

Composición, ciclo y productividad del fitoplancton del lago de Banyoles

MARÍA DOLORES PLANAS

Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona

SUMARIO

1. Introducción	3
2. La cubeta y el entorno del lago	4
3. Luz y temperatura	7
4. Sustancias inorgánicas en suspensión y disueltas	16
5. Oxígeno	30
6. Elementos que limitan el crecimiento del fitoplancton	32
7. Biomasa y producción del fitoplancton	41
8. Composición y distribución del fitoplancton	50
9. Ciclo del plancton: Interpretación en función de parámetros ambientales y descripción en términos de sucesión	91
10. Conclusiones	97
Summary	100
Bibliografía	101

1. INTRODUCCIÓN

España posee pocos lagos y lagunas naturales; pero los más de ellos son interesantes por múltiples razones. Numerosas aguas estancadas españolas son de origen cárstico. Uno de ellos es el lago de Banyoles, especialmente interesante por sus aguas muy mineralizadas y de alimentación profunda, lo cual le permite el mantenimiento de sus características naturales. En MARGALEF (1946) puede encontrarse la bibliografía existente sobre el mismo hasta los años 40, y, como testimonio de que es poco conocido, basta señalar la persistente creencia de que su cubeta tiene la forma de dos embudos.

Si bien el objetivo de este trabajo fue el estudio de la producción fitoplanctónica, también se analizaron los factores físicos y químicos que la condicionan.

La información básica se obtuvo en salidas quincenales al lago, realizadas durante un período comprendido entre finales de octubre de 1969 y enero de 1971. En cada expedición se estudiaba un perfil, sacando muestras a distintos niveles en la cubeta más profunda (40 m) con botellas Van Dorn dobles de 8 litros de capacidad cada una. Al mismo tiempo que se descendían las botellas, se obtenían perfiles de luz y temperatura. La transparencia se estimaba con disco de Secchi de 30 cm de diámetro. Con las muestras de agua se llenaban primero las botellas para análisis de oxígeno y sulfhídrico, luego las de productividad y fitoplancton, finalmente se separaba el agua para la obtención de pigmentos y los análisis químicos pertinentes (ver tabla métodos, sección 4); a estas últimas muestras se les añadían unas gotas de cloroformo y se conservaban en refrigerador hasta su uso. El pH fue medido *in situ* mediante comparador «Lovibond» y posteriormente en el laboratorio con un medidor de pH Metrohm E 510.

No puedo dejar de hacer constar el agradecimiento hacia aquellos centros que me han permitido el desarrollo de este trabajo: Departamento de Ecología y su director doctor MARGALEF, que contribuyó en el montaje de un pequeño laboratorio a orillas del lago, donde se desarrollaban los análisis más inmediatos a la toma de muestras. El establecimiento de este laboratorio fue posible gracias a la cesión del terreno por parte del Ayuntamiento de Banyoles, con el que nos pusimos en contacto por mediación de un entusiasta bañolense, el Dr. COROMINAS. Al Club de Natación Banyoles, que nos permitió la instala-

ción del solarímetro en su torre. Al Instituto de Investigaciones Pesqueras y a su director, el Dr. ANDREU, y a la Dra. BLASCO. Al Servicio de Microscopia Electrónica y a su director, Dr. VALLMITJANA. Al Servicio de Espectroscopia y al Laboratorio de Cálculo de la Universidad de Barcelona. También quiero expresar mi agradecimiento a R. BALLESTER, G. J. BRUNSKILL, A. DOMINGO, M. ESTRADA, S. SARQUELLA, J. TOJA y P. WANGERSKY.

Este trabajo constituye una tesis doctoral leída en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Barcelona, el 30 de junio de 1972.

2. LA CUBETA Y EL ENTORNO DEL LAGO

SITUACIÓN DEL LAGO

El lago de Banyoles se encuentra a $42^{\circ} 7' N$ y $2^{\circ} 45' E$ de Greenwich. Está situado a 17 km al NW de Gerona y 34 km al W de Olot, en el extremo NW de un valle que se inclina ligeramente hacia el SE. La altura de la superficie del lago sobre el nivel del mar es de 175 m.

La cuenca sumergida del lago actual tiene la forma de un ocho, con el eje mayor del mismo orientado, aproximadamente, de Norte a Sur. Por la parte de poniente recibe las aguas de tres rieras: Morgat, Castellana y Vilaplana; en su parte meridional desembocan las rieras del Vilá, la del Ras y las aguas que vienen de la Font Pudosa. De la parte de levante salen seis acequias que atraviesan Banyoles y se unen al Terri, afluente del río Ter, río que absorbe el excedente del régimen hidráulico del lago.

Alrededor del lago, por el Sur y el Sudoeste, hay pequeños receptáculos de agua, que reciben el nombre local de «Estanyols»; están situados a la misma altura que la cuenca principal y son elementos (dolinas) del mismo sistema cárstico. A mayor distancia existen también otras masas de agua del mismo origen que el lago y son: a 400 m al Norte, «l'Estanyol de Can Ordis», y a 1400 m más al Norte, el lago intermitente de Espolla; en la mitad meridional, a 1650 m está «l'Estanyol de l'Alt de l'Estanyell», y a 5,5 km al Oeste, el grupo de quince estanques de Sant Miquel de Campmajor (dos de los cuales son de formación reciente, uno de 1872 y el otro de 1908),

separados del lago de Banyoles por el macizo de Sant Patllari (665 m de altitud).

GEOLOGÍA Y ORIGEN

La cuenca lacustre actual está encima de materiales terciarios poco deformados, con numerosas fallas. La principal, que sigue más o menos el eje del lago, es la misma que separa el Ampurdán de las montañas de la Garrotxa. En el lago se cruzan varias fallas, más o menos ortogonales a la anterior; la disposición de las dolinas refleja sus intersecciones. Los materiales de base son yesos eocénicos, que descansan encima de materiales



FIG. 1. — Mapa batimétrico, obtenido por sondeo acústico. — *Bathymetric map of the lake.*

calizos del mismo período. Aquellos yesos afloran a consecuencia de la formación de la falla (SOLÉ SABARÍS, 1958), estando rodeados, en profundidad, al Oeste por margas y al Este por areniscas. El lago se ha formado por disolución del yeso y hundimiento de los materiales superpuestos al mismo, en relación con la falla que pasa por el eje del lago.

Aunque el lago actual es de dimensiones muy reducidas (tabla 1), la cuenca lacustre que se inició a fines del terciario era mucho más extensa; testimonio de ello es que la terraza superior de travertino esponjoso (don-

de fue encontrada una mandíbula del hombre de Neanderthal, del paleolítico medio) tiene una extensión de 21 km².

El lago actual está sobre la segunda terraza mencionada. Aunque se pudiera pensar que es un resto de dicho antiguo lago meridional, que por diversos movimientos tectónicos, que afectaron al cuaternario en la zona, se ha ido reduciendo; su fauna y su flora hacen pensar más bien que el presente lago es posterior a la última glaciación que afectó a estas latitudes: la del Würm. No olvidemos que hace unos 3000 a 5000 años estas tierras atravesaron un período cálido (hipsitérmico) que pudo determinar la desaparición de la surgencia de aguas subterráneas, por intensa evaporación no compensada por precipitaciones acuosas. Posteriormente a este período, la aparición del lago sería debida o bien a un nuevo hundimiento del material de base, o, simplemente, que al aumentar el caudal de agua subterránea, ésta surgió en superficie en el punto donde se encontraba la parte más profunda del lago paleolítico.

FORMA Y DIMENSIONES DE LA CUBETA

El lago de Banyoles es de origen cárstico y morfológicamente corresponde a un polje formado por pequeñas cubetas (fig. 1) de fondo casi plano, como se puede ver en el mapa levantado por sondeo acústico con un aparato NEC Fish Camera 8. Esta morfología hace más verosímil la existencia de un período en el cual el lago estuvo seco, pues parece más

TABLA 1. — Parámetros morfométricos. Las definiciones y la notación siguen a HUTCHINSON, 1957. *Morphometry of the lake. Symbols according to Hutchinson*

A_0 (superficie del lago)	106 Hm ²
V (volumen del lago)	17 Hm ³
z_m (profundidad máxima)	40 m
\bar{z} (profundidad media)	15,75 m
l (longitud)	2.128 m
a (anchura máxima)	
	norte 775 m
	sur 620 m
Mínima distancia entre sus orillas .	235 m
L (longitud de la línea de la costa) .	6.650 m
D_L (desarrollo de la línea de la costa, $L/2\sqrt{\pi A}$)	1,82
D_V (desarrollo del volumen, $3\bar{z}/z_m$) .	1,18

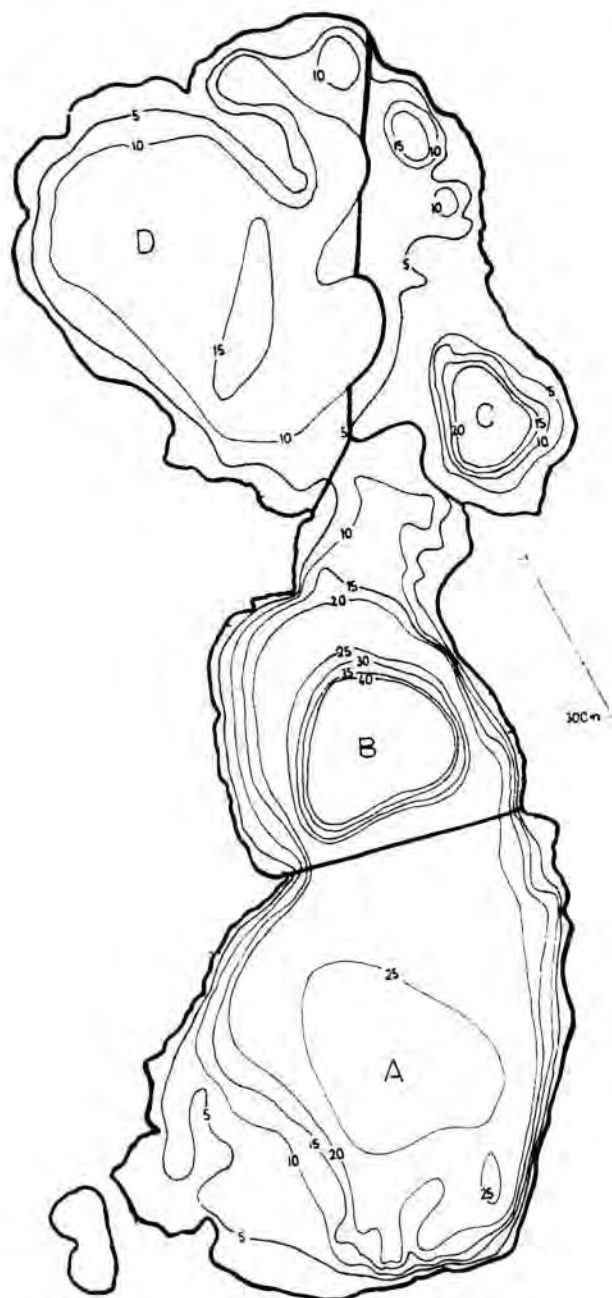


FIG. 2. — Mapa batimétrico en el que se han marcado las cuatro cubetas principales, a las que se refieren los datos de tabla 2. — Bathymetric map with the division in four basins to which data of table 2 refer.

difícil comprender cómo un polje semejante pudo haberse formado bajo el agua.

En las tablas 1 y 2 pueden verse los parámetros morfométricos, que han sido calculados siguiendo las definiciones del HUTCHINSON (1956). En la tabla 1 están los datos que se refieren al lago considerado como unidad; pero dado que éste está compuesto por diversas cubetas, dividimos el mismo en secciones, como puede verse en la figura 2; los correspondientes valores están detallados en la tabla 2.

CLIMATOLOGÍA Y RÉGIMEN HIDRÁULICO

Los datos climatológicos están resumidos en la tabla 3, donde están expresados en forma de medias mensuales referentes a temperatura, precipitaciones, presión atmosférica y vientos.

La carencia de instrumental adecuado para la medida del caudal de agua subacuático, fuente principal de alimentación, sólo consiente hacer una estima aproximada del mismo. Tampoco conocemos exactamente los puntos por donde sale el agua, sólo, indirectamente,

a través de la estructura de sus sedimentos, podemos suponer que surge agua por el fondo de todas las cubetas, excepto la del NE, de 20 metros.

Mayor información se posee sobre el agua que pierde el lago por las acequias de levante, que fluyen continuamente. Los datos más recientes se deben a VIDAL PARDAL (facilitados por el Excelentísimo Ayuntamiento de Banyoles) que evalúa su flujo en $43.200 \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$. El lago pierde por evaporación unos $3000 \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$. Teniendo en cuenta que los manantiales o «estanyols», que vierten superficialmente, aportan al lago un caudal medio de $1803 \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$, el resto de agua que ha de equilibrar el balance del lago tiene que llegar forzosamente por el fondo. Dicha agua procede, en parte, de las rieras de Llierca y Oix (existiendo probablemente otras fuentes de alimentación), según estudios de VIDAL PARDAL, quien utilizó como indicador la fluoresceína. Con los datos anteriores, el volumen de agua que deja anualmente el lago se calcula en $16 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$. Dividiendo el volumen del lago por esta cifra, obtenemos el tiempo de renovación del agua y su recíproca, la tasa de renovación. Conociendo la superficie de cada sección pudimos calcular el

TABLA 2. — Áreas y volúmenes de las distintas cubetas en cada curva de nivel. *Surfaces and volumes, by layers, of the different basins (fig. 2)*

z	Cubeta A		Cubeta B		Cubeta C		Cubeta D	
	A(Hm ²)	V(Hm ³)	A(Hm ²)	V(Hm ³)	A(Hm ²)	V(Hm ³)	A(Hm ²)	V(Hm ³)
0	45,32		26,32		16,17		34,99	
5	39,69	2,128	23,66	1,249	9,35	0,631	29,50	1,610
10	33,71	1,833	19,48	1,077	2,68	0,284	18,37	1,186
15	30,79	1,612	15,55	0,874	2,39	0,126		0,423
20	26,46	1,430	13,81	0,733	1,51	0,096	1,6	
25	8,23	0,825	13,77	0,689				
35			5,46	0,506				
30			4,66	0,253				
40			4,02	0,216				
Total		7,828		5,597		1,137		3,219

Volumen total del lago: $17,782 \text{ Hm}^3$

TABLA 3. — Datos climatológicos facilitados por el Servicio Meteorológico Nacional, estación de Gerona, situada aproximadamente a 17 km al SE del lago. *Data on the climate of Gerona, a locality 17 km SE of the lake*

	Temperatura máxima	Temperatura mínima	Temperatura media	Precipitación total, mm	Número de días nubosos	Horas de sol al mes	Presión atmosférica, media	Velocidad media del viento en km/h ⁻¹	Velocidad (km/h ⁻¹) dirección y día del mes que corresponde a la racha de viento de máxima intensidad
Octubre-69	25,4	4,0	16,6	145,3	16	188,8	1018,7	6,4	45 (NE) 25
Noviembre	23,4	-3,4	10,4	74,6	17	138,4	1013,6	9,2	50 (SW) 11
Diciembre	17,0	-4,3	5,3	44,3	19	128,3	1011,5	11,0	70 (NE) 9
Enero-70	18,0	-1,6	8,8	57,4	22	177,0	1008,6	7,5	55 (N) 12
Febrero	20,4	-6,0	7,7	6,9	24	176,7	1015,9	13,3	50 (N) 27
Marzo	19,4	-4,3	8,0	83,7	16	170,2	1012,6	7,4	55 (NE) 3
Abril	28,3	-1,0	11,7	50,8	20	208,6	1017,1	10,8	55 (N) 21
Mayo	27,4	5,4	15,7	58,6	24	263,1	1015,0	13,7	50 (S) 13
Junio	32,4	11,2	20,7	59,5	23	258,9	1015,9	77,6	50 (S) 19
Julio	34,4	10,2	22,4	38,6	23	311,4	1015,7	10,0	47 (S) 7
Agosto	33,0	11,3	21,9	47,1	26	255,9	1014,8	12,0	40 (S) 28
Septiembre	33,7	7,0	20,4	3,4	14	226,2	1017,5	10,0	45 (S) 15
Octubre	24,7	-1,0	14,1	222,9	14	207,7	1018,9	12,6	50 (S) 6
Noviembre	26,3	-3,0	11,3	46,2	19	161,9	1017,3	10,8	45 (S) 19
Diciembre	17,4	-9,4	4,7	123,8	20	135,6	1018,5	9,6	50 (N) 22
Enero-71	18,2	-11,6	6,2	31,4	16	153,6	1013,0	8,8	50 (SW) 3

flujo vertical medio para cada capa. Los resultados de estos cálculos pueden verse en la tabla 4.

TABLA 4. — Tasa y tiempo de renovación, y flujo vertical medio a distintas profundidades del lago. *Rate of water renewal and turnover time for the whole lake and computed vertical speed of water at different levels.*

Tasa de renovación	0,955 año ⁻¹
Tiempo de renovación total del agua	1 año 16 días
Flujo medio	44,400 m ³ día ⁻¹
Flujo ascendente a 5 m prof.	0,0509 m día ⁻¹
10 m »	0,0644 m día ⁻¹
15 m »	0,1043 m día ⁻¹
20 m »	0,1406 m día ⁻¹
25 m »	0,3224 m día ⁻¹
30 m »	0,8133 m día ⁻¹
35 m »	0,9527 m día ⁻¹
40 m »	1,1044 m día ⁻¹

El tiempo de renovación total es moderado: 1 año, 16 días; como curiosidad señalamos que es aproximadamente del mismo orden que el de Fayetteville Green Lake (BRUNSKILL & LUDLAM, 1969).

Una consecuencia del régimen hidrográfico del lago de Banyoles es que la tasa de renovación del agua es mayor a medida que aumenta la profundidad, en todo el perfil vertical, a diferencia de la mayoría de los lagos y embalses alimentados por aguas superficiales en los que la tasa de renovación tiene un gradiente con un máximo en superficie y un mínimo en el fondo.

Esto tiene gran importancia por lo que se refiere a la biología del lago, y es un factor que se opone a la existencia de una fauna de fondo, desarrollada y estable.

3. LUZ Y TEMPERATURA

ENERGÍA RADIANTE

La energía total incidente fue medida con un solarímetro (Solarimeter integrator CC 1-681; Kipp & Zonen, Holland) colocado en la torre (aproximadamente 10 m de altura) del Club Natación Banyoles, situado en la orilla NE del lago; las lecturas se hicieron

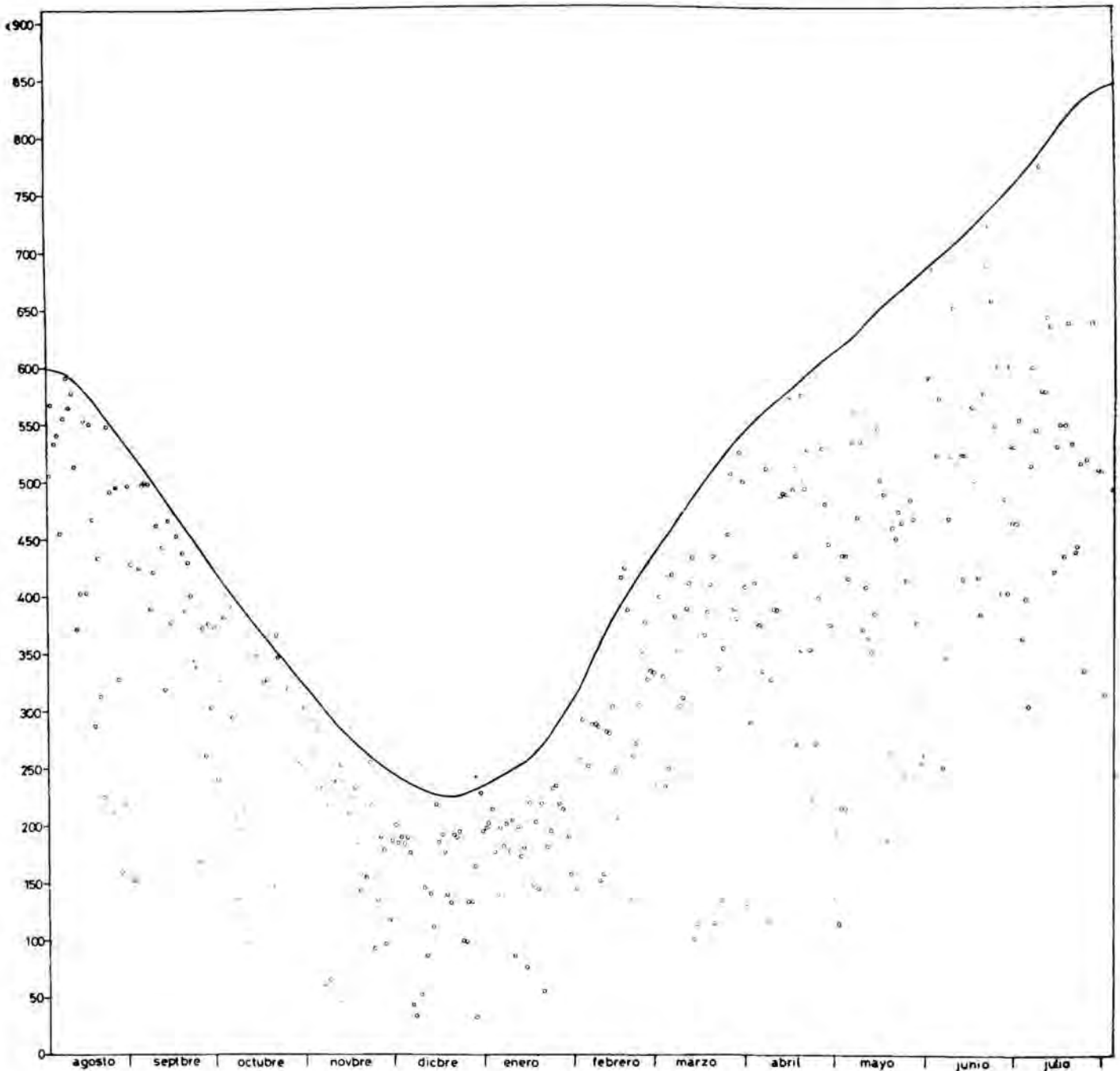


FIG. 3. — Energía total incidente en la superficie del lago, en $\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Los círculos señalan los valores diarios entre agosto de 1970 y julio de 1971. La línea delimita los valores máximos y señala la variación anual de la radiación. — *Total daily solar radiation in the surface of the lake, from August 1970 to July 1971. Points represent daily readings, and the line encloses the maximal values, describing yearly variation of radiation.*

diariamente en un período comprendido entre el 4 de agosto de 1970 y el 4 de agosto de 1971. En la figura 3 vemos los resultados expresados en $\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

Los valores diarios promediados por meses de la radiación recibida a lo largo del año oscilan entre 138 y $546 \text{ cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (tabla 5). Los valores extremos oscilaron entre $8,76 \text{ cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$, el 9 de diciembre de 1970 y $827,7 \text{ cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ el 25 de julio de 1971. La media mensual diaria concuerda bastante

bien con los datos dados por HAND (1941) para el lago Mendota (Madison) a $43^{\circ} 05' \text{ N}$, y es ligeramente más baja que la hallada por TRAVERS (1971) en Marsella, de julio a octubre de 1964 (tabla 5). Los valores de éste son ligeramente más altos que los encontrados por otros autores en la misma latitud.

La radiación total recibida en el período más caluroso del año, del 1 de abril al 1 de agosto, es de $55\,691 \text{ cal cm}^{-2}$, valor que está bastante de acuerdo con el máximo: $60\,000$

TABLA 5.— Valores de la radiación solar medida a orillas del lago, en $\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$, expresados en medias mensuales, para el período comprendido entre agosto de 1970 y agosto de 1971. Entre paréntesis se da el número de días nubosos en cada mes. Como comparación se incluyen los valores correspondientes a Marsella, de julio a noviembre de 1964, dados por TRAVERS (1971). — *Solar radiation measured on the shores of the lake, in $\text{cal cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$, expressed in daily averages for every month, from August 1970 to August 1971. In brackets, number of cloudy days per month. For comparison, data on radiation in Marseille, from July to November 1964, according to TRAVERS (1971) are included.*

	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Banyoles 42° N 2° 45' E	138 (16)	268 (15)	338 (18)	393 (8)	399 (21)	530 (23)	546 (23)	480 (26)	391 (14)	269 (14)	192 (19)	156 (20)
Marsella (Lacédemone) 43° 17' N 5° 22' E							671	574	433	284		

calorías cm^{-2} dado por HUTCHINSON (1957) para las latitudes medias europeas, para el mismo período.

TEMPERATURA Y ESTRATIFICACIÓN TÉRMICA

Las aguas del lago en todo el perfil vertical superan constantemente los 4°C (fig. 11 A). La temperatura mínima fue de $8,8^{\circ}\text{C}$ en la primera quincena de marzo; la máxima, en superficie, fue de $26,5^{\circ}\text{C}$ en la primera quincena de agosto. La media de superficie en el período frío (octubre a marzo) fue de $11,7^{\circ}\text{C}$, y en el cálido (abril a septiembre) de $20,8^{\circ}\text{C}$.

TIPO TÉRMICO DE LAGO

En principio podemos considerar el lago de Banyoles como un lago dimíctico de segunda clase, que se comporta en algunos años como polimíctico, a pesar de que, por su latitud, está por debajo de los límites señalados por HUTCHINSON para este tipo de lagos. Así presenta dos períodos de mezcla: el de otoño, con mezcla incompleta, perturbada por la arcilla que queda en suspensión en las capas profundas (25-40 m) y el de primavera, con mezcla completa, en los años de lluvias invernales escasas. En realidad, el lago de Banyoles se comporta de un modo tan peculiar que quizá precisaríamos crear para él

una nueva categoría dentro de cualquier clasificación, si realmente creyéramos que sirve para algo el construir taxonomías de lagos. Es peculiar en bastantes aspectos; seguidamente vamos a considerar su régimen térmico.

Se observó el inicio de la estratificación durante la segunda quincena de mayo de 1970, después de una intensa borrasca, tras un calentamiento brusco de la atmósfera, que incrementó en 9°C la temperatura de las capas superficiales, en el espacio de quince días; este calentamiento fue progresando de la superficie hacia los 10 m de profundidad, hasta producir en la segunda quincena de julio una estructura estable (fig. 11 A), en la que se podía distinguir:

- de los 0 a los 5 m, el epilimnion, con temperatura desde $24,8^{\circ}\text{C}$ en superficie a $24,0^{\circ}\text{C}$ a 5 m;
- de los 5 a los 10 m, el metalimnion, con un gradiente térmico promedio de $1,6^{\circ}\text{C metro}^{-1}$;
- a partir de los 10 m, empieza el hipolimnion, con una temperatura de $16,1^{\circ}\text{C}$ entre los 10 y los 20 m, bajando a $15,6^{\circ}\text{C}$ de los 20 a los 30 m, y un nuevo incremento de la temperatura hacia el fondo ($15,9^{\circ}\text{C}$ a 35 m y $16,^{\circ}$ a los 40 m), originado por el agua subterránea de alimentación.

En agosto la termoclina descendió por debajo de los 10 m; suponemos que contribuyó

a ello la agitación del agua por los motores fueraborda de las embarcaciones que compitieron en los distintos campeonatos celebrados en el lago. La agitación afectó al principio al epilimnion y capas superficiales del metalimnion, si bien a finales de agosto el incremento de temperatura se propagó a través de toda la termoclina y las capas superficiales del hipolimnion.

El tiempo que va desde la segunda quincena de marzo hasta la primera quincena de agosto es el período de calentamiento del lago. A partir de mediados de agosto se inició el descenso de temperatura, disminución que afectó en un principio al epilimnion; al llegar a la primera quincena de octubre, el agua empezó a circular, circulación que desde el epilimnion se propagó al metalimnion y capas superficiales del hipolimnion. En este momento comenzaron las lluvias de otoño, que en 1970 fueron torrenciales (tabla 3); la entrada de agua por el fondo, al ascender hacia arriba, produjo la uniformización de la temperatura alrededor de los 17,5°C; luego continuó el enfriamiento en superficie y, por convección, reforzada por la agitación debida al viento, el agua fue perdiendo calor de los 0 a los 25 m. Entre los 25 y los 40 m, quedó una capa aislada, más densa, de agua con arcilla en suspensión, removida del fondo por la avenida del agua causada por las lluvias antes mencionadas. Esta capa más caliente se mantuvo durante todo el otoño e invierno, pudiendo persistir, algunas veces, hasta después de la estratificación (en un año de lluvias frecuentes y abundantes, como ocurrió en 1970-71). En el ciclo estudiado (de octubre de 1969 a enero de 1971) a lo largo del invierno, el fango fue resedimentando y la capa de agua más caliente y, por lo tanto, menos densa que las capas superiores, fue ascendiendo y perdiendo calor, hasta que en marzo de 1970 todo el perfil vertical quedó uniforme por lo que respecta a la temperatura, en un valor de 8,8°C, el más bajo de todo el año. A partir de este momento, la temperatura de la atmósfera va aumentando, y las capas superficiales van ganando calor, que se va transmitiendo a lo largo del perfil vertical, contribuyendo a ello la agitación producida por el viento. A finales de abril, el agua inició la estratificación, aunque la borrasca de mayo rompió este inicio, al pro-

ducir, con la entrada de agua, otra vez una mezcla vertical, que ocasionó un descenso de la temperatura en toda la columna de agua. Después se inició definitivamente la estratificación.

ESTRATIFICACIÓN INVERSA Y TURBIEDAD

Se observó un fenómeno de inversión térmica muy acusado, con diferencias de temperatura, en un espesor de 15 m, de 1,6°C en otoño y hasta de 8,7°C en enero (figura 11 A), por la existencia de una capa de fango en suspensión, más densa y de elevada temperatura. En octubre, su temperatura es de 18°C. Esta temperatura alta se explica por la procedencia del agua subterránea que se infiltra por el sistema cárstico del lago.

Esta capa más densa se comporta como una corriente de turbiedad oceánica (FOREL, 1885; DALY, 1936; KUENEN, 1937, 1947, 1950 en HILL, 1966, vol. 3; EWING & HEEZEN, 1952). En el mar, a medida que la corriente de turbiedad va descendiendo hacia el fondo, generalmente siguiendo un cañón submarino, afecta a las capas de agua que están en contacto con ella al mismo tiempo que parte del material se va sedimentando. En Banyoles se trataría de una turbiedad local, estática, es decir, con un transporte horizontal prácticamente nulo, que, por convección en su periferia, va cediendo calor al agua de su alrededor, al mismo tiempo que, cuando no hay aportes continuos de agua por el fondo, la arcilla se va resedimentando hasta su total deposición. Esta resedimentación puede perturbarse por corrientes descendentes producidas por el enfriamiento cerca de la costa, que ayudarían a resuspender o conservar en suspensión los sedimentos. Como en el fondo el agua tiene siempre material en suspensión y se comporta como un fluido más denso, la capa más cálida se mantiene prácticamente todo el año entre los 30 y los 35 m de profundidad. Hay que tener en cuenta que la componente vertical de la velocidad del agua decrece de abajo a arriba (tabla 4), por la forma de la cubeta del lago, por lo que la capacidad de suspensión es máxima en su parte más profunda.

Por lo que respecta a las variaciones de turbiedad a lo largo del perfil vertical, se hicieron distintas observaciones y, según in-

formación personal de R. JULIÁ, no hay un incremento lineal con la profundidad, sino que en general, de los 5 a los 15 m aparece una capa intermedia menos turbia (o a veces dos, como ocurrió en enero de 1971). Estas capas poseen un contenido algo menor de materia en suspensión que las capas próximas. En nuestra opinión estas diferencias de turbiedad, por lo que respecta a las capas superficiales (0 a 5 m), están en relación con la sedimentación del plancton, en los momentos posteriores a los florecimientos algales, y con la materia inorgánica precipitada por fenómenos físico-biológicos. En cuanto a las capas del fondo el principal agente de turbiedad es la arcilla en suspensión como hemos dicho antes.

BALANCE TÉRMICO

Se ha calculado el balance térmico anual, según la terminología de BIRGE (1915), a par-

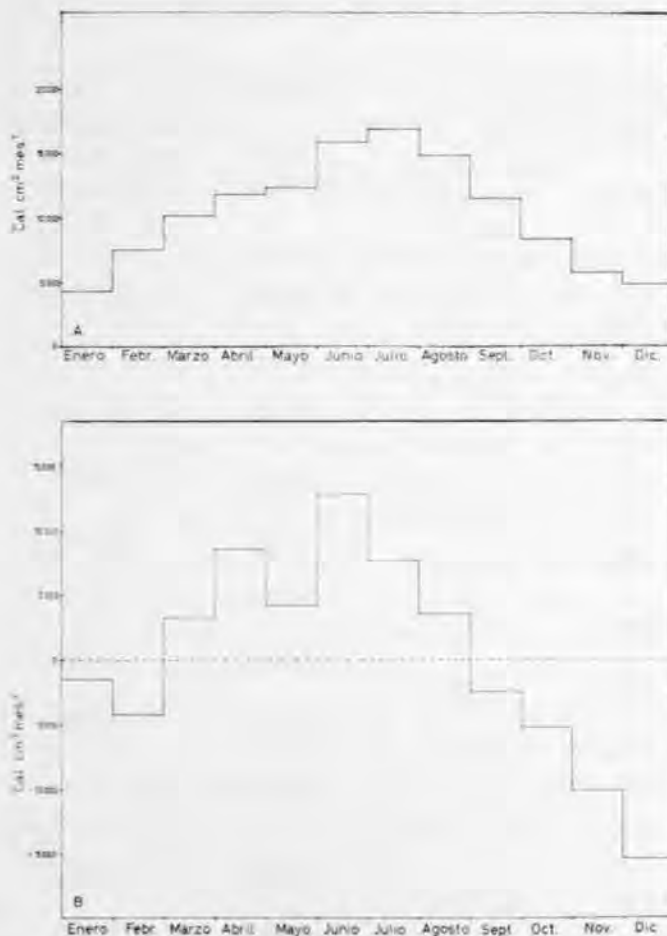


FIG. 4. — A. Calorías recibidas en la superficie del lago, considerado en su conjunto, en $\text{cal cm}^{-2} \text{mes}^{-1}$. B. Representación esquemática del balance térmico anual. — A. Total energy received by the whole lake, in $\text{cal cm}^{-2} \text{month}^{-1}$. B. The annual heat budget.

tir de la temperatura mínima de invierno y la máxima del verano siguiente.

La ganancia de calor por el lago tiene lugar fundamentalmente desde mediados de marzo hasta mediados de agosto. En nuestro lago contribuye, además del calentamiento a través de la superficie, el calor aportado por el agua de alimentación profunda, pues prácticamente todo el año las capas profundas están a una temperatura superior a las capas inmediatas, a las que ceden calor.

El procedimiento usado para el cálculo del calor acumulado por el agua es el de HALBFASS (1910) (en BIRGE, 1915, pág. 170) en el que se mide el calentamiento, a partir de una temperatura media, teniendo en cuenta el volumen del lago, en las distintas secciones. En nuestro caso para los cálculos se han considerado secciones de 5 m de altura.

El balance térmico basado en el volumen total del lago, adoptando como temperatura media la medida en el perfil vertical de la cubeta más profunda, arroja los resultados de la tabla 6 y de la figura 4. Según este método el número de calorías totales retenidas por temporada anual fue de $18\,280 \text{ cal cm}^{-2}$. Este valor es inferior al real ya que el lago es un polje formado por varias cubetas y cada cubeta se comporta de un modo distinto respecto al calentamiento, con diferencias en el cambio de temperatura del orden del 12%. Por esto creímos conveniente determinar separadamente el balance térmico para cada una de las cubetas: NW (15 m), NE (20 m), Sur estrangulación (40 m) y Sur (20 metros) con los resultados que pueden verse en las tablas 7-8. El calor ganado por el lago, calculado teniendo en cuenta las distintas secciones, fue de $20\,693 \text{ cal cm}^{-2}$ de marzo a agosto.

Este balance térmico resulta algo inferior al de los lagos de latitudes próximas a la nuestra, calculado por BIRGE (1915) para Europa y Norteamérica. En cambio se aproxima al de los lagos de la misma profundidad media del Canadá, dentro de una zona experimental (ELA) a la que se refiere SCHINDLER (1971).

