31
6	6	6.7	10.3	91	5.6	3.730	3.16	0.00	0.00	0.00	0.00	355	7.97	2700	3.25
6	8	6.4	9.8	87	2.21	1.470	3.33	0.00	0.00	0.00	0.00	357	7.94	2700	3.29
6	10	6.3	9.3	82	0.8	0.530	3.57	0.00	0.00	0.00	0.00	349	7.89	2700	3.26
6	12	6.4	6.3	55	0.275	0.180	5.63	0.00	0.00	0.00	0.00	261	7.72	2710	3.35
6	13.6	6.4	3.8	34	0.1	0.070	5.42	0.00	0.00	0.00	0.00	102	7.52	2710	3.31
Abr	0.5	15.3	9.4	103	650	40.630	3.72	0.00	0.00	0.00	0.00	311	8.04	2400	3.32
7	4	11.3	10.2	102	120	7.500	3.13	0.00	0.00	0.00	0.00	325	7.92	2200	3.41
7	6	9.9	10.4	100	51	3.190	5.06	0.00	0.00	0.00	0.00	327	8.01	2100	3.39
7	9	7.1	5.3	48	11	0.690	8.30	0.00	0.00	0.00	0.00	339	7.54	2000	3.29
7	9.5	7	4.3	39	8.25	0.515	7.74	0.00	0.00	0.00	0.00	337	7.52	1975	3.48
7	10	6.8	2.5	21	5.5	0.340	9.47	0.68	0.02	0.00	0.01	336	7.45	1950	3.55
7	10.2	6.8	0.8	8	4.3	0.270	12.00	1.62	0.04	0.00	0.01	61	7.37	1950	3.55
7	10.5	6.8	0.2	2	3.6	0.230	10.69	1.56	0.11	0.00	0.01	233	7.38	1950	3.35
7	10.75	6.8	0.1	1	3	0.190	14.34	1.64	0.11	0.00	0.01	27	7.38	1950	3.34
7	11	6.7	0	0	2.45	0.150	7.75	2.50	0.27	0.00	0.06	-2	7.38	1950	3.32
7	12	6.7	0	0	0.75	0.050	7.63	8.82	0.67	0.00	0.07	-47	7.36	1950	5.70
7	13	6.7	0	0	0	0.000	6.64	9.73	0.75	0.00	0.05	-56	7.33	1950	3.65
7	14.3	7.1	0	0	0	0.000	5.00	5.99	0.58	0.00	0.67	-98	7.10	2000	4.82
Jun	0.5	20.6	8.2	100	850	48.570	3.82	0.00	0.00	0.00	0.00	290	8.07	2540	2.82
8	3.5	18.4	12.3	142	120	6.860	7.38	0.00	0.00	0.00	0.00	307	8.08	2550	3.28
8	6.5	12	11.4	116	15.5	2.183	7.26	0.00	0.00	0.00	0.00	320	8.01	2600	3.39
8	8	9.5	3	30	11.5	0.660	12.64	0.89	0.10	0.00	0.00	313	7.60	2680	3.58
8	8.5	9	0.3	3	7.9	0.450	15.96	1.39	0.10	0.00	0.00	276	7.47	2690	3.60
8	8.8	8.8	0.1	1	6.3	0.360	38.77	6.89	0.60	0.00	0.01	172	7.45	2690	3.61
8	9	8.6	0	0	4.7	0.270	40.55	85.97	4.06	0.00	0.02	46	7.44	2700	3.62
8	9.2	8.5	0	0	2.25	0.110	14.98	26.93	2.65	0.82	0.10	-19	7.32	2700	3.70
8	9.5	8.4	0	0	1.1	0.060	8.61	22.98	1.22	2.22	0.15	-42	7.32	2710	3.78
8	10	8.2	0	0	0.38	0.020	7.27	18.88	1.06	2.55	0.22	-65	7.29	2710	3.93

Mes	Prof.	Cl-	SO4	PO4	Si2O5	NO3	NO2	NH4	Ca	Mg	Na	K	Mg	K	Na+K
	m	meq.l-1	meq.l-1	µM	µM	µM	µM	µM	mM	mM	mM	mM	Ca	Na	Ca+Mg
4	7.6	0.360	37.27	0.000	232.41	42.00	0.2	38.00	18.59	3.25	0.190	0.068	0.17	0.36	0.0059
4	7.8	0.360	36.53	0.000	249.92	54.00	0.03	47.00	18.11	3.18	0.187	0.066	0.18	0.35	0.0060
4	8	0.400	36.65	0.000	264.84	64.00	0.02	48.00	17.62	3.11	0.185	0.065	0.18	0.35	0.0060
4	8.4	0.420	36.37	0.000	280.24	66.00	0.02	51.00	17.44	3.11	0.204	0.064	0.18	0.31	0.0065
4	8.7	0.380	36.08	0.000	295.64	36.00	0.03	50.00	17.35	3.11	0.214	0.063	0.18	0.30	0.0068
4	8.9	0.410	42.75	0.048	319.88	24.00	0.1	46.00	17.26	3.11	0.223	0.063	0.18	0.28	0.0070
4	9.1	0.400	39.78	0.12	337.77	0.00	0.00	63.50	17.19	3.09	0.223	0.065	0.18	0.29	0.0071
4	9.3	0.300	38.30	0.19	346.71	0.00	0.00	81.00	17.16	3.08	0.224	0.067	0.18	0.30	0.0072
4	9.5	0.300	36.82	0.25	355.65	0.00	0.00	150.00	17.12	3.07	0.224	0.068	0.18	0.30	0.0072
4	10	0.280	34.94	0.323	375.63	0.00	0.00	260.00	16.98	3.04	0.224	0.073	0.18	0.32	0.0074
4	11	0.280	34.83	0.207	437.93	0.00	0.00	370.00	16.69	2.96	0.225	0.082	0.18	0.37	0.0078
4	12	0.280	36.07	0.29	438.86	0.00	0.00	390.00	16.75	3.10	0.230	0.092	0.19	0.40	0.0081
4	13	0.290	34.19	0.371	477.40	0.00	0.00	440.00	16.78	3.17	0.232	0.097	0.19	0.42	0.0082
4	14	0.290	34.45	0.631	497.77	0.00	0.00	660.00	16.81	3.24	0.235	0.101	0.19	0.43	0.0084
Nov	0.5	0.270	35.88	0.990	249.48	27.00	0.83	70.00	17.31	3.03	0.168	0.057	0.17	0.34	0.0055
5	4	0.250	37.08	0.996	241.60	22.00	0.83	78.00	16.84	3.05	0.167	0.057	0.18	0.34	0.0056
5	8	0.270	36.87	0.000	259.56	34.00	0.75	74.00	17.54	3.21	0.181	0.059	0.18	0.33	0.0058
5	10	0.290	36.27	0.328	260.79	52.00	0.85	74.00	17.08	3.02	0.181	0.058	0.18	0.32	0.0060
5	12	0.280	36.68	0.000	258.15	68.00	0.71	74.00	16.76	3.08	0.182	0.057	0.18	0.31	0.0060
5	14	0.300	36.40	1.318	239.49	64.00	0.72	72.00	17.15	3.02	0.179	0.059	0.18	0.33	0.0059
Feb	0.5	0.700	24.60	0.300	205.96	15.00	0.67	37.10	15.98	3.27	0.194	0.059	0.20	0.31	0.0066
6	4	0.420	22.45	0.200	203.24	15.00	0.6	41.80	16.69	3.33	0.205	0.063	0.20	0.31	0.0067
6	6	0.420	25.20	0.220	199.32	30.00	0.58	42.80	15.91	3.33	0.199	0.061	0.21	0.31	0.0068
6	8	0.420	23.96	0.210	209.13	47.00	0.62	45.70	15.97	3.33	0.199	0.064	0.21	0.32	0.0068
6	10	0.420	23.57	0.150	210.50	38.00	0.62	47.90	16.37	3.34	0.202	0.062	0.20	0.31	0.0067
6	12	0.440	25.03	0.180	225.72	21.00	1.12	85.50	16.14	3.38	0.206	0.063	0.21	0.31	0.0069
6	13.6	0.670	24.04	0.160	222.60	54.00	0.57	93.90	16.20	3.40	0.208	0.064	0.21	0.31	0.0069
Abr	0.5	0.173	33.61	0.122	178.38	66.00	0.62	16.24	15.91	3.02	0.176	0.061	0.19	0.35	0.0063
7	4	0.162	32.67	0.074	202.87	70.00	1.00	18.44	15.98	2.99	0.174	0.060	0.19	0.35	0.0062
7	6	0.170	33.01	0.175	214.54	60.00	0.69	19.08	14.89	3.14	0.193	0.064	0.21	0.33	0.0071
7	9	0.177	33.01	0.053	290.94	58.00	1.00	75.00	15.75	2.97	0.199	0.063	0.19	0.32	0.0070
7	9.5	0.177	33.05	0.069	289.61	54.00	1.00	82.80	15.94	3.00	0.186	0.062	0.19	0.33	0.0066
7	10	0.170	33.09	0.053	301.24	54.00	1.00	95.80	16.14	3.02	0.174	0.061	0.19	0.35	0.0061
7	10.2	0.174	32.81	0.037	310.07	0.00	0	112.60	16.24	3.01	0.174	0.061	0.19	0.35	0.0061
7	10.5	0.150	32.64	0.111	299.47	0.00	0	113.00	16.33	2.99	0.173	0.061	0.18	0.35	0.0061
7	10.75	0.150	32.82	0.08	299.47	0.00	0	114.30	16.43	2.97	0.173	0.060	0.18	0.35	0.0060
7	11	0.150	32.91	0.040	313.33	0.00	0	115.60	16.53	2.96	0.172	0.060	0.18	0.35	0.0060
7	12	0.140	33.00	0.074	315.39	0.00	0	120.20	16.37	3.00	0.176	0.062	0.18	0.35	0.0061
7	13	0.140	34.58	0.058	322.78	0.00	0	128.40	16.45	3.04	0.201	0.065	0.19	0.33	0.0068
7	14.3	0.140	32.25	0.816	379.86	0.00	0	326.00	17.23	3.33	0.206	0.074	0.19	0.36	0.0068
Jun	0.5	0.586	30.79	0.127	95.17	25.70	0.09	0.90	15.99	2.86	0.169	0.059	0.18	0.35	0.0060
8	3.5	0.556	31.17	0.058	109.38	14.23	0.51	0.56	15.48	2.73	0.157	0.053	0.18	0.33	0.0058
8	6.5	0.605	32.25	0.069	153.16	25.7	0.28	8.60	15.80	2.82	0.175	0.052	0.18	0.30	0.0061
8	8	0.560	32.10	0.021	207.50	8.79	0.28	66.10	16.13	2.87	0.173	0.056	0.18	0.32	0.0060
8	8.5	0.570	32.67	0.074	230.96	8.00	0.32	78.08	16.14	2.90	0.179	0.056	0.18	0.32	0.0062
8	8.8	0.50	32.42	0.09	238.04	8.00	0.2	90.05	16.15	2.93	0.185	0.057	0.18	0.31	0.0063
8	9	0.500	32.17	0.106	245.12	3.00	0.17	114.00	16.16	3.00	0.197	0.058	0.19	0.30	0.0067
8	9.2	0.400	32.14	0.13	248.52	0.00	0.05	122.50	16.12	2.97	0.193	0.059	0.18	0.30	0.0066
8	9.5	0.300	32.11	0.15	251.92	0.00	0.03	131.00	16.07	2.95	0.189	0.059	0.18	0.31	0.0065
8	10	0.300	32.04	0.188	258.72	0.00	0.00	148.00	15.98	2.90	0.180	0.059	0.18	0.33	0.0063