Calculado de una manera teórica a partir de la ecuación de regresión de GORHAM (1964):

$$H_{0a} = 18,4 \log_{10} \bar{z} - 2,52$$

TABLA 6.—Calorías retenidas por el lago en el período de calentamiento (14 de marzo a 18 de agosto, 1970).—*Summer heat income, from March 14 to August 18, 1970.*

Profundidad	Cambio de temperatura en °C		Volumen en millares de m ³	Calor retenido, en millones Kcal		Área en km ²	Paso de calorías a través de cada sección (cal cm ⁻²)
	en los límites	media		por capas	acumulado hasta el fondo		
0	17,7					1,06	17 582
5	16,5	17,1	4 910	83 960	186 370	0,90	11 378
10	8,7	12,6	3 890	49 010	102 410	0,65	8 215
15	8,2	8,45	2 730	23 060	53 400	0,44	6 895
20	8,2	8,2	1 930	15 820	30 340	0,33	4 400
25	6,7	7,45	1 130	8 410	14 520	0,13	4 700
30	6,2	6,45	460	2 960	6 110	0,05	5 833
35	7,1	6,65	250	1 660	3 150	0,046	3 239
40	7,1	7,1	210	1 490	1 490	0,040	

TABLA 7.—Calor acumulado durante el período de calentamiento, del 14 de marzo al 18 de agosto de 1970, en la cubeta más profunda (de 40 m) y en la cubeta meridional (25 m).—*Summer heat income, from March 14 to August 18, 1970, in two basins of the lake: the deepest (40 m) and the Southern (25 m).*

Profundidad (40 m)	Cambio de temperatura en °C		Volumen en millares de m ³	Calor retenido, en millones Kcal		Área en km ²	Paso de calorías a través de cada sección (cal cm ⁻²)
	en los límites	media		por capas	acumulado hasta el fondo		
0	17,7					0,26	23 300
5	16,5	17,1	1 240	21 350	61 340	0,23	16 900
10	8,7	12,6	1 070	13 550	39 980	0,19	13 300
15	8,2	8,45	870	7 370	26 420	0,15	12 200
20	8,2	8,20	730	6 010	19 040	0,14	9 400
25	7,7	7,97	690	5 490	13 030	0,13	5 400
30	7,3	7,52	500	3 800	7 530	0,05	6 800
35	8,2	7,75	250	1 960	3 710	0,046	3 800
40	8,2	8,2	210	1 170	1 170	0,040	
(Sur)							
0	15,8					0,455	20 900
5	16,9	16,3	2 120	34 690	95 290	0,396	15 200
10	9,3	13,1	1 830	24 010	60 590	0,337	10 800
15	8,7	9,0	1 610	14 500	36 580	0,307	7 100
20	10,3	9,5	1 430	13 580	22 070	0,264	3 200
25	10,3	10,3	820	8 490		0,082	

TABLA 8.— Calor acumulado durante el período de calentamiento, del 14 de marzo al 18 de agosto de 1970, en las dos cubetas más septentrionales (NW, de 15 m, y NE de 20 m).— *Summer heat income, from March 14 to August 18, 1970, in two Northern basins of the lake (NW of 15 m, and NE of 20 m).*

Profundidad (NW)	Cambio de temperatura en °C		Volumen en millares de m ³	Calor retenido, en millones Kcal		Área en km ²	Paso de calorías a través de cada sección (cal cm ⁻²)
	en los límites	media		por capas	acumulado hasta el fondo		
0	17,7					0,26	23 300
5	17,0	17,1	1 240	21 350	61 340	0,29	6 900
10	10,9	13,9	1 180	16 540	20 470	0,18	2 100
15	7,7	9,3	420	3 930	3 930	0,016	
(NE)							
0	15,8					0,16	8 900
5	16,9	16,3	630	10 270	14 400	0,09	4 400
10	6,4	11,9	280	3 290	4 120	0,026	3 100
15	2,7	4,5	120	570	830	0,023	1 000
20	2,7	2,7	96	250	260	0,005	

donde \bar{z} es la profundidad media, el balance anual para Banyoles sería de:

$$19\,120 \text{ cal cm}^{-2}$$

En la tabla 7 puede verse claramente la influencia del fondo en el balance térmico de las cubetas donde entra agua subterránea, situadas al Sur de la estrangulación, que se manifiesta en que las capas inmediatas al fondo muestran una ganancia de calor superior a la de la capa inmediatamente superpuesta. En realidad, la influencia del fondo tiene mayor importancia durante la estratificación inversa (otoño e invierno), pues durante el período de calentamiento (primavera y verano) aunque la temperatura del fondo sea ligeramente superior, el flujo ascendente determinado por la entrada de agua significa una pérdida importante (1677 cal cm^{-2}) del calor ingresado (por calentamiento superficial).

PROPIEDADES ÓPTICAS

Una de las características del lago que más llama la atención es la poca transparencia

de sus aguas, que se explica por el régimen hidráulico, que como se ha indicado, provoca la resuspensión de los materiales arcillosos del fondo, con formación de una capa muy densa entre los 30 y los 40 m, y un arrastre de los materiales más finos hacia la superficie. Contribuye a aumentar la turbiedad la composición química de sus aguas, que, como veremos más adelante, pueden contener en suspensión sulfatos y carbonatos precipitados en finas partículas, responsables del color verde blanquecino de las mismas.

LUZ

El clima de luz en el agua, se ha caracterizado por la profundidad de visión del disco de Secchi, y por la medida de las intensidades de luz a lo largo de perfiles verticales.

Disco de Secchi y transparencia. Las profundidades de visibilidad a lo largo del año, pueden verse en la figura 5, la máxima se observó en verano: 5,7 m, y la mínima en invierno: 1,3 m.

En la bibliografía se acepta que el coeficiente global de extinción es igual al cociente entre una constante y la profundidad en metros a que el disco deja de verse. Diversos

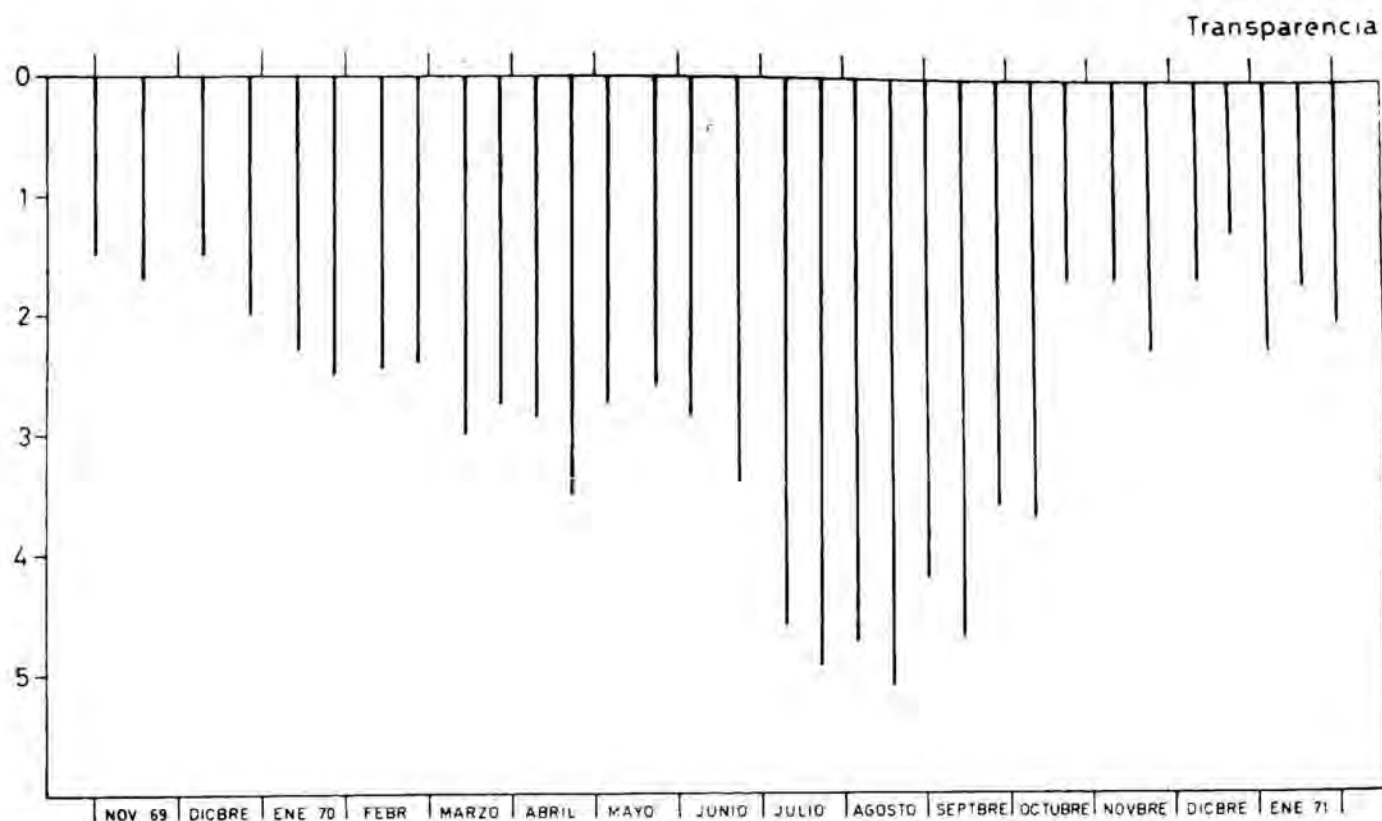


FIG. 5. — Transparencia, medida con el disco de Secchi. — *Secchi disk readings.*

autores atribuyen a esta constante valores distintos, que oscilan entre 0,61 y 1,9 (OTTO, 1966), pero se considera como más adecuado un valor próximo a 1,7 (ATKINS & POOLE, 1929, en SVERDRUP, 1942, pág. 82). Puede calcularse la intensidad de energía luminosa que llega a cada profundidad, mediante la relación:

$$I_z = I_0 e^{-1.7 \cdot D \cdot z}$$

donde: D = profundidad a que ha dejado de verse el disco de Secchi; z = profundidad.

Teniendo en cuenta que el 49 % de la energía que llega al límite de la atmósfera (que aproximadamente es la superficie del lago) corresponde a la parte visible del espectro, hemos calculado, en mW cm^{-2} , la energía luminosa transmitida a distintas profundidades. Teniendo en cuenta que $1 \text{ cal día} = 4,1855 \text{ joules día}^{-1}$, y $1 \text{ W} = \text{joule seg}^{-1}$ puede escribirse

$$\frac{\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}}{\text{horas de sol}} \times \frac{4,1855}{60 \times 60} \times 1000 = \text{mW cm}^{-2}$$

En la figura 6, a base de esta transformación y de la extinción deducida de la observación

del disco de Secchi, se calcula la intensidad de la luz en mW cm^{-2} . Con respecto a esta figura hay que advertir que desde agosto de 1970 a enero de 1971 se dispuso simultáneamente de valores medidos con solarímetro y con el disco de Secchi; pero en otros meses se combinan mediciones del solarímetro con medidas de transparencia en las fechas correspondiente al año anterior. Destaca claramente la importancia del régimen hidrográfico para la transparencia del lago, ya que ésta disminuye considerablemente en los períodos de lluvia, en los que sigue la entrada de agua por el fondo y aumenta la turbiedad (segunda quincena de octubre de 1970, segunda quincena de enero de 1971); en cambio la cantidad de fitoplancton influye poco, los momentos de mayor importancia de ésta coinciden con los máximos de penetración de luz: junio y primera quincena de octubre. En algunos momentos, como a finales de julio y mediados de enero, tiene importancia la turbiedad debida a las finas partículas de carbonatos en precipitación.

Medición de la intensidad de luz. Se usó una célula de sulfuro de cadmio (resistores LDR «Minivatt» sensible de 3900 a 9000 nm, máximo 680 nm) calibrada en lux (equipo de medido puesto a punto por A. JULIÀ).

Conscientes de las dificultades que presenta el uso de unidades de iluminación, en las que interviene la fisiología de la visión, no se nos ocultan los inconvenientes que ofrece la comparación de estos datos (fig. 7) con los valores de radiación luminosa calculados a partir de la energía radiante y la transparencia, medida con disco de Secchi. La relación de estas dos medidas fluctúa alrededor de

$$1 \text{ lux} = 1,5 \times 10^{-4} \text{ mW cm}^{-2}$$

Cuando se utilizan las observaciones de disco de Secchi para calcular el coeficiente de extinción, se supone que éste es verticalmente uniforme, lo cual no es verdad. Para reconocer estratos de extinción desigual, que es esencial en nuestro lago, donde puede existir arcilla en suspensión en ciertas capas, hemos comparado la luz teórica calculada a partir de las observaciones con el disco de Secchi en aguas superficiales, con la distribución de la luz a partir de las medidas con la célula fotoeléctrica. Comparando las figuras 6 y 7, puede apreciarse la existencia de capas medias más transparentes situadas, en octubre y mayo, por ejemplo, entre los 10 y los 15 m, en los períodos que siguen a la entrada de agua en profundidad, en los que, en el fondo (de los 20 a los 40 m) hay arcilla en suspensión, y, en la superficie, el volumen de las algas se ha incrementado; la actividad de dichas algas determina la precipitación de carbonato cálcico, que aumentaría la turbiedad de las capas inmediatas (5 a 10 m) dejando una capa intermedia más transparente.

Penetración de la luz y capa trofógena. Experimentalmente se observa que alrededor de los 10 000 lux se sitúa la intensidad de saturación luminosa para gran número de algas. Se supone que hacia los 200 lux, se alcanza aproximadamente el punto de compensación, es decir, no hay producción neta (en los vegetales). En nuestro caso, a 200 lux sigue habiendo producción, ya que la isoclina correspondiente a esta iluminación coincide con los puntos donde la masa de carbono asimilada fue del orden de los 0,1 mg C m⁻³ h⁻¹ (fig. 25); es decir que los 200 lux no corresponden en realidad a la profundidad de compensación, que en nuestro caso coincidiría con una iluminación bastante más débil, que no podemos precisar exactamente,

pues se cogió como límite de profundidad, para medida de productividad, los 20 m, y excepto en los períodos de menor transparencia, a este nivel existía siempre algo de fotosíntesis y, posiblemente, la asimilación neta se extendía más o menos por debajo del nivel mencionado.

Adoptamos como estima superior de la profundidad de compensación la línea de 0,03 mW calculados. Es muy sinuosa, en relación con la cantidad de fango en suspensión. Por tanto, el espesor de la capa trofo-

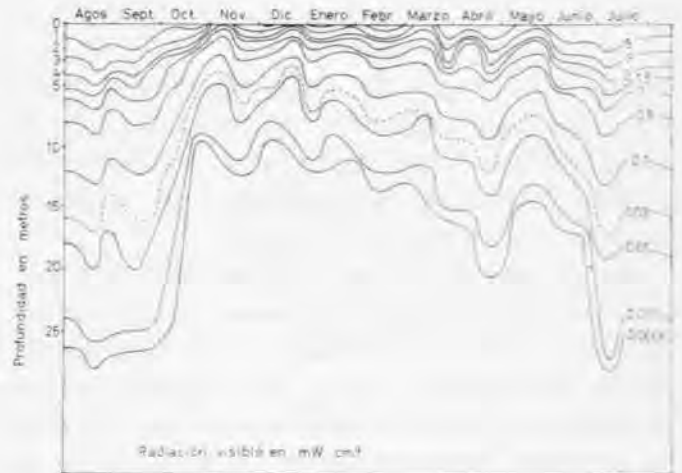


FIG. 6. — Penetración de la luz visible, en el espacio y el tiempo, calculada a partir de la radiación en superficie y de la transparencia del agua. La línea de trazos indica una profundidad de compensación teórica. — *Distribution of energy, at photosynthetically important wavelengths, in function of space and time, computed from surface energy and transparency of water. The dashed line is a theoretical compensation depth.*

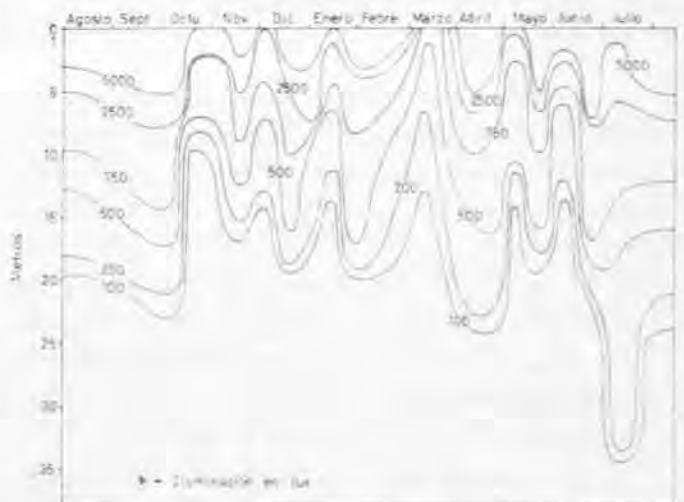


FIG. 7. — Iluminación medida directamente en luz con una célula de sulfuro de cadmio. — *Illuminance, measured directly in lux, with a cadmium sulphide cell.*

génica, definida por debajo con aquel valor, varió a lo largo del año:

en primavera y otoño (antes de la mezcla) llega hasta los 15 m, pasa a 5 m después de las lluvias de otoño, a finales de invierno y comienzos de primavera está entre los 7 y los 12 m.

4. SUSTANCIAS INORGÁNICAS EN SUSPENSIÓN Y DISUELTAS

A continuación se detallan las peculiaridades de la distribución de las principales especies iónicas analizadas en el lago de Banyoles a lo largo del ciclo estudiado; tanto sus variaciones anuales, en relación con las características físico-químicas y biológicas del medio, como las desigualdades de su distribución, según un perfil vertical.

En primer lugar se considerarán las sustancias cuyas concentraciones están menos afectadas por la actividad de los organismos. Sin embargo, este criterio no se puede aplicar de modo absoluto, como mostró para el mar, ya en 1865, FORCHHAMMER (en RILEY & SKIRROW, 1965, vol. 1, pág. 124). Es de suponer que el efecto de los organismos sobre la concentración de los distintos iones sea aún superior en las aguas dulces.

Se tomarán en consideración los sulfatos, carbonatos, bicarbonatos, cloruros, entre los aniones y el calcio, magnesio, sodio y potasio entre los cationes.

MATERIA EN SUSPENSIÓN Y DISUELTA

La cantidad de residuo total (sustancias disueltas y en suspensión) obtenido por evaporación del agua, en estufa a 90°C, está comprendida entre 1,01 y 1,15 g l⁻¹, con una densidad del agua de 1,001 a 1,005 g cm⁻³. El agua de las capas meromícticas, con fango en suspensión, contiene un residuo seco variable y que puede ser alto. En estas condiciones se han medido valores de 255,61 g l⁻¹, y una densidad del agua de 1,1162 g cm⁻³.

En los momentos que siguen a la mezcla vertical, iniciada por el aporte masivo de agua por el fondo, aumenta la turbiedad de la masa acuosa de capas más altas, debido al arrastre, no sólo de los organismos que se

han ido sedimentando hacia el fondo, sino de las arcillas removidas de los sedimentos, con lo que la cantidad de residuo seco, y por tanto, la densidad, aumenta en todo el perfil vertical, alcanzando aquélla valores del orden de 1,516 g l⁻¹. En conjunto, se halla entre 1 y 256 g de sedimento en suspensión por litro de agua. Los valores medios son mucho más bajos en agua superficial, durante la época de estratificación.

En este residuo seco se determinaron, por rayos X (R. JULIÀ, información personal), las siguientes familias de minerales: epsomita (en distintos grados de hidratación), yeso, calcita, cloritas, illitas (=hidromica).

SALES DISUELTAS

Las peculiaridades del lago de Banyoles aconsejaron determinar, aparte de los designados como nutrientes (nitritos, nitratos, fosfatos, silicatos, bicarbonatos y anhídrido carbónico) los aniones: sulfatos y los cationes: calcio, magnesio, sodio y potasio, algunos de los cuales se comportan como macronutrientes. Como micronutrientes especiales se investigaron el hierro y el manganeso. En la tabla 9 podemos ver los límites de concentración y los métodos de análisis seguidos en su determinación. Los resultados de los análisis para aquellos compuestos de los que se tiene datos que cubren todo el período o una parte importante del ciclo, se presentan en la tabla 10 en la que todos los análisis se refieren a muestras de agua sin filtrar, excepto para las muestras que contenían fango en suspensión, como fueron las de 30 m, en el tiempo comprendido desde la mezcla vertical de otoño de 1970 hasta enero de 1971.

CARACTERES QUÍMICOS DEL LAGO

Químicamente podemos definir el lago de Banyoles como una reserva de agua alcalina, rica en sulfatos, en particular sulfato magnésico, con un pH de 7,2 a 7,6. Aguas francamente oxigenadas en todo el perfil vertical; pobres en nutrientes: nitratos y fosfatos, y con abundante silicato disuelto, que sigue un marcado ciclo anual de acuerdo con la actividad de las diatomeas del fitoplancton.

TABLA 9. — Métodos de análisis de los principales iones. Para cada uno se indican los valores extremos (máximo y mínimo) encontrados en el ciclo anual. Las concentraciones están expresadas en mg-at l⁻¹ o en µg-at l⁻¹ (*). — *Methods used in the analysis of the principal ions. For any one of them, the extreme values observed are given. Concentrations in mg-at l⁻¹ or in µg-at l⁻¹ (*).*

Grupos	Iones	Método de análisis	Límites de las concentraciones observadas
Cationes principales	Ca ²⁺	Espectrofotómetro de absorción atómica (Atomspeck)	0,31 - 0,677 (muestras sin (1) acidificar) 2,05 - 2,17 (muestras acidificadas)
	Mg ²⁺	Espectrofotómetro de absorción atómica (Atomspeck)	0,50 - 1,71
	Na ¹⁺	Espectrofotómetro de absorción atómica (Perkin-Elmer 290B)	0,91 - 2,74
	K ¹⁺	Fotómetro de llama (Carl Zeiss)	0,43 - 0,053
Aniones principales	CO ₃ H ¹⁻	Volumétrico (SO ₃ H ₂ 0,02 N, indicador mixto)	2,23 - 5,01
	CO ₃ ²⁻	Cálculo indirecto (mol CO ₃ = aco ₃ /γco ₃)	0,0281 - 0,0054
	SO ₄ ²⁻	Volumétrico (Perclorato bórico + Thorin)	0,07 - 15,47
	Cl ¹⁻	Volumétrico (nitrato de planta 0,0282 N + dicromato potásico)	0,025 - 1,07
Macronutrientes	(*) SiO ₂	Colorimétrico (MULLIN & RILEY 1962)	0,26 - 376
	(*) PO ₄ ²⁻	Colorimétrico (MURPHY & RILEY 1962)	no detectable - 1,73
	(*) NO ₃ ¹⁻	Colorimétrico (MORRIS & RILEY 1963)	no detectable - 16,88
	(*) NO ₂ ¹⁻	Colorimétrico (SHINN 1941)	no detectable - 11,72
Micronutrientes	(*) Fe total (acidificado)	Espectrofotómetro de absorción atómica (Perkin-Elmer 290 B)	no detectable - 47,11
	(*) Mn total (acidificado)	Espectrofotómetro de absorción atómica (Perkin-Elmer 290 B)	no detectable - 63,6

(1) Excepcionalmente, a 30 m, 2,495 mg-at l⁻¹.

Por orden de abundancia decreciente respectivamente, los aniones y cationes se disponen así:

Aniones: SO₄²⁻ > CO₃H¹⁻ > Cl¹⁻ > CO₃²⁻

Cationes: Ca²⁺ > Na¹⁺ > Mg²⁺ > K¹⁺

Esta ordenación recuerda más una reserva de agua cerrada sometida a evaporación intensa (HUTCHINSON, 1957) que un lago con las características hidrográficas de Banyoles —con un gran flujo de agua.

Ahora bien, debemos recordar que el lago está alimentado principalmente por aguas sub-

terráneas, que han circulado por calizas dolomíticas y yesos. El agua que entra en el lago es, por consiguiente, muy rica en sulfatos, carbonatos, magnesio y calcio. Si tenemos en cuenta los productos de solubilidad de estos elementos, sabemos que el calcio, en aguas alcalinas precipita pronto en forma la calcita; en Banyoles este compuesto es el que presenta mayor índice de saturación a lo largo del ciclo estudiado; el magnesio siempre que el sodio sea abundante en el agua para el equilibrio: CO₃H¹⁻ + Na¹⁺, también precipita (GARRELS & MACKENZIE, 1967), enriqueciéndose el agua proporcional-

14-01-70	0	2,7	9,8	4,03	5,4	1,34	3,50	0,57
	5		9,8	4,50	6,0	1,66	2,30	0,38
	10		9,8	4,50	5,3	1,93	2,25	0,42
	15		9,8	4,31	6,1	0,39	1,90	
	20		9,8	4,22	6,6	4,68	1,96	0,20
	30		13,3	5,6	.	.	0,72
31-01-70	0	2,5	10,2	4,67	6,91	7,9	1,71	2,26	0,64
	5		10,2	4,54	7,24	6,3	1,98	1,95	1,7
	10		10,2	4,54	7,32	7,0	2,11	2,08	0,72
	15		10,8	4,93	7,34	7,0	1,92	2,12	0,46
	20		10,8	4,84	7,44	7,2	2,72	1,86	
	30		0,31
14-02-70	0	2,5	9,4	5,05	7,75	21	6,2	3,0	0,19	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	8,2	1,92	3,02	3,4
	5		8,6	4,42	7,62	21	6,1	2,8	0,16	0,14	0,14	0,14	0,14	0,14	6,9	2,29	2,04	2,5
	10		8,9	4,42	7,74	23	6,0	2,8	0,16	0,09	0,09	0,09	0,09	0,09	6,7	2,13	2,17	0,8
	15		10,1	4,31	7,61	23	5,8	2,8	0,16	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11	6,5	1,96	2,03	4,5
	20		10,8	4,50	7,69	24	5,8	2,4	0,13	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10	6,6	2,38	2,02	0,51
	30		11,0	6,7	.	.	.
28-02-70	0	2,4	9,3	4,14	7,57	.	5,9	2,0	0,26	7,6	1,80	2,15	0,71
	5		9,3	3,81	7,67	.	6,0	2,6	0,21	7,7	2,06	3,50	2,8
	10		9,3	3,89	7,74	.	5,9	2,7	0,28	9,0	2,40	1,90	1,6
	15		9,3	4,04	7,61	.	7,0	2,5	0,30	8,2	1,96	2,30	1,1
	20		9,3	4,08	7,69	.	6,3	—	0,27	7,1	1,95	2,20	1,8
	30		9,3	7,5	.	.	0,34
14-03-70	0	3,0	8,8	4,09	7,70	39	5,8	2,9	0,26	6,1	2,89	.	2,2
	5		8,9	4,37	7,73	41	6,3	2,7	0,56	6,5	.	.	2,2
	10		8,9	4,08	7,71	41	5,9	2,9	0,27	6,3	.	.	0,45
	15		8,9	4,14	7,68	41	5,3	2,8	0,27	7,1	0,36	.	0,88
	20		8,9	4,30	7,72	36	3,5	2,8	0,26	6,2	0,07	.	0,18
	30		8,9
28-03-70	0	2,7	11,7	3,80	7,41	25	6,0	3,5	0,19	6,12	1,1	.	1,5
	1		11,7	4,02	7,55	.	6,1	3,0	0,21	7,5	1,39	.	.
	3		11,3	4,04	7,68	.	6,0	3,0	0,16	6,9	0,91	.	2,8
	5		11,3	3,95	7,62	27	5,9	2,9	—	6,6	0,79	.	1,1
	10		9,8	4,11	7,64	26	5,9	6,5	0,21	.	0,15
	15		9,8	4,16	7,60	24	6,0	6,9	—	.	0,13
	20		9,8	4,18	7,60	23	6,0	6,8	0,02	.	0,44
	30		9,8	4,19	7,34	21	5,5	6,0	.	.	0,17
11-04-70	0	2,8	12,0	3,96	7,66	21	5,5	3,0	0,29	0,19	0,19	0,19	0,19	8,3	0,74	3,70	0,82	
	1		11,3	3,96	7,66	23	5,5	2,7	0,31	0,22	0,22	0,22	0,22	9,4	1,69	4,80	4,3	
	3		10,9	4,02	7,67	24	6,0	2,6	0,29	0,24	0,24	0,24	0,24	7,3	3,99	3,90	1,7	
	5		10,8	3,83	7,64	25	5,7	2,3	0,34	0,32	0,32	0,32	0,32	7,4	3,5	4,40	2,4	
	10		10,1	3,98	7,64	27	6,8	2,0	0,24	0,34	0,34	0,34	0,34	7,4	0,70	4,90	2,1	
	15		9,7	4,43	7,61	23	6,7	2,1	0,32	0,27	0,27	0,27	0,27	7,1	0,31	3,09	2,7	
	20		9,5	4,43	7,63	.	7,4	2,7	0,27	0,24	0,24	0,24	0,24	6,7	0,05	3,50	0,8	
	30		9,5	4,45	7,65	.	5,7	—	0,30	0,33	0,33	0,33	0,33	.	.	.	1,7	

TABLA 10 (continuación)

Fecha	Profundidad (m)	Transparencia (m)	Temperatura (°C)	Alcalinidad (meq. l ⁻¹)	pH	Cloruros (mg Cl l ⁻¹)	Sulfatos (mmol l ⁻¹)	Silicatos (µg-at Si l ⁻¹)	Nitratos (µg-at N l ⁻¹)	Nitritos (µg-at N l ⁻¹)	Fosfatos (µg-at P l ⁻¹)	Oxígeno (ml l ⁻¹)	Productividad (mg C m ⁻³ h ⁻¹)	Clorofila «a» (mg Cl «a» m ⁻³)	D ₁₀₀₀ /D ₅₀₀	Millones de células por litro	
25-04-70	0	3,5	16,2	3,88	7,70	.	6,1	.	2,1	0,19	—	7,7	0,76	1,95	.	2,4	
	1		16,4	3,94	7,87	.	5,3	.	2,0	0,10	0,01	7,2	1,29	4,60	.	1,0	
	3		16,0	3,77	7,75	.	5,9	.	1,9	0,18	—	7,2	2,15	4,28	.	1,0	
	5		14,5	3,76	7,71	.	6,0	.	1,9	0,17	0,11	7,4	2,33	2,08	.	0,31	
	10		13,2	4,03	7,69	.	.	.	1,9	0,17	0,27	7,5	1,53	1,02	.	1,3	
	15		12,8	4,26	7,58	.	.	.	2,0	0,18	.	6,5	0,5	1,11	.	2,1	
	20		12,8	4,39	7,68	.	.	.	2,0	0,18	.	6,0	0,03	1,66	.	2,2	
	30		11,1	4,39	7,60	.	.	.	2,5	0,18	.	6,0	.	.	.	0,45	
	09-05-70	0	2,7	12,5	3,48	7,50	20	5,7	.	1,9	0,06	.	5,5	2,63	1,95	3,36	1,7
		1		13,4	3,69	7,74	24	4,5	.	3,0	0,03	.	4,5	2,88	4,60	2,81	1,3
3			13,2	3,63	7,70	26	4,9	.	3,4	0,06	.	4,4	2,29	4,28	3,22	0,71	
5			13,2	3,71	7,63	23	5,4	.	3,4	0,05	.	4,7	1,69	2,08	3,34	.	
10			13,2	4,34	7,48	26	5,3	.	1,8	0,06	.	4,2	0,99	1,02	2,78	3,5	
15			10,5	4,76	7,46	25	4,5	.	3,9	0,06	.	4,4	0,55	1,11	3,10	2,2	
20			10,5	4,40	7,48	25	5,0	.	4,1	0,07	.	4,0	0,17	1,66	3,14	0,14	
30			8,6	4,49	7,42	21	4,5	.	3,7	0,08	0,60	
25-05-70		0	2,6	19,1	3,35	7,60	.	14,6	.	0,4	0,14	0,16	6,3	1,05	0,09	4,50	3,8
		1		18,8	3,27	7,60	.	15,5	.	0,4	0,15	—	7,3	3,28	1,98	1,08	1,3
	3		15,9	3,38	7,61	.	13,4	.	0,2	0,16	0,8	7,4	6,18	1,32	3,76	6,9	
	5		15,2	3,51	7,60	.	13,2	.	0,3	0,16	—	7,5	9,17	3,62	2,00	3,7	
	10		13,5	4,53	7,46	.	13,8	.	1,8	0,22	0,93	5,8	1,64	1,06	3,51	0,33	
	15		12,2	4,50	7,36	.	10,9	.	1,9	0,2	1,46	5,8	0,33	0,08	3,89	0,40	
	20		12,1	4,60	7,36	.	11,5	.	2,5	1,8	0,8	4,4	0,18	0,05	1,84	0,61	
	30		8,6	4,49	7,50	.	6,3	.	3,8	2,14	1,73	4,4	.	0,01	.	0,53	
	09-06-70	0	2,8	22,5	2,87	8,08	20	14,9	3,9	0,2	0,08	1,04	7,0	0,27	1,20	3,68	3,1
		1		21,6	2,52	8,08	18	12,7	2,5	0,1	0,1	1,04	7,1	1,87	0,65	7,97	1,27
3			20,4	2,37	7,96	19	13,0	2,0	0,1	0,08	1,05	7,1	1,71	1,8	4,58	3,0	
5			15,0	2,64	8,15	20	8,4	8,4	0,1	0,12	1,02	8,4	1,61	1,69	3,88	2,6	
10			15,0	3,63	7,67	20	11,3	15	2,8	0,48	1,33	5,3	0,79	1,81	3,83	0,87	
15			15,0	3,15	7,97	22	11,4	17,4	3,1	0,54	1,20	4,7	0,02	1,21	3,95	0,05	
20			15,0	3,20	7,81	23	13,0	21,4	16,8	—	1,08	3,7	0,01	0,08	1,50	0,08	
30			15,0	3,84	7,96	18	15,4	22,4	16,8	—	1,26	2,9	
20-06-70		0	2,8	23,0	2,35	7,77	12	11,2	0,5	0,4	0,11	0,07	5,4	0,61	1,10	2,94	1,1
		1		22,2	2,25	7,94	20	13,7	0,3	0,4	0,10	0,09	5,2	1,33	0,59	4,65	3,0
	3		22,1	2,20	7,94	14	12,7	0,3	0,2	0,17	0,10	5,7	1,64	0,98	3,40	3,0	
	5		18,4	2,58	7,70	13	14,9	4,6	0,4	0,10	0,16	6,4	2,22	1,81	3,33	1,5	
	10		14,7	3,40	7,90	15	12,5	14,5	2,7	0,72	0,54	3,8	0,43	1,35	2,82	0,08	

06-07-70	15	14,7	3,48	7,85	14	10,4	151	2,8	0,72	0,58	3,8	0,16	1,10	2,97	0,38
	20	14,0	3,44	7,87	13	.	167	3,1	0,92	0,65	2,8	.	1,31	2,50	0,32
	30	14,0	3,50	7,88	15	.	250	8,3	0,33	1,41	1,1	.	.	.	0,05
	0	25,0	2,25	7,84	14	7,2	1,1	0,4	0,03	0,05	8,1	0,32	0,53	2,88	2,1
	1	24,6	2,29	7,99	16	6,6	1,1	0,5	0,02	0,05	8,7	0,31	0,30	3,45	0,6
	3	23,9	2,35	7,96	13	4,7	20,6	0,5	0,01	0,03	8,0	0,59	0,42	4,64	1,3
	5	19,6	2,92	7,66	15	2,6	46,4	0,6	0,01	0,15	8,0	1,20	0,84	2,75	2,4
	10	15,7	3,40	7,50	13	.	101	2,6	0,41	0,09	6,7	0,88	0,74	3,23	0,7
	15	15,6	3,40	7,55	.	.	122	3,8	0,51	0,10	5,2	0,25	1,02	3,04	2,0
	20	15,6	3,49	7,54	.	.	169	11,6	0,42	0,16	3,8	0,01	0,44	3,16	1,1
	30	14,0	3,75	7,30	.	.	177	7,4	0,25	0,10	0,8	.	0,28	2,50	0,35
20-07-70	0	24,8	2,25	7,75	.	4,4	2,4	0,9	0,06	0,20	7,0	1,0	0,71	3,20	3,1
	1	24,1	2,30	7,82	.	6,1	2,5	0,4	0,04	—	7,1	0,31	0,28	6,28	2,1
	3	24,1	2,28	7,86	.	5,1	2,3	0,3	0,04	0,09	7,2	0,95	0,06	2,71	9,4
	5	24,1	2,70	7,63	.	4,0	31,1	0,4	0,06	—	7,3	1,06	1,22	2,30	3,1
	10	16,1	3,31	7,38	.	4,0	111	1,7	0,38	0,03	5,0	1,81	1,77	2,56	3,2
	15	16,1	3,41	7,32	.	4,2	112	8,3	0,44	—	3,7	0,60	1,51	2,02	1,4
	20	16,1	3,49	7,4	.	4,0	167	8,5	0,34	—	2,2	0,01	0,83	2,34	0,23
	30	15,6	3,75	7,16	.	5,9	244	4,0	0,35	0,04	1,2	.	.	.	0,16
03-08-70	0	25,5	2,89	7,73	.	3,3	1,3	—	—	0,18	6,1	0,51	0,44	4,31	5,2
	1	25,2	3,03	7,83	.	3,1	0,9	—	—	—	6,2	1,17	0,66	3,34	3,5
	3	25,2	3,03	7,85	.	3,2	3,1	0,2	—	0,10	6,0	1,39	0,48	3,90	5,1
	5	23,2	3,35	7,65	.	3,4	7,1	2,2	0,01	0,10	5,8	2,01	.	.	2,0
	10	17,4	4,60	7,4	.	5,2	55,7	2,4	0,03	0,25	5,1	2,79	2,78	2,84	6,0
	15	17,1	4,41	7,34	.	.	64,0	21,9	0,03	.	3,1	0,39	1,22	2,78	.
	20	17,1	4,69	7,3	.	5,3	116	23,7	0,03	0,14	0,6	0,07	0,71	3,72	1,25
	30	15,6	4,67	7,29	.	7,3	124	24,6	—	0,04	0,3	.	0,11	4,00	0,95
18-08-70	0	26,6	3,07	7,4	28	.	3,3	0,4	—	0,04	5,5	0,51	0,67	9,07	2,4
	1	26,4	3,14	7,4	17	.	2,6	0,5	—	0,04	5,2	0,57	0,71	3,83	3,7
	3	25,9	3,09	7,4	20	.	2,6	0,3	—	0,03	5,8	0,42	.	.	1,4
	5	25,4	3,30	7,4	28	.	119	0,3	—	0,06	5,8	0,91	0,94	3,96	0,28
	10	17,6	4,68	7,2	20	.	129	0,2	—	0,19	3,6	2,47	1,36	3,26	1,1
	15	17,1	4,68	7,0	21	.	179	2,7	0,02	0,15	2,2	0,75	1,40	2,94	0,2
	20	17,1	4,81	7,0	17	.	.	3,9	0,02	0,14	0,6	—	0,75	2,71	0,09
	30	16,2	5,0	7,2	21	.	.	5,2	0,16	0,08	0,1	.	0,36	5,00	0,01
31-08-70	0	25,3	3,08	7,4	.	5,7	5,6	0,3	—	—	6,2	0,87	0,54	3,38	8,1
	1	25,3	3,12	7,4	.	5,8	6,6	0,2	—	—	5,8	0,40	0,99	2,11	5,0
	3	24,3	3,25	7,4	.	6,3	13,9	0,3	—	0,03	6,3	0,82	0,83	2,20	1,7
	5	24,1	3,05	7,4	.	6,4	156	0,2	—	0,01	5,9	0,80	1,16	1,56	2,0
	10	18,3	4,68	7,2	.	5,4	272	0,2	—	0,04	4,1	0,54	1,56	2,70	0,24
	15	18,0	4,72	7,0	.	5,2	596	1,9	0,23	—	2,2	0,38	0,99	2,61	0,22
	20	18,0	4,81	7,0	.	7,3	260	4,6	0,03	0,01	0,4	—	0,76	2,18	.
	30	16,5	4,83	7,0	.	8,2	269	—	0,22	0,12	—	.	0,32	1,90	.
14-09-70	0	24,0	3,02	7,4	20	5,9	6,3	0,3	—	—	5,8	1,32	0,41	3,76	1,1
	1	23,9	3,10	7,4	23	6,9	5,6	0,3	—	0,54	5,7	0,60	0,40	3,00	.
	3	24,1	3,14	7,4	19	5,7	5,3	0,2	—	0,03	5,8	1,19	.	.	.
	5	24,0	3,19	7,4	16	5,9	149	0,3	—	0,3	6,0	1,84	0,37	4,30	4,4

TABLA 10 (continuación)

Fecha	Profundidad (m)	Transparencia (m)	Temperatura (°C)	Alcalinidad (meq. l ⁻¹)	pH	Cloruros (mg Cl l ⁻¹)	Sulfatos (mmol l ⁻¹)	Silicatos (µg-at Si l ⁻¹)	Nitratos (µg-at N l ⁻¹)	Nitritos (µg-at N l ⁻¹)	Fosfatos (µg-at P l ⁻¹)	Oxígeno (ml l ⁻¹)	Productividad (mg C m ⁻³ h ⁻¹)	Clorofila «a» (mg Cl «a» m ⁻³)	D ₁₀₀₀ /D ₁₀₀	Millones de células por litro	
28-09-70	10		18,4	4,77	7,3	20	5,5	169	—	0,23	0,02	3,9	1,11	0,90	0,92	1,1	
	15		18,1	4,77	7,2	16	5,1	169	0,5	0,23	0,01	2,2	0,25	1,09	2,5	1,7	
	20		17,7	4,77	7,2	16	6,9	246	1,40	0,25	—	0,9	0,42	0,89	2,5	—	
	30		16,7	5,01	7,2	22	8,2	326	4,6	0,28	0,23	0,2	—	0,17	2,0	—	
	0	3,2		3,32	7,4	—	4,6	7,0	0,2	0,13	—	6,4	1,36	0,47	3,38	4,0	
	1		22,8	3,30	7,4	—	2,4	7,1	0,2	0,20	—	8,2	1,16	—	—	6,8	
	3		23,8	3,30	7,4	—	3,3	7,1	0,4	0,10	—	7,8	1,35	0,36	3,30	2,6	
	5		23,0	3,30	7,4	—	3,6	73,1	0,3	0,06	—	8,2	1,15	0,49	5,91	1,1	
	10		23	3,30	7,4	—	4,1	73,0	0,5	0,22	—	5,0	0,73	1,28	4,21	—	
	15		18	4,44	7,4	—	2,3	125	0,1	0,25	0,14	1,5	0,78	0,73	4,57	0,32	
15		17,7	4,96	7,2	—	6,2	276	1,3	0,25	0,10	0,6	0,02	0,44	2,46	0,01		
20		17,3	4,73	7,2	—	4,0	363	3,7	0,21	0,2	—	—	—	—	—	—	
30		16	4,86	7,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
10-10-70	0	3,7		3,30	7,4	18	8,2	23,1	0,3	0,01	0,15	6,6	1,59	1,01	2,5	4,7	
	1		20,1	3,38	7,3	17	5,8	22,8	0,3	0,09	0,22	6,1	2,53	1,21	2,36	—	
	3		20,1	3,43	7,3	19	6,7	22,5	0,7	—	0,40	5,8	2,48	0,61	6,05	4,6	
	5		20,1	3,43	7,3	20	3,6	24,2	0,5	0,01	0,33	5,6	1,82	1,05	2,34	0,75	
	10		19,8	4,53	7,2	23	4,8	138	0,6	0,02	0,32	3,7	0,57	2,18	2,53	—	
	15		18,5	4,90	7,2	17	4,5	176	1,5	0,20	0,24	1,3	0,17	1,11	2,15	0,07	
	20		18,5	4,79	7,2	17	4,4	336	4,1	0,06	0,09	0,2	0,18	0,86	2,08	0,55	
	30		16	4,83	7,2	19	1,9	309	6,8	0,13	0,23	0,13	—	—	—	—	—
	0	1,7		4,20	7,2	20	7,4	11	8,2	0,48	0,05	4,9	5,33	2,24	2,56	0,92	
	1		17,5	4,22	7,2	23	7,7	10,3	8,3	0,47	0,03	4,8	4,56	2,06	2,53	5,9	
3		17,8	4,26	7,2	20	7,3	10,0	8,2	0,47	0,22	4,6	2,63	1,97	2,7	0,55		
5		17,8	4,13	7,2	21	7,1	10,5	8,2	0,49	0,24	4,7	1,22	1,58	3,04	0,76		
10		17,5	4,18	7,2	22	6,7	10,3	7,4	0,49	—	4,7	0,12	1,27	2,6	0,05		
15		17,3	4,24	7,2	23	6,9	10,5	8,4	0,49	0,26	4,8	0,33	1,47	2,8	0,75		
20		17,2	4,30	7,2	21	7,8	23,7	8,7	0,89	0,05	4,7	—	1,42	2,04	1,5		
30		18,6	5,56	7,2	38	10,3	376,3	0,6	0,04	0,21	—	—	—	—	—	—	
07-11-70	0	1,7		4,07	7,2	—	9,3	135,3	2,9	0,49	0,04	4,5	3,02	0,77	4,2	0,37	
	1		15,1	4,09	7,2	—	7,9	116,5	6,2	0,50	0,02	4,6	3,51	1,10	2,3	0,13	
	3		16,2	4,09	7,2	—	9,3	124	6,4	0,49	0,14	4,4	2,33	0,94	2,85	0,46	
	5		16,2	4,02	7,2	—	8,7	117	6,5	0,48	0,06	4,4	0,16	0,84	4,1	0,44	
	10		16,2	4,11	7,2	—	8,9	110	6,4	0,48	0,01	4,6	0,04	0,52	2,4	0,48	
	15		16,3	4,06	7,2	—	6,2	135	6,5	0,50	0,07	4,5	0,01	0,37	5,7	0,80	
	20		16,3	4,77	7,2	—	9,3	323	6,8	0,30	0,09	1,3	0,08	0,41	3,2	0,33	
30		18,0	5,02	7,2	—	9,6	263	0,1	0,25	0,07	—	—	—	—	—	—	

21-11-70	0	2,3	14,5	4,35	7,2	21	9,0	150	3,3	0,27	—	6,6	1,26	0,77	4,0	0,68
	1		14,5	4,40	7,3	27	8,7	169	3,2	0,40	0,01	6,9	3,01	1,13	2,41	0,92
	3		14,5	4,52	7,4	29	8,2	138	3,2	0,45	0,01	6,5	0,81	1,01	2,76	0,36
	5		14,5	4,45	7,4	24	8,3	156	3,6	0,42	0,04	6,9	0,98	0,72	2,11	0,77
	10		14,2	4,59	7,4		6,5	150	6,2	0,42	0,29	6,7	0,03	0,57	2,25	0,66
	15		14,5	4,46	7,4	28	7,4	143	2,3	0,40	0,19	6,7	—	0,72	2,26	0,03
	20		14,5	4,47	7,3	26	7,3	150	4,7	0,40	0,33	6,6	—	0,76	2,38	0,22
	30		17,3	5,05	7,4	27	8,3	200	—	1,32	0,55	—	—	—	—	—
05-12-70	0	1,7	14,2	3,67	7,7		7,1	57,8	5,1	0,96	0,01	6,3	1,36	0,92	1,04	0,21
	1		14,2	3,55	7,7		6,3	57,8	5,2	0,94	0,04	6,1	2,29	1,00	1,21	0,58
	3		14,2	3,63	7,8		5,9	90,9	4,9	0,97	0,07	5,6	—	0,55	2,00	0,78
	5		14,2	3,59	7,6		5,7	110	4,8	0,99	0,01	6,1	—	0,89	1,71	1,30
	10		14,2	3,53	7,7		5,7	118	4,7	0,97	0,01	6,2	—	0,92	1,31	0,63
	15		14,2	3,49	7,7		5,9	117	4,9	0,94	0,01	6,1	0,04	0,83	1,70	0,17
	20		14,2	3,55	7,7		5,9	112	4,6	0,97	0,01	6,0	0,07	0,61	2,11	0,82
	30		14,2	4,46	—		7,7	233	—	0,80	0,01	—	—	—	—	—
19-12-70	0	1,3	12,5	3,55	7,4	17	—	126	8,0	0,48	0,06	5,6	2,35	0,66	3,12	2,0
	1		12,5	3,55	7,4	17	—	122	8,7	0,44	0,24	5,2	1,48	0,50	3,44	1,5
	3		12,5	3,53	7,4	18	—	123	9,3	0,32	0,23	4,9	0,60	0,33	3,37	1,2
	5		12,5	3,55	7,4	15	—	125	9,1	0,38	0,07	6,1	0,12	0,19	6,25	0,76
	10		12,5	3,55	7,2	16	—	129	9,2	0,29	0,10	5,8	—	0,18	7,50	0,78
	15		12,5	3,55	7,2	15	—	129	9,1	0,36	0,30	5,8	0,01	0,20	8,33	0,45
	20		12,2	3,51	—	30	—	143	8,3	0,86	0,24	6,3	0,01	0,50	3,81	0,19
	30		12,2	4,14	—	19	—	171	0,40	0,54	0,88	—	—	—	—	—
02-01-71	0	2,2	9,7	3,51	7,6		5,8	142	11,0	0,58	—	6,4	3,36	0,88	4,34	1,1
	1		9,7	3,55	7,6		6,0	133	10,5	0,62	—	5,1	0,80	0,75	4,32	0,94
	3		9,7	3,55	7,4		6,2	134	10,8	0,56	0,03	5,2	0,84	0,86	4,44	2,6
	5		9,7	3,57	7,4		6,6	130	11,3	0,60	—	5,9	4,12	0,97	4,12	3,4
	10		9,7	3,59	7,4		6,5	134	10,0	0,68	—	5,6	0,05	0,84	4,42	0,63
	15		9,7	3,61	7,4		6,5	137	10,5	0,39	—	4,8	0,05	0,84	4,31	3,52
	20		9,7	3,65	7,4		6,8	145	10,3	0,68	—	4,1	—	0,44	4,56	1,00
	30		9,7	5,27	—		7,5	213	—	1,32	0,64	—	—	—	—	—
16-01-71	0	2,5	9,5	3,63	7,4	20	6,2	168	16,0	0,36	0,01	6,8	4,06	0,62	2,80	0,31
	1		9,5	3,63	7,4	25	5,7	143	14,2	0,36	—	6,7	5,89	0,68	2,72	0,78
	3		9,5	3,44	7,4	20	5,5	170	14,5	0,40	—	6,6	7,31	0,79	2,56	1,8
	5		9,5	3,44	7,4	22	5,5	166	13,7	0,34	—	6,3	1,61	0,56	3,30	3,90
	10		9,5	3,54	7,4	20	5,5	169	14,5	0,32	0,06	6,0	0,57	3,25	3,25	0,32
	15		9,5	3,63	7,4	22	6,0	167	14,3	0,38	0,13	6,4	—	0,28	3,24	0,64
	20		9,5	3,82	7,4	21	5,7	173	14,2	0,42	0,02	6,7	0,02	0,56	3,00	1,2
	30		9,5	4,59	—	21	6,5	309	0,1	0,44	0,05	—	—	—	—	—
30-01-70	0	2,3	10,1	3,82	7,4		6,1	154	11,3	0,30	0,08	7,1	2,72	1,08	2,71	0,20
	1		9,8	3,72	7,4		6,1	159	11,3	0,32	0,12	6,9	3,49	0,95	2,69	0,88
	3		9,8	3,68	7,4		6,0	153	11,4	0,28	0,20	6,8	4,01	0,30	2,85	1,34
	5		9,5	3,67	7,4		6,3	174	12,3	0,30	0,30	6,9	2,14	1,33	2,78	1,00
	10		9,5	3,67	7,4		6,5	160	12,5	0,26	0,29	6,8	0,05	1,39	2,80	4,78
	15		9,5	3,61	7,4		5,6	155	12,5	0,28	0,31	7,1	0,18	1,25	2,78	0,67
	20		9,5	3,55	7,2		4,0	161	11,6	0,32	0,39	6,6	—	1,22	2,77	1,02
	30		9,1	3,34	—		3,4	306	9,9	0,44	0,46	—	—	—	—	—

mente en Na, K, Cl, aunque en fondos arcillosos (como es nuestro caso) parte del potasio queda retenido entre las redes moleculares de los silicatos. Una demostración de que esto realmente ocurre así, se halla en la composición química de sus sedimentos (R. JULIÁ, comunicación personal) donde abunda el carbonato cálcico, y, entre las arcillas: cloritas e illitas.

COMPARACIÓN CON OTROS LAGOS

Resulta difícil comparar el lago de Banyoles con cualquier otra reserva de agua, pues lo ordinario es que cuando se presentan como iones dominantes el sulfato y el sodio también concurre con ellos el cloro —lagunas endorreicas, como las de la región manchega

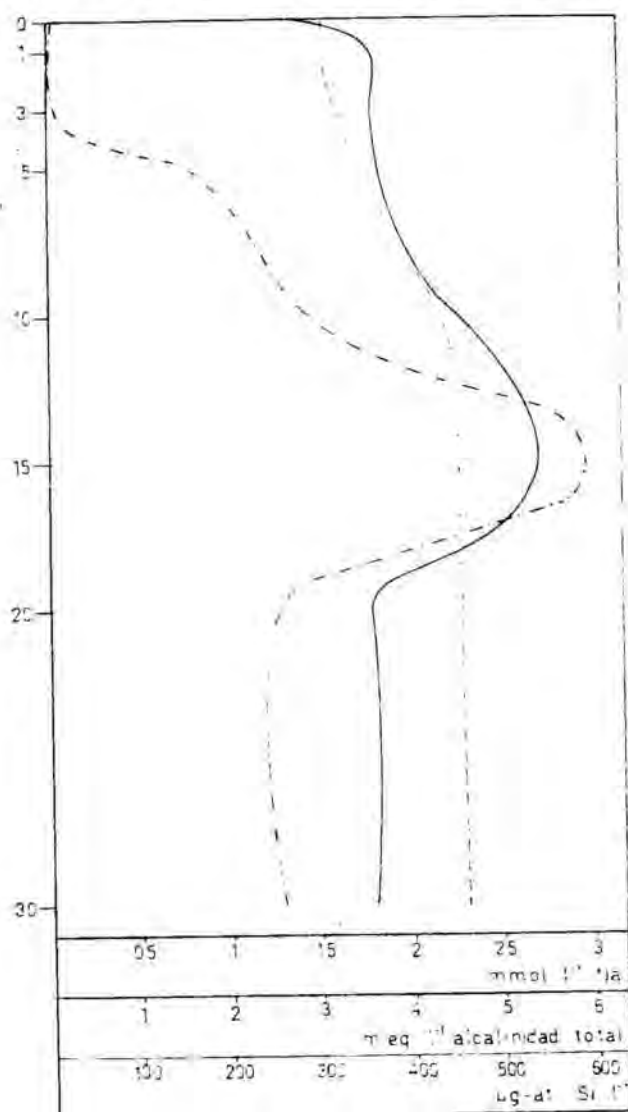


FIG. 8. — Distribución según la profundidad de la concentración de sodio en el período en que este *according to depth. In the stagnation period this element increasing* (—) in the hipolimnion relating to alkalinity (— · —) and silicium (— · —) increasing.

española (MARGALEF, 1947) o en aguas salobres, que están o han estado en contacto con el mar (WILLEN, 1962 y YOSHIMURA & MIYADI, 1936)— que no es nuestro caso. Aguas alcalinas, ricas en sulfato, se presentan con más frecuencia, pero entonces el catión dominante, en general, es el calcio. GARRELS & MACKENZIE, 1967, mencionan el efecto de la evaporación en manantiales de Sierra Nevada, un ejemplo de aguas ricas en carbonato y bicarbonato sódico y en carbonato cálcico, que, en lo que se refiere al equilibrio iónico de los carbonatos y bicarbonatos es parecido a nuestro caso, pero se trata de aguas pobres en sulfatos. Nuestro lago es más parecido, quizá, a los lagos alcalinos de la región árida del suroeste y oeste de Minnesota, que se extiende hacia el oeste a través de Dakota, que menciona EDDY (1963), aunque los iones asociados al sulfato y carbonato son allí fundamentalmente calcio y magnesio.

COMENTARIOS SOBRE EL COMPORTAMIENTO Y LA VARIACIÓN DE LOS DISTINTOS IONES

SODIO

Sus valores oscilaron entre 21 y 63 mg l⁻¹, dándose sus mayores concentraciones, sobre el fondo, en primavera y verano; se incrementa a finales de verano en capas superficiales del hipolimnion, cuando la alcalinidad aumenta y la concentración de silicatos alcanza sus valores máximos (fig. 8). Dado que el pH es entonces bastante bajo, dentro de la media de valores de Banyoles, y, por tanto, la alcalinidad es debida a los bicarbonatos, podemos suponer que el sodio podría intervenir en el equilibrio de dicho ion, y su origen tener alguna relación con la disolución de las arcillas. En invierno, a partir de enero, el orden se invierte, encontrándose sus mayores concentraciones —alrededor de 40 mg l⁻¹— entre los 0 y los 15 m y las mínimas —20 mg l⁻¹— en el fondo.

En cuanto al valor biológico como nutriente, es conocida su importancia en la formación de los frústulos de diatomeas (RITCHER, 1909; JONES & col., 1967), que es el grupo de algas dominantes en el lago. Dadas las elevadas concentraciones de sodio, no podemos pensar que actúe como factor limitante en el crecimiento de las algas (tabla 9).

MAGNESIO

Este elemento sigue en importancia al sodio, con concentraciones algo menores (tabla 9). Su concentración oscila ordinariamente entre 30 y 38 mg l⁻¹, alcanzando sus valores mínimos en los momentos que siguen a la entrada de agua por el fondo: 26,5 a 27,2 mg l⁻¹. En verano e invierno, hubo un enriquecimiento general en toda la columna de agua, probablemente proporcional a la posible precipitación de CO₃Ca.

CALCIO

Los valores más altos se encontraron en las capas bajas del hipolimnion en los momentos que siguieron a la posible precipitación de este elemento en forma de carbonato, reflejando la consiguiente redisolución parcial. Habitualmente, el calcio se valoró por absorción atómica en muestras de agua sin filtrar y, posiblemente, la breve permanencia de éstas en la llama no daba tiempo a la detección de todo el calcio combinado con los sulfatos y carbonatos; más tarde se comprobó que acidificando las muestras se obtenían concentraciones de calcio muy superiores a las de las muestras de agua sin acidificar (tabla 9). Al referirnos aquí a calcio total, si no se advierte lo contrario, se significa el calcio detectado en las muestras sin tratar.

SULFATOS Y SULFUROS

El sulfato es, en ciertos períodos, el anión dominante en las aguas del lago (tablas 9, 10), siendo sus concentraciones superiores, en general, a los valores que se encuentran citados en la literatura, si exceptuamos lagunas salobres con intensa evaporación (HUTCHINSON, 1957) y los lagos sobre yesos de la región de Nuevo México (COLE, 1963). Las concentraciones medidas en Banyoles suelen quedar entre 5,35 y 8,7 mmol l⁻¹, con un valor máximo 15,5 mmol l⁻¹ a finales de primavera. Se midieron concentraciones muy bajas, de 1 mmol l⁻¹ y aun menos en el hipolimnion a principios de verano (20 junio, 20 y 30 m; 6 julio, 10, 15, 20 y 30 m), cuando existía intensa reducción de sulfatos en el agua. Estos valores requieren confirmación

porque parecen inverosímiles y en la tabla 10 se han suprimido.

Sus variaciones a lo largo del ciclo anual son considerables (fig. 9) y no son de extrañar en un lago alimentado por aguas subterráneas, que circulan por capas de yesos eocénicos. Esto determina que en los momentos de entrada de agua en el lago, haya un enriquecimiento de sulfato cálcico. Así, los dos máximos ocurrieron respectivamente, a finales de mayo, y después de la mezcla vertical de otoño.

La mayor concentración de sulfato se encontró en primavera cuando la temperatura del agua, en las capas superficiales, era del orden de los 20°C, algo superior a la temperatura del agua subterránea que alimenta al lago, lo que permite una mayor concentración de sulfato cálcico en disolución; el segundo máximo se presentó con concentraciones muy inferiores, del orden de 8 a 9 mmol l⁻¹, en el momento en que la temperatura del agua se uniformiza por la mezcla de otoño, y es descendente, entre los 14 a 16°C en el mixolimnion. En este momento, la capa de fango en suspensión, que se mantiene a una temperatura superior, contiene de 9,7 a 10,3 mmol l⁻¹. A estos dos máximos, siguen los dos mínimos de todo el año; a mediados de verano, en el hipolimnion, el sulfato vuelve a incrementarse.

En lo que respecta a los sulfuros y su posible relación con la concentración de sulfatos, por desgracia no poseemos datos exactos de todo el ciclo, pues el método volumétrico empleado en un principio, no era suficientemente exacto. Posteriormente, la puesta a punto del método colorimétrico (GOLTERMAN, 1969) nos permitió poseer unos datos más precisos para un corto período que va desde septiembre de 1970 a enero de 1971.

Hubo aumento en el hipolimnion, con concentraciones entre 149 y 191 µg-at S—SH₂ l⁻¹, a finales de verano. Después de la mezcla vertical, al oxigenarse las aguas en todo el perfil vertical, las concentraciones disminuyen, no detectándose sulfuros en superficie y midiéndose concentraciones crecientes de 0,281 a 1,28 µg-at S—SH₂ l⁻¹ desde los 5 a los 20 m; en el curso del otoño sufre pocas variaciones. La concentración era de 0,01 a 0,065 µg-at S—SH₂ l⁻¹ en enero de 1971.

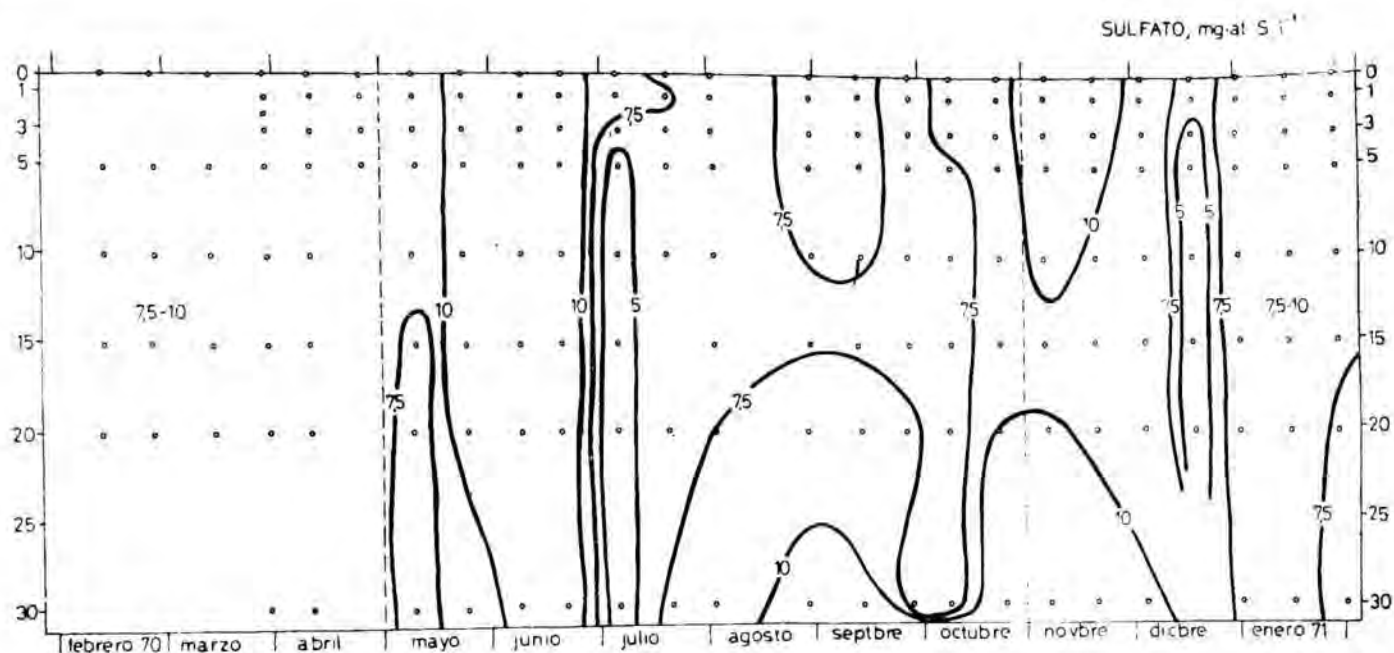


FIG. 9. — Distribución del sulfato en función del tiempo y de la profundidad. En esta figura y en las siguientes, los pequeños círculos indican las muestras estudiadas; entre sus valores se han interpolado libremente las isoplethas. — *Distribution of sulphate according to time and depth. In this and others graph, small, dots stand for analyzed samples, and the isopleths have been freely interpolated.*

CLORUROS

Su concentración relativa en equivalentes respecto al total de aniones es muy baja (tabla 10). Sus concentraciones absolutas están comprendidas entre 18 y 38 $mg\ l^{-1}$. Excepcionalmente, en el período del florecimiento algal, su concentración disminuye a 13-14 $mg\ l^{-1}$, llegando posteriormente a valores inferiores en el hipolimnion. Después, a finales de verano, su concentración aumenta en toda la columna de agua, manteniéndose constante durante todo el otoño e invierno; sólo se presentaron valores más altos en el fondo a 30 m en los momentos que siguen a la mezcla vertical de otoño.

VARIACIÓN VERTICAL Y EN EL TIEMPO DE LA COMPOSICIÓN QUÍMICA DEL AGUA

Las sustancias disueltas en el agua presentan en general una composición iónica poco variable, si se comparan con el ciclo anual de los macronutrientes (PO_4 , NO_3 , NO_2 , Si). No obstante, sus proporciones pueden variar ligeramente, no sólo a lo largo del ciclo anual, sino en un perfil vertical. Estas variaciones han llegado a ser del orden de 1 a 2 meq l^{-1} , en el caso de la alcalinidad debida a los car-

bonatos, y de 9 $mmol\ l^{-1}$ por lo menos y posiblemente más (véase más arriba), en el caso de los sulfatos. Las causas de estas variaciones pueden haber sido varias y para cada elemento, a lo largo del ciclo, puede haber influido una u otra según las características ambientales. A continuación se revisan los posibles factores que han actuado en distintos momentos.

SIMPLE DILUCIÓN Y CONCENTRACIÓN GENERAL

En los períodos de lluvias abundantes, el aporte exterior de agua por la superficie reduce la concentración de algunos iones; esto ocurre con el calcio y el magnesio. Al contrario, durante el verano, cuando la evaporación es más intensa, en la superficie encontramos que su concentración aumenta, con diferencias de 1 $mg\ l^{-1}$ entre 0 y 1 m.

Por lo que respecta a la alcalinidad debida a los carbonatos y sulfatos, el efecto de las precipitaciones acuosas, es indirecto y opuesto al anterior, ya que el aporte masivo de agua por el fondo determina un aumento de la concentración iónica de ambos compuestos en todo el perfil vertical. Por lo que respecta al cloro, el efecto es doble, aumenta su concentración en el fondo y se diluye en la superficie. En el período que sigue a la entrada de agua subterránea, en general aumenta la

concentración de todos los iones, posiblemente por disolución parcial de materiales que el agua subterránea lleva en suspensión.

VARIACIONES QUE AFECTAN PRINCIPALMENTE A DETERMINADOS IONES

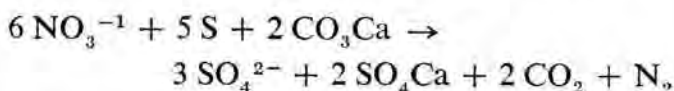
Otras causas pueden actuar modificando las relaciones entre las concentraciones iónicas del agua, afectando a algún ion, o quizá más frecuentemente a parejas de iones, o aún, a varios pares simultáneamente. Se trata de causas de tipo químico o biológico, pudiendo actuar ambas conjunta o sucesivamente, como se puede ver a continuación.

Consumo y regeneración por los organismos. Diversos iones intervienen en la nutrición de las algas, entre otros: calcio, magnesio, sodio, potasio, sulfato. Algunos de ellos actúan como factores limitantes del crecimiento (GOLDMAN, 1966). Las concentraciones de los iones mencionados son suficientemente elevadas para que no limiten el crecimiento del fitoplancton, aunque dichas concentraciones pueden modificarse por la acción de algas y bacterias.

El ion sulfato es uno de los iones más afectados por la acción de los organismos. Las diatomeas precisan azufre en forma reducida, junto con sodio (LEWIN, 1964) para la asimilación del silicio. Después de la mezcla vertical de primavera (tabla 10), cuando se enriquece en sulfato toda la columna de agua, coincidiendo con la proliferación algal, la concentración de sulfato sufre un ligero decrecimiento en las capas superficiales. Sin embargo, el efecto de las algas es mínimo si se compara con la acción de las bacterias del ciclo del azufre. Aunque no tenemos datos bacteriológicos en todo el ciclo, de modo indirecto podemos deducir aquellos momentos que dichos microorganismos actuaron intensamente. Así, el brusco decrecimiento en la concentración del sulfato acaecido en el hipolimnion, a finales de la proliferación algal de verano, cuando disminuye la concentración de oxígeno en el medio, sólo puede explicarse por la acción de las bacterias que reducen el sulfato, acción que iría afectando, quizá por difusión del sulfato desde la superficie hacia el fondo, a toda la columna de agua, a lo largo de julio. Hay que aceptar esta difusión o bien que es posible la reduc-

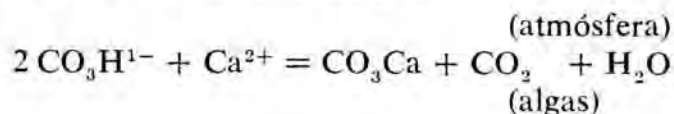
ción del sulfato en el agua con oxígeno o que existe algún otro agente no identificado para dar razón de la disminución del sulfato, en un período en que la temperatura del agua va aumentando, y, por tanto, permite una mayor concentración del mismo en solución.

Después de esta disminución de sulfato en el agua, se observa un enriquecimiento en profundidad que perdura hasta finales de verano, en un período de lluvias escasas y, posiblemente, con poca entrada de agua subterránea. Dado que este aumento coincide con un decrecimiento en la concentración de nitratos, y existe muy poco oxígeno en el medio, suponemos que pueda tener alguna relación con la acción de las bacterias oxidantes del azufre, pudiendo haber intervenido en esta reacción el *Thiobacillus denitrificans*, que utiliza como fuente de oxígeno el NO_3^{-1} :



También pudo tener alguna relación con los organismos, el ligero aumento de Mg^{2+} que se presentó en las capas intermedias de la columna de agua, en los períodos que siguen a una gran actividad fotosintética. No parece suficiente explicación atribuirlo a la descomposición de los organismos *in situ* (KUZNETSOV, 1952; OHLE, 1962).

Precipitación. Durante la proliferación algal de primavera y verano, la fijación de CO_2 por parte de las algas puede determinar, cuando la concentración de CO_2 disuelto es baja, una disminución de la alcalinidad con lo que precipita CO_3Ca :



Aunque, accidentalmente, no poseemos datos sobre la concentración de calcio existente en el agua en el momento de la proliferación algal de primavera y verano, sabemos que, en las capas superficiales, la alcalinidad disminuye alrededor de 1 eq m^{-3} , antes de que se inicie el aumento de temperatura del agua. En consecuencia se puede deducir indirectamente, la influencia de la actividad de los organismos sobre la alcalinidad, a partir de la disminución de la cantidad total de CO_2 y del C asimilado por las algas para un pe-

río que va desde marzo a julio de 1970, ambos inclusive.

Para que los resultados puedan ser comparables con los referentes a otros lagos se ha integrado, atendiendo a la morfología del lago (SCHINDLER, 1971):

$$W = \frac{1}{V(t_2 - t_1)} \int_{z=0}^{z=z_m} A_z (C_{zt_1} - C_{zt_2}) dz$$

donde:

- A_z = área del lago a la profundidad z ,
- C_{zt_1} y C_{zt_2} son las concentraciones del compuesto o elemento a la profundidad z ,
- t_1 y t_2 = tiempo,
- V = volumen de la sección donde ocurre el fenómeno, en este caso volumen de la capa trofógena, que se ha situado entre los 0 y 10, como valor medio.

La concentración total de CO_2 se determinó usando la fórmula:

$$\text{CO}_2 \text{ total} = m_{\text{CO}_3^{2-} \text{ total}} + m_{\text{CO}_3\text{H}^{1-}} + m_{\text{CO}_2 \text{ disuelto}}$$

donde:

$$m_{\text{CO}_2 \text{ (dis-)}} \approx m_{\text{CO}_3\text{H}^{1-} \text{ total}} = \frac{(a_{\text{CO}_3\text{H}^{1-}})(a_{\text{H}^{1+}})}{K_{\text{CO}_3\text{H}_2}}$$

TABLA 11. — Variaciones de la alcalinidad total debida a los bicarbonatos, del anhídrido carbónico disuelto y del carbono asimilado por las algas en la proliferación fitoplanctónica de primavera y verano. Valores diarios promediados respecto al período que se indica.

Change in total carbonate alkalinity, CO_2 in solution and carbon assimilated by phytoplankton during the spring and summer bloom. Daily averages over the stated periods.

	marzo-mayo	marzo-julio
mmol $\text{CO}_3\text{H}^{1-} \text{ m}^{-3} \text{ día}^{-1}$ (W)	-6,727	-9,727
mmol $\text{C}_{\text{asim.}} \text{ m}^{-3} \text{ día}^{-1}$ (W)	+0,169	+0,102
mmol $\text{CO}_2 \text{ (disuel.)} \text{ m}^{-3} \text{ día}^{-1}$ (W)	—	$0,483 \times 10^{-3}$

donde

$$a_{\text{CO}_3\text{H}^{1-}} = m_{\text{CO}_3\text{H}^{1-}} \gamma_{\text{CO}_3\text{H}^{1-}}; \quad \gamma_{\text{CO}_3\text{H}^{1-}} = 1$$

Los valores de K se han tomado de HARNED & BONNER (1945).

Los resultados pueden verse en la tabla 11. Como se puede deducir del pH de las aguas del lago, las concentraciones de CO_2 disuelto son muy bajas, entre 0,15 y 0,3 mmol m^{-3} , en el período frío del año y de 0,04 a 0,09 mmol m^{-3} en la época más calurosa. Su concentración viene afectada principalmente por la temperatura.

MEGARD (1968) encuentra que por cada mol de carbono asimilado por las algas se precipita 0,25 a 0,50 mol de CO_3Ca . A partir de esta relación podríamos deducir que la precipitación de carbono durante la proliferación algal sería alrededor de 0,0548 mmol $\text{m}^{-3} \text{ día}^{-1}$ de marzo a mayo y de 0,0331 mmol $\text{m}^{-3} \text{ día}^{-1}$ de marzo a julio. Ahora bien, según una fórmula escrita anteriormente debería precipitar como carbonato doble cantidad de carbono que el asimilado por las algas. La ligera diferencia con la estima anterior procede del carbono asimilado por las algas de la reserva no disociada, que varía de lago en lago, y por tanto, cualquier estima de la precipitación de carbonato por la actividad exclusiva de las algas resulta considerablemente incierta. Aunque no podemos comparar dicha estima con la separación de calcio, podemos deducir que la temperatura interviene decisivamente en la precipitación de CO_3Ca ; al aumentar, disminuye la actividad del CO_2 , e incrementa la actividad del CO_3^{2-} . De todas formas, es evidente que en primavera la participación de las algas, en la disminución de la alcalinidad, ha de ser más acusada que en verano.

Cambios concomitantes de alcalinidad y pH. La reserva alcalina es elevada, alrededor de los 4 meq l^{-1} ; y es debida fundamentalmente a los bicarbonatos (de acuerdo con la gráfica de BUCH, 1930) en relación con un pH de alrededor de 7,5.