Mes	Prof.	T	O2	Sat. O2	Luz	% luz	Clor a	Bclor a	Chrom.	Bclor d	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal
	m	°C	mg/l	%	μEm-2s-1		mg.m-3	mg.m-3	cel.ml-1	mg.m-3	mM	mV		μS.cm-1	meq.l-1
									x 10 ⁵						
8	11	8.1	0	0	0.04	0.002	8.52	21.38	0.77	2.42	0.36	-93	7.26	2710	4.33
8	12	8.1	0	0	0	0.000	13.61	20.44	1.05	1.62	0.34	-97	7.26	2720	4.44
8	13	8.1	0	0	0	0.000	26.04	29.06	1.49	0.11	0.50	-110	7.26	2720	4.46
8	14	8.1	0	0	0	0.000	34.57	35.24	1.59	0.00	1.87	-140	7.10	2740	8.57

Mes	Prof.	Cl ⁻	SO ₄	PO ₄	SiO ₂	NO ₃	NO ₂	NH ₄	Ca	Mg	Na	K	<u>Mg</u>	<u>K</u>	<u>Na+K</u>
	m	meq.l-1	meq.l-1	μM	μM	μM	μM	μM	mM	mM	mM	mM	Ca	Na	Ca+Mg
8	11	0.300	33.03	0.23	250.18	0.00	0.00	163.00	16.03	3.02	0.196	0.062	0.19	0.32	0.0068
8	12	0.300	32.22	0.270	264.92	0.00	0.00	175.00	15.98	2.93	0.189	0.062	0.18	0.33	0.0066
8	13	0.300	32.87	0.244	270.16	0.00	0.00	198.00	15.92	2.83	0.181	0.061	0.18	0.34	0.0065
8	14	0.300	29.44	1.330	420.02	0.00	0.00	870.00	16.65	3.11	0.197	0.096	0.19	0.49	0.0074

APÉNDICE 5. Matriz de correlación obtenida con los valores de los parámetros limnológicos de la laguna de La Cruz

Los valores estadísticamente significativos ($p < 0.01$) se indican con un área sombreada.

	Temp.	Oxíg.	% Sat.	% luz	Clor a	Bclor a	Chrom.	Bclor d	Chlor.	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal.	Cloru.	Sulf.	Amon.	Nitrit.	Nitrat.	Fosf.	Silic.	Fe	Ca	Mg	Na	K	
Temp.	1																										
Oxíg.	0.63	1																									
% Sat. Ox.	0.76	0.91	1																								
% luz inci.	0.72	0.81	0.80	1																							
Clor. a	0.29	0.65	0.49	0.62	1																						
Bclor. a	-0.60	-0.89	-0.89	-0.72	-0.57	1																					
Cromatic.	-0.55	-0.87	-0.85	-0.66	-0.57	0.96	1																				
Bclor. d	-0.46	-0.76	-0.70	-0.65	-0.77	0.82	0.83	1																			
Clorobiac.	-0.42	-0.71	-0.64	-0.65	-0.82	0.77	0.77	0.95	1																		
Sulfhíd.	-0.56	-0.90	-0.81	-0.85	-0.74	0.86	0.82	0.81	0.80	1																	
Eh	0.39	0.69	0.57	0.71	0.74	-0.62	-0.61	-0.71	-0.72	-0.79	1																
pH	0.58	0.74	0.72	0.83	0.65	-0.68	-0.60	-0.68	-0.67	-0.82	0.67	1															
Conduct.	-0.29	-0.44	-0.39	-0.56	-0.53	0.40	0.32	0.48	0.49	0.56	-0.47	-0.86	1														
Alcal. tot.	-0.25	-0.42	-0.35	-0.53	-0.52	0.37	0.29	0.45	0.46	0.53	-0.44	-0.83	0.97	1													
Cloruro	-0.02	-0.09	-0.10	-0.10	-0.18	0.18	0.13	0.14	0.23	0.14	-0.13	-0.13	0.13	0.12	1												
Sulfato	0.16	0.19	0.16	0.21	0.19	-0.04	-0.03	-0.10	-0.07	-0.20	0.13	0.18	-0.03	-0.07	0.03	1											
Amonio	-0.68	-0.68	-0.68	-0.76	-0.57	0.61	0.55	0.61	0.61	0.68	-0.58	-0.82	0.63	0.63	0.17	-0.23	1										
Nitrito	0.37	0.69	0.58	0.72	0.73	-0.59	-0.57	-0.62	-0.64	-0.77	0.73	0.71	-0.52	-0.51	-0.23	0.33	-0.60	1									
Nitrato	0.41	0.68	0.57	0.76	0.83	-0.62	-0.60	-0.77	-0.80	-0.80	0.80	0.75	-0.57	-0.56	-0.17	0.24	-0.65	0.86	1								
Fosf. solub.	-0.16	-0.30	-0.26	-0.33	-0.34	0.28	0.22	0.25	0.28	0.34	-0.26	-0.50	0.65	0.67	0.28	-0.01	0.40	-0.34	-0.32	1							
Silicato	-0.53	-0.64	-0.68	-0.69	-0.58	0.62	0.56	0.62	0.61	0.69	-0.54	-0.85	0.77	0.71	0.15	-0.04	0.65	-0.57	-0.63	0.43	1						
Hierro tot.	-0.56	-0.81	-0.75	-0.82	-0.71	0.77	0.71	0.78	0.77	0.90	-0.69	-0.84	0.66	0.61	0.07	-0.13	0.67	-0.63	-0.75	0.37	0.75	1					
Calcio	-0.33	-0.49	-0.42	-0.57	-0.59	0.45	0.40	0.55	0.57	0.60	-0.52	-0.87	0.95	0.91	0.11	0.00	0.61	-0.55	-0.63	0.59	0.79	0.69	1				
Magnesio	0.11	-0.05	0.02	0.03	-0.24	0.06	0.10	0.16	0.19	0.08	-0.06	-0.12	0.25	0.24	-0.05	0.17	-0.07	-0.08	-0.14	0.19	0.19	0.09	0.43	1			
Sodio	-0.16	-0.33	-0.26	-0.29	-0.45	0.35	0.37	0.45	0.44	0.38	-0.34	-0.48	0.54	0.50	0.08	0.14	0.27	-0.30	-0.40	0.39	0.49	0.42	0.71	0.72	1		
Potasio	-0.14	-0.32	-0.23	-0.38	-0.45	0.30	0.25	0.42	0.40	0.44	-0.36	-0.67	0.83	0.80	0.07	0.06	0.38	-0.37	-0.46	0.56	0.63	0.54	0.85	0.41	0.74	1	

APÉNDICE 6. Matriz de correlación obtenida con los valores de los parámetros limnológicos de la laguna Arcas-2

Los valores estadísticamente significativos ($p < 0.01$) se indican con un área sombreada.

	Temp.	Oxíg.	% Sat.	% luz	Clor a	Bclor a	Chrom.	Bclor c	S=	Eh	pH	Cond.	Alcal.	Cloru.	Sulf.	Amon.	Nitrit.	Nitrat.	Fosf.	Silic.	Ca	Mg	Na	K	
Temp.	1																								
Oxígeno	0.34	1																							
% Sat. Ox.	0.36	0.89	1																						
% luz inci.	0.51	0.85	0.74	1																					
Clor. a	-0.26	-0.61	-0.68	-0.56	1																				
Bclor. a	-0.35	-0.87	-0.85	-0.76	0.75	1																			
Cromatiác.	-0.34	-0.88	-0.85	-0.76	0.73	0.99	1																		
Bclor. c	-0.14	-0.73	-0.71	-0.64	0.54	0.82	0.82	1																	
Sulfhid.	-0.30	-0.88	-0.81	-0.81	0.63	0.93	0.93	0.88	1																
Eh	0.31	0.83	0.66	0.85	-0.40	-0.74	-0.75	-0.66	-0.83	1															
pH	0.30	0.82	0.89	0.79	-0.60	-0.75	-0.74	-0.70	-0.78	0.70	1														
Conduct.	0.07	-0.03	0.09	-0.11	-0.06	0.00	0.02	0.19	0.07	-0.24	0.10	1													
Alcal. tot.	-0.23	-0.73	-0.59	-0.76	0.44	0.62	0.61	0.58	0.73	-0.84	-0.75	0.06	1												
Cloruro	0.43	-0.05	-0.14	-0.03	-0.03	0.02	0.04	0.36	0.16	-0.03	-0.24	0.28	0.03	1											
Sulfato	0.41	-0.02	-0.08	0.05	0.00	0.06	0.08	0.23	0.08	0.05	-0.10	0.09	-0.18	0.69	1										
Amonio	-0.67	-0.66	-0.67	-0.74	0.43	0.60	0.59	0.47	0.61	-0.66	-0.75	0.00	0.65	-0.06	-0.18	1									
Nitrito	0.24	0.86	0.73	0.77	-0.47	-0.79	-0.78	-0.65	-0.82	0.80	0.69	0.03	-0.67	-0.03	-0.03	-0.58	1								
Nitrato	0.41	0.88	0.73	0.82	-0.50	-0.83	-0.83	-0.65	-0.84	0.83	0.68	0.01	-0.67	0.10	0.10	-0.61	0.92	1							
Fosf. solub.	-0.23	-0.21	-0.11	-0.23	0.10	0.17	0.17	0.10	0.21	-0.28	-0.31	-0.11	0.44	-0.15	-0.20	0.40	-0.12	-0.19	1						
Silicato	-0.50	-0.70	-0.74	-0.74	0.48	0.69	0.68	0.56	0.69	-0.67	-0.74	-0.06	0.55	0.19	0.27	0.70	-0.62	-0.63	0.17	1					
Calcio	0.30	-0.07	-0.10	0.02	0.03	0.06	0.06	0.25	0.15	0.00	-0.30	-0.18	0.28	0.39	0.05	0.08	-0.09	-0.01	0.25	-0.15	1				
Magnesio	0.27	-0.05	-0.09	0.04	-0.08	0.01	0.03	0.22	0.12	0.02	-0.20	-0.14	0.18	0.52	0.17	-0.01	-0.07	-0.01	0.12	-0.06	0.84	1			
Sodio	0.09	-0.33	-0.36	-0.28	0.21	0.36	0.38	0.54	0.46	-0.30	-0.45	-0.02	0.40	0.51	0.15	0.24	-0.33	-0.30	0.17	0.20	0.73	0.85	1		
Potasio	0.11	-0.43	-0.40	-0.41	0.16	0.33	0.34	0.47	0.48	-0.50	-0.57	-0.02	0.69	0.45	0.14	0.35	-0.44	-0.35	0.33	0.37	0.66	0.76	0.78	1	

APÉNDICE 7. Artículos publicados.