Es muy interesante y algo dificultosa la interpretación del ciclo anual estudiado (figura 10 A). Durante el período de mezcla, la alcalinidad osciló alrededor de los 4,5 meq l^{-1} , bajando a 3,4 meq l^{-1} en enero de 1971, coincidiendo con un incremento de la actividad autotrófica. La disminución es más acu-

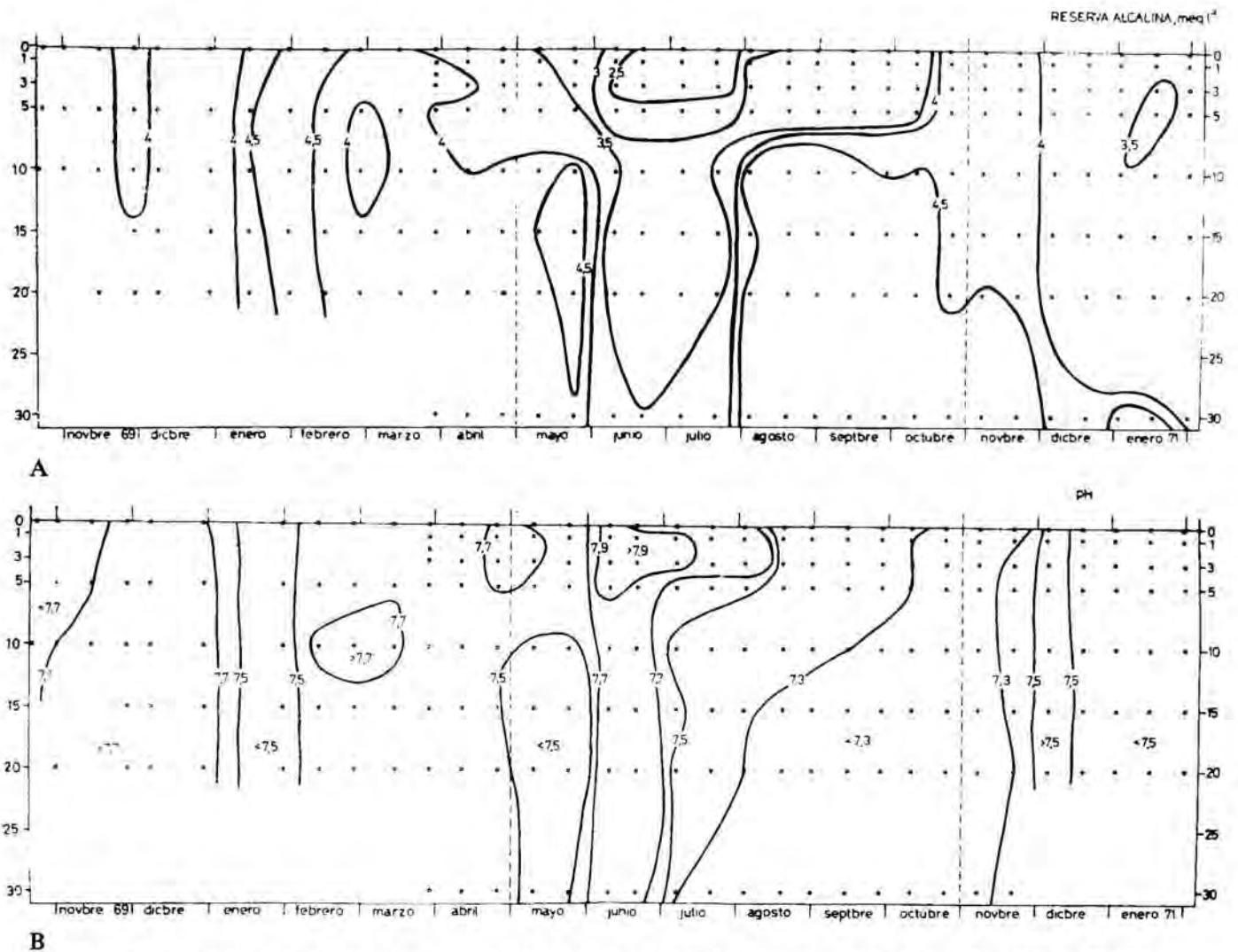


FIG. 10. — A. Distribución de la reserva alcalina en función del tiempo y de la profundidad. B. Distribución del pH en función del tiempo y de la profundidad. — Distribution of total carbonate alkalinity (A) and of pH (B) according to time and depth.

sada, como ya se ha visto antes, durante la proliferación algal de primavera y verano, coincidiendo con el aumento de temperatura y el inicio de la estratificación, descendiendo a 2 meq l⁻¹, este mínimo coincide con un incremento del pH, que pasa de 7,7 a 8,2 (fig. 10 B). Después del decrecimiento de la alcalinidad, en toda la columna de agua, ésta aumenta en el hipolimnion.

Las causas de dicho aumento pudieron haber sido: (1) la disolución de la calcita y dolomita, si es que hubo precipitación durante la proliferación algal, al disminuir el pH del hipolimnion en los momentos de una activa oxidación de la materia orgánica; (2) el CO₂ incorporado al agua como resultado de la respiración y de la oxidación de la materia orgánica.

La cantidad de oxígeno consumido durante este período en el hipolimnion puede ayudar a precisar la importancia relativa de es-

tas dos causas posibles, y que en realidad están íntimamente relacionadas. Para su cálculo se ha atendido a la morfología del lago, usando la misma fórmula de integración propuesta antes. Su aplicación da un promedio de consumo de oxígeno de 0,94 meq m⁻³ día⁻¹. Por tanto, de la oxidación de la materia orgánica se han formado 0,63 meq m⁻³ día⁻¹, por lo que el resto debe proceder de la redisolución de calcita y dolomita, fenómeno muy plausible, pues en la tabla 10 puede verse como en el hipolimnion, y para esta época, se tienen los valores de pH más bajos de todo el verano.

ÍNDICE DE SATURACIÓN DEL AGUA RESPECTO A LA CALCITA, DOLOMITA Y YESO

Se han calculado estos índices aplicando las fórmulas usadas por WIGLEY (1971), teniendo en cuenta la existencia de iones apa-

reados (GARRELS & THOMPSON, 1962; YEATTS & MARSHALL, 1969; KESTER & PYTKOWICS, 1969, WANGERSKY, 1972). Para el cálculo de los iones apareados: Ca^{2+} , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , CO_3H^- , se siguieron las fórmulas usadas por BRUNSKILL (1969) y para el Mg^{2+} la de WIGLEY (1971).

Aunque el agua está insaturada en todo el perfil vertical para yeso, calcita y dolomita, y en particular respecto al yeso en la parte del ciclo que se determinó, vemos, que, después de la proliferación algal de verano, sus valores se hallan cerca del límite de saturación para la calcita y la dolomita.

5. OXÍGENO

A lo largo del ciclo anual, la distribución de oxígeno corre paralela a la de la tempe-

ratura: marcada estratificación en verano, y uniformización durante el otoño e invierno. Pero la uniformización en la distribución del oxígeno se inicia con un cierto retraso en relación con la igualación de la temperatura (fig. 11), por la lenta disolución y difusión del oxígeno y por la actividad de los organismos.

La concentración de oxígeno disuelto en el agua oscila entre 4 y 6 ml l^{-1} , con un valor máximo de 8,7 ml l^{-1} en el momento de mayor producción de los organismos fotosintetizadores; y mínimo inferior a 0,056 ml l^{-1} (límite de detección del método de Winkler) a 30 m de profundidad y a finales de verano. No creemos que se llegue a una anoxia total, por lo menos en el ciclo estudiado, ya que en el agua del fondo, al menos en la cubeta de 40 m, no aparecieron grandes concentra-

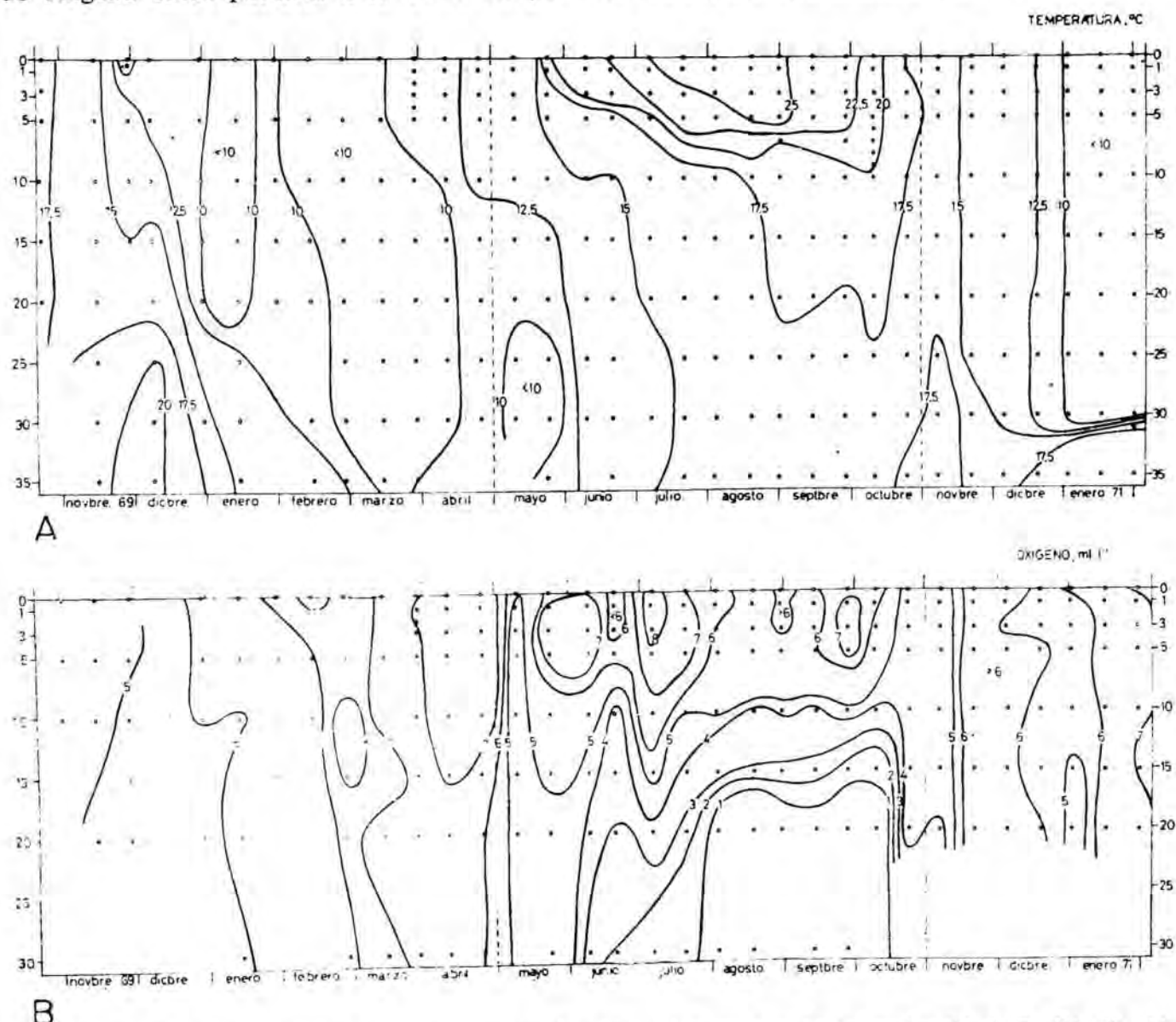


FIG. 11. — A. Distribución de la temperatura en función del tiempo y de la profundidad. B. Distribución de la concentración de oxígeno disuelto en función del tiempo y de la profundidad. — *Distribution of temperatura °C (A) and of dissolved oxygen (B) according to time and depth.*

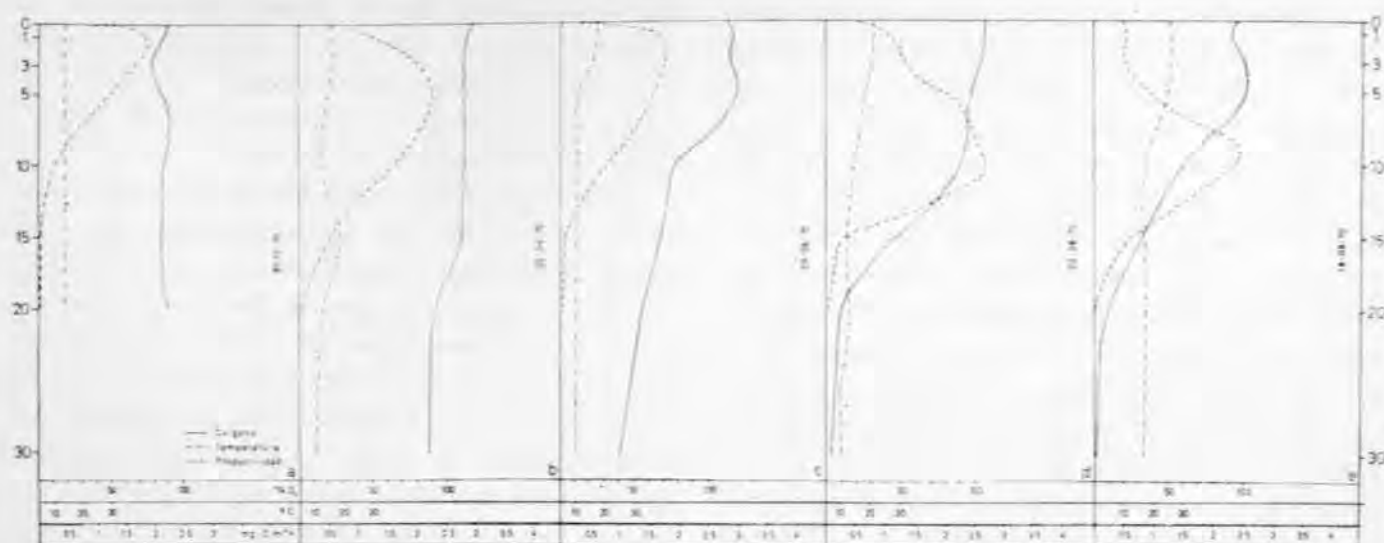


FIG. 12. — Perfiles verticales de la distribución de la saturación de oxígeno, comparados con las distribuciones de la temperatura y productividad. — *Vertical oxygen saturation profiles, compared with distribution of temperature and productivity.*

ciones de SH_2 y tampoco se encuentra mucha materia orgánica acumulada en los sedimentos.

DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DEL OXÍGENO

A lo largo del ciclo estudiado, durante el otoño y el invierno, la concentración de oxígeno se puede explicar principalmente como consecuencia de fenómenos físicos relacionados con la térmica y entrada de agua en los momentos de fuertes avenidas; en primavera y parte del verano, en el momento de mayor número y actividad de los organismos fotosintetizadores, factores bioquímicos predominan en su regulación.

Vamos a describir rápidamente este proceso, en términos de tanto por ciento de saturación de oxígeno, calculado según las tablas de THOM & COCKBURN, 1964 (GOLTERMAN, 1969), relacionando sus variaciones con la temperatura y la productividad.

En el período de bajas temperaturas el agua está insaturada en todo el perfil vertical (fig. 12 a) y sigue con estas características hasta finales de invierno, aunque, en superficie, algunos días se presenta sobresaturada (101 %) a consecuencia del calentamiento local de agua, en días despejados y de calma de los meses de enero y febrero. A finales de invierno, si la insolación persiste varios días y el viento contribuye, agitando las aguas, el

aumento de temperatura llega a afectar a un mayor espesor de agua y se encuentran también sobresaturadas las capas intermedias, ya que éstas reciben el calor por la superficie y por el fondo. En marzo tuvo lugar la circulación completa en todo el perfil vertical de la cubeta, uniformizándose la temperatura y enfriándose el agua en superficie, quedando el oxígeno a un grado de saturación comprendido entre el 75 y 85 %.

Al iniciarse la primavera el agua empieza a calentarse. En un período de 56 días la temperatura aumenta:

- 2,5°C, de los 0 a los 5 m;
- 1,6°C, de los 5 a los 10 m;
- 0,9°C, de los 10 a los 30 m.

este aumento determina que el oxígeno quede en el límite de saturación, en las capas superficiales; el lago sigue acumulando calor y a fines de abril está sobresaturada toda la columna de agua de los 0 a los 15 m (figura 12 b). En la primera quincena de mayo una borrasca intensa y duradera determinó la entrada, por el fondo, de agua pobre en oxígeno, que al ir circulando hacia arriba va ocasionando un empobrecimiento en oxígeno de todo el perfil; este mismo fenómeno se repitió en otoño, en el momento de la mezcla vertical. Después de la mezcla primaveral se inicia la proliferación rápida del fitoplancton; el oxígeno producido en la fotosíntesis enriquece el agua que queda sobresaturada (fig. 12 c), hasta valores de 110 al 119 %, en

el epilimnion. A fines de julio la actividad de los productores fitoplanctónicos decrece, pero el agua sigue calentándose, con lo que se mantiene sobresaturada (fig. 12 d). A pesar de que la temperatura aumenta, una reactivación de las algas, consecuencia de la agitación de agosto, mantiene la sobresaturación hasta fines de este mes, dándose la mayor concentración de oxígeno no en la superficie, sino cerca de la termoclina (fig. 12 e) que es donde tiene lugar la máxima asimilación (en estos momentos la temperatura en superficie es de unos 25°C). Entre últimos de septiembre y primeros de octubre, el descenso de la temperatura y el inicio de la proliferación vegetativa otoñal influyen sobre la concentración de oxígeno, que vuelve a incrementarse. Entonces es el momento en que se presenta la mayor sobresaturación (136 a 137 %).

A lo largo del período de estratificación, el hipolimnion se va empobreciendo en oxígeno (fig. 12 d y 12 e); hasta que, a finales de agosto, su concentración es tan baja que no puede detectarse por el método Winkler aplicado en su forma ordinaria.

Ya se ha señalado antes que toda la columna de agua se empobrece en oxígeno con la mezcla vertical de otoño, más tarde, a medida que la temperatura va disminuyendo, se va incorporando y difundiendo más oxígeno a partir de la atmósfera, alcanzando en todo el perfil vertical concentraciones entre 5 y 6,7 ml l⁻¹. En general, los valores de saturación en superficie a lo largo de todo el año quedan entre 65 y 141 %; en correspondencia con los datos dados por YOSHIMURA (1938) para los lagos mesotróficos japoneses; aunque, como iremos viendo, el lago de Banyoles, en general, se comporta más bien como un lago oligotrófico.

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DEL OXÍGENO

A pesar de ser un lago parcialmente meromítico, después de la mezcla de otoño, todo el perfil vertical está uniformemente oxigenado (fig. 11 B) con bajas concentraciones de este gas en el período que sigue a la mezcla, enriqueciéndose luego en todo el perfil vertical. En algunos momentos hay fluctuaciones, en la concentración, debidos: (1) a la activi-

dad bacteriana en el fondo (diciembre de 1970 - enero de 1971); (2) a pequeñas proliferaciones algales en superficie (a fines de enero de 1971); (3) al calentamiento superficial (enero-febrero de 1970).

Conviene señalar un hecho curioso: durante el período de estratificación, que fue desde mediados de agosto hasta el momento en que se inicia la mezcla de otoño, el máximo de productividad se observa en las capas profundas del metalimnion (figs. 12 d y 12 e), donde la concentración de oxígeno es baja, tan sólo de unos 3 ml l⁻¹. El consumo de oxígeno en esta capa, en el período de tiempo considerado (42 días) fue de 0,075 mg cm⁻² día⁻¹ entre los 5 y los 10 m, mientras que de los 10 m a los 30 m era inferior a 0,049 mg cm⁻² día⁻¹. Semejante tasa de consumo es considerable, en el metalimnion, si tenemos en cuenta que las algas de esta capa estaban produciéndolo. Las causas del consumo elevado pudieron ser varias, entre ellas: (1) el zooplancton, que en este período es muy abundante y es precisamente en estas capas donde se acumulan durante el día los Copépodos (MIRACLE, información personal); (2) el inicio, en la misma capa trofógena, de la oxidación de la materia orgánica; (3) la oxidación no sólo de los organismos autóctonos planctónicos, sino también de organismos bentónicos arrastrados por el movimiento horizontal de agua. Ya veremos, al hablar del plancton, que precisamente en este período aparecen en las muestras especies propias del perifiton.

6. ELEMENTOS QUE LIMITAN EL CRECIMIENTO DEL FITOPLANCTON

Vamos a considerar aquí los compuestos químicos no conservativos que pudieron actuar, en algún momento del ciclo estudiado, como factores limitantes del crecimiento de las algas: fosfato, nitrato, nitrito, sílice, hierro y manganeso.

Generalmente se está de acuerdo en dar la primacía al fósforo como elemento limitante; de menor importancia son el nitrógeno y otros diversos elementos presentes en pequeñas cantidades en los organismos: magnesio (GOLDMAN, 1960 a, 1961), azufre (FISH, 1952, 1956; GOLDMAN & WETZEL, 1963; TALLING & TALLING, 1965); hierro (GUSEVA,

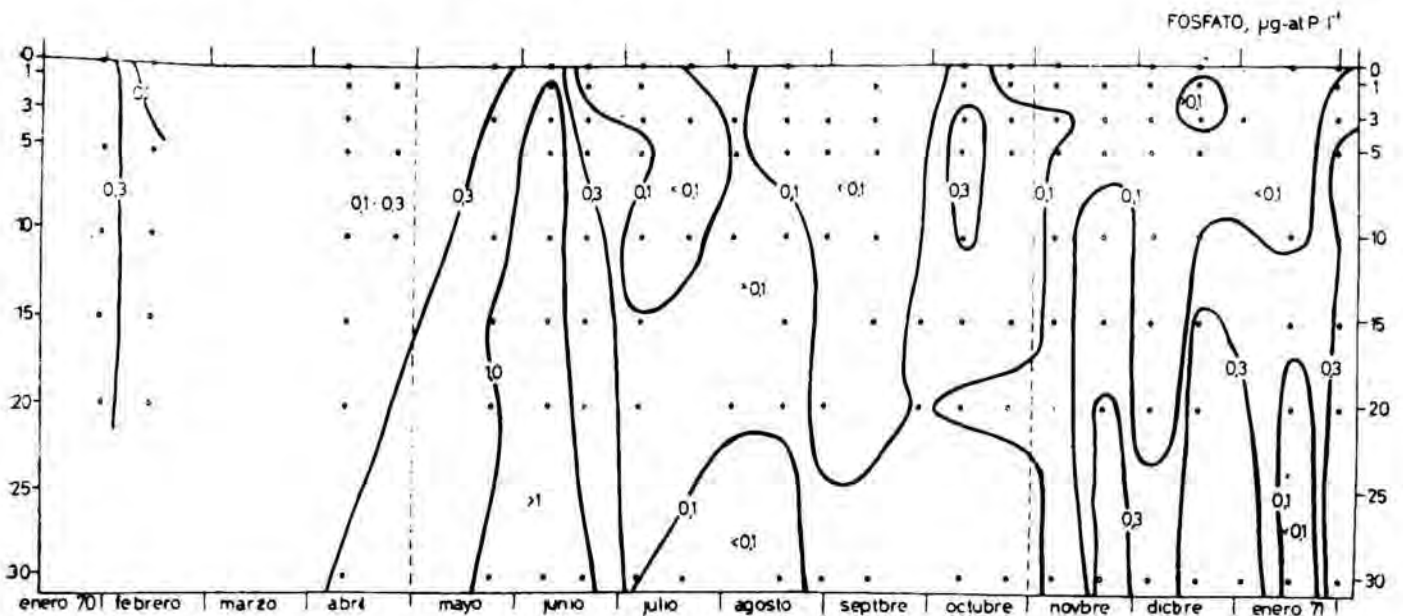


FIG. 13. — Distribution del fósforo en forma de fosfato, en función del tiempo y de la profundidad. — *Distribution of phosphate-phosphorus, according to time and depth.*

1935, 1952; TRANTER & NEWELL, 1963), manganeso (GOLDMAN, 1954), molibdeno (GOLDMAN, 1960 b, 1964).

FÓSFORO

El fósforo, en general, se presenta en los lagos en cantidades subóptimas (OHLE, 1959; EDMENSON & col., 1956; ELSTER, 1961) y con un ciclo muy irregular.

Las características de concentración y ciclo del fósforo en Banyoles no difieren esencialmente de estos rasgos generales, por lo menos en lo que respecta al fósforo inorgánico soluble, que es lo que hemos determinado en este estudio, y que probablemente (HUTCHINSON, 1957; OVERBECK, 1962 a y b) constituye el nutriente decisivo.

En este lago los valores son del mismo orden que las concentraciones oceánicas y oscilan entre límites no detectables (o sea por debajo de $0,03 \mu\text{g-at P-PO}_4 \text{ l}^{-1}$, límite de detección del método usado) y $1 \mu\text{g-at P-PO}_4 \text{ l}^{-1}$. En general (fig. 13) los valores van de $0,08$ a $0,05 \mu\text{g-at P-PO}_4 \text{ l}^{-1}$.

Las variaciones a lo largo del ciclo anual dependen de varios factores. Los incrementos en superficie en el período que precede a la estratificación, están relacionados con el régimen pluvial; por ejemplo, en la primera quincena de abril, se observa un incremento en la concentración de fosfatos en las aguas superficiales (entre 0 y 5 m, de profundidad),

luego la concentración decrece hacia el fondo, a diferencia de lo que normalmente ocurre. El incremento superficial se puede atribuir a los aportes de los pequeños canales aferentes que entraron en funcionamiento después de las lluvias de marzo. Otras veces, cuando la borrasca es general, el aporte es doble, por la superficie y por el fondo, cuando la entrada de agua remueve los sedimentos, como ocurrió en la segunda quincena de mayo, en que el agua, en todo su perfil vertical, se enriqueció en fosfato inorgánico soluble, y se alcanzó la mayor concentración en todo el período estudiado ($1 \mu\text{g-at l}^{-1}$). Este momento precedió a la proliferación algal de primavera y verano. A consecuencia de la actividad de las algas, el fosfato, cuya concentración a principios de junio era aún de $7,75 \mu\text{g-at P-PO}_4 \text{ m}^{-2}$, en el epilimnion (entre 0 y 5 m) decreció hasta alcanzar una concentración de $0,2 \mu\text{g-at P-PO}_4 \text{ m}^{-2}$ a finales de julio. Tan rápido consumo, que es general en los momentos de proliferación algal (HERON, 1961), es debido a que los organismos fotosintetizadores lo acumulan en su interior y, según MACKERETH (1953), se reparte a las células hijas, continuando de esta forma la multiplicación de las algas después de haberse alcanzado los valores mínimos de fosfatos en el agua, aunque en cada división celular se pierde algo de fósforo y, en general, existe un cierto ciclo de este elemento. En el lago, el fósforo actuó con gran probabilidad

como factor limitante, junto con los nitratos, ya que en el momento en que las algas detienen su aumento, quedaba ya muy poco fósforo inorgánico disuelto.

Las mayores variaciones en el hipolimnion se observan durante el período de estratificación, en el que, después del enriquecimiento del agua en fosfato a finales de mayo e inicios de junio, su concentración fue disminuyendo gradualmente hasta llegar a no ser detectable; este período de decrecimiento en la concentración de fósforo coincidió con el momento de la precipitación de carbonato de calcio, y, probablemente, fue consecuencia de una precipitación conjunta de fosfato englobado por el carbonato (OTSUKI & WETZEL, 1972), fosfato que es parcialmente recuperado por el agua a fines del verano, cuando en el hipolimnion se observan los valores mínimos de pH (fig. 10 B) y hay una redisolución del carbonato que libera el fósforo. No sabemos si aquí el hierro jugó un papel importante en el ciclo del fósforo (MORTIMER, 1941-42, 1971) ya que no se encuentra hierro soluble en todo el año, excepto a fines de enero de 1971, a 30 m, y sólo aparece hierro en las muestras de agua del lago cuando se acidifica (MORTIMER, 1941; FITZGERALD, 1970) a un pH inferior a 6, grado de acidez que naturalmente no se alcanza nunca en el lago de Banyoles. Por esto nos inclinamos a creer que las variaciones de fósforo están relacionadas fundamentalmente con el ciclo bicarbonato-carbonato, aunque no podemos descartar el papel que pueda jugar el hierro particulado, sobre el que no poseemos datos.

En el epilimnion, en agosto, aparece un ligero aumento de fosfato coincidiendo con el momento en que se incrementa la concentración de fósforo en el fondo. Suponemos que ambos fenómenos son independientes, y que el aumento del fosfato cerca de la superficie se debe a la excreción de fósforo por el zooplancton (EDMONSON, 1961; POMEROY & col., 1963; BARLOW & BISHOP, 1965), pues dicho momento coincide con la mayor concentración de diatómidos (MIRACLE, comunicación personal), a cuyo efecto se añade la agitación de las aguas, que, como hemos visto afectó fundamentalmente al epilimnion, y pudo arrastrar desde las orillas el fósforo liberado por los macrófitos bentónicos. Según

se ha comprobado experimentalmente (HUTCHINSON & BOWEN, 1947; HOLDEN, 1959, entre otros), a comienzos de verano, los macrófitos compiten con el fitoplancton por el fósforo, y luego, al morir, a mediados de verano, lo van liberando, con lo que el fósforo vuelve a quedar a disposición de los organismos planctónicos; a la difusión, se le sumaría aquí la agitación de las aguas, que determinaría una mayor rapidez en el reparto del fósforo.

En el momento de la mezcla vertical hay una disminución y uniformización del fosfato en todo el perfil vertical. A pesar de que la mezcla favorece la recuperación de los elementos nutritivos por el agua, dicho empobrecimiento, en Banyoles, no debe extrañarnos, pues se trata de un lago parcialmente meromítico. Puede pensarse en la influencia de partículas de hidróxidos de hierro que quedarían en la capa de fango en suspensión y retendrían fósforo; luego, este elemento, se iría liberando poco a poco, por hidrólisis, al aumentar el pH del fondo de 7,2 hasta 7,7 (COOPER, 1946, en HUTCHINSON, 1957, página 737). Puesto que fue necesario filtrar el agua del monimolimnion para la determinación colorimétrica de los fosfatos, sólo valorábamos el fósforo presente como fosfato soluble. En cambio, durante la mezcla vertical de marzo y de mayo, con valores de pH más altos, entre 7,6 y 7,7 había una mayor proporción de fosfato soluble en condiciones de difundirse y ser transportado por la circulación ascendente del agua.

Durante el otoño se observa un decrecimiento gradual del fósforo en las capas superficiales. En cambio, en el fondo, a partir de comienzos de noviembre, la concentración aumenta muy rápidamente.

En enero se manifiesta otro máximo en la productividad, que como veremos luego, no se refleja en un aumento del número de células del fitoplancton, ni en un incremento en la concentración de la clorofila *a*, pero sí, en cambio, en una disminución de los nutrientes. El fósforo vuelve a disminuir y este decrecimiento, en el caso del fosfato, no sólo afecta a las capas superficiales, sino a casi toda la capa de agua mezclada, donde se pasa de una concentración de $4,87 \mu\text{g-at P-PO}_4 \text{ m}^{-2}$ a $0,068 \mu\text{g-at P-PO}_4 \text{ m}^{-2}$. Este decrecimiento, brusco, se podría explicar por

La asimilación por bacterias (RIGLER, 1961) fotosintéticas, que nos aclararía los altos valores de productividad hallados en este período, a la que nos referiremos luego, junto con la coprecipitación de $\text{CO}_3^{2-} + \text{PO}_4^{3-}$, pues la misma actividad de las bacterias produce un desplazamiento del equilibrio bicarbonato \rightleftharpoons carbonato, hacia este último, con la consiguiente precipitación del mismo.

NITRÓGENO

Es otro de los macronutrientes que puede actuar como factor limitante en el crecimiento de las algas, como ocurre, por ejemplo, en las aguas continentales de una amplia área de África Central (PROWSE & TALLING, 1958; TALLING, 1966) y de Alaska (GOLDMAN, 1960 a) y, probablemente, en verano, en los lagos de los países templados (LUND, 1965). En el caso de Banyoles actúa, posiblemente, como factor limitante para algún grupo de algas, como las clorofíceas. Como indicaremos luego, estas algas presentaron una biomasa importante en otoño del año 1970, cuando hubo un súbito incremento en la concentración de nitratos a consecuencia del desbordamiento del lago. En cambio, en el mismo período del año anterior no aparecieron, sino que el florecimiento otoñal fue debido a las diatomeas, lo mismo que el de primavera.

Se hicieron determinaciones de nitratos y nitritos. Parece ser que, en general, en los lagos no contaminados, los nitratos son la fuente más importante de nitrógeno asimilable por las algas. La fijación de nitrógeno por las cianofíceas en el lago de Banyoles posiblemente tiene menor importancia ya que este grupo de algas es poco abundante; sólo es probable que ocurra en verano, en las capas superficiales, cuando la concentración de nitratos en el lago es mínima, oscilando entre $1,72 \mu\text{g-at}$ y $0,346 \mu\text{-at N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$. Aparece entonces *Anabaena macrospora*, que persiste hasta el momento de la mezcla vertical, en que la concentración de nitratos vuelve a aumentar, esta observación coincide con el resultado de los estudios realizados en el lago Sanctuary por DUGDALE & DUGDALE, 1962, donde aparece también la misma especie, fijadora de nitrógeno.

NITRATOS

Su concentración presenta una gran variación a lo largo del ciclo estudiado, con una evolución cíclica y marcada estratificación veraniega.

El máximo medido es de $16,05 \mu\text{g-at N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$ y el mínimo es de $0,05 \mu\text{g-at N-NO}_3 \text{ litro}^{-1}$, que es el límite inferior de detección del método usado (MORRIS & RILEY, 1963, modificado según STRICKLAND, 1968). Los valores medidos oscilan entre 1 y $2 \mu\text{g-at N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$, exceptuando el período de otoño e invierno de 1970-71.

La distribución de los nitratos a lo largo del ciclo anual (fig. 14) es la siguiente: durante el período de circulación primaveral el perfil vertical es relativamente uniforme ($3,55 \mu\text{g-at N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$). Con la proliferación del fitoplancton en primavera y verano, su concentración decrece en superficie, debido a la alta tasa de asimilación y pasa de 3 a $0,4 \mu\text{g-at N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$; la concentración continúa disminuyendo a lo largo del verano en el epilimnion y decrece, hasta alcanzar los valores mínimos de todo el ciclo, a $0,09 \mu\text{g-at N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$. Semejante disminución es general en los lagos de países templados y ya fue señalada en los experimentos de DOMOGALLA, FRED y PETERSON (1926) en el lago Mendota, donde encuentran que la tasa de reducción de nitratos es máxima en el período de julio-agosto. En el lago de Banyoles, como ya hemos mencionado antes, durante el período de mínima concentración apareció *Anabaena macrospora*.

Mientras tanto, en el hipolimnion ocurren sucesivamente dos fenómenos opuestos y complementarios. Desde comienzos de la estratificación hasta mediados de agosto, en que el oxígeno es ya muy escaso, hay un brusco incremento de los nitratos que sigue al incremento de los nitritos (de mayo-junio), por debajo de la capa trofogénica; este aumento es debido, posiblemente, a la nitrificación bioquímica. Es conocida la nitrificación en el agua libre (HUTCHINSON, 1957) siempre que haya materia orgánica en suspensión; aquí, en este período, de los 15 m hasta el fondo, llama la atención precisamente la presencia de partículas de origen orgánico, aunque por desgracia no se posee información bacteriológica adecuada. Más tarde, a partir de me-

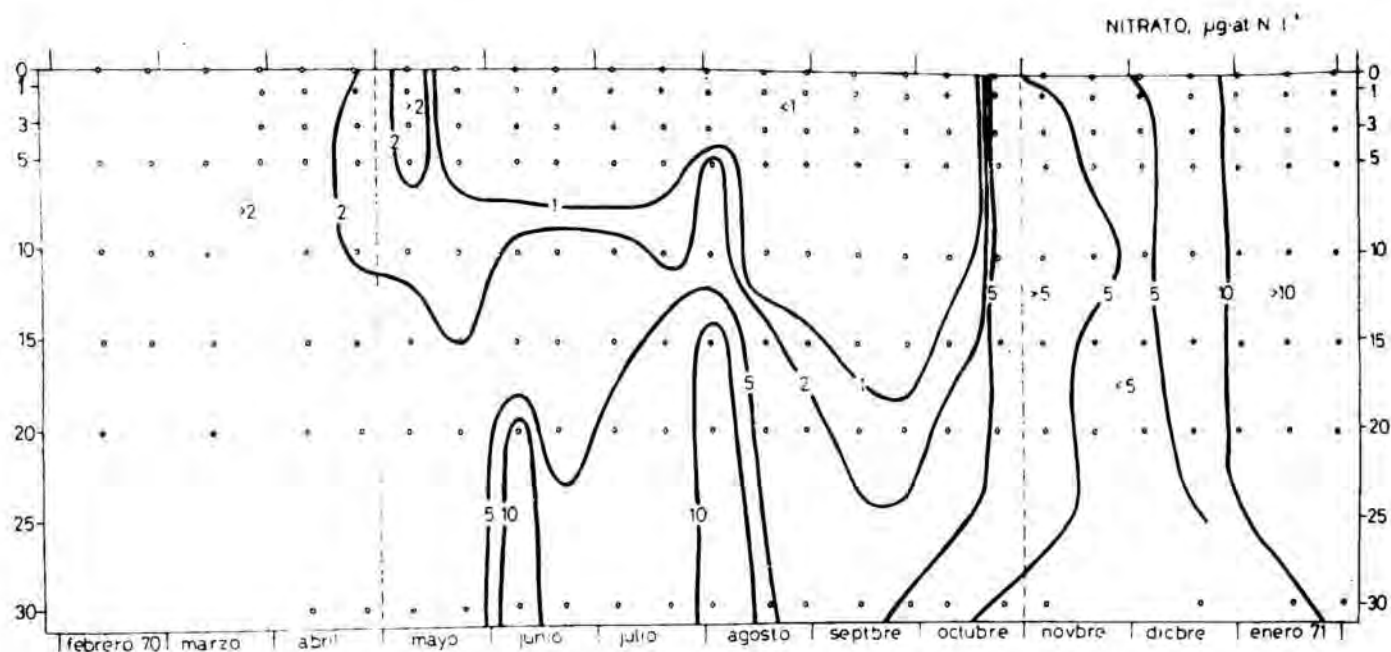


FIG. 14. — Distribución del nitrógeno en forma de nitrato, en función del tiempo y de la profundidad. — *Distribution of nitrate-nitrogen according to time and depth.*

diados de agosto, se manifiesta una intensa reducción de los nitratos en el fondo, coincidiendo en un incremento de la concentración de sulfatos, lo que nos hace suponer una acción de bacterias del ciclo del azufre. En este momento no se detecta oxígeno en el fondo (KLEIN & STEINER, 1929; en HUTCHINSON, 1957, pág. 870; KUZNETSOV, 1968).

A finales de verano, antes de la mezcla otoñal, el nitrato volvió a incrementarse en todo el perfil vertical. Este aumento fue muy acusado en el período de mezcla. Fue seguido de un ligero decrecimiento en superficie, en relación con el incremento de nitritos; prosiguiendo luego el aumento hasta mediados de enero.

Durante el período de otoño e invierno de 1970-71, los valores de nitrato fueron muy superiores a los del año precedente (fig. 14), debido a que, en otoño y comienzos del invierno, las lluvias fueron intensas y continuadas, por lo que el agua se desbordó repetidas veces y arrastró al lago los nitratos solubles del suelo de las orillas. El incremento en otoño e invierno, que se continúa hasta la primavera, aunque no con las grandes diferencias de concentración observadas en Banyoles, es un fenómeno general en los lagos, descrito por muchos investigadores, entre otros por DOMOGALLA, JUDAY & PETERSON (1925), en el lago Mendota, PEARSALL (1930) en el distrito lacustre inglés (Lake District).

DEEVEY (1940) en lagos de Connecticut (todos ellos citados en HUTCHINSON, 1957, capítulo 16).

NITRITOS

El nitrito aparece en el agua como resultado de la reducción del nitrato o como producto de oxidación del amonio, aunque este último proceso es muy raro en los lagos o por lo menos, hay muy pocos datos acerca de él (KARCHER, 1939, citado por HUTCHINSON, 1957, pág. 864, da algunos ejemplos relativos a los lagos de Masuria). En las aguas que hemos estudiado, parece que está relacionado con el primer proceso.

El ciclo del nitrito es muy irregular (figura 15), lo que es habitual en los lagos (HUTCHINSON, 1957). Sus concentraciones son relativamente aún más bajas que las de los nitratos. En el lago de Banyoles sus valores oscilaron entre 0,1 y 10 $\mu\text{g-at N-NO}_2 \text{ l}^{-1}$ a finales de mayo en el momento en que se iniciaba el decrecimiento de O_2 en el fondo. El mínimo se observó en aguas superficiales entre 3 y 5 m con concentraciones no detectables, o sea inferiores a los 0,01 $\mu\text{-at N-NO}_2 \text{ litro}^{-1}$ (límite de detección del método usado). En general, la concentración aumenta de la superficie hacia el fondo, aunque luego deberán mencionarse algunas singularidades observadas a lo largo del ciclo. El perfil ver-

tical fue uniforme en los momentos de mezcla, en particular, desde la mezcla total a mediados de marzo hasta que se inicia la estratificación entre mayo y junio.

Algunas interesantes excepciones destacan sobre estas generalidades. Una de ellas es el incremento de los nitritos en superficie, de los 0 a los 5 m, en el período de otoño e invierno de 1970-71, cuando las aguas están perfectamente oxigenadas; es el momento en que *Chlorella vulgaris* hizo su aparición, manteniéndose con una biomasa importante hasta mediados de enero. Un fenómeno semejante había sido observado por MORTIMER en Esthwaite Water y lo atribuyó al fitoplancton. El incremento de nitrito fue acompañado por un decrecimiento en la concentración de nitratos. Nosotros suponemos que la causa de ello fue *Chlorella*, ya que está comprobado (WARBURG & NEGLEIN, 1920) que este género excreta nitritos en determinadas condiciones ambientales.

Aunque probablemente no hace falta idear relaciones tan complicadas, se puede recordar que según KESSLER & CZYGAN (1967), *Chlorella fusca* necesita hierro para llevar la reducción del nitrato hasta el amonio, lo cual permite especular que, en condiciones de poca concentración de hierro, como son las de Banyoles, puede favorecerse la acumulación de nitrito por *Chlorella*.

Otro incremento de nitritos se presenta, con aguas ricas en oxígeno, en las capas in-

termedias, entre los 5 y los 15 m de profundidad, a finales de invierno de 1970, por debajo del nivel de compensación. Este aumento podría deberse a las mismas causas que el que ocurrió en primavera en el momento de la proliferación algal y se puede tratar de explicar en los siguientes términos:

Durante el período de estratificación de primavera y verano, cuando prolifera el fitoplancton, se observa un incremento de nitrito entre los 10 y los 20 m de profundidad, acompañado de un decrecimiento en la concentración de nitratos. Este máximo es posiblemente equivalente al primer máximo de nitritos que se observa en muchos mares y que ha sido estudiado recientemente, atribuyéndolo a la actividad del fitoplancton (BLASCO, 1971). Esta actividad tiene lugar a una profundidad donde la luz escasea (la transparencia es del orden de los 5,5 m) y existe una concentración alta de nitratos. Se observa al mismo tiempo una disminución en los valores del índice D_{430}/D_{665} en estos niveles, que contrasta con el tipo más frecuente de variación en dicho índice.

Se trata del mismo mecanismo de excreción mencionado en *Chlorella*; pero en este caso la reducción quedaría incompleta por falta de luz, excretándose el NO_2^{1-} .

Posiblemente se explican también por la actividad del fitoplancton algunos casos que se citan (HUTCHINSON, 1957), consistentes en que en el inicio de la estratificación, por de-

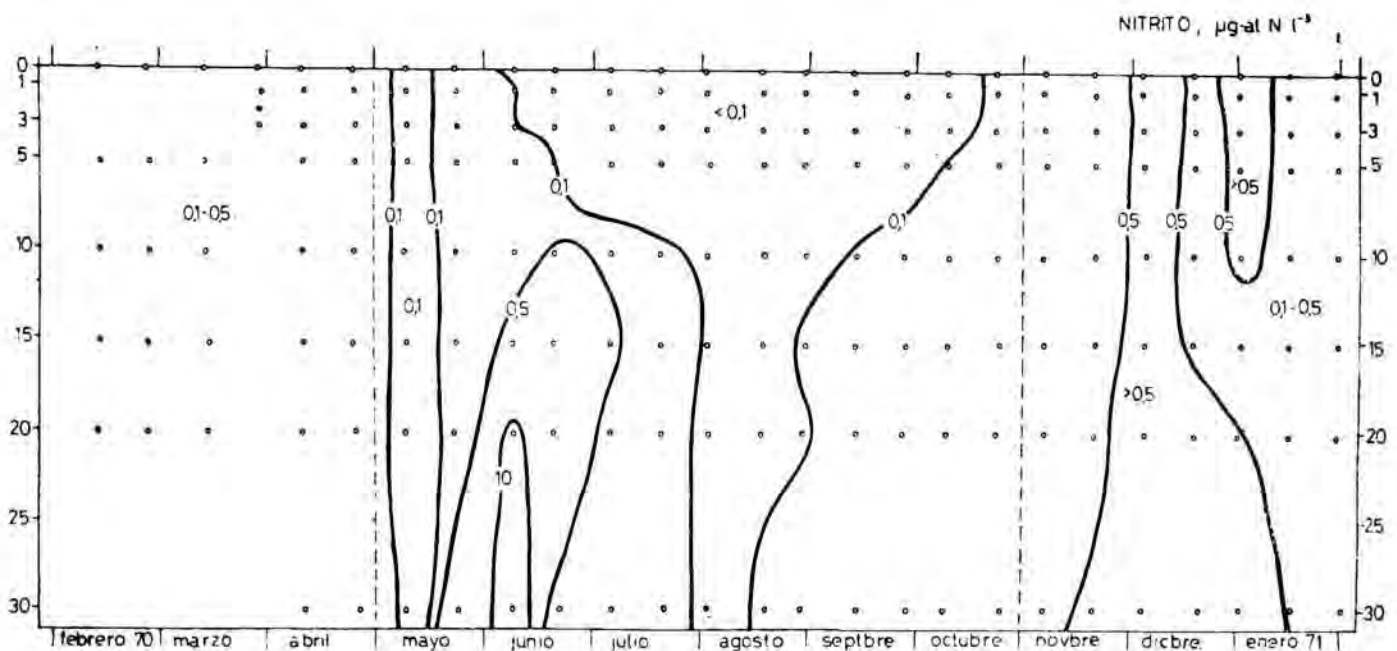


FIG. 15. — Distribución del nitrógeno en forma de nitrito, en función del tiempo y de la profundidad. — Distribution of nitrite-nitrogen, according to time and depth.

bajo de los 10 m, el perfil vertical de nitratos tiene dos máximos, el primero de ellos acompañado de un incremento en la concentración de nitritos.

En general, la concentración de nitritos varía paralelamente a la de nitratos, excepto durante el período de estratificación, en que, como hemos señalado antes, hay una intensa nitrificación en el agua libre, que no va acompañado de un incremento en la concentración de NO_2^{1-} , la cual sigue con retraso de semanas.

RELACIÓN NITRÓGENO/FÓSFORO

Cuando las condiciones de luz y temperatura son óptimas, como ocurre, por ejemplo, después de la proliferación planctónica de primavera y verano, la escasez de nutrientes puede limitar el crecimiento del fitoplancton. Tanto el fósforo como el nitrógeno, o los dos, pueden ser limitantes. El estudio de la relación N/P y de sus desviaciones permite conocer cual de estos nutrientes puede actuar como factor limitante. Ya HARVEY en 1926 (en HILL, 1966, vol. 2, pág. 39) observó que la relación N/P en el agua se aproxima a la relación en la que dichos elementos pueden ser utilizados, pero no es idéntica a ella.

En Banyoles la distribución del índice N/P fue muy irregular a lo largo del ciclo estudiado. En la figura 16, se presenta la relación atómica del N-NO_3^{1-} a P-PO_4^{3-} en el curso

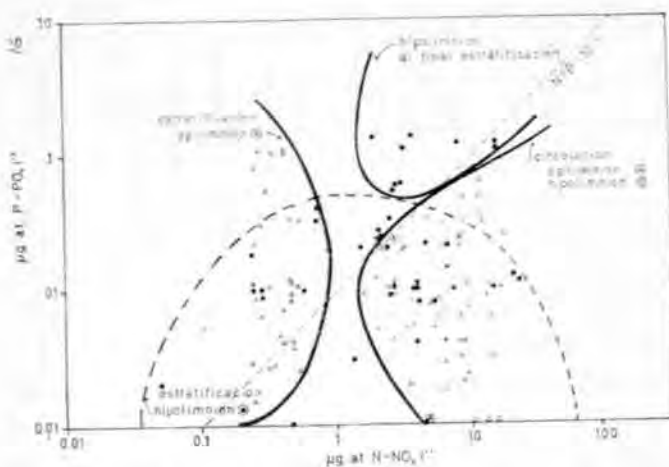


FIG. 16. — Expresión, sobre coordenadas logarítmicas, de la relación atómica entre el nitrógeno en forma de nitrato y el fósforo en forma de fosfato. La línea de trazos discontinuos corresponde a la relación 10:1. — *Logarithmic plot between $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations, in $\mu\text{g-at l}^{-1}$. The line of dashes represents the atomic ratio 10:1.*

de un año. En primavera, después de la mezcla de marzo, el agua se enriquece en nitratos, pero no en fosfatos, siendo, posiblemente, la concentración de fosfatos el factor que limita la proliferación algal. Si bien se inicia entonces el aumento de plancton, éste no llega a su máximo hasta mayo, después de la entrada de agua, que es cuando se presentó el máximo de P-PO_4^{3-} de todo el año; entonces la concentración de N-NO_3^{1-} es baja, pudiendo actuar el nitrógeno como limitante. Luego, a finales de julio, ambos elementos se presentan en sus concentraciones mínimas, llegando el fósforo a no ser detectable en el epilimnion y pudiendo actuar los dos como factores limitantes.

Las variaciones de la relación N/P en las capas superiores del hipolimnion se corresponden siempre con sus oscilaciones en el epilimnion; cerca del fondo dicha relación es más variable. En general, las variaciones también se corresponden, excepto a finales de verano, cuando hay una intensa nitrificación, y sólo separación parcial del fosfato (retenido por los carbonatos).

El hecho de que las algas continúen proliferando un poco, a pesar de que no se detecte fósforo en el agua y haya poco nitrógeno, es comprensible si se piensa que las algas pueden asimilar rápidamente las pequeñas cantidades de nutrientes regeneradas por los organismos, sin dar lugar a que se acumulen hasta concentraciones importantes, además de acumular una reserva propia que puede bastar para varias divisiones.

SILICIO

El método colorimétrico usado para su determinación no detecta todas las formas de sílice en solución, sino sólo iones, moléculas y polímeros con hasta 4 unidades en línea, lo que ha sido llamado por STRICKLAND (1968) «reactive silicate». En trabajos posteriores, se ha comprobado (BURTON y col., 1970) que, en condiciones ambientales normales, los polímeros son inexistentes en el agua y, por lo tanto, la mayoría de los silicatos se hallan disueltos en la misma, de modo que son directamente asimilables por las algas en crecimiento.

El ciclo anual del silicato (fig. 17) en superficie se corresponde con el ciclo de las dia-

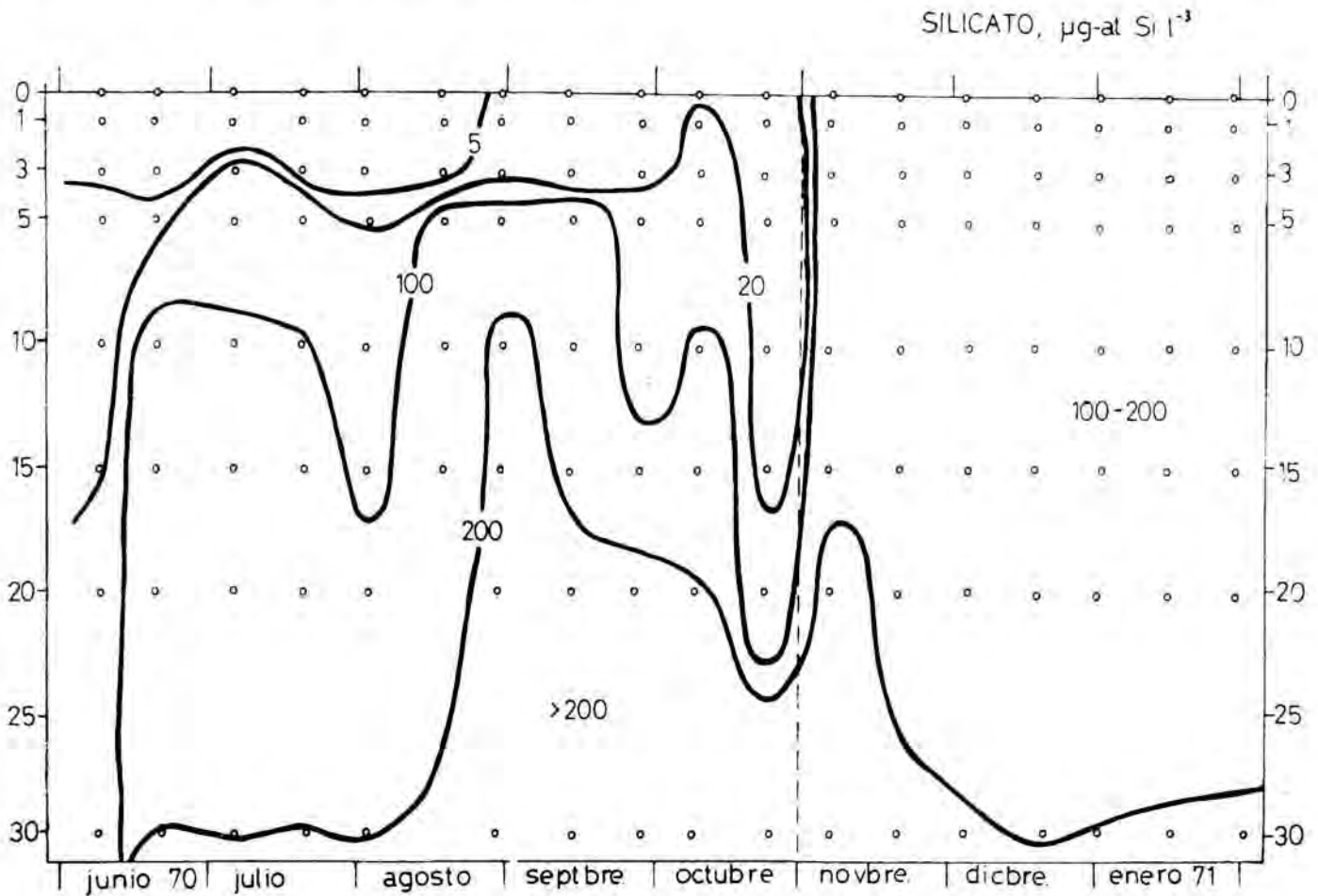


FIG. 17. — Distribución del silicato en función del tiempo y de la profundidad. — *Distribution of reactive silicate according to time and depth.*

tomeas, siendo éstas las que parece que influyen sobre la concentración de sílice, como ya se había reconocido en otros diversos lagos, por ejemplo, en los de la región lacustre inglesa (Lake District, LUND, 1950).

En el período de multiplicación algal, el silicato va decreciendo en el epilimnion hasta alcanzar valores de $0,26 \mu\text{-at Si l}^{-1}$, a finales de julio y a 3 m. Más tarde en el epilimnion la concentración se va incrementando ligeramente, alcanzando al final del período de estratificación los $20 \mu\text{g-at Si l}^{-1}$. Este incremento en superficie es fenómeno general, descrito en la mayoría de los lagos de los países templados (EINSELE & VETTER, 1938, en el lago de Schlein; MELOCU & col., 1938, en el lago Mendota). Sus causas pueden ser varias: (1) el aporte de silicatos por los afluentes (YOSHIMURA, 1930), contribución que cabe descartarse en nuestro lago dado su régimen hidrográfico; (2) la difusión desde las orillas, facilitada por la temperatura (en el período de máxima temperatura, HUTCHINSON, 1957).

Aquí el incremento ocurrió en la segunda mitad del verano, el aumento de temperatura fue, entre julio y agosto, de 5°C , por tanto bien poco pudo influir en la difusión. En nuestra opinión, lo que tuvo más importancia fue el inicio de la descomposición del plancton *in situ* en la misma capa trofógena (OHLE, 1952; KUTNETSOV, 1952; VIDAL, 1972) donde el grado de oxigenación y la baja alcalinidad, determinarían una lenta solubilización y difusión del silicato. Para evaluar estas cifras debe tenerse en cuenta que un millón de células de las pequeñas *Cyclotella* contienen de 5 a $20 \mu\text{-at}$ de Si.

Por el contrario, en el hipolimnion, desde agosto hasta el momento de la mezcla vertical, cuando las condiciones químicas son casi de anoxia y la alcalinidad aumenta, hay una rápida e intensa disolución de silicato llegando a concentraciones del orden de los $360 \mu\text{g-at l}^{-1}$ a 30 m. Esto concuerda perfectamente con los experimentos de MORTIMER (1941-1942) y BURTON & col. (1970) que comprueban el incremento en la concentra-

ción de silicato en solución cuando existe carencia de oxígeno en el agua.

Este silicato acumulado en el hipolimnion, se distribuye por todo el perfil vertical en el período de mezcla, pasando las capas superficiales de $11 \mu\text{g-at Si l}^{-1}$ a $100\text{-}200 \mu\text{g-at Si l}^{-1}$, concentración uniforme en todo el perfil, excepto en la capa de fango en suspensión, que contiene, concentraciones superiores a los $300 \mu\text{g-at Si l}^{-1}$.

En el mixolimnion, la concentración, a lo largo del otoño, aumenta, posiblemente por difusión y arrastre desde el monimolimnion. Decece en las capas superficiales (0 a 3 m) a finales de otoño debido, posiblemente, al ligero incremento de la actividad de las diatomeas, pudiendo también haber existido alguna relación con la formación de quistes en los *Chrysococcus*, que presentan una tasa de multiplicación elevada en estos momentos, decreciendo posteriormente. A continuación la concentración vuelve a aumentar y se mantiene prácticamente constante hasta finalizar el ciclo.

MICRONUTRIENTES: HIERRO Y MANGANESO

Ambos elementos se determinaron con espectrofotómetro de absorción atómica en agua no filtrada, concentrada por evaporación, y en muestras acidificadas a $\text{pH} \approx 2,5$. Según esta técnica determinamos probablemente:

$$\text{Fe}_{\text{total}} = \text{Fe}^{2+} \text{ disuelto} + \text{Fe}^{3+} \text{ disuelto} + \text{partículas Fe(OH)}_3 + \text{complejos.}$$

$$\text{Mn}_{\text{total}} = \text{Mn}^{2+} \text{ disuelto} + \text{Mn}^{3+} \text{ en suspensión (en períodos de circulación)} + \text{¿Mn(OH)}_3 \text{?} + \text{Mn}_3\text{O}_4 \text{ en suspensión (en períodos de circulación).}$$

Considerando el pH dentro de los límites encontrados en el lago, la solubilidad del Fe^{3+} y del Fe^{2+} (HUTCHINSON, 1957, página 705) es:

	pH 8	pH 7,5	pH 7
${}^a\text{Fe}^{3+}$	$10^{-13,9}$	$10^{-12,4}$	$10^{-10,9}$
${}^a\text{Fe}^{2+}$			
con E_h^* (*) = 0,4	$10^{-7,5}$	$10^{-6,0}$	$10^{-4,5}$
con $E_h = 0,3$	$10^{-5,75}$	$10^{-4,25}$	$10^{-2,75}$

(*) Los datos de potencial redox, en el lago de Banyoles, facilitados por R. JULIÀ.

donde

${}^a\text{Fe}^{3+}$ = actividad ion férrico;

${}^a\text{Fe}^{2+}$ = actividad ion ferroso a los potenciales encontrados en Banyoles.

La concentración de oxígeno y el pH permiten suponer que en las aguas del lago, el hierro estará fundamentalmente en forma férrica, y, por su poca solubilidad en esta forma, en partículas o formando complejos.

Por lo que respecta al manganeso se conoce muy poco sobre las formas en que está presente en el agua. HUTCHINSON (1957) habla de la posible existencia de MnO_2 como producto de oxidación final, en suspensión o adsorbido sobre materia particulada; y de la existencia, durante los períodos de circulación otoñal, en lagos alcalinos, de manganeso-mangánico y bióxido de manganeso en suspensión.

Hierro y manganeso actúan como factores limitantes del crecimiento de las algas (pueden consultarse las revisiones de HUTCHINSON, 1957 y las más recientes de GOLDMAN, 1964, 1966 y WETZEL, 1965).

El hierro que es asimilable por las algas, según RODHE (1948), corresponde al hierro que puede obtenerse después de una parcial reducción del ion férrico. Por esta razón se procedió a la acidificación de las muestras con ClH concentrado (HOLDEN, 1961), el ácido actúa como agente reductor. Los números obtenidos con esta valoración, quizá sean excesivamente bajos, ya que se concentraron, por evaporación, las muestras a la mitad de su volumen. En las muestras tratadas con ácido también se determinó el manganeso, que tampoco resultó detectable en las muestras sin acidificar.

A lo largo del año hubo variaciones en la concentración y distribución del hierro y el manganeso soluble en ácidos (fig. 18), presentándose el hierro, en general, en mayor proporción que el manganeso, incluso durante los períodos de mezcla (fig. 18 c) a pesar de que el potencial redox a que el hierro se solubiliza es inferior al del manganeso, de forma que éste se libera antes de los sedimentos. Podría ser que el manganeso estuviera presente, en este período, formando complejos no reducibles. Por el contrario, en invierno, en fondos de 20 m, el manganeso se presenta en mayores concentraciones que el

hierro; y a finales de verano, en que, a partir de los 3 m, el hierro soluble en ácidos desaparece de toda la columna de agua, el manganeso sigue estando presente.

La relación Fe/Mn (fig. 18 d), en general, da valores que oscilan entre 0,4 y 2,6; HUTCHINSON, da un valor medio de Fe/Mn de 2,5 para aguas superficiales de Lindsey Pond, valor muy alto si lo comparamos con los valores hallados en superficie en el lago de Banyoles, donde, generalmente, encontramos las concentraciones absolutas mínimas de Fe y Mn.

El hecho de que durante el período de mezcla se presentasen, a lo largo del perfil vertical, bajas concentraciones de hierro y manganeso soluble en ácidos, puede explicarse por la formación de capas meromícticas de fango en suspensión que retendría los complejos férricos y mangánicos. Éstos, a medida que el pH del fondo aumenta a lo largo del otoño y el invierno, se irían hidrolizando y difundiendo a las capas superiores; algún fenómeno de este tipo debe ocurrir, cuando, en invierno, se presentan las mayores concentraciones de hierro (a 10 m) y de manganeso (a 20 m). En verano, tanto el epilimnion como el hipolimnion presentan poco hierro y manganeso, dándose entonces el máximo en el metalimnion, a mediados de la estación.

7. BIOMASA Y PRODUCCIÓN DEL FITOPLANCTON

Toda población tiene dos aspectos: *el extensivo* expresado en número o en masa (biomasa) de individuos de diferentes especies, y *el intensivo* que se refiere a la velocidad con que dicha masa se renueva, lo que en sentido laxo se puede equiparar a la producción. La biomasa tiene distinta cualidad en lo que se refiere a su significado como vehículo de la producción (energía). En realidad se trata de que unos organismos utilizan directamente la energía solar y otros energía que ya ha pasado por otros organismos. Según este criterio se distinguen productores, consumidores y saprófitos. La senda de la energía en un ecosistema es tremendamente compleja, sólo el primer paso en la transformación de energía es relativamente asequible:

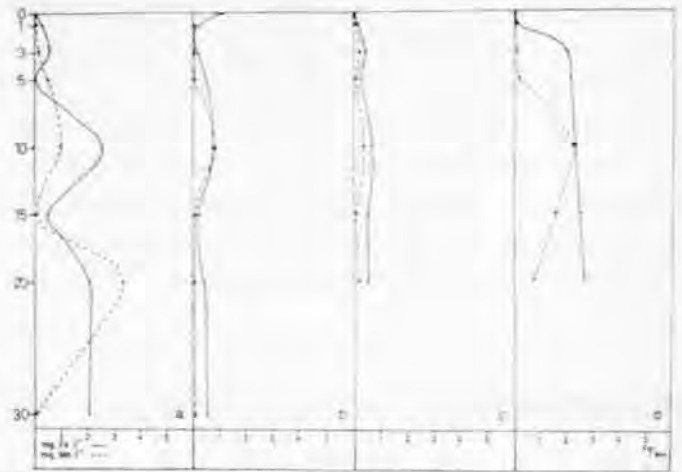


FIG. 18. — Perfil vertical de la distribución del hierro y del manganeso en distintos momentos del ciclo anual: a) invierno, b) verano, y c) otoño. En d) se representa el valor de la relación Fe/Mn según un perfil vertical, en otoño (línea continua) y en invierno (línea interrumpida). — Profiles of the vertical distribution of iron and manganese in winter (a), summer (b) and fall (c). Ratio Fe/Mn along depth (d), in autumn (continuous line) and in winter (line of dashes).

la energía radiante se fija como energía química por los organismos fotosintetizadores; y la medida en que se hace es la llamada *producción primaria* de un ecosistema. Los productores primarios forman la base de una pirámide, y, sobre aquella base, los organismos heterótrofos (consumidores, saprófitos) constituyen el resto de la biocenosis. Conociendo la producción primaria, aunque no podamos deducir de manera aproximada la de los consumidores, podemos, por lo menos, fijar sus límites. En efecto, la energía que circula por otros niveles tróficos sólo puede ser una fracción de la de entrada o primaria realizada por las algas y bacterias autótrofas.

Un programa de estudio del plancton ha de abarcar necesariamente los dos aspectos señalados: una evaluación de las poblaciones, que se ha hecho separadamente por recuento de organismos y análisis de sus pigmentos, y la medida de la producción primaria.

Nosotros determinamos la producción del fitoplancton por el método del carbono radioactivo; se ha escrito reiteradamente sobre las supuestas ventajas del método de STEEMANN-NIELSEN (1952) sobre el del oxígeno (GAARDER & GRAAN, 1927) que no vamos a repetir aquí (ver VOLLENWIEDER, 1969). Al mismo tiempo se determinó la concentración de pigmentos, poniendo especial atención en

la concentración de clorofila *a* y el cociente entre las densidades ópticas de los extractos a 430 y 665 nm, respectivamente (índice D_{430}/D_{665} , MARGALEF, 1960); también se efectuó el reconocimiento y recuento del fitoplancton. Se espera que la consideración simultánea de los diversos datos conduzca a conclusiones relativamente seguras.

PIGMENTOS

La extracción de pigmentos del fitoplancton se realizó usando como disolvente el metanol al 99,9 %, después de filtrar una muestra de 2 l de agua, sobre filtro de fibra de vidrio (Whatmann GF/C), usando 10 ml del disolvente y manteniendo los extractos a 4°C, en la oscuridad, durante 24 h. La determinación de los distintos pigmentos se realizó en espectrofotómetro Beckman DU a distintas longitudes de onda, escogidas entre las específicas de cada pigmento o grupos de pigmentos (STRICKLAND & PARSON, 1968).

A continuación se exponen las variaciones a lo largo del ciclo anual de la clorofila *a*. El cociente entre las absorbancias de los extractos, a las longitudes de onda de 430 y 665 nm, se designa abreviadamente por D_{430}/D_{665} . Dicho índice se ha usado por ser un buen indicador del estado fisiológico del plancton e incluso del seston en general.

Para el cálculo de las concentraciones de la clorofila *a* de los extractos de metanol se usó la fórmula de TALLING & DRIVER (1963):

Cl *a* en mg l⁻¹ disolución = 13,9 D_{665} , con la densidad óptica medida en cubeta de 1 cm, después de corregir la densidad óptica D_{665} con la que da D_{750} para tener en cuenta la posible turbiedad de la solución. Los resultados se referirán luego al volumen de agua filtrado

$$(\text{Cl } a \text{ mg m}^{-3} = 13,9 D_{665} \left(\frac{\text{ml} \times 1000}{1000 \times V} \right),$$

ml = volumen extracto, V = litro de agua filtrada).

La concentración de clorofila *a* fue muy baja a lo largo del ciclo estudiado, sus valores oscilaron (fig. 19) entre 0,5 y 4 mg Cl *a* m⁻³ de agua. Como término de comparación podemos tomar la concentración de clorofila *a* medida en una reserva de agua eutrófica,

cercana al lago estudiado, el embalse de Sau, donde los valores oscilaron entre 1 y 15 mg Cl *a* m⁻³ (VIDAL, 1969). La baja concentración de Banyoles no nos debe extrañar, si tenemos en cuenta la poca biomasa del fitoplancton, que resulta del efecto combinado del pequeño tamaño celular de los organismos dominantes y el bajo número de células que están presentes.

El primer factor de los considerados, o sea, la pequeñez de las células, es el más importante por la dominancia de *Cyclotella*, ya que la concentración media de clorofila *a* (fig. 21) oscila entre 0,1 a 0,6 $\mu\text{g Cl } a$ por millón de células. Este valor puede considerarse bajo. En el mar son frecuentes concentraciones de 1 a 5 $\mu\text{g Cl } a$ por millón de células y aun superiores, y en el Pantano de Sau las cifras quedan entre 0,5 y 2 $\mu\text{g Cl } a$ por millón de células (VIDAL, 1969).

Distribución anual. La máxima concentración de clorofila *a*, en la zona eufótica ocurrió entre finales de abril y primeros de mayo (4,6 mg Cl *a* m⁻³ a 1 m de profundidad) coincidiendo con el máximo de nitratos del período primaveral. YENTSCH & VACCARO (1958) y MANNY (1969) en experimentos con cultivos de algas, hallan que la síntesis de clorofila se relaciona directamente con el metabolismo del nitrógeno, y que se incrementa al añadir nitratos al medio de cultivo. También corresponde este máximo con el inicio de la proliferación algal de primavera; se trata por lo tanto, de células jóvenes ricas en clorofila *a* (MARGALEF, 1960 y 1963). El mínimo de clorofila en la capa eufótica, fue de 0,064 mg Cl *a* m⁻³ a 3 m de profundidad, durante la segunda quincena de julio, cuando ya había finalizado la proliferación algal, quedando entonces en el agua concentraciones mínimas de nutrientes.

Se presentó otro pequeño máximo, inferior al de primavera, de 2 mg Cl *a* m⁻³ en octubre, después de la mezcla vertical, si bien el número de células por litro era entonces superior. Esto podría explicarse por el hecho de que la mezcla vertical hace subir a las células de la zona afótica hacia la capa iluminada; ahora bien, la capacidad de producción de clorofilas en los organismos que han permanecido en la oscuridad, según YENTSCH (1966), es inferior a la de las mismas células que han permanecido siempre iluminadas,

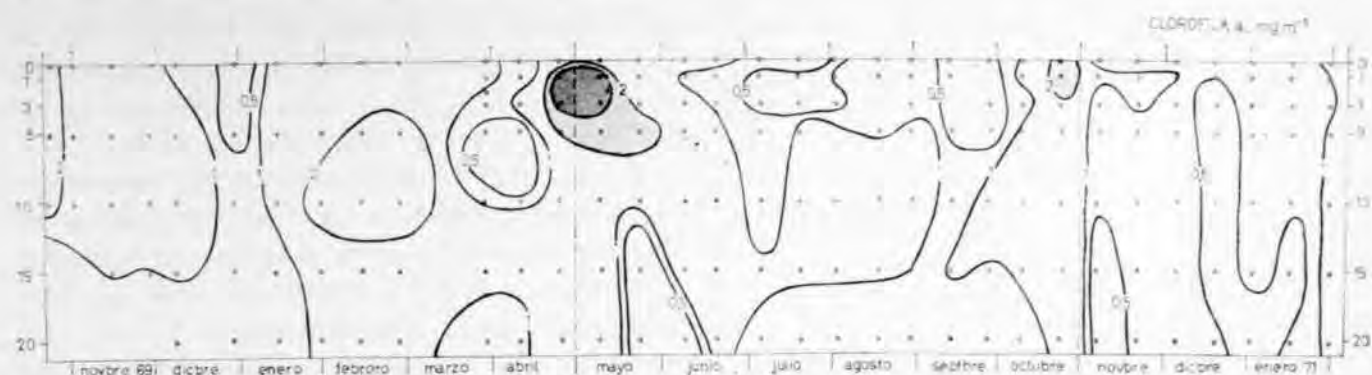


FIG. 19. — Distribución de la concentración de clorofila *a* en función del tiempo y de la profundidad. — *Distribution of chlorophyll a according to time and depth.*

pudiendo ser ésta una de las razones de la baja concentración de clorofila *a* por volumen de células; la otra es que durante la mezcla del agua, al difundirse las células, el tiempo de permanencia de las algas en la capa iluminada, por término medio, representa solo una fracción de su vida total.

En líneas generales las concentraciones mínimas se midieron en los períodos que siguieron a las proliferaciones algales: (1) en verano, de julio a septiembre; (2) en invierno, de noviembre a mediados de enero.

En el primero de estos períodos, cuando la intensidad luminosa es mayor, se dan los valores más bajos, probablemente en relación con la escasez de nutrientes y con la aparición de dinoflageladas, que contienen poca clorofila *a* (MARGALEF, 1960); por el contrario, en invierno, el factor determinante es la intensidad luminosa (YENTSCH & SCARCEL, 1968).

Distribución vertical. Es muy irregular, debido a: actividad de las algas en la capa iluminada, sedimentación de las mismas, y agitación transmitida desde capas profundas, producida por la entrada de agua.

Durante el período de estratificación, que coincide con la máxima transparencia e intensidad luminosa y con el aumento de temperatura, en la zona eufótica, encontramos sendos máximos a 1 m y a 5 m (fig. 20); el mínimo se presenta en superficie. La mayor concentración de clorofila *a* coincide con el máximo de productividad y con los valores mínimos del índice D_{430}/D_{665} (fig. 23).

En otoño, después de la mezcla vertical, en las capas superficiales la concentración de clorofila *a* aumenta en la misma superficie, y la mayor actividad de las algas se observa en dichas capas, entre 0 y 3 m, debido a que la iluminación decrece rápidamente hacia abajo (fig. 20 d, e). Esta distribución se mantiene prácticamente constante durante todo el invierno e inicio de la primavera (figura 20 f, a). Es más uniforme durante el mes de diciembre (tabla 12), cuando la energía luminosa es mínima y la actividad de las algas es prácticamente nula por debajo de los 3 m. Cabe señalar el desacuerdo que se observa en enero, con un mínimo de clorofila *a*, de valor absoluto muy bajo, y el máximo de productividad (fig. 20 f). Se pudiera pensar que con-



FIG. 20. — Perfiles verticales de la distribución de la clorofila *a* y de la producción, según medidas simultáneas. — *Vertical distribution of chlorophyll a and of primary production.*

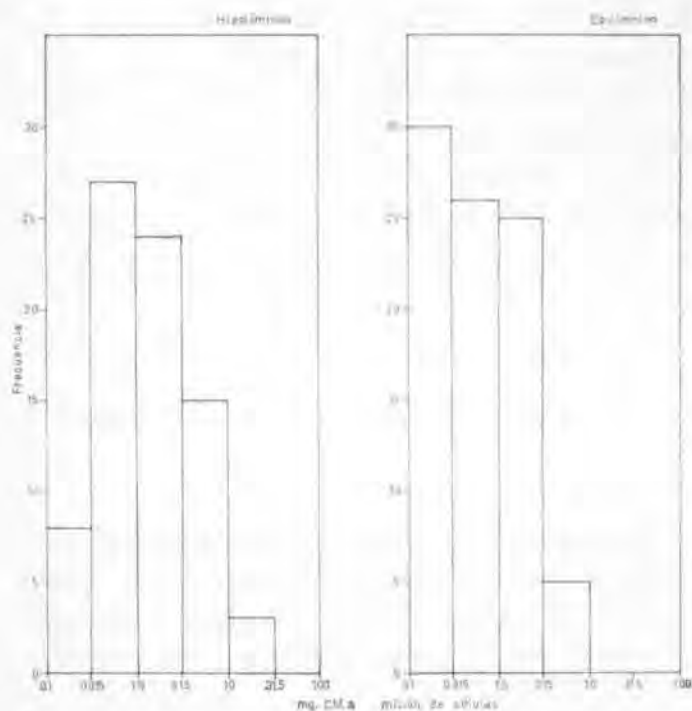


FIG. 21. — Frecuencias de los distintos valores observados de la concentración de clorofila *a* por millón de células de fitoplancton. Las clases se establecen según una escala logarítmica. Se estudian separadamente las observaciones que corresponden al epilimnion y las del hipolimnion; sobre estas últimas influye la presencia de clorofila detrítica. — *Distribution of the different observations of the amount of chlorophyll a per million cells, into classes defined in a logarithmic scale. Data relative to epilimnion and hypolimnion are treated separately; the last show the effect of the presence of detritic chlorophyll.*

tribuyen a la asimilación las bacterias fotosintetizadoras, aunque debiera suponerse de ser así, que sus pigmentos hubieran aparecido de alguna forma.