Phototrophic prokaryotes in a karstic sulphate lake

Eduardo Vicente, Maria A. Rodrigo, Antonio Camacho and Maria R. Miracle

Introduction

In the karstic area of Cuenca (Spain) there is a Tertiary Paleocene gypsum marl plain (near S. Martín River) where the dissolution process has formed a great number of small flooded dolines. One of these, Lake Arcas-2, has been selected for study because of the marked stratification of its waters. Furthermore, its sulphate rich water leads to high sulphide concentrations in the hypolimnetic levels. In this way, an oxygen-sulphide interface develops in summer where a microlayered complex of phototrophic organisms occurs, containing algae, cyanobacteria, and purple bacteria. During maximum stratification (August-October) *Chromatium* is the dominant organism forming a bacterial plate as in other sulphate rich lakes (such as those from the karstic area of Banyoles, Spain; GUERRERO et al. 1985, 1987 b).

The present contribution describes the special features of the Chromatiacea plates in relation to the distribution in the water column of physicochemical factors and of other phototrophic prokaryotes. We also report the vertical distribution of a population of epibiontic bacteria infecting the dominant species of purple sulphur bacteria, *Chromatium weissii*.

Material and methods

Water samples were taken by peristaltic pumping with an 18 cm diameter inlet device (MIRACLE & VICENTE 1985) designed to cause minimal disturbance of the stratification, based on the description of JORGENSEN et al. (1979). By means of a flow-through cell, redox potential and pH were measured during the sampling process, using Ross electrodes as references (ORION 80-05). Light, temperature and oxygen profiles were taken *in situ* with the appropriate sensors. A WTW silver-gold electrode was used for oxygen. Samples for sulphide estimations, collected in screwcap bottles, were protected with a highly alkaline antioxidant buffer (BAUMANN 1974) and analyzed with a silver sulphide electrode (Orion 94-16) and a double junction reference electrode (Orion 90-02). Photosynthetic pigments were extracted as described by SHOAF & LIUM (1976) and calculated according to JEFFREY & HUMPHREY (1975) and TAKAHASHI & ICHIMURA (1970). Direct counts of microorganisms were made on membrane filters stained with carbol-erythrosine (JONES 1979). Axenic cultures of phototrophic bacteria were grown in PFENNIG medium

(PFENNIG & TRÜPER 1981). *Oscillatoria* was grown in BG-11 medium (RIPPKA et al. 1981) supplemented with H_2S to a final concentration of 1 mM, under anoxic conditions. Carotenoids from pure cultures of phototrophic bacteria were extracted with petroleum ether (SCHMIDT et al. 1965) and analyzed spectrophotometrically.

Results and discussion

Lake Arcas-2 is a water body with a maximum depth of 14.5 m in the deeper basin of a double doline (UTM 30SWK732276). Water level is maintained by subterranean feeding compensated by a small irregular outflow. The physicochemical seasonal cycle (1987-88) is described in Fig. 1. One percent of incident light reaches to between 7 and 8 m depth during thermal stratification, but light shows a marked extinction below the bacterial plate (9-10 m). During holomixis, when the plate disappears, a small light intensity ($0.1 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) can reach the bottom. Secchi disk transparency varied from 2 to 3.6 m during the annual cycle. The low water transparency could be explained in part by mineral turbidity from calcium sulphate and carbonate precipitates in suspension (as a result of heavy water mineralization, 2.5 to $3 mS \cdot cm^{-1}$ conductivity), and from colloidal sulphur from sulphide oxidation (GUERRERO et al. 1980).

A thermocline, initiated in June at a depth around 4 m, gets deeper and sharper as summer advances (8 m in September), lasting until late October. The winter temperature does not fall below $6^\circ C$ and there is not temperature inversion; this is probably due to the ground water temperature.

Oxygen isopleths represent clearly the mixing and stratification periods. A sharp oxygen gradient is established during summer stagnation. Two oxygen maxima of late spring merge into a single maximum in summer, below which the oxygen level drops to zero in one or two meters. In September (Fig. 1) two oxygen extinctions were

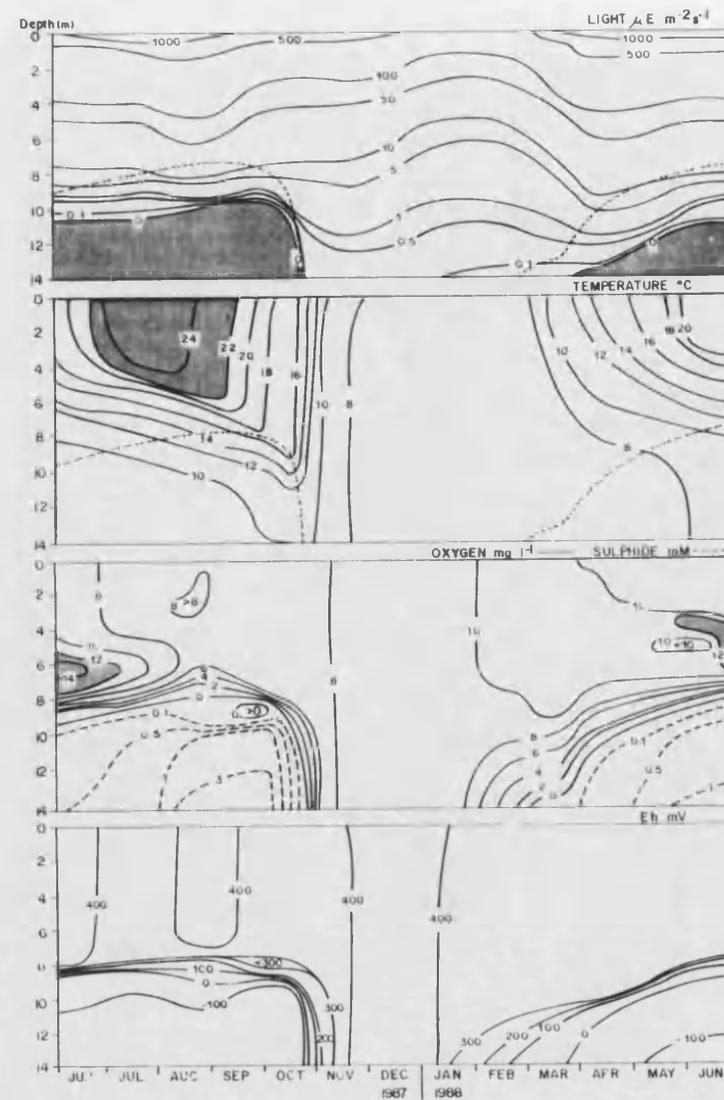


Fig. 1. Isoleths representing depth and temporal distributions of some limnological parameters in Lake Arcas-2. Dotted line in light and temperature graphs indicates oxygen extinction depth.

detected in the profile, at the level of the oxycline, sandwiching a thin layer with oxygen concentrations up to $1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. This is explained by an *Oscillatoria* bloom located at this depth. In the anoxic hypolimnion sulphide concentrations are high, reaching the layers with sufficient available light for the growth of phototrophic bacteria.

Summer stagnation causes a sharp redoxcline strikingly abrupt at the end of summer, which is located one meter or more below the oxycline. The oxidized-reduced interface is most frequently situated at a depth around 9 m, where bacterial plates are also found. In September, associated with the above mentioned double oxygen extinction, a corresponding redox variation can be observed (Fig. 1).

Phytoplankton biomass is not very high, due to the peculiar characteristics of the water, i.e. subterranean feeding and surface outflow, low transparency, and high alkalinity (4 to $5 \text{ meq} \cdot \text{l}^{-1}$) causing phosphate precipitation. Table 1 shows the chlorophyll *a* content per m^2 in the water column from the surface to the depth of oxygen extinction (between 8.5 m and the lake bottom depending on the season). It can be observed that algal biomass is much less important than that of purple bacteria in this lake. During summer algal chlorophyll *a* is present at less than $50 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ in the epilimnion while bacteriochlorophyll *a* reaches $600 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$.

Chromatiaceae are found from spring to autumn in the anoxic hypolimnion, producing a mass development in late summer-autumn which is

Table 1. Chlorophyll *a* contents per m^2 of a water column from the surface to oxygen extinction depth and bacteriochlorophyll *a* per m^2 of the rest of the water column, i.e. from this depth to lake bottom. (*: lake bottom)

	1987					1988		
	June	July	August	September	November	February	April	June
Chl. <i>a</i> ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$)	56	34	41	46	53	56	57	72
Oxygen extinction depth (m)	9.5	8.5	8.5	8.5	14.5*	14.5*	10.7	9
Bchl <i>a</i> ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$)	46	240	605	325	0	0	26	149

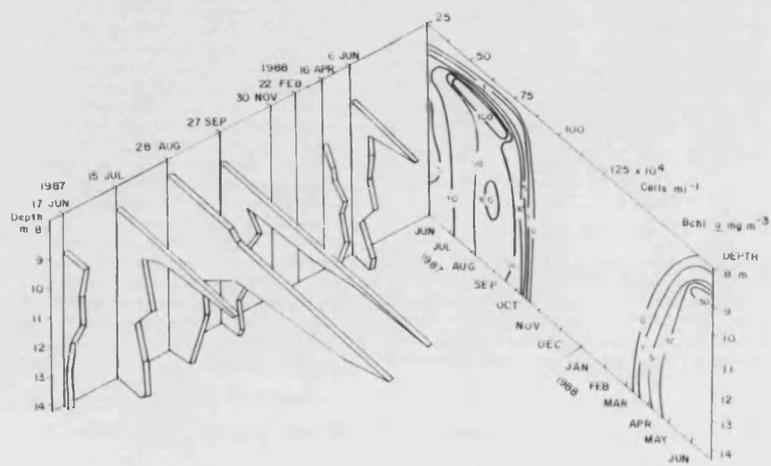


Fig. 2. Vertical profiles of Chromatiaceae total numbers in Lake Arcas-2 at the indicated dates (left side) and bacteriochlorophyll *a* isopleths with respect to depth and time (right side).

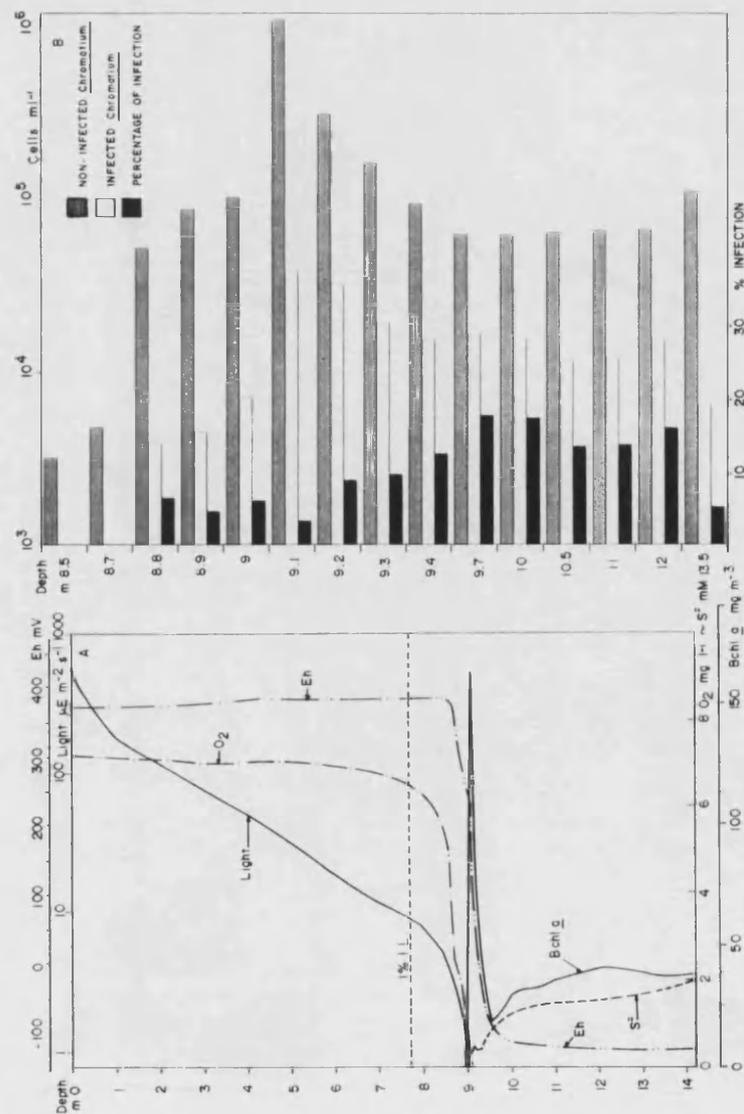


Fig. 3. A) Vertical distribution of light penetration (1% of incident light is indicated), oxygen, sulphide, redox potential (Eh) and bacteriochlorophyll *a*. B) Histograms representing the number of non-infected and epibiont-infected *C. wasser* individuals, and the percentage of infection at indicated depth. A and B Lake Arcas-2, 12 October 1988.

located in a thin layer between 8.8 and 9 m depth (Fig. 2). Density in the well-constituted plate was of the order of 10^6 cells \cdot ml $^{-1}$ with corresponding bacteriochlorophyll *a* concentrations of 10^2 mg \cdot m $^{-3}$ (with its respective absolute maxima of 1.3×10^6 cells \cdot ml $^{-1}$ and 342 mg \cdot m $^{-3}$ in August at 9 m depth). This Chromatiacea plate comprises three main species. The most abundant has been identified as *Chromatium weissei* (Fig. 4) which represents more than 80% of the population. The other two species of purple sulfur bacteria are, a vacuolated and aggregate-forming *Amoebobacter* sp., and a *Thiocapsa* sp., both containing okenone as the major carotenoid. These strains resemble those described by EICHLER & PFENNIG (1988) and CAUMETE et al. (1985) respectively. It is a striking feature that all these three species have okenone as the major carotenoid, interpretable according to the light spectra at the depth of the plate.

Below the purple sulphur bacteria plate, a community of green sulfur bacteria can be found, consisting of *Pelodictyon clathratiforme*, *Chlorobium limicola* and *Chlorobium phaeobacteroides*. Although the hypolimnion contains suitable sulphide concentrations for the growth of green sulfur bacteria, their development is limited by the shading effect of the purple bacteria plate which explains the light depletion plotted in Figs. 1 and 3.

In the hypolimnion of this lake a third group of prokaryotes is found. A vacuolated *Oscillatoria* species (5–6 μ m wide, Fig. 4 B) develops a dense population at the deep metalimnion which may break or displace part of the oxycline downwards in late summer (Fig. 1), because of photosynthetic oxygen production. Moreover, this *Oscillatoria* is distributed throughout the whole anoxic hypolimnion together with the phototrophic sulphur bacteria, reaching high population densities, in spite of the high sulphide concentration. We do not know about the activity of this organism in the anoxic environment, however we have grown it in a Brewer's anaerobic unit, simulating the hypolimnetic conditions, in mixed culture with green sulphur bacteria. This cyanobacterium is probably a mixotroph, considering the very low light intensities prevailing where it was found. Whatever, it could carry out facultative anoxygenic photosynthesis as described by COHEN et al. (1975) and VICENTE & MIRACLE (1984).

A more detailed study of samples from October 1988 showed that *Chromatium weissei* cells had attached to them small rod-shaped epibionts, 0.4 \times 0.8 μ m of size (Fig. 4 C, D, and E). Most *Chromatium* cells hosted only one of these microorganisms, some of them carried more than one and up to five on a single cell. The presence of this

epibiont has not been observed on any other phototrophic bacteria or other organisms occurring in Lake Arcas-2. This epibiontic microorganism resembles that described by ESTEVE et al. (1983). The vertical distribution of *C. weissei* and its epibiont as well as the percentage of infected *Chromatium* cells, some physicochemical parameters and bacteriochlorophyll-*a* concentrations are shown in Fig. 3. The percentage of infected cells is minimum at the *C. weissei* peak and increases downwards. Our interpretation of this is that the rate of infection is highest where the relative proportion of infective versus susceptible individuals is lowest; this proportion is lowest at the peak density of *Chromatium* (9.1 m), where *Chromatium* growth rate is the highest. On the other hand, deeper below the plate, the ratio infective/susceptible is higher, because: 1) the *Chromatium* growth rate is lower and 2) there is a continual increase in the number of infected/infective individuals coming from above, adding to the original infective stock of an aged population, in the deeper water layers. Our interpretation, based on the mathematical theory of epidemics, differs from that proposed by ESTEVE et al. (1983) and GUERRERO et al. (1986) who suggest that the epibiont is an opportunistic scavenger whose attachment occurs preferentially in light-starved or debilitated *Chromatium*; this could be a complementary hypothesis.

The vertical distribution of photosynthetic bacteria in Arcas-2 (Fig. 3) resembles the type II distribution of TAKAHASHI & ICHIMURA (1970), i.e. a thin but dense plate established just in the oxidative-reductive zone, while densities at other depths are much reduced. These authors suggest that this happens when both light and sulphide concentrations are sufficiently high in the plate zone. Other authors (GUERRERO et al. 1987 a) report that this type of *Chromatium* plate is found where H₂S and light both have very steep gradients at the oxidative-reductive interface, the rate of sulphide supply being more important than the prevailing concentration.

The keen-shape bacterial plate of Lake Arcas-2, and its position within the steep gradient of light and H₂S, is shown in Fig. 3. In our opinion the abrupt gradients are sharpened by the activity of the *Chromatium* plate itself, by self-shading and by consumption of the high sulphide supply from below. These conditions are found from summer to early autumn in Lake Arcas-2, and the plate is reformed every year from the beginning of the stratification period. At the end of its viable pe-

riod, the mature plate can be very complex and structured, with an assemblage of populations of others groups of organisms such as cyanobacteria, and epibionts attached to the predominant purple bacteria.

Acknowledgements

We thank sincerely Dr. P. A. TYLER for the language revision of the manuscript. This study was supported by the grant 225/86 from the CAICYT (MEC, Spain).

References

- BAUMANN, E. W., 1974: Determination of parts per billion of sulfide in water with sulfide selective electrode. - *Anal. Chem.* **46**: 1345–1347.
- CAUMETTE, P., SCHMIDT, K., BIBLI, H. & PFENNIG, N., 1985: Characterization of a *Thiocapsa* strain containing okenone as major carotenoid. - *System. Appl. Microbiol.* **6**: 132–136.
- COHEN, Y., PADAN, E. & SHILO, M., 1975: Facultative anoxygenic photosynthesis in the cyanobacterium *Oscillatoria limnetica*. - *J. Bacteriol.* **123** (3): 855–861.
- EICHLER, B. & PFENNIG, N., 1988: A new purple sulfur bacterium from stratified freshwater lakes, *Amoebobacter purpureus* sp. nov. - *Arch. Microbiol.* **149**: 395–400.
- ESTEVE, I., GUERRERO, R., MONTESINOS, E. & ABELLA, C., 1983: Electron microscope study of the interaction of epibiontic bacteria with *Chromatium minus* in natural habitats. - *Microb. Ecol.* **9**: 57–64.
- GUERRERO, R., ESTEVE, I., PEDROS-ALIO, C. & GAJÚ, N., 1987 a: Predatory bacteria in prokaryotic communities. The earliest trophic relationships. - *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **503**: 238–250.
- GUERRERO, R., ESTEVE, I., PEDROS-ALIO, C. & MAS, J., 1987 b: Communities of phototrophic sulfur bacteria in lakes of the Spanish mediterranean region. - *Acta Academiae Aboensis* **47** (2): 125–151.
- GUERRERO, R., MONTESINOS, E., ESTEVE, I. & ABELLA, C., 1980: Physiological adaptation and growth of purple sulfur bacteria in a meromictic lake (Vila) as compared to a holomictic lake (Siso). - *Develop. Hydrobiol.* **3**: 161–171.
- GUERRERO, R., MONTESINOS, E., PEDROS-ALIO, C., ESTEVE, I., MAS, J., GEMERDEN, H. VAN, HOFMAN, P. A. G. & BACKKER, J. F., 1985: Phototrophic sulfur bacteria in two Spanish lakes: vertical distribution and limiting factors. - *Limnol. Oceanogr.* **30** (5): 919–931.
- GUERRERO, R., PEDROS-ALIO, C., ESTEVE, I., MAS, J., CHASE, D. & MARGULIS, L., 1986: Predatory prokaryotes: predation and primary consumption evolved in bacteria. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **83**: 2138–2142.