En cuanto a la distribución de clorofila *a* en la zona afótica, en general, su concentración decrece la manera regular hacia abajo (fig. 20 c) o se mantiene casi constante (figura 20 f). En los momentos de entrada de agua por el fondo hay un ligero incremento en la concentración de clorofila *a* de los 15 a los 20 m (fig. 20 a, b, d). Como consecuencia, la cantidad de clorofila por millón de células aumenta en el hipolimnion (fig. 21); pero se trata de un apariencia motivada por la aparición de clorofila detrítica removida de los sedimentos por el agua. También puede contribuir al aumento de clorofila *a*, por debajo del nivel de compensación, la sedimentación celular. En los momentos de máxima producción en superficie, la ligera reactivación de las algas, al encontrarse, en el curso de su caída vertical, con aguas más ricas en nutrientes, dan

un aumento de clorofila que coincide con el primer máximo de nitritos y un decrecimiento del índice D_{430}/D_{665} . Este fenómeno ya se ha mencionado al hablar de los nitritos.

En la tabla 12 pueden leerse las concentraciones de clorofila *a* m^{-2} en los momentos que siguen a las fuertes avenidas de agua por el fondo, en mayo y octubre de 1970. La concentración en la capa eufótica (0 a 5 m) permite apreciar la diferencia entre primavera y otoño; a pesar de que en octubre la disponibilidad de nitrógeno es superior a la de mayo, en primavera las algas se multiplican más, lo que es general en casi todos los lagos de la zona templada (LUND, 1965). Por tanto, la intensidad luminosa parece jugar el papel más importante en la regulación de la actividad de los organismos fotosintetizadores, aún cuando la concentración de nitrógeno influye directamente sobre la síntesis de clorofila.

TABLA 12. — Concentración de clorofila *a*, en mg por prisma de 1 m^2 de sección y 5 m de altura, en tres momentos del ciclo: (1) al inicio de la proliferación algal de primavera, (2) en la proliferación de otoño, (3) en invierno cuando la radiación es mínima. — *Chlorophyll a concentration, in mg per prism of m^2 section and 5 m high, for 3 different periods: (1) spring bloom, (2) autumn bloom, (3) winter minimum of radiation.*

Profundidad (m)	Fecha		
	(1) 23-05-70	(2) 24-10-70	(3) 5-12-70
0 a 5	16,1	9,8	4,2
5 a 10	7,9	7,1	4,5
10 a 15	5,3	6,8	4,4
15 a 20	6,9	7,2	3,6

ÍNDICE D_{430}/D_{665}

La concentración de clorofila *a* es la base de la capacidad de asimilación del carbono por las algas planctónicas; pero es difícil encontrar un coeficiente que nos permita determinar la biomasa o la productividad a partir de la concentración de dicho pigmento (MARGALEF, 1954). La concentración de clorofila *a* en la célula depende de demasiados factores: ambientales (temperatura, intensidad luminosa, disponibilidad de nutrientes), y fisiológicos (edad de las células, estado metabólico), para esperar encontrar relaciones sencillas. Sin embargo, tomando en considera-

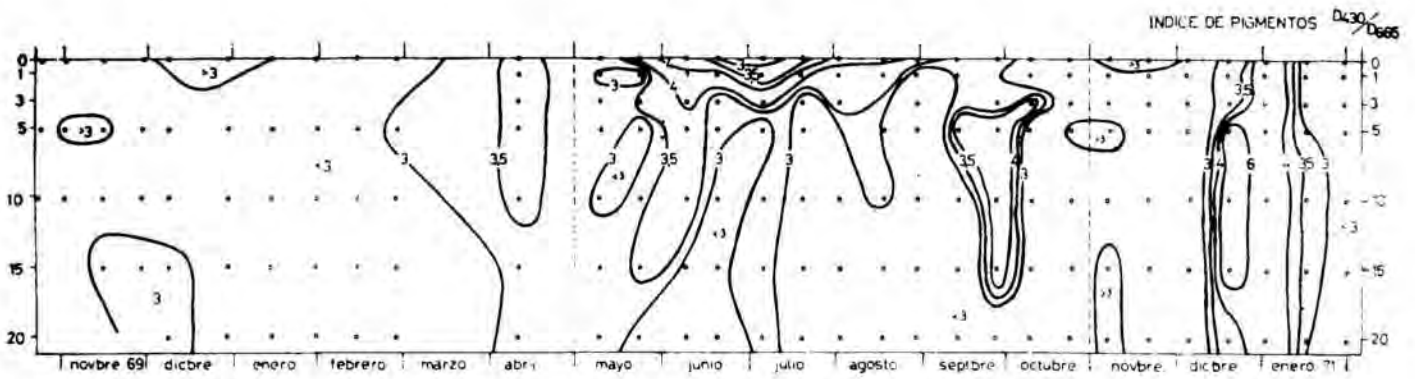


FIG. 22. — Distribución de los valores del índice D_{430}/D_{665} en función del tiempo y de la profundidad. — *Distribution of the pigment index D_{430}/D_{665} according to time and depth.*

ción los demás pigmentos (pues la medida de los extractos de los mismos permite obtener valores muy exactos) podemos deducir alguna información sobre el estado fisiológico de

las células del plancton y la composición específica de dicha biomasa.

Se han propuesto diversos índices que relacionan entre sí las concentraciones de pigmen-

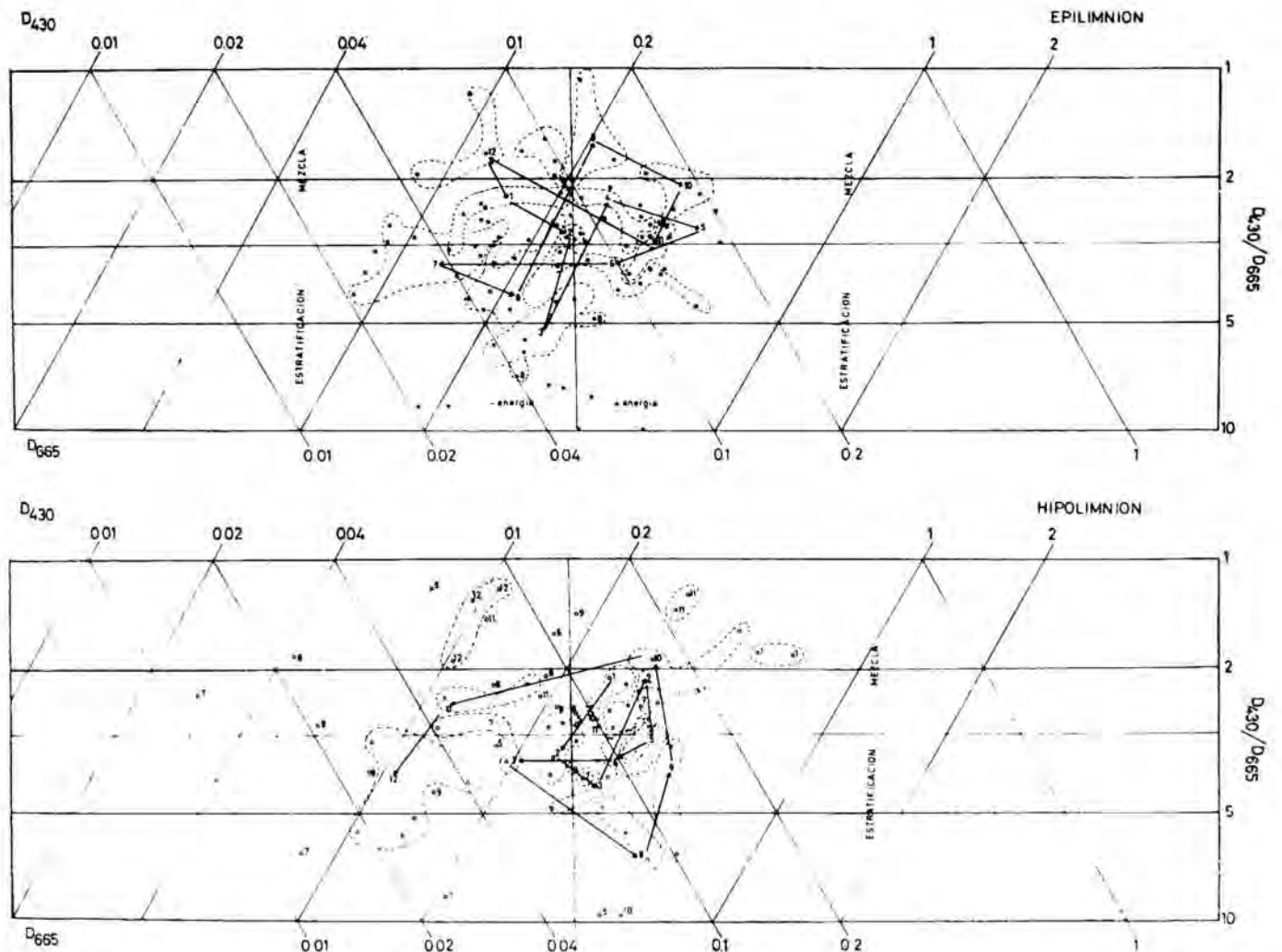


FIG. 23. — Representación de la evolución de las características del plancton que se reflejan en la cantidad y calidad de los pigmentos. Cada punto se sitúa con referencia a dos escalas logarítmicas que se cruzan con un ángulo de 120° y que expresan las densidades ópticas a 430 y 665 nm, respectivamente, de un extracto que contiene en 1 ml los pigmentos de 1 l de agua. Las líneas horizontales corresponden a distintos valores del índice D_{430}/D_{665} . Los meses se representan por cifras y la sucesión se indica por medio de flechas. La figura superior corresponde al epilimnion y la inferior al hipolimnion. — *Changes in phytoplankton as expressed by plant pigments. Every point refers to two logarithmic scales, crossed at an angle of 120° , expressing the absorbancies at 430 and 665 nm of standardized solution (extract of the plankton of 1 l water in 1 ml methanol). Equal pigment ratios D_{430}/D_{665} fall into horizontal lines. Numerals refer to months, and the succession is indicated by arrows. Upper graph, epilimnion; below, the hypolimnion.*

tos clorofílicos y carotenos; el que vamos a aplicar aquí es el índice D_{430}/D_{665} (MARGALEF, 1960) que nos relaciona la densidad óptica a 430 nm (donde se presenta el máximo de absorción para los diversos pigmentos clorofílicos y no clorofílicos) con la densidad óptica a 665 nm (máximo de absorción para la clorofila *a*).

Variaciones a lo largo del ciclo anual en el lago de Banyoles. Los valores del índice oscilaron, por término medio, entre 4 y 5 (figura 22), valores que son propios de un lago rico en diatomeas, como es éste. En general aumentan de la superficie al fondo. Se presentaron en algunos momentos valores superiores en las capas superficiales, en relación con la baja concentración de clorofila *a* o con el aporte de materia muerta desde las orillas, como ocurrió a finales de verano de 1970. En los momentos que siguen a la entrada de agua por el fondo, el índice disminuye, tal vez porque el agua que contiene una considerable cantidad de nitrato, hace aumentar la concentración absoluta y relativa de clorofila *a*.

En general, en invierno dicho índice es más bajo. Excepcionalmente, en invierno 1970-71, encontramos valores muy altos, después del arrastre de materia muerta hacia el lago al desbordarse éste en diciembre y principios de enero; a fines de este mes, al decrecer las precipitaciones acuosas y volver el lago a su nivel, los valores del índice son más bajos.

Distribución del índice en relación con la sucesión y biomasa. Aunque la especie dominante fue siempre *Cyclotella*, cuando consideramos el plancton en general, podemos diferenciar varias temporadas, con un plancton de primavera y verano, un plancton de otoño y un plancton de invierno. Las respectivas comunidades se caracterizan por las especies acompañantes, pertenecientes a grupos taxonómicos distintos: diatomeas en primavera y verano, clorofíceas y criptofíceas en otoño e invierno. Puede considerarse que cada período se inicia con el desarrollo de la especie más representativa del grupo correspondiente, coincidiendo con el enriquecimiento del agua en nutrientes: a medida que éstos escasean, la actividad de la especie o especies típicas del período disminuye y son substituidas por otras especies menos exigen-

tes y con una tasa de multiplicación más baja, o sea, que se presenta una sucesión.

Es posible que cada sucesión se refleje en la evolución del índice D_{430}/D_{665} . Para tratar de comprobarlo se han representado los datos en los diagramas de la figura 23. Sobre dos coordenadas logarítmicas, cruzándose en un ángulo de 120° , se han anotado las densidades ópticas a 430 nm y 665 nm, respectivamente, de los extractos de pigmentos del fitoplancton obtenidos a lo largo de un año (en el supuesto de que cada ml de extracto contiene los pigmentos de un litro de agua, para ello se corrigió cada lectura por un factor: $E = (e/V)$, donde e son ml del extracto y V volumen en litros de agua filtrada). En la figura 23 representamos por separado la gráfica correspondiente al epilimnion y la gráfica del hipolimnion, que, en general, se corresponden con la zona eufótica y afótica respectivamente; las líneas horizontales corresponden a distintos valores del índice D_{430}/D_{665} . Dividiendo la gráfica, con dos líneas arbitrarias cruzadas, quedan, en la parte superior, los momentos de inicio de sucesión y en la parte inferior, pasos intermedios y finales de la misma; al lado derecho quedan los puntos que corresponden a los períodos con más energía disponible; al lado izquierdo, los que corresponden los períodos con poca energía.

PRODUCCIÓN PRIMARIA

En líneas generales el método seguido era el siguiente: se llenaban tres frascos de 125 ml con agua obtenida con botella Van Dorn, tomando precauciones para evitar una larga exposición a la luz, en particular de las muestras de agua poco iluminadas. Dos botellas eran transparentes y la tercera, opaca. Se añadía a cada una de ellas 1 ml de solución radiactiva con ^{14}C (en forma de bicarbonato sódico) conteniendo una radioactividad de $2 \mu\text{Ci}$, aproximadamente. Las botellas se colgaban de un cable y se volvían a colocar a la misma profundidad en que se habían tomado las muestras. El tiempo de exposición a lo largo de todo el período fue de 2 a 5 horas, empezando la incubación alrededor del mediodía. Inmediatamente después de sacar las muestras del lago se filtraban sobre membrana de 25 mm de diámetro y $0.45 \mu\text{m}$ de

poro (Millipore HA) a 0,5 atmósferas con bomba de vacío, haciendo pasar a continuación una pequeña cantidad de ClH 0,01 N para disolver y arrastrar el ¹⁴C existente en forma de carbonatos. Posteriormente los filtros se deshidrataban en desecador con sílica-gel y su actividad se medía con un contador de centelleo Beckman (Liquid Scintillation System) usando como medio líquido una solución de Fluoralloy (Beckman) en tolueno. Para los cálculos, se restaba de la actividad promedio de las botellas claras la actividad de las botellas oscuras.

El tanto por ciento de carbono retenido en las botellas negras en relación con las claras, fue, por término medio del 29 % atendiendo a todo el perfil vertical (de 0 a 20 m), siendo el tanto por ciento más elevado hacia el fondo y mucho menor en la zona iluminada. En

algunos momentos del ciclo anual (fig. 24), en particular en la época del año en que la actividad fotosintética fue baja (otoño e inicios del invierno) y en las capas profundas, la actividad del seston contenido en las botellas oscuras fue superior a las claras, debido, sin duda, a la acción de las bacterias quimiosintéticas.

DESCRIPCIÓN DE LA VARIACIÓN ANUAL

La producción se midió quincenalmente a unas profundidades fijas (0, 1, 3, 5, 10, 15, 20 m). La distribución de la cantidad de carbono asimilado (fig. 25) presenta una marcada estratificación.

La ordenación de las superficies de igual producción y su situación, en función de la

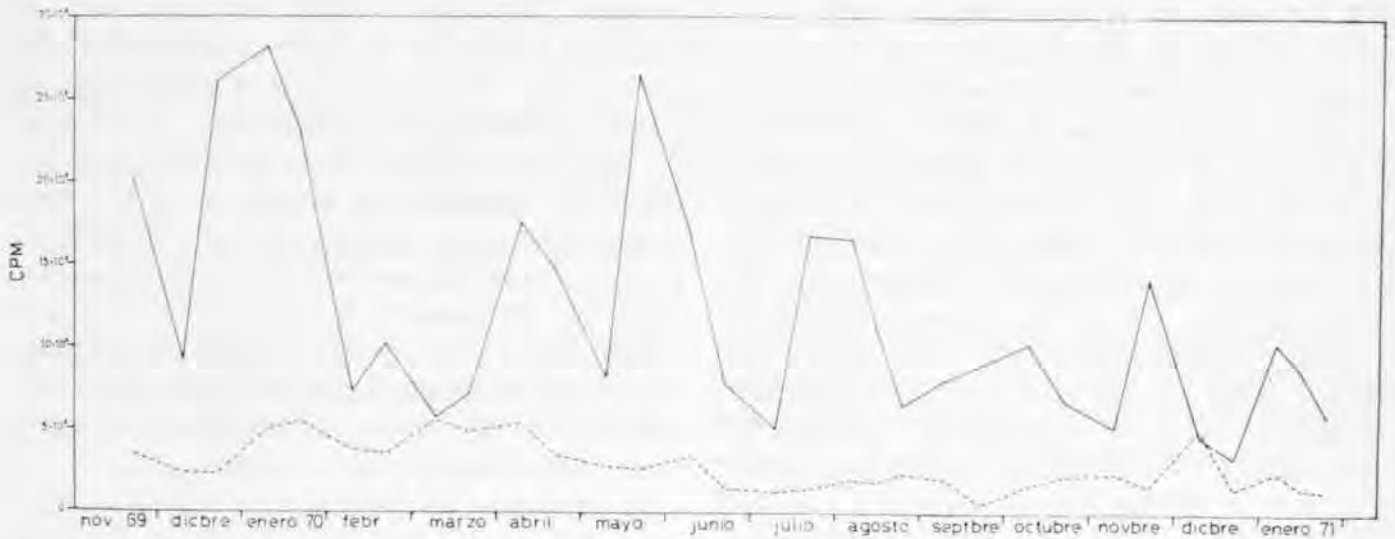


FIG. 24. — Valores relativos de la fijación de carbono radiactivo en botellas transparentes (líneas continuas) y en botellas opacas (líneas de trazos). La fijación en las botellas opacas es más alta cuando hay importante actividad de las bacterias y a profundidad. — *Relative fixation of radioactive carbon in transparent (continuous line) and in black bottles (interrupted line). Dark fixations is higher when bacterial activity is important, and in depth.*

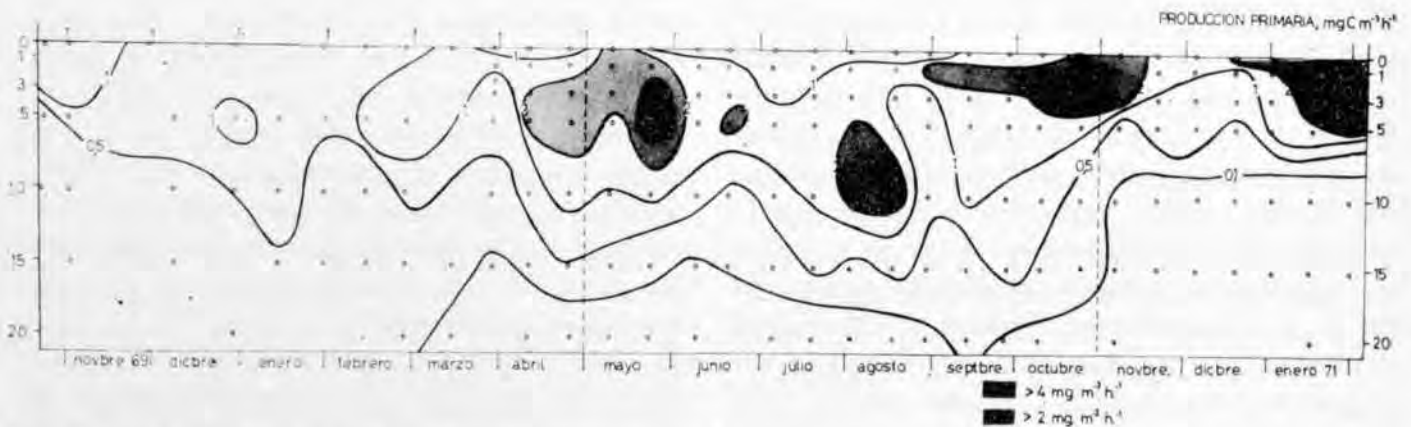


FIG. 25. — Distribución de la producción primaria en función del tiempo y de la profundidad. — *Distribution of primary production according to time and depth.*

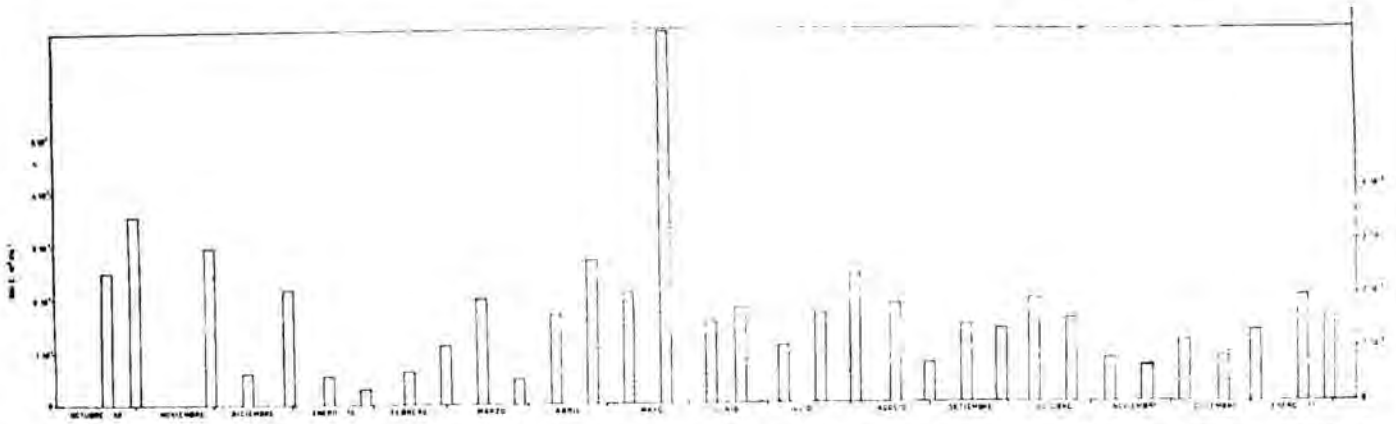


FIG. 26. — Distribución en el tiempo de la producción primaria diaria por unidad de superficie. — *Distribution according to time of primary production per unit surface.*

profundidad, está en relación con las condiciones ambientales, fundamentalmente con la intensidad de la luz recibida en la superficie del lago. La superficie que corresponde a la asimilación de $0,1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, coincide, prácticamente, con el nivel donde la intensidad luminosa es de unos 200 lux ($0,03 \text{ mW cm}^{-2}$, ver fig. 6). Se observan dos máximos de producción, uno en el período de mayor actividad de las algas, durante la primavera ($9,17 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$), y el segundo en enero ($7,31 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$). En el curso de la proliferación algal de otoño, la producción fue más baja, si exceptuamos la observación de 24 de octubre, a 0 y 1 m, a pesar de que el número de células es inferior al de primavera ($4000 \text{ a } 6000 \text{ cél. ml}^{-1}$), y se trata de células pequeñas y de bajo contenido en clorofila *a*.

Calculando el carbono asimilado por metro cuadrado y día (fig. 26) se llega a la conclusión que un tercio de la producción anual tuvo lugar entre abril y mayo, lo cual concuerda con las observaciones análogas de RODHE (1958). La producción media diaria, durante el período de estudio, fue de $250 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y la producción total anual fue de $81,8 \text{ g C}$, la integral de la radiación total medida fue $124\,489 \text{ cal cm}^{-2}$ (fig. 3). Ambos valores de mg C día^{-1} y g C año^{-1} , caen dentro de los límites de lago eutrófico natural, aunque más cerca de sus límites inferiores (RODHE, 1969). Pero si nos atenemos a la concentración de nutrientes: fosfatos y nitratos, el nuestro debería clasificarse dentro de los lagos oligotróficos (THOMAS, 1969). Como el fitoplancton de Banyoles está formado por organismos de pequeño tamaño celular, con mucha superficie de absorción y metabolismo activo, la producción es relativamente alta en

comparación con otras características del plancton y del medio limnético.

La profundidad a que se encontró la producción máxima en cada observación, variaba en función de la transparencia, la temperatura y las especies dominantes de cada período (KOSAROV, 1972). En invierno, el máximo ocurrió a 1 m de profundidad (figuras 12 a y 20 a, d, f) y a 0 m en los días de mucha turbiedad que siguieron a la entrada de agua por el fondo (fig. 20 d). En este período las especies que juegan un papel más importante en la producción son clorofíceas y criptofíceas. En primavera y verano, se presentaron, en general, dos máximos, a 3 y 4 metros (figs. 12 b, c y 20 b, c) aunque en agosto, cuando la temperatura del agua era superior a 25°C (fig. 12 d, e) el máximo se observó en el metalimnion (10 a 12 m).

El descenso del centro de asimilación a finales de verano ha sido observado también por otros autores en diversos lagos, como, por ejemplo, por FINDENEGG (1964) en el Längsee, y por GOLDMAN y cols. (1972) en Castle Lake, como un segundo máximo. Sus causas pueden haber sido varias, actuando conjuntamente: (1) el transporte del fitoplancton superficial no móvil hacia capas más profundas, como consecuencia de la agitación del epilimnion y capas superficiales del metalimnion; (2) aguas más ricas en nutrientes que las superficiales, ya agotadas, en una capa que, aunque poco, está suficientemente iluminada (tabla 13); (3) a la asimilación de las algas superficiales, transportadas, se sumó un plancton de aguas más frías, con crisofíceas y criptofíceas, desarrollado en el metalimnion y capas superficiales del hipolimnion. Que hubo un rejuvenecimiento de las poblaciones de or-

Tabla 13. — Parámetros que pueden haber influido en la distribución vertical de la fotosíntesis en algunos momentos seleccionados, de gran producción. — *Factors that could have influenced the vertical distribution of primary production, in different situations selected from the periods of high production.*

Fecha	prof.	mgC m ⁻³ h ⁻¹	clorofila <i>a</i> mg m ⁻³	cels ml ⁻¹	mgC/ mgCl <i>a</i> h	% luz trans.	mW cm ⁻²	T. °C	NO ₃ ²⁻ (*)	PO ₄ ³⁻ (*)
11-04-70	0	0,74	0,57	820	1,30	100	10,40	12	3,0	0,19
	1	1,69	0,86	4300	1,98	80	3,90	11,3	3,1	0,22
	3	3,99	1,19	1700	3,34	80	1,20	10,9	3,0	0,24
	5	3,99	0,19	2400	3,88	54	0,67	10,8	2,9	0,67
25-05-70	0	1,05	0,09	3800	11,60	100	4,74	19,1	0,5	0,16
	1	3,28	1,98	1300	1,65	70	3,47	18,8	0,5	0
	3	6,18	1,32	6900	4,68	50	0,67	15,9	0,3	0,8
	5	9,17	3,62	3700	2,53	48	0,19	15,2	0,3	0
3-03-70	0	0,51	0,44	5200	1,14	100	9,66	25,5	0	0,18
	1	1,17	0,66	3500	1,80	100	6,73	25,5	0	0
	3	1,39	0,48	5100	2,80	65	2,40	25,2	0,2	0,10
	5	2,01	—	2000	—	33	1,63	23,5	2,2	0,09
	10	2,79	2,78	6000	1,03	9	0,26	17,4	2,4	0,25
24-10-70	0	5,33	2,24	920	2,39	100	8,56	18,5	8,2	0,05
	1	4,05	2,06	5900	1,80	100	3,42	18,5	8,3	0,04
	3	2,63	1,97	550	1,33	28	0,42	16,7	8,2	0,22
	5	1,22	1,58	750	0,77	13	0,06	16,7	8,2	0,24
16-01-71	0	4,06	0,63	310	6,48	100	6,61	9,5	16	0,05
	1	5,89	0,69	780	8,56	50	2,50	9,5	14	0
	3	7,31	0,80	1800	9,15	50	0,35	9,5	14	0
	5	1,61	0,57	3400	2,82	18	0,05	9,5	13,7	0

(*) Un cero significa indetectable.

ganismos fotosintetizadores, en este período y en esta profundidad, lo prueba el incremento de clorofila *a* y la disminución del índice D_{430}/D_{665} .

PRODUCCIÓN POR UNIDAD DE CLOROFILA

Dado que la biomasa de todo el ciclo estudiado corresponde a grupos sistemáticos de algas en los que la clorofila *a* es el pigmento más abundante, para determinar la eficiencia fotosintética o, si se quiere, una productividad, se ha elegido el índice g C/g Cl *a* h⁻¹.

El conjunto de valores, a lo largo del ciclo anual y en todo el perfil vertical muestreado (0 a 20 m), queda comprendido entre 0,006 y 15,8 (fig. 27); el 57 % de los valores quedan entre 0,31 y 3,15 g C/g Cl *a* h, valor bastante bajo. Según RYTHER & YENTSH (1957) en el mar, los valores medios oscilan entre 3 y 4 mg C/mg Cl *a* h, aunque en realidad estos valores se dan en condiciones óptimas; STRICKLAND (1960) fija los límites entre 1 y 10 mg C/mg Cl *a* h. Comparando con los valores

dados para otros lagos, estas oscilaciones encontradas por nosotros son razonables, así SCHINDLER & HOLMGREN (1971) para distintos lagos del escudo Canadiense dan cifras que van de 0 a 33,4 mg C/mg Cl *a* h.

El valor máximo, en nuestro lago (15,8), se observó a 3 m el 20 de julio de 1970, y el mínimo (0,006) en el hipolimnion, el mismo día. Atendiendo sólo a la zona eufótica, el valor del índice oscila por término medio entre 0,5 y 3,8. Tomando los momentos de mayor producción de cada período, el valor del índice fue:

- primavera, de 1,1 a 4,6 g C/g Cl *a* h (Diatomeas).
- verano, de 0,2 a 2,3 g C/g Cl *a* h (Diatomeas y dinoflageladas).
- otoño, de 1,3 a 2,3 g C/g Cl *a* h (Diatomeas, clorofíceas y criptofíceas).
- invierno, de 2,8 a 9,1 g C/g Cl *a* h (*Cyclotella* y criptofíceas).

El elevado valor del índice en invierno, 9,1, observado en enero de 1971, se puede atribuir,

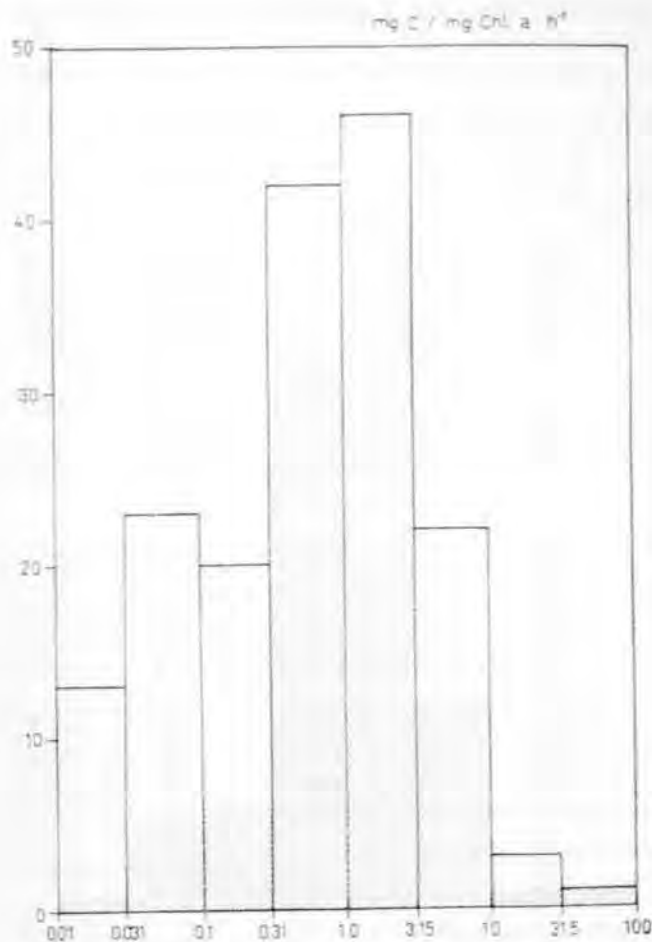


FIG. 27. — Frecuencias de los distintos valores observados en la cantidad de carbono asimilado por unidad de clorofila *a* y hora. Las clases se establecen según una escala logarítmica. La parte punteada de los histogramas corresponde a la distribución en el epilimnion. — *Distribution of the different observations of amount of carbon assimilated per unit chlorophylla and hour, into classes defined on a logarithmic scale. The dotted areas mark the distribution of the epilimnetic samples.*

quizás, a la contribución de la asimilación bacteriana.

Teniendo en cuenta los valores observados en los momentos de mayor actividad asimiladora del fitoplancton, los resultados son lógicos e indican aprovechamiento normal de la capacidad productora del fitoplancton.

Este índice tiene interés en cuanto indicador del cociente P/B (producción/biomasa). Para calcularlo debiera conocerse la relación clorofila/carbono orgánico de las algas, acerca de la que no tenemos datos aunque probablemente varía considerablemente según las fechas y los niveles. En una serie de 4 embalses de Cataluña, la relación entre g C asimilado en 10 horas/g C biomasa (a) y el cociente g C asimilado por hora/g clorofila *a* (b) era aproximadamente (MARGALEF, 1964):

$a/b \simeq 1/10$, fluctuando los diversos valores entre 1/7 y 1/12.

Este orden de relación 1/10 corresponde a una relación clorofila/carbono de 1:100. Nótese que la producción fue medida con el procedimiento del ^{14}C , o sea, está entre la producción neta y la bruta. Si esta relación se considera aplicable a Banyoles, la renovación diaria g C asimilado 10 h/g C biomasa estaría comprendida entre 0,06 y 1,58, relativamente baja, como corresponde a su baja mesotrofia u oligotrofia.

8 COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN DEL FITOPLANCTON

Todo el tiempo que duró el estudio del lago, se tomaron periódicamente muestras de fitoplancton en distintos niveles del perfil vertical, a 0, 1, 3, 5, 10, 15, 20 y 30 m (en los períodos que no existía capa meromítica de fango en suspensión). Las muestras se fijaron con lugol (iodo-ioduro potásico) y se sedimentaron en cubetas combinadas (fondo móvil) de 100 ml. Para el reconocimiento y recuento de las especies se observaron éstas con microscopio invertido de Utermöhl (UTERMÖHL, 1958). Para la enumeración de las especies se observaron a gran aumento (objetivo de 40×, ocular de 15×) varias secciones de la cámara, para evitar el error debido a posible falta de uniformidad en la sedimentación. Los organismos más abundantes y de pequeñas dimensiones se contaban en un volumen equivalente a 147 mm³ del agua, cuando la densidad de las células era muy abundante, y de 1185 mm³, cuando las algas eran escasas. A continuación se recorría todo el campo a pequeño aumento (objetivo 10× y ocular de 15×) para reconocimiento y recuento de las células de mayor talla o de aquellas que eran poco abundantes o raras.

Se identificaron 77 especies distintas de algas, 6 de protozoos (1 heliozoo y 5 cilióforos) y 2 especies de bacterias. En algunos períodos las bacterias fueron muy abundantes y constantes en algunas profundidades; su estudio sería digno de especial atención y se espera sea acometido en el futuro.

De las especies de algas reconocidas, algu-

nas formas persisten a lo largo de todo el año y de todo el perfil vertical, como *Cyclotella glomerata*; otras especies fueron muy abundantes en determinados períodos: *Chlorella vulgaris*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Rhodomonas minuta*, *Rhodomonas sp.*, *Peridinium inconspicuum*, *Cyclotella comta*, entre otras; otras especies son más fugaces: *Spirochaeta sp.*, *Sphaerotilus dichotomus* y otras bacteriáceas, así como varias especies de *Chlamydomonas* y unas pocas cianofíceas; algunas aparecen solamente en determinados períodos y niveles, como *Euglena oxyuris*; en fin, se encuentran especies procedentes del litoral, como son cianofíceas filamentosas y diatomeas bentónicas: *Amphipleura pellucida*, *Cocconeis plancentula*, *Diploneis elliptica*, entre otras. Interpretando a la luz de las investigaciones recientes los escasos datos que existían sobre el plancton del lago (MARGALEF, 1946) se puede admitir que su composición no ha experimentado cambios notables en el curso de los 25 últimos años y que, desde luego, no ofrece argumentos para aceptar un aumento del grado de eutrofia del lago, al menos al finalizar este ciclo.