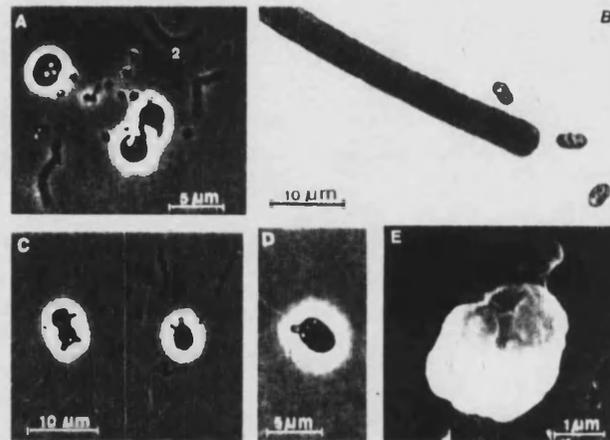


Fig. 4. Micrographs showing photosynthetic microorganisms and *Chromatium* epibiont from the hypolimnion of Lake Arcas-2. A) *Chromatium weissei* and some green sulphur bacteria. B) *Oscillatoria* filament and *C. weissei*. C and D) *C. weissei* with attached epibionts. E) Scanning electron micrograph showing *C. weissei* infected by the epibiont.

- JEFFREY, S. W. & HUMPHREY, G. F., 1975: New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. – *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167: 191–194.
- JONES, J. G., 1979: A guide to methods for estimating microbial numbers and biomass in freshwater. – *Freshwater Biological Association Scientific Publication* 39: 1–112. – Ambleside, Cumbria.
- JORGENSEN, B. B., KUENEN, J. G. & COHEN, Y., 1979: Microbial transformations of sulfur compounds in a stratified lake (Solar Lake, Sinai). – *Limnol. Oceanogr.* 24 (5): 799–822.
- MIRACLE, M. R. & VICENTE, E., 1985: Phytoplankton and photosynthetic sulfur bacteria production in the meromictic coastal lagoon of Cullera (Valencia, Spain). – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 2214–2220.
- MONTESINOS, E., GUERRERO, R., ABELLA, 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 (5): 1007–1016.
- PHENNIG, N. & TRUPER, H. G., 1981: Isolation of members of the families Chromatiaceae and Chlorobiaceae. – In: STARR, M. P. et al. (Eds.): *The Prokaryotes. A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria*: 279–289. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- RIPPKA, R., WATERBURY, J. B. & STANIER, R. Y., 1981: Isolation and purification of cyanobacteria: some general principles. – In: STARR, M. P. et al. (Eds.): *The Prokaryotes. A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria*: 212–220. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- SCHMIDT, K., PHENNIG, N. & LIAAEN-JENSEN, S. L., 1965: Carotenoids of Thiorhodaceae IV. The carotenoids composition of 25 pure isolates. – *Arch. Microbiol.* 52: 132–146.
- SHOAF, W. T. & LIUM, B. W., 1976: Improved extraction of chlorophyll *a* and *b* from algae using dimethyl sulfoxide. – *Limnol. Oceanogr.* 21: 926–928.
- TAKAHASHI, M. & ICHIMURA, S., 1970: Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes. – *Limnol. Oceanogr.* 15 (6): 929–944.
- VICENTE, E. & MIRACLE, M. R., 1984: Distribution of photosynthetic organisms in a temporal stratified karstic pond near Cuenca, Spain. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1704–1710.

Authors' address:

Department of Microbiology and Ecology,
Faculty of Biology, University of Valencia,
E-46100-Burjassot (Valencia).

This is a reprint of

Verhandlungen – Proceedings – Travaux

of the International Association for Theoretical and Applied Limnology, Congress in Munich 1989

If you are a member of this association you receive these "Proceedings" against your yearly membership fee of Swiss Francs 50. –

Please notice also the

Archiv für Hydrobiologie

an official organ of the International Association for Theoretical and Applied Limnology (SIL), and its Supplements.

Edited by: Prof. Dr. H. KAUSCH, Hamburg, Germany West and
Prof. Dr. W. LAMPERT, Plön/Holstein, Germany West.

Editorial Board: Prof. Dr. CAROLYN W. BURNS, Dunedin, New Zealand; Prof. Dr. Z. MACIEJ GLIWICZ, Warszawa, Poland; Prof. Dr. J. OVERBECK, Plön, Germany; Prof. Dr. ERIC PATTÉE, Villeurbanne, France; Dr. COLIN S. REYNOLDS, Ambleside, Great Britain; Prof. Dr. ROBERT G. WETZEL, Tuscaloosa, Alabama, USA.

As a member of SIL you are entitled to receive this important journal at a special membership price.

True to its tradition this periodical serves freshwater research in the widest sense, including treatment of problems of brackish and seawater as far as they bear a relationship to limnology. It is the editors' aim to devote increased attention to ecology in association with experimental, above all physiological works corresponding to the more recent developments in limnology. Finally, it is intended that the "Archiv" should continue to form a bridge between theoretical and applied water research.

For details please write to the Publishers E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Johannesstraße 3 A, D-7000 Stuttgart 1.

If you are interested in

Archiv für Hydrobiologie, Supplements

and in the special issues

Ergebnisse der Limnologie/Advances in Limnology

these are available also against a special membership price; for details please ask the Publishers (for address see above).

If you are interested in being a member of the International Association for Theoretical and Applied Limnology, please write to the General Secretary-Treasurer:

Prof. Dr. R. G. WETZEL, Department of Biology,
The University of Alabama, Tuscaloosa, Alabama 35487-0344/USA

Short-term calcite precipitation in the karstic meromictic Lake La Cruz (Cuenca, Spain)

M. A. Rodrigo, E. Vicente and M. R. Miracle

Introduction

Calcium carbonate precipitation is a widespread phenomenon in hardwater lakes (BRUNSKILL 1969, OTSUKI & WETZEL 1972, KELTS & HSU 1978, EFFLER et al. 1982, EFFLER 1984, YIN & JOHNSON 1984). Due to the milky aspect of the lake water, this process is also called "clouding" or "whiting" (BAHURST 1971, STRONG & EADIE 1978), and has several effects on the lake. The reduction of light penetration by increased turbidity due to the presence of calcium carbonate particles is one of the most outstanding effects (MINDER 1926, STRONG & EADIE 1978, SCAVIA 1979). Coprecipitation of phosphorus with calcium carbonate has also been reported to result in decreasing phosphorus availability for phytoplankton growth (OTSUKI & WETZEL 1972, SCAVIA 1979, ROSSKNECHT 1980, KOSCHEL et al. 1983). Dissolved organic compounds may also sediment from the water column together with particulate CaCO_3 (SUESS 1970, OTSUKI & WETZEL 1974). Precipitation of CaCO_3 from lake water can result in a small but significant reduction of the dissolved vitamin B_{12} concentration. This loss, in turn, may influence algal growth and species succession in hardwater lakes (WHITE & WETZEL 1985). Self-flocculation, i.e. enhanced sedimentation of phytoplankton and bacteria due to their aggregation with crystals has been documented by KOSCHEL et al. (1983).

Calcium carbonate precipitation is favoured by high temperature (decreasing solubility of both CaCO_3 and CO_2) and high pH. It is also promoted by photosynthetic activity which causes CO_2 depletion; because of this, the term biogenic CaCO_3 precipitation is often used in this context (MINDER 1926, KELTS & HSU 1978).

In most freshwater lakes calcite is the predominant crystalline phase formed (BRUNSKILL 1969, WEIDEMANN et al. 1985, RAJDT & KOSCHEL 1988) and the morphological diversity of the crystalline forms of calcite is rather low in the most different types of hardwater lakes (RAJDT & KOSCHEL 1988). Aragonite precipitation occurs less often, primarily in slightly saline lakes (CALAT & JACOBSEN 1985, MÜLLER 1971) and in marine environments (CLOUD 1962, WELLS & ILLING 1964).

A whiting phenomenon occurs every summer for a short time period in Lake La Cruz (Cuenca, Spain), a karstic meromictic lake which has previously been described by VICENTE & MIRACLE (1988) and MIRACLE et al.

(1992). The aim of the present study was to describe different aspects of the calcite precipitation process that occurred in the lake between 21 July and 5 August, 1988. We studied the factors which might induce calcite precipitation, examined the effects of precipitation on the optical properties of the lake and on phototrophic organisms, and estimated the degree of epilimnetic decalcification.

Material and methods

Lake La Cruz is a circular depression lake located in a karstic area near Cuenca (UTM 30SWK 962272). Its mean diameter is 132 m and the maximum depth is 23.5 m, at the center of the lake (VICENTE & MIRACLE 1988). This is a biogenic iron-meromictic lake with a permanent monimolimnion below a depth of 18 m. The position of the oxycline varies seasonally between 12.5 and 18 m. Two main species of phototrophic bacteria, *Amoebobacter* sp. and *Pelodictyon clathratiforme*, develop in the anoxic waters.

Water samples were taken at the deepest point of the lake using a peristaltic pump which was connected to an inlet device (MIRACLE et al. 1992). Sediment samples were taken with an Ekman dredge. Determinations of temperature, oxygen, pH, Eh, conductivity, light penetration, chemical and photosynthetic pigment analysis were performed as described by MIRACLE et al. (1992). Counting techniques of bacteria were made as described by VICENTE et al. (1991). Total calcium and magnesium contents were determined in triplicate acid preserved samples by atomic absorption spectrometry. Dissolved Ca and Mg concentrations were measured in the same way, but after in situ filtration through 0.2 μm membrane filters. Total phosphorus was determined after persulfate- H_2SO_4 digestion (GOLFERMAN et al. 1978). Soluble reactive phosphorus was measured in filtered water samples according to MURPHY & RILEY (1962). Carbonate equilibrium was calculated with the WATEQ computer program of TRUESDELL & JONES (1974).

Suspended crystals of calcite were collected by vacuum filtration of the samples through 0.2 μm Nucleopore polycarbonate filters. Two subsamples were cut from the opposite sides of each filter. The subsamples were coated with a thin layer of gold by sputtering. Crystal

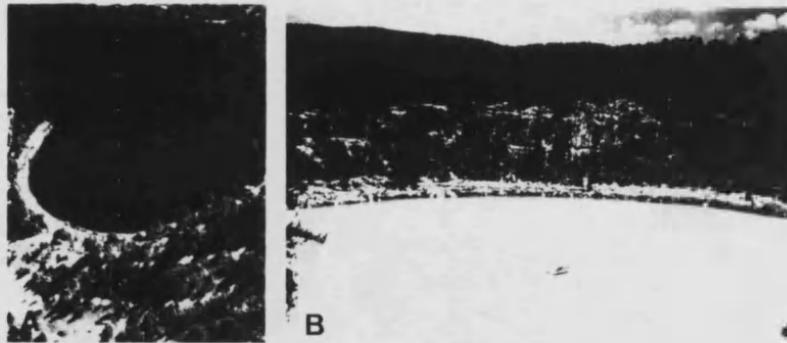


Fig. 1. Lake La Cruz before (A) and during (B) the calcium carbonate precipitation.

morphology was studied with a scanning electron microscope (SEM). An image analyzer, connected to SEM was used for enumeration of the crystals. Length and width of the individual crystals were measured on the scanning electron micrographs, and their volume was calculated by geometric formulas. The crystalline structure was analyzed by X-ray diffraction.

Results and discussion

Lake La Cruz was thermally stratified on 21 July, when the whitening phenomenon began. The thermocline was situated at a depth of 5–6 m and the maximum pH was 8.85 in the mixolimnetic waters. The water turned cloudy due to the precipitation of calcium carbonate (Fig. 1). The whitening peaked on 23 July, abated after 27 July, and ended in the beginning of August. By 5 August the lake water was transparent again. The precipitation process led to an 80% decrease of the Secchi depth; its mean summer value of 5 m dropped to 0.6 m on 21 July. Calcium carbonate precipitation results in different degrees of light reduction in different hardwater lakes. For example, in Otisco Lake the Secchi depth decreased to about 50% and the vertical extinction coefficient (K) increased from $0.45\text{--}0.5\text{ m}^{-1}$ to 0.7 m^{-1} (WEIDEMANN et al. 1985). In Lake Michigan the reduction was 65%, and K varied from $0.17\text{--}0.2\text{ m}^{-1}$ to 0.23 m^{-1} (VANDERPLOEG et al. 1987). In Fayetteville Green Lake a 76% reduction in Secchi depth was recorded (BRUNSKILL 1966). In Lake La Cruz the vertical extinction coefficient reached maximum values (1.91 m^{-1}) in the 0–0.5 m surface layer at the be-

ginning of the precipitation process, and later decreased to 1.29 m^{-1} (Fig. 2). Attenuation through the entire water column caused one percent of incident light to penetrate to 5.25 m on 21 July, to 7.75 m on 27 July, and to 10.25 m on 5 August (Fig. 2). Consequently, no light reached the oxycline during the CaCO_3 precipitation.

This decrease of light penetration significantly affected the vertical distribution of phototrophic organisms (Fig. 3 A). The mean depth of chlorophyll *a* was defined as the depth, below and above which the total amount of chlorophyll *a* was equal. The mean depth was 11 m at the beginning of the whitening, and shifted upwards to 8.5 m by 25 July (Fig. 3 B). By 5 August the mean depth of algal chlorophyll *a* increased again to 12.5 m. During the same period, DASI & MIRACLE (1991) observed vertical migration of several phytoplankton species in Lake La Cruz. The dinoflagellate *Peridinium inconspicuum* was the dominant migrator. The vacuolated green phototrophic bacterium, *Pelodictyon clathratiforme* also changed its mean depth from 16.2 m on 23 July to 15.9 m on 27 July (Fig. 3 C). Although the purple sulphur bacterium, *Anaerobacter* sp., is also vacuolated, its population did not migrate, since the migration was restricted by the oxycline.

SEM observations showed that particulate CaCO_3 appeared as needle-shaped crystals of about 0.2×1 to $0.8 \times 8\text{ }\mu\text{m}$ size (Fig. 5 A). X-ray diffraction studies revealed that Mg-calcite crystals were the only crystalline phase which could be found in the water and sediment samples. The

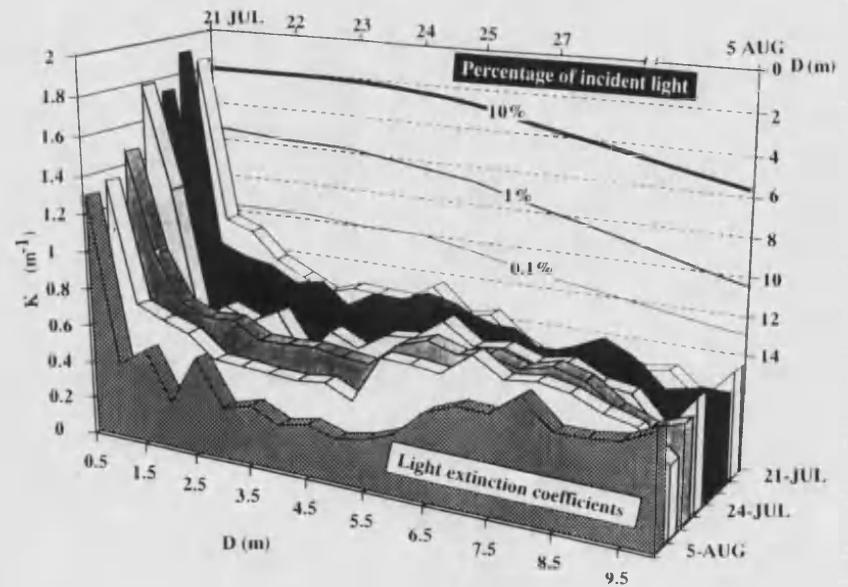


Fig. 2. Vertical extinction coefficients and percentages of incident light during the whitening phenomenon in Lake La Cruz.

Mg/Ca molar ratio of the water appears to control, which carbonate phase is precipitated in lakes (LIPPMANN 1973, BATHURST 1971, MÜLLER et al. 1972, KELTS & HSÜ 1978, HOUSE et al. 1988). MÜLLER et al. (1972) have stated that below a Mg/Ca molar ratios of 2 calcite is the dominant precipitating phase; within a range of 2 and 12 Mg-calcite and aragonite may precipitate; finally when Mg/Ca exceeds 12, aragonite is the only phase found in the water. However, LIPPMANN (1973) observed that at Mg/Ca of 3–4 calcite crystallization was suppressed and only aragonite was formed. FOLK (1974) suggested that the effect of the Mg/Ca ratio might depend on the temperature and other conditions. According to FOLK (1974), presence of magnesium influences the shape of the precipitating crystals by inserting a selective "poisoning" effect on the side faces of calcite. Due to this inhibition, lateral growth of the crystals is blocked, and growth may proceed only along the longitudinal axis (needle-shaped crystals). The Mg/Ca molar ratio was around 4 in the

monimolimnion of Lake La Cruz. In the monimolimnion this value dropped to 1. As the Mg concentration was approximately the same as in the surface waters ($60\text{--}62\text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$), this decrease was due to the increase of the Ca concentration in the monimolimnion.

Frequency distribution of the crystal volumes showed that larger crystals ($0.3\text{--}2\text{ }\mu\text{m}^3$) were predominant in the surface waters (0–4.7 m), whereas almost all of the crystals had a volume of $0.1\text{--}0.2\text{ }\mu\text{m}^3$ in deeper layers (Fig. 7). This could be explained by the fact that the highest supersaturation was observed in these deeper layers. In the surface 8 m of the mixolimnion the concentration of calcite crystals was $6\text{--}7 \times 10^6\text{ cryst. ml}^{-1}$ on 21 July (Fig. 6). Below this depth, almost no crystals were observed. On 22 and 23 of July, the surface concentration decreased to $1.5\text{--}4 \times 10^6\text{ cryst. ml}^{-1}$, and a maximum of $13.2 \times 10^6\text{ cryst. ml}^{-1}$ was recorded at 7.7 m on 23 July. By 5 August, the crystal density decreased considerably in the surface waters ($6\text{--}7 \times 10^6\text{ cryst. ml}^{-1}$). The concen-

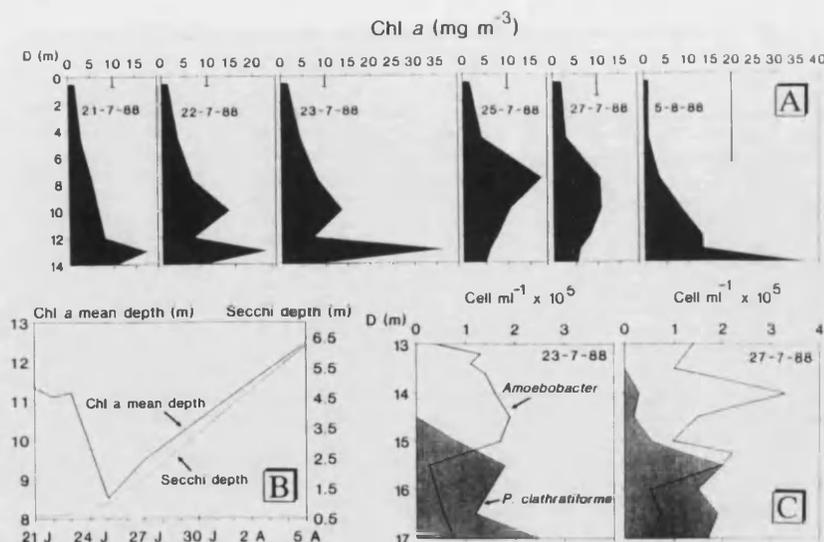


Fig. 3. A) Vertical distribution of chlorophyll *a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in Lake La Cruz during the calcite precipitation process. B) Evolution of the mean depth of chlorophyll *a* and Secchi depth between 21 July and 5 August. C) Vertical distribution of cell numbers of phototrophic bacteria (*Pelodictyon clathratiforme* and *Amoebobacter* sp.) between 13 and 17 m on 23 and 27 July, 1988.

tration remained higher ($5 \times 10^5 \text{ cryst. ml}^{-1}$) between 7 and 10 m.

The calcium concentration shows slight annual variations between 22 and $32 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ in the surface waters of Lake La Cruz. Concentration of both total and dissolved calcium decreased in these layers in the course of the precipitation phenomenon (Fig. 4 A and B). Total Ca concentration was $20.3 \pm 0.6 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ in surface waters on 21 July, and dropped to $16.0 \pm 0.8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ by the end of the process. This reduction corresponded to a 22% decalcification of the water, and was due to the sedimentation of calcium carbonate crystals into the deeper waters. Downward movement of calcium could also be recorded at 10 m where the concentration increased by $2.67 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. Total Ca concentration integrated between 0 and 9 m decreased from $176.7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ on 21 July to $142.6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ on 5 August (Fig. 4 C). Soluble Ca showed a similar pattern of change with $156 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ at the start of the process and $136.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ at the end. The rate of decalcification was $2.23 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ in the surface 9 m of the water column. In the same time, total Ca concentration integrated between 9

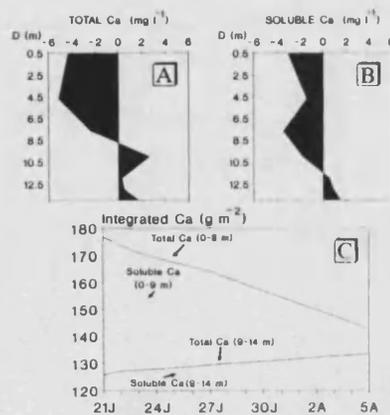


Fig. 4. Changes in the concentration of total (A) and soluble (B) Ca expressed as the concentration difference between the end and the start of the whitening. C) Variation of the total and soluble Ca concentration integrated between 0 and 9 m and between 9 and 14 m.

and 14 m increased with a rate of $0.47 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Integrated soluble Ca content of the 9–14 m layer remained nearly unchanged during the whitening period ($125 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$). Similar to Lake La Cruz, the total Ca concentration in Pyramid Lake decreased by $2.5 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ or 19% and the rate of decalcification was $4.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ in 1978 (GALAT & JACOBSEN 1985). Decalcification of the epilimnion can reach extreme values in very productive hard-water lakes, i.e. in Wintergreen Lake, Michigan (WETZEL 1975) where the CaCO_3 content was reduced in few weeks from nearly $50 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ to almost undetectable levels.