En primer lugar se hace referencia a las especies identificadas, una por una, para tratar más adelante del ciclo del plancton, interpretado en función de parámetros ambientales y descrito en términos de sucesión.

ENUMERACIÓN DE LAS ESPECIES DEL FITOPLANCTON

Se da a continuación la lista de especies de organismos: bacterias, algas y protozoos (heliozoos y ciliados) encontrados y reconocidos en plancton del lago de Banyoles a lo largo del ciclo estudiado, de octubre de 1969 a enero de 1971. En la tabla 14 se indica la presencia y abundancia de las mismas, en número de células por mililitro, a lo largo del ciclo anual, de manera que para cada especie refiérase a la correspondiente parte de la tabla.

BACTERIOPHYTA

Muy abundantes en algunos períodos del año, en particular sulfatorreductoras y nitratorreductoras (información debida a J. TOJA

y F. VALLESPINÓS). Para la sistemática se ha seguido a BREED & col., 1957 y SKUJA, 1956. Hemos identificado dos especies de presencia esporádica y fugaces:

Sphaerotilus dichotomus (Cohn) Misg. — Apareció a mediados de verano en el epilimnion. En la tabla 14 se indica el número de filamentos contados.

Spirochaeta sp. — Apareció en otoño de 1970.

CYANOPHYCEAE

Las cianofíceas fueron poco abundantes. La escasez de cianofíceas en Banyoles podría tener algún fundamento químico, por baja concentración de algún oligoelemento no identificado; pH y alcalinidad no pueden actuar como factores limitante. Para la sistemática se ha seguido a GEITLER (1932).

Merismopedia glauca (Ehrenbg.) Näg. — En las muestras sedimentadas sólo se observó una sola vez, una colonia de 32 células; pero la especie ha sido observada varias veces en el plancton de red (malla, 60 μm).

Chroococcus dispersus (Keissl.) Lemm. — Células esféricas, de 3 a 4 μm de diámetro, envueltas en mucílago; colonias de 2 a 4 células, cubierta no estratificada. Su presencia es constante a lo largo de todo el año, abundante a todas las profundidades en otoño e invierno. En verano son raras en el epilimnion; pero persisten en el hipolimnion.

Chroococcus sp. — Colonias de 2 células, rodeadas de cubierta mucilaginoso amorfa; la colonia mide $7.9 \times 4.6 \mu\text{m}$. Las células son alargadas transversalmente al eje mayor de la colonia y miden de 1,5 a 3 μm , tres veces más anchas que largas. Su distribución es irregular, más abundante en otoño e invierno, rara en verano.

Synechococcus elongatus Nägeli. — Células solitarias o encadenadas a pares, de 3 a 6 μm de grosor y de 6 μm de longitud. Poco frecuente en otoño e invierno.

Cyanarcus hamiformis Pasch. — Las células se presentaron por parejas; de $3.5 \times 1 \mu\text{m}$. Muy escasos, en capas superficiales, en oto-

TABLA 14. — Lista de especies identificadas en el fitoplancton del lago, de octubre de 1969 a enero de 1971. Las cifras dan el número total de células por ml, excepto cuando van entre paréntesis, en cuyo caso deben multiplicarse por 100, es decir, entonces dan el número de centenares de células por ml.

Fecha: día, mes, año	23-10-69			01-11-69			15-11-69					
	0	5	10	0	5	15	0	5	10	20	0	5
BACTERIA												
<i>Sphaerotilus dichotomus</i>
<i>Spirochaeta</i> sp.
CYANOPHYCEAE												
<i>Merismopedia glauca</i>
<i>Chroococcus dispersus</i>	0,9	5,7	1,6	.	.
<i>Chroococcus</i> sp.	3,5	.	0,07
<i>Synechococcus elongatus</i>
<i>Cyanarcus hamiformis</i>	.	.	.	8,7	.	1,7
<i>Anabaena macrospora</i>	.	0,04	1,75
<i>Lyngbya</i> sp.
<i>Schizothrix</i> sp.
DINOFLLAGELLATAE												
<i>Gymnodinium albulum</i>
<i>Gymnodinium varians</i>
<i>Gymnodinium</i> sp.
<i>Peridinium willei</i>
<i>Peridinium palustre</i>
<i>Peridinium inconspicuum</i>
<i>Peridinium pusillum</i>	.	1,5	1,7	0,5	0,7	0,1	.	1,3
<i>Ceratium hirundinella</i>	0,01	0,01	0,03	0,02	0,04
CRYPTOPHYCEAE												
<i>Rhodomonas minuta</i>	.	.	.	100	8,9	.	.	2,3	.	.	.	1,9
<i>Rh. m. var. nannoplantica</i>	1,2
<i>Rhodomonas</i> sp.
<i>Cryptomonas erosa</i>	2,0	.	.	.
<i>Cryptomonas ovata</i>	0,4
<i>Cryptomonas curvata</i>
<i>Planonephros parvula</i>
BACILLARIOPHYTA												
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	.	1,0	7,1	.	6,7	5,2	3,5	.	0,9	.	.	.
<i>Cyclotella comta</i>	.	.	361	1,7	630	7,0	1,1	.
<i>Cyclotella glomerata</i> + <i>melosiroides</i>	.	(40)	(67)	(49)	(62)	(41)	(21)	(13)	(71)	(23)	(19)	(7)
<i>Synedra acus</i>	.	1,5	0,1	0,4	0,3	0,3	0,1	0,1
<i>Synedra ulna</i>
<i>Diatoma elongatum</i>
<i>Coconeis placentula</i>
<i>Achnanthes minutissima</i>
<i>Diploneis elliptica</i>
<i>Navicula cuspidata</i>	.	0,02
<i>Navicula exigua</i>
<i>Navicula cryptocephala</i>
<i>Cymbella ventricosa</i>
<i>Gomphocymbella</i> sp.
<i>Pinnularia</i> sp.
<i>Gomphonema</i> sp.
<i>Nitzschia palea</i>	2,2

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	28-01-70					14-02-70						
	0	5	10	15	20	0	5	10	15	20	0	
BACTERIA												
<i>Sphaerotilus dichotomus</i>
<i>Spirochaeta</i> sp.
CYANOPHYCEAE												
<i>Merismopedia glauca</i>
<i>Chroococcus dispersus</i>	4,0	2,0	6,0	4,0	21	8,1	5,9
<i>Chroococcus</i> sp.	1,0	4,0	1,0	1,0	4,0	2,0	1,8
<i>Synechococcus elongatus</i>
<i>Cyanarcus hamiformis</i>	1,3	2,0
<i>Anabaena macrospora</i>	0,02
<i>Lyngbya</i> sp.
<i>Schizothrix</i> sp.	0,02
DINOFLAGELLATAE												
<i>Gymnodinium album</i>
<i>Gymnodinium varians</i>
<i>Gymnodinium</i> sp.	1,3	4,0	1,2	2,0	.	10	2,2	1,5	4,1	3,0	.	0,03
<i>Peridinium willei</i>
<i>Peridinium palustre</i>
<i>Peridinium inconspicuum</i>
<i>Peridinium pusillum</i>	4,0	.	0,01	.	2,0	8,1	3,1	8,1	3,0	.	8,9
<i>Ceratium hirundinella</i>	0,02	0,02	0,02	.	0,01	0,02	10	.	0,01	0,01	.	.
CRYPTOPHYCEAE												
<i>Rhodomonas minuta</i>	5,1	2,0	5,1	7,1	5,1	2,0	8,1	3,1	8,1	3,0	.	15
<i>Rh. m. var. nannoplanctica</i>	4,0	.	.	2,0	.	3,0	2,0	1,5
<i>Rhodomonas</i> sp.
<i>Cryptomonas erosa</i>	4,0	.	.	.
<i>Cryptomonas ovata</i>	1,3	0,1	3,0	5,1	.	3,0	3,0	7,8	4,0	3,0	.	1,5
<i>Cryptomonas curvata</i>
<i>Planonephros parvula</i>	5,0	1,5	0,01	.	.	.
BACILLARIOPHYTA												
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	2,0
<i>Cyclotella comta</i>	3,3	46	65	9,0	13	45	40	14	206	36	.	15
<i>Cyclotella glomerata</i> + <i>melosiroides</i>	528	(15)	569	360	326	(32)	(23)	699	(41)	403	.	583
<i>Synedra acus</i>	0,1	0,1	0,07	0,04	0,1	0,3	0,06	0,07	0,2	0,08	.	0,1
<i>Synedra ulna</i>
<i>Diatoma elongatum</i>
<i>Cocconeis placentula</i>	0,01	0,01
<i>Achnanthes minutissima</i>	0,01	0,09
<i>Diploneis elliptica</i>	0,08	0,01
<i>Navicula cuspidata</i>	0,09	0,01
<i>Navicula exigua</i>	0,01	.	.	.	0,01
<i>Navicula cryptocephala</i>	0,01	0,1
<i>Cymbella ventricosa</i>
<i>Gomphocymbella</i> sp.
<i>Pinnularia</i> sp.	0,01
<i>Gomphonema</i> sp.
<i>Nitzschia palea</i>	0,08	0,02	0,02	.	.	0,03	0,04	0,02	0,06	.	.	.

28-07-70					14-03-70					28-03-70						
5	10	15	20	30	0	5	10	15	20	0	3	5	10	15	20	30
.
8,9	.	4,8	2,2	.	3,6	4,3	.	.	2,7	4,3	12	13	28	2,1	.	0,9
.	.	.	.	0,9
0,02
.
.
4,5	0,04	1,4	2,5	0,8	7,1	0,1	0,9	2,0	0,9	2,9	4,3	3,8	0,9	.	3,4	.
.	14	6,5	.	0,9	.
.	0,9
0,2	8,9	6,5	2,5	0,8	7,1	3,6	0,07	26	0,06	4,3	30	2,0	0,8	2,1	0,8	0,03
.	0,03	0,02	0,01	0,02	0,04	0,04	0,03	0,01	0,03	0,02	10	0,03	0,02	0,01	0,05	0,05
.
13	39	15	.	5,1	21	32	17	8,0	5,3	14	12	11	0,9	17	0,8	4,3
.	5,9	3,2	.	.	.	3,6	.	.	0,9	.	.	3,8	.	.	1,7	.
.
12	.	7,6	0,8	.	7,9	0,7	1,8	2,0	1,8	0,01	8,6	5,7	2,6	2,1	0,8	0,9
.	14	3,6	0,01	2,0	.	.	3,8	.	2,1	0,09	0,8	0,09
.	.	1,6	.	0,08	.	.	.	4,0
.
147	31	35	51	15	50	54	2,7	4,0	5,4	17	43	30	5,0	49	6,0	16
(24)	(14)	975	117	261	(20)	(19)	374	450	150	735	(24)	952	96	(11)	309	137
0,2	0,3	0,1	0,5	1,0	0,4	0,2	0,1	0,05	0,3	1,5	5,8	3,9	0,06	0,01	0,8	0,05
.	0,09	0,02
.	0,03	0,01
.	.	0,02	0,02	.	0,02	.	0,01	0,01
.	.	0,08	0,03	.	.
.	.	0,1
.	0,01	0,08	0,03
.	.	0,1
.	0,08	0,01	.	0,01
0,08	0,02	1,4
.
0,2	.	0,1	0,07	0,01	0,8	0,03	0,05	0,1	0,02	1,4	0,2	0,05	0,01	0,09	0,04	.

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	28-01-70					14-02-70					0
	0	5	10	15	20	0	5	10	15	20	
Profundidad: metros											
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,2	0,06	0,2	0,07	0,08	.	0,01	0,01	.	.	0,01
<i>Amphipleura pellucida</i>
<i>Mastogloia</i> sp.
CHRYSOPHYCEAE											
<i>Chrysococcus rufescens</i>
<i>Chrysococcus punctiformis</i>	10	2,3	5,1	.	.	11	11	.	.	0,1	1,5
<i>Chrysococcus tesselatus</i>	28	36	15	17	27	38	39	22	28	17	13
<i>Kephyrion sitta</i>	1,3	2,0	1,0	2,0	2,0	4,0	2,0	.	.	2,0	1,5
<i>Kephyrion doliolum</i>	2,0	.	.	6,0	6,0	1,6	8,1	1,0	4,5
<i>Kephyrion cupuliformis</i>	1,0	1,0	4,0	.	.	.	8,9
<i>Ochromonas polychrysis</i>	1,0	22	34	.	.	.	1,5
<i>Erkenia</i> sp.	1,0	1,0	2,0	.	6,8	.	6,1	.
<i>Dinobryon divergens</i>
HETEROCONTAE											
<i>Botryococcus braunii</i>	0,08	0,1	0,04	0,02	2,0	0,8	6,0	.	0,07	0,05	0,1
CHLOROPHYCEAE											
<i>Chlamydomonas (Chlamydella) sp.</i> ₁	6,1	1,0	32	6,0	4,5
<i>Chlamydomonas asymmetrica</i>	0,01	1,5	.	.	.
<i>Chlamydomonas sp.</i> ₁ (botrys)
<i>Chlamydomonas sp.</i> ₂ (gloeophila)
<i>Scourfieldia cordiformis</i>	2,0	1,5	.	.	.
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	3,8	1,0	.
<i>Chlorella vulgaris</i>
<i>Ankistrodesmus falcatulus</i>	6,3	0,7	3,0	5,0	2,0	2,4	5,0	7,8	4,0	5,0	13
<i>Ankistrodesmus gelifactum</i>	3,4	6,1	0,06	3,0	2,0	0,4	0,1	3,1	0,02	2,0	4,5
<i>Monoraphidium contortum</i>	18	9,0	7,1	11	6,0	22	34	22	8,1	8,1	21
<i>Monoraphidium setiformis</i>
<i>Monoraphidium minutum</i>
<i>Oocystis</i> sp.
<i>Scenedesmus ecornis</i>
<i>Scenedesmus falcatus</i>
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,01
<i>Crucigenia tetrapedia</i>	1,3	1,0	1,0	1,5	4,0	.	1,5
<i>Crucigenia irregularis</i>
<i>Cosmarium laeve</i>
<i>Mougeotia</i> sp.
<i>Chodatella</i> sp.
EUGLENALES											
<i>Euglena oxyurus</i>
<i>Euglena acus</i>
<i>Trachelomonas superba</i>
HELIOZOA											
<i>Acanthocystis erinaceus</i>
CILIATE											
<i>Frontonia</i> sp.
<i>Cohnilembus</i> sp.
<i>Halteria grandinella</i>	2,5	0,4	2,0	0,6	1,0	0,1	1,0	.	4,0	1,0	1,5
<i>Strombidium</i> sp.	0,04	0,03	0,1	0,05	.	0,01	0,01
<i>Coleps hirtus</i>

04 70				09 05 70							23 05 70								
10	15	20	30	0	1	3	10	15	20	30	0	1	3	5	10	15	20	30	
.
52	3,4	1,0	4,3	33	63	5,9	69	27	3,5	.	95	41	189	61	4,3	14	.	.	
5,7	5,1	.	.	10	.	2,6	.	.	
.	0,8	
.	2,0	3,4	.	.	
.	
.	
6,9	0,04	27	7,8	4,7	21	5,9	1,8	2,6	.	.	4,3	4,3	12,1		
.	.	.	0,02	0,01	.	.	0,01	.	.	.	4,3	0,01		
.	.	.	0,01	2,3	1,9	.	0,5	.	.	.	21	4,3	8,6	5,2	.	.	.		
0,02	.	0,01	0,01	27	2,0	0,04	39	.	.	.	8,6	4,3	52	5,0	.	0,01	.		
.	.	.	2,2	1,6	0,04	4,3	0,09	.	.	.	3,2	4,3	0,01	0,03	0,01	0,04	.		
.	
17	52	43	19	27	50	4,8	90	19	1,8	18	52	8,6	43	20	5,2	.	20	4,3	
1,9	.	3,4	.	.	.	3,6	0,08	36	1,9	9,9	.	4,3	17	20	3,4	.	5,6	.	
0,1	3,4	1,0	1,7	0,02	0,02	1,2	4,3	5,9	0,01	.	4,3	17	20	3,4	.	5,6	4,4	.	
0,03	3,4	0,5	0,01	0,02	4,0	1,2	8,6	3,0	1,8	.	.	.	0,01	0,01	0,06	1,4	.	.	
.	.	.	0,9	.	.	.	26	34	
.	
124	169	52	1,7	399	147	40	392	107	5,3	3,0	707	222	(33)	(12)	28	47	8,6	100	
846	(16)	(18)	377	895	694	527	(20)	(17)	64	467	(25)	788	(43)	(20)	228	261	567	366	
0,5	3,4	3,4	0,3	13	14	0,09	8,7	3,0	1,8	2,0	13	4,3	1,8	5,0	0,1	1,7	.	2,6	
.	0,01	.	.	0,01	0,03	.	0,01	.	.	0,03	0,05	0,05	0,01	0,04	.	0,01	.	.	
.	0,08	0,01	0,04	.	0,01	.	.	
0,01	0,01	.	0,01	0,08	.	.	.	
.	.	.	.	0,01	
0,08	.	.	.	0,08	.	.	0,08	0,01	
0,01	
0,02	.	.	.	0,02	
.	.	.	.	0,01	.	0,01	0,02	.	0,02	
0,01	.	.	.	0,01	0,04	0,01	0,01	.	.	.	0,01	
.	.	.	.	0,02	0,02	0,01	0,01	0,03	.	.	0,07	.	0,01	0,02	.	.	0,01	.	
0,04	.	34	.	0,06	0,01	0,05	0,03	2,9	0,01	.	0,05	0,02	0,01	0,01	0,08	0,02	0,02	.	

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	09 06 70								20			
	0	1	3	5	10	15	30	0	1	3	5	
BACTERIA												
Sphaerotilus dichotomus	373
Spirochaeta sp.
CYANOPHYCEAE												
Merismopedia glauca	65	.	4,0	.	.
Chroococcus dispersus	10	8,0	.	4,0	1,8	.
Chroococcus sp.
Synechococcus elongatus
Cyanarcus hamiformis	0,04	0,01	.	.	0,02	.	.	0,08	.	0,03	.	.
Anabaena macrospora	0,9
Lyngbya sp.	0,01
Schizothrix sp.
DINOFLAGELLATAE												
Gymnodinium albulum	4,5	.	9,7	0,2	1,6	.	13	.	229	4,0	.	.
Gymnodinium varians	2,3	6,5	.	1,6	.	.	8,0	62	4,0	.	.
Gymnodinium sp.	0,1	.	0,02	0,01	.	.	.
Peridinium willei	0,1	.	0,02	0,01	.	.	.
Peridinium palustre	18	2,2	1,6	.	0,01	.	.	4,3	21	4,0	.	.
Peridinium inconspicuum	13	.	.	.	73	.	4,0	.	.
Peridinium pusillum	0,1	2,2	1,6	0,7	3,2	0,8	.	0,01	.	0,1	1,8	.
Ceratium hirundinella
CRYPTOPHYCEAE												
Rhodomonas minuta	31	8,9	.	30	45	1,7	64	155	125	23	1,8	.
Rh. m. var. nannoplantica	4,5	2,2	8,1	.	6,5	1,7	26	.	.	40	.	.
Rhodomonas sp.	4,5	2,5	.	13
Cryptomonas erosa	2,4	2,2	0,01	.	3,2	.	0,02	0,01	.	4,0	0,01	.
Cryptomonas ovata	4,5	.	0,01	4,3	.	.	.	0,01	.	0,02	0,01	.
Cryptomonas curvata	0,01	0,02	0,03	0,02	.	.
Planonephros parvula
BACILLARIOPHYTA												
Cyclotella meneghiniana
Cyclotella comta	712	238	801	246	385	9,3	77	319	(20)	(13)	870	.
Cyclotella glomerata + melosiroides	(19)	877	(32)	(20)	338	22	(50)	(35)	(73)	(12)	97	.
Synedra acus	4,5	2,2	97	4,3	0,02	.	.	0,5	0,02	4,4	0,02	.
Synedra ulna	0,06	0,01	.	0,08
Diatoma elongatum
Cocconeis placentula	0,01
Achnanthes minutissima	0,01
Diploneis elliptica	0,01
Navicula cuspidata
Navicula exigua
Navicula cryptocephala	0,02	.	0,01	.	.	.	0,01
Cymbella ventricosa
Gomphocymbella sp.	0,01	.	.	.
Pinnularia sp.	0,02
Gomphonema sp.	0,02	.	0,9	0,01	0,01
Nitzschia palea	0,04	.	0,01	0,03	.	.

06 70				06 07 70								20 07 70							
10	15	20	30	0	1	3	5	10	15	20	0	1	5	10	15	20	30		
.	1,3	9,0		
2,5	.	4,2	.	.	1,3	.	.	.	127	11	0,1		
.	.	.	.	8,0	4,5	.	.	.	6,0	2,7	.		
.	3,6		
.	.	.	.	0,09	.	0,09	0,02	1,8	.	.	0,4	0,5	1,0	0,1	0,3	.	.		
.	0,03		
.	.	0,8	.	.	2,5		
.	0,02	0,8	.	32	1,3	18	17	3,7	.	3,6	.	.	19		
.	.	.	.	0,04	2,5	.	3,0	3,7	2,0	.	.	.	3,0	0,04	.	.	0,01		
.	0,02	3,0		
.	.	.	.	28	13	12	0,4	.	1,0	.	13	7,1	62	4,5	0,06	.	.		
2,5	0,02	.	.	0,06	.	5,9	.	1,8	1,2	0,01	4,5	3,6	28	0,01	0,02	0,01	.		
.	3,0	0,01	.	.	.	1,3	3,0	1,8	14	9,0	0,2	0,4	54	4,5	1,6	8,9	0,02		
1,2	5,0	15	.	4,0	1,3	.	.	3,7	54	27	4,4	.	.	.	8,9	.	7,7		
1,2	2,0	5,1	3,7	5,6	.	8,0		
0,01	2,0	0,01	.	.	.	0,06	5,9	.	32	21	.	.	.	4,4	8,9	1,8	0,8		
.	0,06	0,02	0,01	0,6	0,5	0,01	2,6	1,2	14	8,9	0,8		
.	0,02	0,7	0,6	0,5	0,4	12	.	0,9	0,04	0,04		
.	3,7	3,7	3,6	.	.	0,08	.	0,5	3,0	0,9		
.	1,3	5,7		
32	198	35	60	218	85	290	(14)	215	132	84	263	157	0,02	(11)	392	130	8,0		
22	94	185	44	(15)	414	846	666	313	(12)	705	(26)	(19)	(18)	(24)	958	153	132		
0,02	1,0	.	.	0,06	1,3	0,08	0,3	1,8	3,5	0,1	0,3	0,2	.	0,1	0,2	0,01	.		
.	0,02		
.	.	0,8	.	.	0,1	0,01		
.		
.		
.	0,01	.	0,01	0,02	0,02		
.	0,02		
.	.	.	.	0,01	.	.	.	0,01	0,01		
.	.	.	.	0,02	.	0,02	.	.	.	0,0	0,02	.	.	0,02	.	0,02	.		

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	03 08 70						18 08 70					
	0	1	3	5	10	20	30	0	1	3	5	10
BACTERIA												
Sphaerotilus dichotomus
Spirochaeta sp.
CYANOPHYCEAE												
Merismopedia glauca
Chroococcus dispersus	113	4,3	34	1,8	.
Chroococcus sp.	0,02
Synechococcus elongatus
Cyanarcus hamiformis
Anabaena macrospora	0,7	4,3	2,0	0,1	0,02	.	.	8,1	3,4	2,2	0,9	0,02
Lyngbya sp.
Schizothrix sp.
DINOFLLAGELLATAE												
Gymnodinium album
Gymnodinium varians	35	.	767	.	.	16	.	24	0,9	.
Gymnodinium sp.	13	8,6	2,4	17	8,6	1,7	40	51	.	8,3	.
Peridinium willei	0,3	0,6	0,01	0,08	.	.	0,06	0,08	.	0,02	.
Peridinium palustre	0,03	0,3	0,06	0,02	.	0,01	.
Peridinium inconspicuum	1,0	0,2	0,08	.	.	0,01	.	8,1	30	2,2	3,6	6,7
Peridinium pusillum	23	17	17	2,5	.	.	.	5,0	2,2	0,01	0,02	.
Ceratium hirundinella	0,5	4,3	1,3	0,07	8,6	0,1	.	0,06	0,1	0,06	1,8	2,2
CRYPTOPHYCEAE												
Rhodomonas minuta	43	8,6	3,4	20	40	2,2	3,6	6,7
Rh. m. var. nannoplanctica	5,9	8,0	23	16	10	.	17
Rhodomonas sp.	0,9	5,7	.	.	25	4,3	1,7	6,8
Cryptomonas erosa	0,2	.	8,6	12	.	0,2	0,08	0,1	0,02	18
Cryptomonas ovata	0,04	0,04	0,2	2,5	0,02	4,3	5,7	0,04	0,02	.	.	2,2
Cryptomonas curvata	0,9	0,01	0,1	0,1	34	17	1,7	.	5,0	.	.	2,2
Planonephros parvula	5,7
BACILLARIOPHYTA												
Cyclotella meneghiniana	0,01	.	1,7	.	.	.
Cyclotella comta	11	138	3,4	34	422	52	17	158	253	99	126	324
Cyclotella glomerata + melosiroides	(44)	(32)	(49)	(13)	(37)	(22)	898	(20)	(31)	(11)	102	468
Synedra acus	0,7	0,2	0,06	0,07	0,02	0,04	.	0,04	.	0,02	.	0,02
Synedra ulna
Diatoma elongatum	0,02	0,02
Cocconeis placentula
Achnanthes minutissima	0,03	0,02	0,02	0,02
Diploneis elliptica
Navicula cuspidata
Navicula exigua	0,01
Navicula cryptocephala	0,01	.	.	.
Cymbella ventricosa
Gomphocymbella sp.	0,01
Pinnularia sp.	0,02
Gomphonema sp.
Nitzschia palea	0,02	0,02	.	.	0,1	0,01	0,02

31 08 79						14 09 70					28 09 70						
15	20	0	1	3	5	15	6	5	10	20	0	1	3	5	10	20	30
.
.
.	10	3,4	11	.	2,0	.	94	63	.	6,8	623	1,7	.
.	1,0	.	5,7	3,0	.	.	.
0,01	.	5,6	6,5	6,5	.	0,02	10	17	3,9	0,01	.	5,7	.	3,4	0,08	.	.
.
.
.	.	.	5,7	2,1	.	.	1,6
.	0,02	.	1,6	5,7	2,0	.	0,01
0,01	.	0,06	0,04	.	.	.	0,08	0,2	0,7	.	.	.
4,0	14	0,02	0,02	0,02	0,01
.	.	.	0,01	.	.	.	3,2	.	12	.	6,5	.	172	.	1,9	.	.
4,0	0,02	2,1	12	4,3	0,04	.	1,6	6,5	11	.	4,6	0,1	0,3	3,5	.	.	.
.	.	0,1	0,3	1,3	1,2	0,4	0,2	0,6	3,9	.	0,06	0,04	1,6	10	0,3	0,01	.
.
4,0	14	.	0,01	.	.	.	3,2	.	11	.	6,5	.	17	.	1,9	.	.
0,9	1,0	.	3,4	.	.	7,5	1,6	.	7,9	0,6
.	6,0	.	17	1,9	.	17	23	57	10	3,8	.	0,3
0,9	1,0	0,02	.	0,04	0,06	0,03	.	.	4,0	.	.	.	0,9	0,02	0,03	0,9	.
0,06	.	8,6	0,1	2,1	0,1	6,0	0,01	0,1	0,3	0,09	0,1	0,06	.
0,04	.	0,03	0,04	0,08	0,02	0,06	.	5,7	0,2	0,02	0,03	0,8	.
.
31	15	151	115	54	21	2,6	62	28	202	4,5	8,6	.	.	10	1,9	3,4	.
33	.	(78)	(47)	(16)	(19)	73	977	(48)	680	41	(38)	(66)	(32)	(11)	(11)	287	110
1,0	.	8,6	0,1	2,1	0,1	0,01	0,2	0,2	0,1	.	0,1	0,09	.	0,08	0,01	0,05	0,01
.	.	0,01	.	0,02	0,01	.	0,01
.
.	0,01	0,09
.	.	.	.	0,01	0,03	0,09
.
.	0,02	.	.	.
.	0,01	0,02	.	.	.
.
.	0,01	.	0,01
.	0,01	.	.	.
.
.	0,02	0,02	0,01	0,9	0,02	0,02	0,09	.	.	0,04	.

		31-08-70					14-09-70				28-09-70						
15	20	0	1	3	5	15	0	5	10	20	0	1	3	5	10	20	30
.
.
.
.	.	5,7	.	.	.	4,3	0,9	.
1,0	.	.	5,7	.	.	4,3	.	.	40	29	2,1
35	14	.	5,7	4,3	.	.	.	5,7	6,9	9,6	6,0	.
.
.
2,0
1,9	13
.	0,02	0,02	.	.	5,6	0,01	5,7	0,02	.
0,2	.	0,02	0,06	0,01	0,06	1,3	0,02	0,03	40	0,08	.	0,01	.	0,03	0,3	.	.
.	.	.	5,7	8,6	6,9	8,6	.	5,7	.	.	17	11	.	.	7,6	6,0	.
.	6,9	33	.	5,7	.	.	2,1	7,4	38	7,0	.	.	.
1,0
2,2	5,0	8,6	1,5	4,3	3,4	.	.	5,7	.	.	5,2	.	86	0,3	5,7	.	.
.
8,0	1,0
27	7,0	0,9	0,3	1,9	0,1	42	3,2	0,5	60	22	2,1	5,7	.	0,08	1,9	6,0	2,9
1,0	.	8,6	0,08	0,01	0,04	3,4	3,2	5,7	20	0,9	4,3	0,1	57	0,05	1,9	1,7	.
2,0	.	0,3	2,0	0,1	0,3	43	5,0	6,2	69	12	4,3	5,7	0,08	0,1	5,0	16	5,7
.	.	0,01	0,03	.	.	0,04	0,07
2,0	.	17	3,4	6,7
.	.	8,6	.	.	.	6,0	.	.	2,0	0,01	.	.
.
.
1,0	.	0,1	0,1	0,1	0,1	.	1,6	0,06	2,0	0,01	0,03	0,08	0,1	0,03	0,3	0,03	.
.	.	.	.	2,1	.	.	0,01	.	.	.	2,1	.	.	.	2,0	.	.
.
.	0,02	.	0,04	.	0,01	0,02
.	.	.	0,01	0,02
.	0,01
.	.	0,02	.	0,01	3,3	.	.	0,02
.
.	0,01	0,01	.
.
4,9	1,0	8,6	0,6	0,08	6,9	6,3	3,2	11	14	0,04	0,07
2,0	.	.	0,02	0,08	.	0,07	.	.	3,0	0,6	0,02	1,9	0,01
.	3,4	.	.	.

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	10 10 70							24 10			
	0	1	3	5	10	15	20	0	1	3	5
BACTERIA											
<i>Sphaerotilus dichotomus</i>
<i>Spirochaeta</i> sp.	12	94	.
CYANOPHYCEAE											
<i>Merismopedia glauca</i>
<i>Chroococcus dispersus</i>	23	.	.	2,6	.	1,9	.	10	27	.	2,9
<i>Chroococcus</i> sp.	2,8
<i>Synechococcus elongatus</i>
<i>Cyanarcus hamiformis</i>
<i>Anabaena macrospora</i>	5,7	2,1	0,1	0,03	0,06	0,01	0,03	1,4	.	.	.
<i>Lyngbya</i> sp.
<i>Schizothrix</i> sp.	0,01
DINOFLAGELLATAE											
<i>Gymnodinium album</i>
<i>Gymnodinium varians</i>	4,3	.	.	11	.	.	83	20	1,0	4,9
<i>Gymnodinium</i> sp.	5,7	.	.	.
<i>Peridinium willei</i>	0,08	1,4	.	0,01	0,08	1,0	.
<i>Peridinium palustre</i>
<i>Peridinium inconspicuum</i>	0,4	0,2	0,04	0,1	.	.
<i>Peridinium pusillum</i>	1,6	0,3	0,2	0,3	.	.	.	11	.	3,0	3,9
<i>Ceratium hirundinella</i>	0,1	0,5	0,3	2,5	0,2	.	.	0,04	0,08	0,08	0,04
CRYPTOPHYCEAE											
<i>Rhodomonas minuta</i>	4,6	14	1,0	91	116	64	64
<i>Rh. m. var. nannoplanctica</i>	0,5	.	25	.	1,0	.	.	33	1,4
<i>Rhodomonas</i> sp.	11	.	0,1	5,3	.	.	3,0	5,7	.	0,1	33
<i>Cryptomonas erosa</i>	0,02	2,1	0,5	0,3	.	.	0,4	37	34	3,0	23
<i>Cryptomonas ovata</i>	0,08	.	0,2	0,2	7,9	0,9	7,2	.	.	4,3	.
<i>Cryptomonas curvata</i>	0,02	.	0,2	.	.	.	0,04	43	.	.	13
<i>Planonephros parvula</i>	17	.	.	1,3	.	.	.	11	6,8	.	.
BACILLARIOPHYTA											
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0,01	0,1
<i>Cyclotella comta</i>	11	56	25	.	18	.	1,0	.	6,8	3,0	.
<i>Cyclotella glomerata</i> + <i>melosiroides</i>	(47)	(10)	383	740	378	23	33	455	673	288	413
<i>Synedra acus</i>	0,01	0,08	0,02	0,1	0,01	0,06	0,04	14	.	.	.
<i>Synedra ulna</i>	0,01
<i>Diatoma elongatum</i>	0,01
<i>Cocconeis placentula</i>	0,08	.	.
<i>Achnanthes minutissima</i>
<i>Diploneis elliptica</i>
<i>Navicula cuspidata</i>
<i>Navicula exigua</i>
<i>Navicula cryptocephala</i>
<i>Gomphocymbella</i> sp.
<i>Pinnularia</i> sp.
<i>Gomphonema</i> sp.
<i>Nitzschia palea</i>	0,02	0,02	1,4	.	0,02	0,02	0,01

70			67 11 70							21 11 70						
10	15	20	0	1	3	5	10	15	20	0	1	3	5	10	15	20
0,8	4,0	7,3	.	.	.
2,4	2,0	.	0,9	7,1	1,0	3,0	51	1,8	6,1	12	1,3	5,8	8,6	1,8	16	.
.	2,0	2,0	1,0	5,0	.	.	1,4	.	.	3,1
0,01
.	.	4,0	1,3
3,2	4,0	8,1	13	23	6,0	23	4,0	12	10	40	36	6,7	5,8	8,6	.	.
0,8	.	0,04	1,9	7,1	1,0	1,0	0,1	1,8	2,0	1,3	1,2
.	4,2	.	0,02	1,8	0,04	.	.	0,02	.	5,4	.	.	1,4	0,02	0,02	.
.	.	0,01	0,9	0,02	3,0
0,04	2,0	.	0,04	.	0,01	.	.	0,03	.	.	0,04	.	0,01	.	.	.
0,02	0,01	.	0,04	0,04	.	.	0,02	1,8	.	.	0,01	.	0,01	.	.	0,02
17	0,8	20	33	1,8	133	3,0	9,1	2,0	35	135	47	21	81	2,5	10	5,0
1,6	33	105	27	.	18	27	33	7,1	17	85	95	11	32	61	1,8	.
.	.	73	70	82	2,0	3,0	13	3,5	1,0	9,4	12	17	1,4	.	.	1,2
2,5	55	81	17	23	17	7,0	16	1,8	0,8	11	10	13	8,8	11	7,3	0,1
.	.	.	.	3,5	1,0	.	2,0	0,1	.	.	0,08	0,4
0,8	2,0	4,0	12	12	2,0	2,0	6,0	1,8	3,0	0,2	2,4	.	.	15	0,08	0,04
.
0,04	0,02	.	0,9	0,02	.	0,01	0,1	.	0,04	.
.	2,0	.	0,9	59	.	3,0	.	37	23	4,0	.	6,7	.	.	.	1,2
20	437	(11)	103	919	290	216	301	611	158	307	535	198	469	532	3,7	66
.	.	.	1,0	0,1	0,06	.	3,0	.	0,02	0,06	0,03	0,02	0,06	2,4	0,02	0,1
.	.	0,02	.	0,02	.	.	0,01	.	.	.	0,02
.	.	0,02	0,04	.	.	.
.	0,04	0,01	.	.
.	.	.	0,08	0,01	.	0,01	.	.
.
.
.	2,0	1,3	0,01	.	.
.	.	0,02	0,08	0,01	0,08
.	.	0,02	0,2	0,08	0,01	0,03	2,0	.	1,0	0,1	1,2	0,08	0,1	0,01	0,9	0,2