Alkalinity decreased by about $0.6 \text{ meq} \cdot \text{l}^{-1}$ in the upper waters after the whitening process, but remained constant below 9 m. Mg concentrations varied slightly during the whitening without a clear tendency. Concentrations of inorganic nitrogen

and silicate did not change during CaCO_3 precipitation.

Depletion of phosphate from the epilimnion via adsorption onto calcite crystals has been repeatedly shown and has been interpreted as a natural control of lake eutrophication (OTSUKI & WETZEL 1972, SCAVIA 1979, ROSSKNECHT 1980, KOSCHEL et al. 1983, KOSCHEL 1990, MURPHY et al. 1983). In Lake La Cruz, epilimnetic concentrations of SRP are relatively low (around $10 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), and coprecipitation with calcite could not be observed. Calcium carbonate formation was also not found to result in P depletion in Pyramid Lake either, where needle-shaped aragonite crystals were precipitated (GALAT & JACOBSEN 1985). In shallow Lake Balaton, DOBOLYI & HERODEK (1980) found that planktonic assimilation was responsible for removal of orthophosphate from the water col-

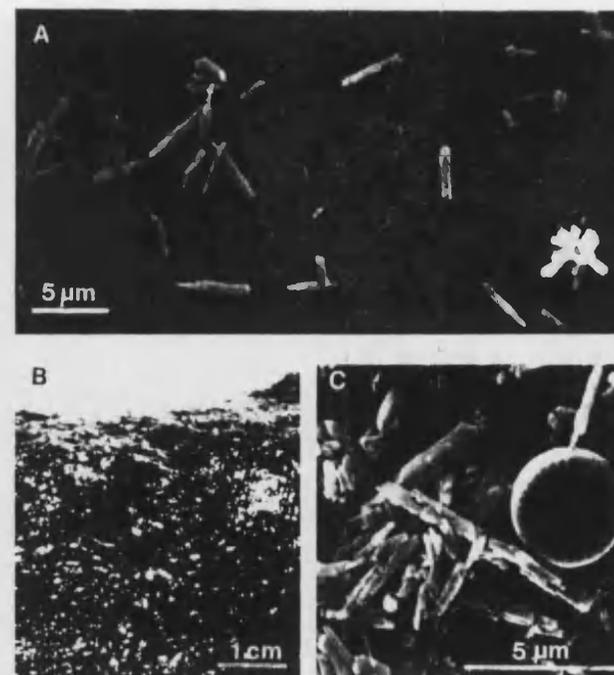


Fig. 5. A) Scanning electron micrographs of calcite crystals from lake water. B) Alternating laminae of dark and light depositions in the sediment. C) Calcite crystals from a light varve.

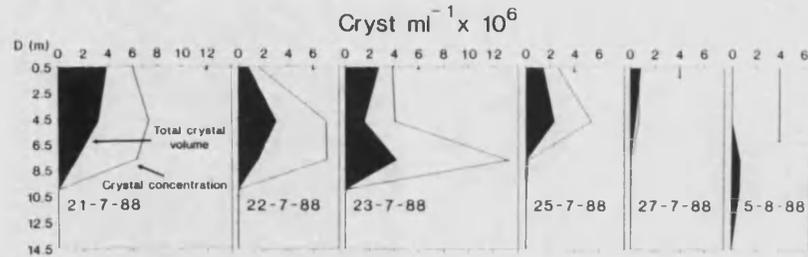


Fig. 6. Vertical distribution of calcite crystal concentration and total crystal volume during the precipitation process in Lake La Cruz. Vertical bars indicate Secchi depth.

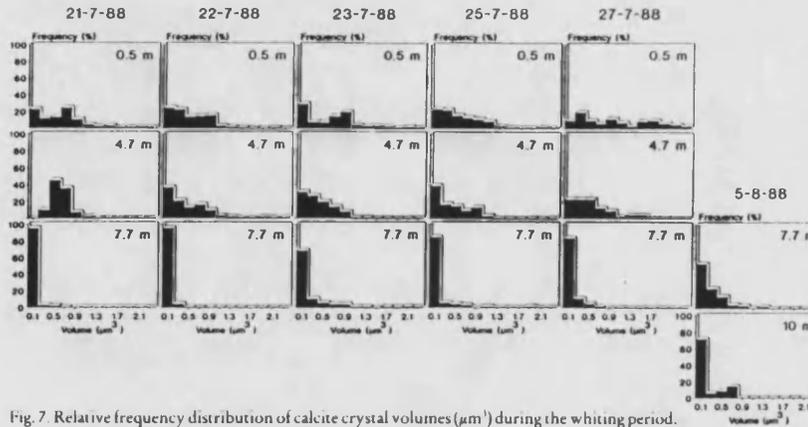


Fig. 7. Relative frequency distribution of calcite crystal volumes (μm^3) during the whitening period.

umn instead of coprecipitation with CaCO_3 or adsorption onto suspended sediment particles. Mg is known to reduce the adsorption of phosphate. The extent of the reduction is dependent on the P: Mg molar ratio in the solution (Kuo & Mikkelsen 1979). This may be a direct result of competition between Mg and P for growth sites of calcite. Alternatively, Mg may substitute Ca in the surface of calcite crystals. Since affinity of phosphate is lower for Mg than for Ca ions, this substitution results in reduced phosphate binding. The extent of phosphorus coprecipitation with calcite depends on several factors, including the initial phosphorus concentration, pH, saturation index, differences in the dominant phytoplanktonic species, type

of the precipitate (influence of magnesium), and presence of interfering substances, e.g. humic acids, etc. Consequently, carbonate precipitation may have different effects on phosphorus removal in different freshwater lakes.

Mixolimnetic waters were supersaturated for calcite, aragonite and dolomite throughout the year. Dolomite was the mineral which was most supersaturated in the water. However, X-ray diffraction analysis showed that the only crystalline phase was Mg-calcite. The lowest values of the saturation index, IAP/ K_s , for calcite were found in winter (4–5). In spring, the maximum saturation index reached 10, coinciding with an O_2 maximum. Similarly, in June the maximum saturation

of 12.5 coincided with the oxygen maximum of $21 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (Fig. 8). In spite of this, no carbonate precipitation could be observed. In July, when the whitening began supersaturation values of about 10 were recorded. The highest values of supersaturation for calcite were found at 7.7 m. This may explain the smaller size of the crystals found at this depth. Monimolimnetic waters were undersaturated throughout the year. The lake water remained supersaturated for calcite (IAP/ K_s = 8–10) even after filtration throughout the precipitation period. At the end of the whitening supersaturation values dropped to about 8, and increased only slightly (9) by October 1988. The condition of supersaturation varies considerably among different

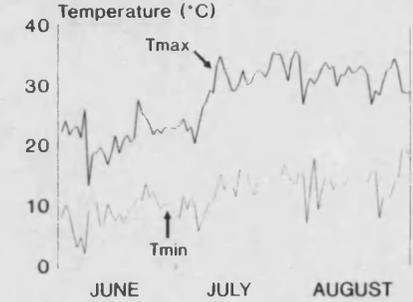


Fig. 9. Maximum and minimum air temperatures in June, July and August 1988.

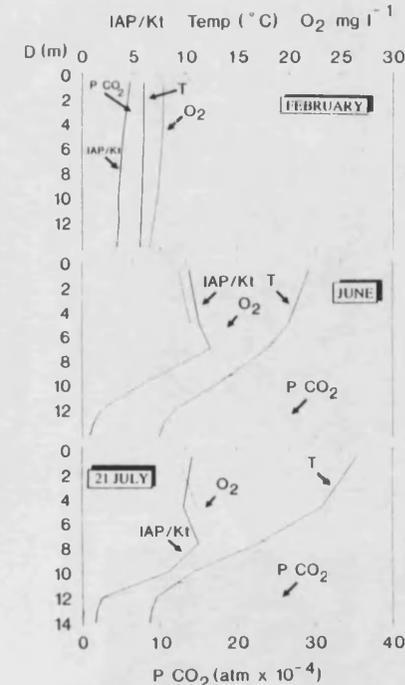


Fig. 8. Vertical profiles (0–14 m) of the the saturation index for calcite (IAP/ K_s), partial CO_2 pressure, temperature and oxygen at different seasons and on 21 July 1988.

lakes where whitening occurs. STUMM & STUMM-ZOLLINGER (1968) found that epilimnetic water of Lake Zurich was undersaturated for calcite during the winter and supersaturated during the summer. BRUNSKILL (1969) concluded that the Green Lake, New York was permanently supersaturated with calcite. In this lake the saturation index increased by a factor of 3–4 from spring to late summer, similar to Lake La Cruz. Pyramid Lake waters were permanently supersaturated for aragonite, and the IAP/ K_s values increased to 13.2 at the start of the precipitation process (GALAT & JACOBSEN 1985). In Lake Constance IAP/ K_s for calcite varied between 0.94–1.03 during the de-stratification period, and increased up to 31 with the development of the thermal stratification (STABEL 1986).

Two main mechanisms can induce supersaturation of calcite. The one is biogenic, and is related to CO_2 uptake by photosynthesizing organisms. The other is physico-chemical, through seasonal temperature effects on the solubility of CO_2 and calcite (KEILTS & HSU 1978, KOSCHEL et al. 1983). Phytoplankton blooms have often been described to deplete dissolved CO_2 in lake water and thereby to induce significant calcite precipitation (MINDER 1926, OTSUKI & WETZEL 1972, KOSCHEL et al. 1983, MURPHY et al. 1983). However, STABEL (1986) and GALAT & JACOBSEN (1985) concluded that phytoplankton might induce CaCO_3 precipitation by providing nucleation sites for crystal growth. A bloom of *Crucigenia rectangularis* was observed in Lake La Cruz in July of both 1987 and 1988, when the whitening started (DASÍ & MIRACLE 1991). Simultaneously, the water temperatures

rose to over 27 °C. Air temperature was registered at a small meteorological station on the shore; it reached its maxima in July (over 35 °C; Fig. 9). Both the phytoplankton bloom and the elevated water temperature might contribute to induction of the whiting. The mixolimnetic water of Lake La Cruz was, however, permanently supersaturated for calcite, independent of the phytoplankton succession and seasonal variations in the rate of photosynthesis. Supersaturation was occasionally higher in other periods than during the whiting. From this we conclude that temperature may be the primary factor which initiates precipitation, whereas photosynthesis may play a secondary role. BRUNSKILL (1969) reached a similar conclusion in the case of Fayetteville Green Lake.

Sinking crystals may partly be dissolved in the undersaturated monimolimnetic waters where pH is also lower (about 6). Since, however, the dissolution is slow, most of the crystals may reach the sediments. KELTS & HSÜ (1978) suggested that only 10% of a crystal was dissolved as it fell through the water column of Lake Zürich. A significant enrichment of the bottom waters in calcium with values over 100 mg · l⁻¹ was observed in Lake La Cruz. This enrichment may partly be related to calcite dissolution.

Average Ca content of the sediment is 190 mg · g⁻¹ DW in Lake La Cruz. Alternating laminae of dark and light depositions are clearly visible (Fig. 5 B). Seasonal pulses of white calcite deposition are responsible for varve formation. Dark laminae are formed by deposition of the organic matter and sapropel rich in FeS. Fig. 5 C shows scanning electron micrographs of a sediment sample. Calcite crystals can clearly be observed along with frustula of diatoms. Once the crystals enter the sediment, postdepositional changes may occur. DAVAUD (1976) observed that the average size of calcite crystal was 16 µm at the sediment-water interface, and this decreased to about 2 µm at a depth of 150 cm. In Lake La Cruz, we also observed that calcite crystals were somewhat smaller in the sediment than in the mixolimnetic waters.

Duration and periodicity of carbonate precipitation show wide variations in different lakes. The shortest whiting period reported in the literature was observed in Lake La Cruz, where the process is restricted to a single week in every year. The whiting lasts for one month in Pyramid Lake and in Lake Michigan (GALAT & JACOBSEN 1985, VANDERPLOEG et al. 1987, and for 6 months in Lake Powell (REYNOLDS 1978). In highly calcareous Lake Balaton there is a continuous calcite precipi-

tation throughout the year (DOBOLYI & HERODEK 1980).

Acknowledgements

We thank the colleagues who help during the samplings. Dr. J. BASTIDA made the X-ray diffraction. We are very grateful to Dr. VERA ISTVÁNOVICS for her critical remarks and suggestions and to Dr. D. C. PIERSON for correcting the language. This work has been supported by DGICYT grant NT 89-1124.

References

- BATHURST, R. G., 1971: Carbonate sediments and their diagenesis. — Developments in sedimentology 12, 620 p. — Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- BRUNSKILL, G. J., 1969: Fayetteville Green Lake, New York. II. Precipitation and sedimentation of calcite in a meromictic lake with laminated sediments. — *Limnol. Oceanogr.* 14: 830–847.
- CLOUD, P. F., 1962: Environment of calcium carbonate deposition west of Andros Island, Bahamas: U.S. Geol. Survey Prof. Paper 350.
- DASI, M. J. & MIRACLE, M. R., 1991: Distribución vertical y variación estacional del fitoplancton de una laguna cársica meromíctica, La laguna de la Cruz (Cuenca, España). — *Limnetica* 7: 37–59.
- DAVAUD, E., 1976: Evolution diagenétique du carbonate de calcium dans les sédiments halocènes du lac de Murat (Suisse). — *Eclogae Geol. Helv.* 69: 190–196.
- DOBOLYI, E. & HERODEK, S., 1980: On the mechanisms reducing the phosphate concentration in the water of Lake Balaton. — *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* 65: 339–343.
- EFFLER, S. W., 1984: Inorganic carbon in Saginaw Bay, 1974. — *J. Great Lakes Res.* 10: 3–14.
- EFFLER, S. W., FIELD, D. & QUIRK, M., 1982: Inorganic carbon in Cazenovia Lake, NY. — *Freshwater Biol.* 12: 139–147.
- FOLK, R. L., 1974: The natural history of crystalline calcium carbonate: effects on magnesium content and salinity. — *J. Sediment. Petrol.* 44: 40–53.
- GALAT, D. L. & JACOBSEN, R. L., 1985: Recurrent aragonite precipitation in saline-alkaline Pyramid Lake, Nevada. — *Arch. Hydrobiol.* 105: 137–159.
- GOLTERMANN, H. L., CLYMO, R. S. & OHNSTAD, M. A. M., 1978: Methods for physical and chemical analysis of freshwater. — *IBP Handbook 8*. Blackwell Sci. Pub., Oxford, U.K.
- HOUSE, W. A., HOWSON, M. R. & PETHYBRIDGE, A. D., 1988: Crystallization kinetics of calcite in the presence of magnesium ions. — *J. Chem. Soc., Faraday Trans. 1*, 84: 2723–2734.
- KELTS, K. & HSÜ, K. J., 1978: Freshwater carbonate sedimentation. — In: LERMAN, A. (ed.): Lakes Chemistry, Geology, Physics. 295–323. — Springer.

- KOSCHEL, R., 1990: Pelagic calcite precipitation and trophic state of hardwater lakes. — *Arch. Hydrobiol./Arch. Ergebn. Limnol.* 33: 713–722.
- KOSCHEL, R., BENNDORF, J., PROFT, G. & RECKNAGEL, F., 1983: Calcite precipitation as a natural control mechanism of eutrophication. — *Arch. Hydrobiol.* 98: 380–408.
- KUO, S. & MIKKELSEN, D. S., 1979: Effects of magnesium on phosphate adsorption by calcium carbonate. — *Soil. Sci.* 127: 65–69.
- LIPPMANN, F., 1973: *Sedimentary Carbonate Minerals*. 219 pp. — Friedrich Springer-Verlag, Berlin.
- MINDER, L., 1926: Biologische-chemische Untersuchungen im Zürichsee. — *Rev. Hydrobiol.* 3: 1–70.
- MIRACLE, M. R., VICENTE, E. & PEDRÓS-ALÍO, C., 1992: Biological studies of Spanish meromictic and stratified lakes. — *Limnetica* 8: 59–77.
- MÜLLER, G., 1971: Aragonite inorganic precipitation in a freshwater lake. — *Nature Phys. Sci.* 229: 18.
- MÜLLER, G., IRON, G. & FOERSTNER, U., 1972: Formation and diagenesis of inorganic Ca-Mg carbonates in the lacustrine environment. — *Naturwissenschaften* 59: 158–164.
- MURPHY, T. P., HALL, K. J. & YESARI, L., 1983: Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. — *Limnol. Oceanogr.* 22: 58–69.
- MURPHY, J. & RILEY, J. P., 1962: A modified single-solution method for the determination of phosphate in natural waters. — *Analyt. chim. Acta* 27: 31–36.
- OTZUKI, A. & WEITZEL, R. G., 1972: Co-precipitation of phosphate with carbonates in a marl lake. — *Limnol. Oceanogr.* 17: 763–767.
- RAHDT, H. & KOSCHEL, R., 1988: Morphology of calcite crystals in hardwater lakes. — *Limnologia* 19: 3–12.
- REYNOLDS, JR., R. C., 1978: Polyphenol inhibition of calcite precipitation in Lake Powell. — *Limnol. Oceanogr.* 23: 585–597.
- ROSSKNECHT, H., 1980: Phosphatelimination durch autotrophe Calcitfällung im Bodensee-Obersee. — *Arch. Hydrobiol.* 88: 328–344.
- SCAVIA, D., 1979: Examining of phosphorus cycling and control of phytoplankton dynamics in Lake Ontario with an ecological model. — *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 1336–1346.
- SÜESS, E., 1970: Interactions of organic compounds with calcium carbonate. I. Association phenomena and geochemical implications. — *Geochim. Cosmochim. Acta* 34: 157–168.

- STABEL, H. H., 1986: Calcite precipitation in Lake Constance: Chemical equilibrium, sedimentation, and nucleation by algae. — *Limnol. Oceanogr.* 31: 1081–1093.
- STRONG, A. F. & EADIE, B. J., 1978: Satellite observations of calcium carbonate precipitations in Great Lakes. — *Limnol. Oceanogr.* 23: 877–887.
- STUMM, W. & STUMM-ZOLLINGER, E., 1968: Chemische Prozesse in natürlichen Gewässern. — *Chemia* 22: 325–337.
- TRUESDELL, A. H. & JONES, B. F., 1974: WATEQF, A computer program for calculating chemical equilibria of natural water. — *J. Res. U.S. Geol. Survey* 2: 233–248.
- VANDERPLOEG, H. A., EADIE, B. J., LIEBIG, J. R., TARAPCHAK, S. J. & GLOVER, R. M., 1987: Contribution of calcite to the particle-size spectrum of Lake Michigan seston and its interactions with the plankton. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 1898–1914.
- VICENTE, E. & MIRACLE, M. R., 1988: Physicochemical and microbial stratification in a meromictic karstic lake of Spain. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 522–529.
- VICENTE, E., RODRIGO, M. A., CAMACHO, A. & MIRACLE, M. R., 1991: Phototrophic prokaryotes in a karstic sulphate lake. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 998–1004.
- WEIDEMANN, A. D., BANNISTER, T. J., EFFLER, S. W. & JOHNSON, D. L., 1985: Particulate and optical properties during CaCO₃ precipitation in Otisco Lake. — *Limnol. Oceanogr.* 30: 1078–1083.
- WELLS, A. J. & ILLING, I. V., 1964: Present day precipitation of calcium carbonate in the Persian Gulf. — In: VAN STRAATEN (ed.): Deltaic and shallow marine deposits; pp. 429–435. — Elsevier, Amsterdam.
- WEITZEL, R. G., 1975: Limnology: 743 pp. — Saunders, Philadelphia.
- WHITE, W. S. & WEITZEL, R. G., 1985: Association of vitamin B₁₂ with calcium carbonate in hardwater lakes. — *Arch. Hydrobiol.* 104: 305–309.
- YIN, C. & JOHNSON, D. L., 1984: An individual particle analysis and budget study of Onondaga Lake sediments. — *Limnol. Oceanogr.* 29: 1193–1201.

Authors' address:

Departament de Microbiologia, Facultat de Ciències Biològiques, Universitat de València, E-46100 Burjassot (València), Spain.

UNIVERSIDAD DE VALENCIA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Reunido el Tribunal que suscribe, en el día de la fecha,
acordó otorgar, por unanimidad, a esta Tesis doctoral de
D. María Antonia Rodríguez Alarcón
la calificación de apto "cum laude" por unanimidad

Valencia, a 15 de Septiembre de 1919

El Secretario,

El Presidente

C. A. Abella