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	05 12 70							19 12			
	0	1	3	5	10	15	20	0	1	3	5
BACTERIA											
<i>Sphaerotilus dichotomus</i>
<i>Spirochaeta</i> sp.
CYANOPHYCEAE											
<i>Merismopedia glauca</i>	4,2	.	3,0	27	7,6	64	51	43	7,1	41
<i>Chroococcus dispersus</i>	1,0	0,8	1,7	.	5,0	.	.
<i>Chroococcus</i> sp.	0,02	2,5	.	.
<i>Synechococcus elongatus</i>
<i>Cyanarcus hamiformis</i>	0,02	0,06
<i>Anabaena macrospora</i>
<i>Lyngbya</i> sp.
<i>Schizothrix</i> sp.
DINOFLAGELLATAE											
<i>Gymnodinium albulum</i>	1,7	.	40	63	.	0,8	8,6	148	20	.	1,8
<i>Gymnodinium varians</i>	0,04	0,01	6,9	5,1	5,1	1,8	.
<i>Gymnodinium</i> sp.	0,02	.	.	.
<i>Peridinium willei</i>
<i>Peridinium palustre</i>
<i>Peridinium inconspicuum</i>
<i>Peridinium pusillum</i>	2,5	15	.	.
<i>Ceratium hirundinella</i>	0,02	.	.	0,01	.	0,01	.
CRYPTOPHYCEAE											
<i>Rhodomonas minuta</i>	12	40	31	42	0,9	5,1	1,7	109	138	493	143
<i>Rh. m. var. nannoplanctica</i>	3,4	18	25	139	1,0	4,2	.	270	56	116	37
<i>Rhodomonas</i> sp.	10	3,0	2,0	4,0	19	3,4	10	5,1	.	5,3
<i>Cryptomonas erosa</i>	5,9	7,6	1,0	11	0,04	5,0	0,02	23	2,5	32	20
<i>Cryptomonas ovata</i>	0,04	0,2	0,02	0,06	.	.	0,02	0,01	0,02	0,01
<i>Cryptomonas curvata</i>	9,6	.	0,1	0,01	2,5	0,2	1,8	3,6
<i>Planonephros parvula</i>
BACILLARIOPHYTA											
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0,8	0,02	.	.
<i>Cyclotella comta</i>	1,7	30	10	9,6	49	0,8	1,7	7,6	2,5	1,8	3,6
<i>Cyclotella glomerata</i> + <i>melosiroides</i>	70	(12)	441	95	501	83	372	293	850	364	144
<i>Synedra acus</i>	0,08	1,9	0,02	0,04	1,7	0,02	.	0,1	3,5
<i>Synedra ulna</i>	0,02	.
<i>Diatoma elongatum</i>
<i>Cocconeis placentula</i>
<i>Achnanthes minutissima</i>	2,5	.	0,02	.	0,01
<i>Diploneis elliptica</i>
<i>Navicula cuspidata</i>
<i>Navicula exigua</i>	0,01	0,01	.	.
<i>Navicula cryptocephala</i>
<i>Cymbella ventricosa</i>	0,01	1,9
<i>Gomphocymbella</i> sp.
<i>Pinnularia</i> sp.	0,02
<i>Gomphonema</i> sp.
<i>Nitzschia palea</i>	0,2	1,5	1,9	.	0,1	1,7	.	0,04	2,5	0,08	1,7

70			62 01 71						16 01 71							
10	15	20	0	1	3	5	10	15	20	0	1	3	5	10	15	20
.	3,2	.
13	9,0 0,9	7,1	38	24	5,9	36	.	8,9 4,4	21	14	.	8,9	15 6,0 1,8	.	39	19
.	0,01	1,7
.	1,1
8,0 0,9	2,8 0,1	.	337 2,0	5,9 0,2 0,04	12 0,3 6,0	3,3 59 0,04	13 2,2	7,1 4,5	2,7 1,8	0,08	18 1,3	24 3,0	.	3,2 0,02 0,02	.	1,7
.	0,01	.
0,01	.	.	0,01	.	0,06	0,02	0,01	.	.	0,01	.	0,04	0,01	.	0,01	.
1,8 7,1 .0,1 1,8	32 50 0,9 7,1 0,9	.	18 31	21 35 4,5	42 101 59 5,9	36 155 11 1,5 0,08	23 21 33 3,3	22 116 45 8,9	.	3,8 2,7	33 14	95 116 12	13 113 .	19 14 7,1 0,9	1,6 26 .1,6	.
.	.	.	0,08 0,3	0,9 3,0	.	5,9	4,5	1,1 0,2	.	0,04 0,01	0,2 5,1	3,0 8,9	0,3	0,06 0,9	0,08	1,6
.	0,01 1,8	.	0,1	.	.	5,9 (13) 0,2 0,02	3,3 (17) 0,1	13 (27) 0,7	5,9 (21) 0,4	.	1,6 21 383	3,2 10
534 0,02	121 2,7	34 0,01	678	268 0,02	0,02 0,02	.	.	0,01 0,02	0,01	0,02 0,02	0,08	0,01
.	0,02	0,02
0,04	0,01
.	.	.	0,01	0,02	0,02	.	.
0,02	0,07	.	0,2	0,02	0,1	0,3	0,04	4,5	0,1	.	2,2	0,06 3,0	0,08	0,04	0,04	0,04

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	31 01 71						
	0	1	3	5	10	15	
BACTERIA							
Sphaerotilus dichotomus	1,6	.	9,8	9,8	.
Spirochaeta sp.
CYANOPHYCEAE							
Merismopedia glauca
Chroococcus dispersus	65	.	4,0	.	2,5	.	4,2
Chroococcus sp.	8,0	.	4,0	1,8	.	.	.
Synechococcus elongatus
Cyanarcus hamiformis	0,08	.	0,03
Anabaena macrospora	0,9	.	.	.
Lyngbya sp.	0,01
Schizothrix sp.
DINOFLAGELLATAE							
Gymnodinium album	6,5	0,02	3,2	7,2	4,8	0,01
Gymnodinium varians	1,0	31	6,7	0,02	11	3,6	.
Gymnodinium sp.	1,0	1,6	8,9	1,6	.	.	.
Peridinium willei	0,01	0,03	.	1,2	.
Peridinium palustre
Peridinium inconspicuum
Peridinium pusillum
Ceratium hirundinella
CRYPTOPHYCEAE							
Rhodomonas minuta	6,1	141	83	57	169	65	24
Rh. m. var. nannoplanctica	38	45	132	37	173	39	22
Rhodomonas sp.	5,0	11	47	13	25	1,2	2,2
Cryptomonas erosa	3,0	4,9	4,5	4,9	3,6	13	4,5
Cryptomonas ovata	1,0	.	0,3	0,1	7,2	4,7	4,5
Cryptomonas curvata	2,2	0,04	3,0	.	2,2
Planonephros parvula
BACILLARIOPHYTA							
Cyclotella meneghiniana
Cyclotella comta	1,0	34	60	61	191	.	.
Cyclotella glomerata + melosiroides	75	286	411	548	(15)	.	.
Synedra acus	0,02	0,04	0,2	1,6	0,6	.	.
Synedra ulna	0,02	.	.	0,02	.	.
Diatoma elongatum	0,08
Cocconeis placentula	0,01	.	.
Achnanthes minutissima
Diploneis elliptica	0,01	.	.
Navicula cuspidata	0,08
Navicula exigua
Navicula cryptocephala	0,01
Cymbella ventricosa	0,01	.	.
Gomphocymbella sp.
Pinnularia sp.
Gomphonema sp.	4,9	0,02	1,6	9,9	.	.
Nitzschia palea

TABLA 14 (continuación)

Fecha: día, mes, año	31-01-71						
	0	1	3	5	10	15	20
Profundidad: metros							
Nitzschia acicularis	0,04	.	2,2	0,04	3,6	.	.
Amphipleura pellucida	0,01	.	.	.
Mastogloia sp.
CHRYSOPHYCEAE							
Chrysococcus rufescens	1,0	1,6
Chrysococcus punctiformis	9,7	8,9	.	22	1,2	.
Chrysococcus tessellatus	5,1	49	44	15	97	12	51
Kephyrion sitta
Kephyrion doliolum
Kephyrion cupuliformis
Ochromonas polychrysis	9,8	.	4,4	2,4	4,5
Erkenia sp.	1,0	4,9	9,8	3,2	9,8	.	2,2
Dinobryon divergens
HETEROCONTAE							
Botryococcus braunii	1,0	0,5	2,2	1,6	0,3	1,2	0,4
CHLOROPHYCEAE							
Chlamydomonas (Chlamydella) sp. ₁	6,7
Chlamydomonas asymmetrica
Chlamydomonas sp. ₁ (botrys)	5,1	23	27	3,7	29	7,1	13
Chlamydomonas sp. ₂ (gloeophila)
Scourfieldia cordiformis	1,0	4,9	4,5	29	21	13	17
Dictyosphaerium pulchellum	3,0	120	27	13	65	9,5	56
Chlorella vulgaris	6,0	18	87	40	97	23	60
Ankistrodesmus falcatus	1,0	14	8,9	20	29	3,6	8,9
Ankistrodesmus gelifactum	0,9	.	0,09	0,02	.	0,04	0,01
Monoraphidium contortum	4,0	40	42	34	115	80	104
Monoraphidium setiformis	2,2	1,8	0,07	0,04	0,01
Monoraphidium minutum
Oocystis sp.	0,04
Scenedesmus ecornis
Scenedesmus falcatus
Scenedesmus quadricauda
Crucigenia tetrapedia	3,2	2,3	1,8	.	.	.
Crucigenia irregularis	0,01	0,1	0,06	1,6	7,3	.	.
Cosmarium laeve
Mougeotia sp.	0,04	.	.
Chodatella sp.
EUGLENALES							
Euglena oxyurus
Euglena acus
Trachelomonas superba
HELIOZOA							
Acanthocystis erinaceus	3,7	.
CILIATE							
Frontonia sp.
Cohnilembus sp.	1,0	0,02	4,5
Halteria grandinella	1,0	0,1	0,3	1,6	3,6	1,3	8,9
Strombidium sp.	0,06	0,8	1,7	0,6	0,08	0,1	1,5
Coleps hirtus

ño e invierno de 1969-70 y, en el fondo, a finales de primavera y verano de 1970.

Anabaena macrospora Klebahn. — Células de $3-6 \times 7-9 \mu\text{m}$, acineto de $30 \times 15 \mu\text{m}$, heterociste de $12 \times 9 \mu\text{m}$. Aparece a mediados de verano cuando la concentración de nitratos del medio es escasa; rara después de la mezcla vertical de otoño, desaparece en invierno; el factor determinante de su desaparición, más que la temperatura, puede haber sido la presencia de nitratos en el agua (DUGDALE & DUGDALE, 1962) o bien que los nitratos llevan consigo el desarrollo de otras especies que entran en competencia con *Anabaena* (según STEWART, 1969, las concentraciones de nitratos que inhiben la fijación de nitrógeno, son muy altas, valores que no se encuentran nunca en la naturaleza).

Lyngbya sp. — Filamentos cortos, diámetro máximo $3 \mu\text{m}$. Se encontró en el lago, posiblemente procedente del litoral.

Schizothrix sp. — Pocos filamentos, envueltos por una vaina. Aparece de modo esporádico e irregular en distintos períodos del año, posiblemente transportada, por corrientes originadas por el viento, desde la cubeta del NE, donde es muy abundante en el travertino en formación.

DINOFLAGELLATAE

Si bien algunas especies se encontraron en mayor o menor proporción a lo largo de todo el año, es en verano cuando presentan la mayor diversidad. Nunca llegaron a constituir un volumen importante. Para su clasificación se siguió a HUBER-PESTALOZZI (1968).

Gymnodinium albulum Lindem. — Células de $9-15 \times 6-12 \mu\text{m}$. Apareció en invierno, a finales de enero de 1971, en las capas superficiales.

Gymnodinium varians Maskell. — Tamaño celular de $9-12-15 \times 6-9-12 \mu\text{m}$. Empezó a constituir una biomasa importante a mediados de verano del 1970 y continuó su presencia en el lago hasta enero de 1971.

Gymnodinium sp. — Célula de $23-33 \times 18-27 \mu\text{m}$; cingulo mediano plano, epicono e hipocono casi simétricos y de las mismas dimensiones, membrana lisa, sin plastos ex-

teriormente aparentes. Su presencia fue constante a lo largo de todo el año, llegando a constituir una biomasa importante al inicio del florecimiento algal de primavera, y a finales de verano.

Peridinium inconspicuum (Lemm). — Del grupo de *P. inconspicuum* tab. *contactum*. Dimensiones, $24-33 \times 24-27 \mu\text{m}$. Más abundante que *P. willei* acompaña la proliferación algal de primavera, tiene su máximo en superficie a principios de verano, escaso en otoño; no se encuentra en invierno. Especie frecuente en el plancton oligotrófico del norte de Europa (HUTCHINSON, 1967) en aguas alcalinas ricas en calcio.

Peridinium palustre (Lindem.) Lef. — Tamaño celular de $99 \times 90 \mu\text{m}$. Aparece en la proliferación algal de primavera, se mantiene a lo largo del verano hasta mediados de otoño; la densidad de sus poblaciones fue muy baja. Su máximo ocurrió a finales de verano.

Peridinium pusillum (Penn.) Lemm. — Células de $18-20 \times 13-18 \mu\text{m}$. Es la especie de *Peridinium* más abundante en el lago; su presencia es constante a lo largo de todo el año; su máxima densidad se observa en el epilimnion de mayo a finales de agosto.

Peridinium willei Huitf.-Kaas. — Células de $39-66 \times 36-45 \mu\text{m}$. Hizo su aparición con la proliferación algal de primavera, constituyendo una biomasa importante a mediados de verano en el epilimnion; se mantiene durante el otoño de 1970, desapareciendo del plancton a mediados de diciembre. Citado de lagos oligotróficos del Norte y Centro de Europa (HUTCHINSON, 1967) y del distrito lacustre inglés (PEARSALL, 1924, y ROUND, 1957 en MACAN, 1970). En general se le considera propio de temperaturas más bien bajas (HUTCHINSON, 1967, pág. 431); pero en el lago de Banyoles, aparece cuando la temperatura se incrementa y tiene su máximo entre $24-25^\circ\text{C}$.

Ceratium hirundinella (O. F. Müller) Schrank var. *carinthiacum* (Zederb.) Bachm. Presentó de ordinario dos cuernos antiapicales, excepcionalmente aparece un tercer cuerno incipiente antiapical; aunque no puede hablarse aquí propiamente de ciclomorfosis, ya que la aparición de *Ceratium* con un tercer cuerno antiapical fue más bien esporádi-

ca, en las muestras de plancton sedimentado; quizá haría falta profundizar en este tema, empleando material más copioso recogido con red. Su presencia fue constante a lo largo de todo el año, si bien alcanza su máximo en el período más caluroso del ciclo, desde mediados de mayo a septiembre, en el epilimnion (temperatura de 15 a 25°C). Citado en asociación con *Peridinium inconspicuum* en lagos oligotróficos de Finlandia, frecuente en Europa Central y Norteamérica, hasta Indonesia. Pero se va haciendo raro en el Sur, aunque se le halla en la mayoría de nuestros embalses.

Otra forma encontrada en aguas cercanas a Banyoles ha sido *C. hirundinella* forma *austriacum*, en el embalse de Sant Ponç, en el río Cardoner, en la primavera de 1970. Sería interesante un estudio biométrico comparado de todas estas formas y su variación anual en cada masa de agua.

CRYPTOPHYCEAE

Este primitivo grupo de flagelados está bien representado en el lago de Banyoles con 6 especies distintas reconocidas. Para su determinación se ha seguido a SKUJA (1948), HUBER-PESTALOZZI (1968) y LUND (1962).

Rhodomonas minuta Skuja. — Tamaño celular de 12-15×6-9 μm. Su presencia fue constante todo el año y en todo el perfil vertical. La máxima densidad de población, independientemente de la luz y temperatura, coincidió con las tres proliferaciones de fitoplancton observadas a lo largo del ciclo: primavera-verano de 1970, otoño del 70 e invierno del 71, en las capas superficiales. Constituyó una parte importante de la biomasa total en el invierno de 1970-71.

Rh. minuta var. *nannoplanctica* Skuja. — En Banyoles es más característica del invierno que la anterior, más pequeña: 6-9×4-6 μm.

Rhodomonas sp. — Células de 18-24×6-9 μm, forma próxima a *Rh. lacustris* Pasch. et Rutt., pero más alargada que ella; en la parte posterior del cuerpo es constante la presencia de una formación globosa que no se tiñe con el iodo, y podría ser de grasa (LUND, 1962) volutina (SKUJA, 1948) o leucosina (KRISTIANSEN, 1959); dicho extremo del cuer-

po se prolonga hacia atrás en forma de punta aguda y recta; plasto bilobado. Inició su aparición en el lago a mediados de febrero de 1970; a finales de primavera e inicios de verano desarrolló una biomasa considerable; a lo largo del verano se mantiene en el hipolimnion y vuelve a incrementarse en las capas superficiales a principios de otoño, alcanzando su máximo en noviembre, manteniéndose hasta final del estudio.

Cryptomonas curvata Ehrenb. (Penard emend). — Células de 36-42×15-21 μm. Aparece en marzo de 1970, con una densidad de población considerable; se mantiene a lo largo de la primavera y verano; a mediados de verano, cuando la temperatura del epilimnion está comprendida entre 24 a 26°C, se refugia en el hipolimnion; vuelve a aumentar el número de células después de la mezcla vertical de otoño; disminuye a finales de otoño e invierno de 1970-71.

Cryptomonas erosa Ehrenb. — Las dimensiones de esta especie en Banyoles corresponden a las dadas por SKUJA, de 13-30×8-21 μm. Esporádica en otoño, invierno y primavera de 1969-70; aparece a mediados de verano, y a partir de entonces es constante; después de la mezcla vertical de otoño es cuando alcanza el máximo (la temperatura del agua en estos momentos está comprendida entre 17 a 14.5°C), disminuyendo su número al decrecer ésta por debajo de los 14°C.

Cryptomonas ovata Ehrenb. — Las células miden por término medio 48×24 μm. Apareció en el lago en invierno de 1969-70, alcanzó un pequeño máximo durante la proliferación algal de primavera, se mantuvo a lo largo del verano, presentando otro pequeño máximo a finales de agosto, en superficie; el número de células fue disminuyendo a lo largo del otoño e invierno de 1970-71.

Planonephros parvula (Pascher) Christensen 1967 (= *Sennia parvula* Pascher 1931). — Muy escasa, prefiriendo aguas de temperatura media de 15 a 17°C, por lo que se encuentra en primavera y otoño. Dimensiones: 9-12×6-9 μm.

BACILLARIOPHYTA

El plancton de Banyoles es el propio de un lago oligotrófico caracterizado por diato-

meas, con dominancia de *Cyclotella glomerata* y *C. melosiroides*. Para la determinación sistemática del grupo se siguieron a HUSTEDT (1930 a y 1930 b), CLEVE-EULER (1951), PATRICK & REIMER (1966). Se ha utilizado el microscopio electrónico para la identificación de las especies de menores dimensiones.

Cyclotella comta (Ehr.) Kütz. — Diámetro celular de 24 a 33 μm , en las observaciones al microscopio electrónico (fig. 29 A) aparecieron formas de 6 a 10 μm . Esta forma pequeña posiblemente fue contada como *C. melosiroides*. En marzo de 1970 aparece una forma de *C. comta* anormal que se mantiene en las muestras sedimentadas sólo hasta agosto de 1970, su distribución corrió paralela a la *C. comta* típica, aunque el número de células fue muy inferior.

Tanto en esta especie como *C. glomerata* y *C. melosiroides*, las formas de menor talla se dan desde mediados de julio hasta mediados de enero; a partir de enero va aumentando el tamaño celular, y es en abril, después de mínimo de temperatura de marzo (alrededor de 9°C), cuando se presenta el mayor diámetro celular.

C. comta constituye una biomasa importante durante la proliferación de primavera y verano, alcanzando su máximo entre junio y julio. Va decreciendo luego a lo largo del verano, siendo muy escasa en otoño e invierno de 1970-71. Por el contrario, en el mismo período del año anterior, fue bastante abundante, teniendo un pequeño máximo a finales de otoño de 1969.

Cyclotella glomerata Bachman y *C. melosiroides* (Kirchner) Lemm. (= *C. comensis melosiroides* Grunow). — El diámetro de *C. glomerata* osciló entre 2 y 10 μm . El de *C. melosiroides* entre 3,5 y 15 μm .

Dado que en los recuentos de células es fácil confundir *C. glomerata* y *C. melosiroides*, cuando las células de la colonia están dispersas, y esto ocurría con frecuencia después de la fijación, y dado que su tamaño celular, en general, es pequeño (de 3 a 4 μm) preferimos hablar de las dos especies conjuntamente, al referirnos a densidades, de esta forma estamos más convencidos de no falsificar los datos.

De una manera aproximada, deducida de las observaciones de las valvas bajo el microscopio electrónico (PLANAS, 1972) y de la abundancia de colonias observadas al microscopio óptico, podemos decir que *C. glomerata* persiste todo el año y en todo el perfil vertical, desarrollando una biomasa importante en otoño e invierno.

C. melosiroides constituye un volumen importante en la proliferación algal de primavera, y es en este momento cuando alcanza el mayor diámetro celular; a lo largo del verano su número va decreciendo y las colonias están formadas sólo de 2 ó 3 células, siendo en cambio en primavera de 4 a 6 células. En otoño e invierno es muy escasa, persistiendo en las capas profundas, donde se encuentra el mayor número de colonias.

Esta distribución está de acuerdo con las afinidades de las dos especies o, mejor dicho,

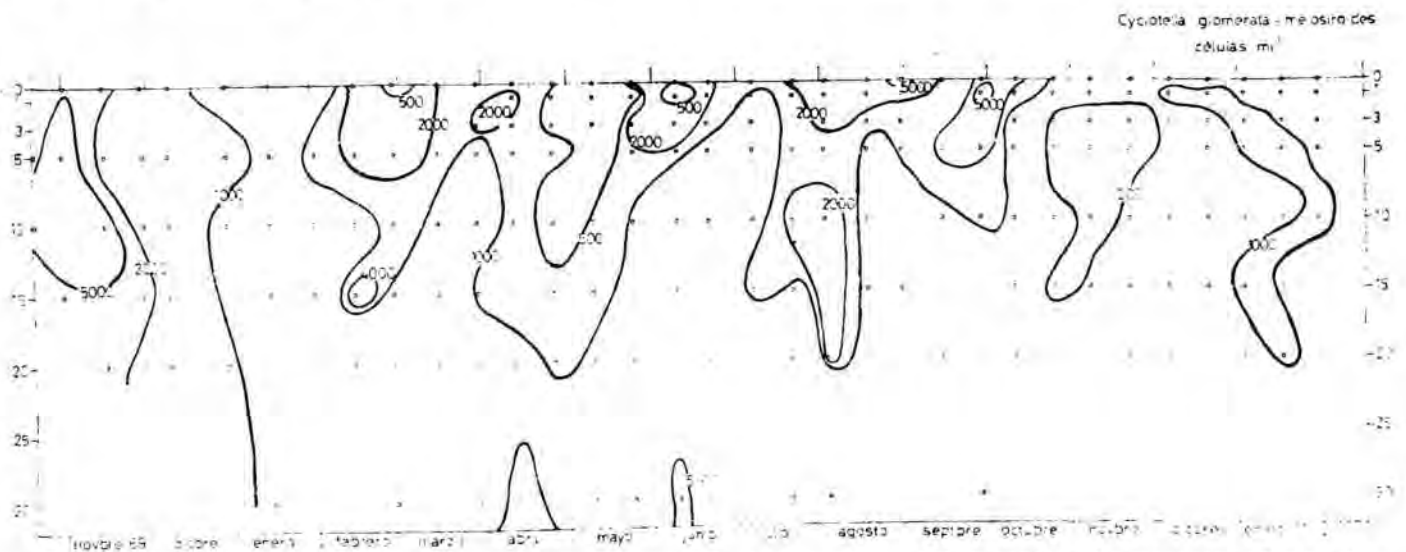


FIG. 28. — Distribución de la densidad de población de dos especies de *Cyclotella* (*glomerata*+*melosiroides*) en función del tiempo y de la profundidad. — Distribution of population density of two species of *Cyclotella*, according to time and depth.

con su crecimiento óptimo respecto a la temperatura: *C. glomerata*, según FINDENEGG (en HUTCHINSON, 1967, pág. 432) tiene el límite superior de temperatura óptima de 12 a 15°C, mientras que *C. melosiroides* se desarrolla mejor a temperaturas altas, y presenta sus máximos en verano (HUTCHINSON, 1967, página 442).

La distribución de *C. glomerata* y *C. melosiroides* conjuntamente, a lo largo del ciclo (tabla 14 y fig. 28) es la siguiente: se incrementa su número a partir de enero, presentando varios máximos en primavera y verano, seguidos de otro incremento al inicio del otoño (de los 0 a 1 m). En otoño de 1969 se mantienen con una biomasa importante; por el contrario, en el correspondiente período del año siguiente decrece, a pesar de una mayor disponibilidad de nutrientes, suponemos que por competencia biológica con especies de clorofíceas y criptomonadales.

Ambas especies son o han sido dominantes en los lagos subalpinos de Centroeuropa, presentándose muchas veces formando parte de la misma biocenosis. *C. glomerata* ha sido citada también en lagos del Japón y del Himalaya, en éstos va acompañada de *C. comta* (FUKUSHIMA, 1957; HIRANO, 1969 y 1971).

Cabe citar una forma anormal de *C. melosiroides*, al igual que se ha señalado en *C. comta*, la primera con poblaciones más importantes que la segunda. La anomalía consiste en una deformación de la valva, que deja de ser céntrica para alargarse en un plano, adquiriendo una forma ovalada. Fue observada al microscopio electrónico para ver si, aparte de la forma, había alguna modificación en su ultraestructura (comparar *C. melosiroides* típica, fig. 29 C y *C. melosiroides* anormal, fig. 29 B) que nos llevase a hablar de una nueva variedad, pero no es así; nos inclinamos más bien a suponer que se trata de una anomalía aparecida en alguna división celular, que luego se repite en las células hijas que resultan de las sucesivas multiplicaciones. Muestras aisladas que se han ido tomando en estos dos últimos años (1971, 1972), prueban que la forma anormal de *C. melosiroides* ha vuelto a presentarse en el lago, en los períodos de primavera y verano, habiendo persistido de alguna manera en el agua o en sus sedimentos. En la evolución de sus poblaciones se aprecia, que al

igual que la especie típica (y como ocurrió también con *C. comta* anormal) tiene sus máximos en primavera y verano, decrece en otoño, persistiendo en el lago a lo largo del invierno de 1971, por lo menos hasta final del ciclo.

Cyclotella meneghiniana Kütz. — De las especies de *Cyclotella* que aparecieron en el lago, ésta es la menos representativa, ya que fue muy escasa, en otoño e invierno. Diámetro celular, 29-30 μm (fig. 29 D).

Diatoma elongatum Agardh. — Colonias en zigzag, a veces con dos o tres células en cada ángulo, dispuestas en abanico. Longitud de las células de 43-84 \times 4-5 μm de anchura. Alrededor de 10 estrías en 10 μm . Aparece en el lago después de las lluvias equinocciales, en primavera y otoño.

Synedra acus Kütz. — Sus dimensiones oscilaron entre los límites de 50-250 \times 2-6 μm , correspondiendo la forma más delgada a *S. acus* var. *radians* Kütz. = *S. acus* var. *delicatissima* (W. Smith) Grun. (fig. 29 E).

Su presencia fue constante a lo largo de todo el ciclo, su máximo ocurrió en el florecimiento algal de primavera y verano, se mantuvo con un número de células bastante elevado a lo largo de todo el verano, tuvo otro pequeño máximo en otoño, en superficie.

Synedra acus var. *delicatissima* en cambio fue muy abundante en invierno de 1969-70, presentó su máximo en marzo, cuando la temperatura del agua alcanzó el mínimo, decreció su número en primavera y verano, desapareció en otoño e invierno de 1970-71. *S. acus* var. *delicatissima* ha sido citada en los lagos de Centroeuropa, oligotróficos, donde también vivía *Cyclotella glomerata*.

Synedra ulna (Nitzsch) Ehrenb. — Tamaño de 114-250 \times 4-9 μm . Sin área central lisa. Posiblemente *S. ulna* var. *biceps* (Kütz). Se presentó de manera irregular y con baja densidad de población, posiblemente procedente del litoral donde abunda, después de los períodos de lluvias de primavera y verano.

Cocconeis placentula (Ehrenb.). — Células de 12-30-45 \times 12-24 μm . Abundante en los canales tributarios del lago, y en la zona litoral del mismo, desde donde, en los períodos

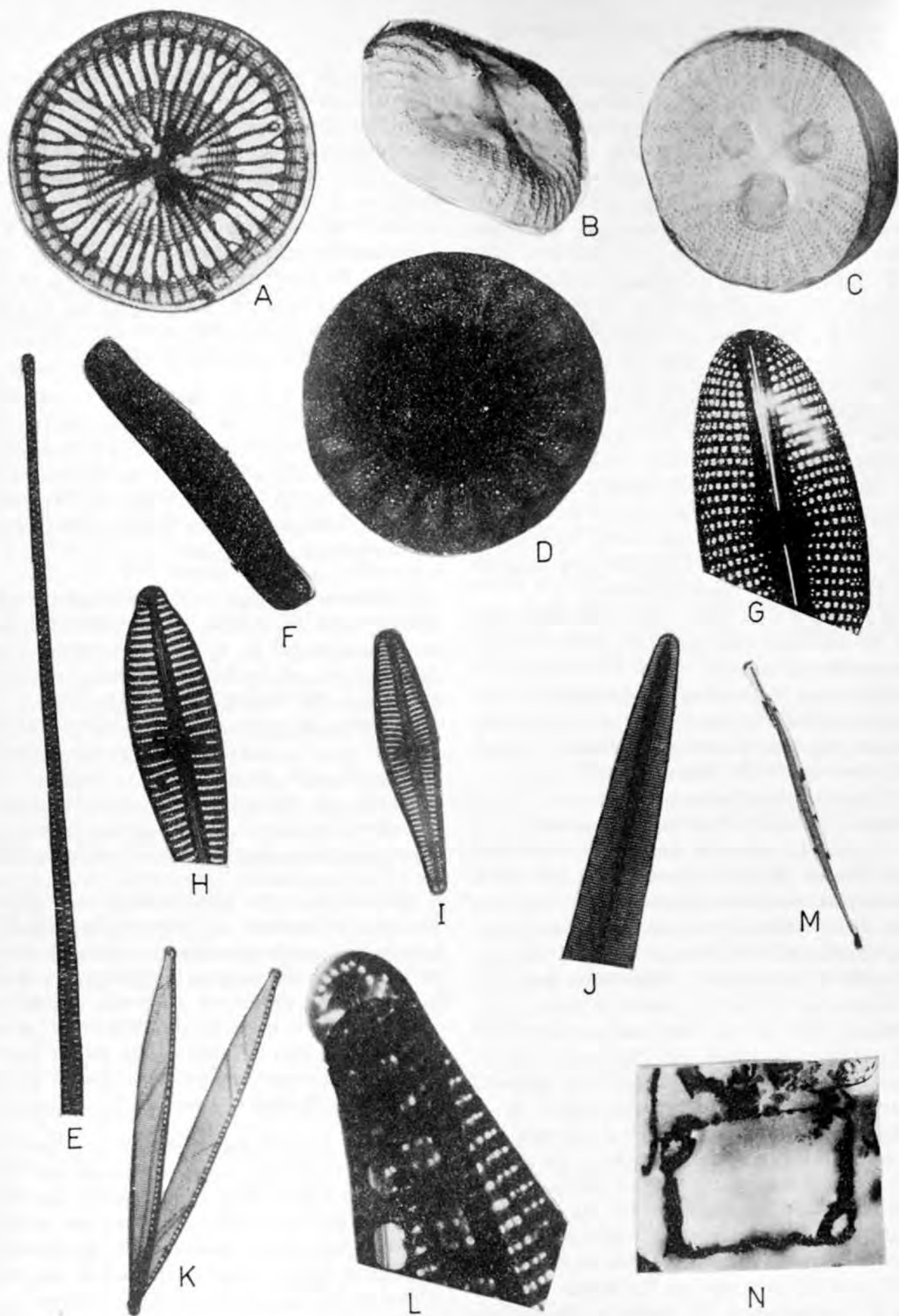


FIG. 29. — Valvas de algunas especies de diatomeas encontradas con frecuencia en el lago, observadas al microscopio electrónico de transmisión: A, *Cyclotella comta*, $\times 3800$; B, *Cyclotella melosiroides* anormal, réplica de carbono, $\times 5470$; C, *Cyclotella melosiroides* típica, réplica de carbono, $\times 5470$; D, *Cyclotella meneghiniana*, $\times 1460$; E, *Synedra acus*, $\times 2160$; F, *Achnanthes minutissima*, $\times 3900$; G, *Diploneis elliptica*, $\times 4500$; H, *Gomphocymbella* sp., $\times 2800$; I, *Gomphonema* sp., $\times 1200$; J, *Amphipleura pellucida*, $\times 2150$; K, *Nitzschia palea*, $\times 2500$; L, *Nitzschia palea*, detalle, $\times 21000$; M, *Nitzschia acicularis*, $\times 708$; N, *Nitzschia acicularis*, corte transversal, $\times 24250$.

de lluvias, es arrastrada hacia el lago, persistiendo en el mismo, en primavera y verano.

Achnanthes minutissima Kütz. — De $30-45 \times 4 \mu\text{m}$ (fig. 29 F). Abundante también en los canales tributarios, se presentó en el agua libre del lago en otoño de 1969, tuvo una pequeña proliferación en primavera.

Diploneis elliptica (Kütz.) Cleve. — Valvas de $30-70 \times 18-33 \mu\text{m}$ (fig. 29 G). Presencia esporádica, procedente del bentos del litoral.

Navicula cryptocephala Kütz. — Células de $24-33 \times 4-5 \mu\text{m}$. Presente en el plancton en primavera, cuando tiene su máximo, y en invierno.

Navicula cuspidata Kütz. — Abundante también en canales tributarios y litoral, la forma que se presentó en el plancton medía $51-72 \times 15-19 \mu\text{m}$. Poco abundante y poco frecuente.

Navicula exigua (Gregory) O. Müller. — Abundante en invierno y primavera. Es forma litoral, accidentalmente en el plancton.

Cymbella ventricosa Kütz. — Las células miden, por término medio, $38 \times 11 \mu\text{m}$. Abundante en el litoral, aparece en el plancton de primavera e invierno, siendo más abundante en este último período.

Gomphocymbella sp. — Valva asimétrica tomando como plano de simetría el transapical (fig. 29 H), ligeramente asimétrica respecto al plano apical. De $21-23 \times 6-7 \mu\text{m}$, 15 estrías en $10 \mu\text{m}$, rafe rectilíneo. Abundante en primavera, pequeño máximo en otoño de 1970.

Pinnularia sp. — Especie del grupo *Tabellariae*, de $54-180 \times 12-18 \mu\text{m}$. Es una forma bentónica, cuya presencia fue constante, aunque con pocas células, durante las proliferaciones de primavera y verano, y de otoño de 1970.

Gomphonema sp. — Posiblemente *G. olivaceum calcarea* Cleve (fig. 29 I). Su presencia fue relativamente frecuente en invierno y abundante en la proliferación algal de primavera y verano.

Amphipleura pellucida Kütz. (fig. 29 J). — Especie común en el litoral y bentos; escasa en el plancton.

Nitzschia palea (Kütz.) W. Smith. — Aunque citada frecuentemente como especie bentónica, tuvo un desarrollo importante en el lago en los períodos de otoño e invierno de 1970 y durante la proliferación algal de primavera y verano, incluso cuando aún no se había reconocido en los recuentos, se obtuvo en un cultivo a partir de agua del lago en otoño de 1969. En el lago Gardno, STRZELCKI (1971), la cita como especie planctónica. Su abundancia en el lago de Banyoles coincidió con los momentos de mayor concentración de nitratos. Sus dimensiones quedan en los límites de $30-69 \times 3-9 \mu\text{m}$ (figura 29 K y L).

Nitzschia acicularis W. Smith. — Células de $50-66 \times 3-9 \mu\text{m}$ (fig. 29 M), en corte transversal sección rectangular (fig. 29 N). Citada en lagos productivos por ROUND, 1917; en Banyoles aparece en enero de 1970-71, cuando el agua está enriquecida en nitratos. Es marcadamente halófila.

CHRYSOPHYCEAE

Este grupo está representado en el lago de Banyoles por varias especies que van desde *Ochromonas* heterótrofas, a *Chrysococcus*, puramente autótrofas, y algunas con requerimientos muy específicos, como es el caso *Dynobryon divergens*. Constituyen una proporción importante de la biomasa, especialmente a fines de otoño, cuando la intensidad de la energía radiante es mínima. Algunas de sus especies intervienen con una biomasa considerable en la proliferación algal de primavera-verano. Para la identificación de las especies se siguió a SKUJA (1948), BOURRELLY (1957) y HUBER-PESTALOZZI (1962).

Chrysococcus Klebs. — De este género se creyeron poder distinguir tres especies con un solo poro; pero muchas veces, en los recuentos, se hacía difícil precisar cuándo un ejemplar pertenecía a una especie o a otra; la discriminación era particularmente difícil entre *Chrysococcus rufescens* y *Ch. tessellatus*. Posiblemente la utilización del microscopio de barrido electrónico nos haga variar el cri-

terio de si debemos considerar dos especies o una sola.

Chrysococcus punctiformis Pascher. — Diámetro de 3 a 6 μm . Menos abundante que las otras dos especies.

Chrysococcus rufescens Klebs. — De 6 a 16 μm de diámetro. Constituyó una biomasa importante en la proliferación algal de primavera y verano, abundante en otoño e invierno de 1970-71.

Chrysococcus tessellatus (Fritsch) Nygaard. Más abundante y constante que el anterior, en general el diámetro es mayor de 12 a 15 μm . La densidad de su población aumentó considerablemente durante la proliferación de primavera y verano. Durante el período de estratificación, abunda en el hipolimnion, y va decreciendo en todo el perfil vertical a finales de verano, siendo raro en estos momentos, hasta que, después de la mezcla vertical de otoño, su número vuelve a incrementarse, dando el máximo en diciembre.

Kephyrion cupuliformis Conrad. — Cápsula de $9 \times 10 \mu\text{m}$. Aparece en enero de 1970; presentó una pequeña proliferación en mayo, el resto del tiempo se observó de forma esporádica.

Kephyrion doliolum Conrad. — De las tres especies del género que se presentaron en Banyoles ésta fue la más abundante, presentando su mayor desarrollo de marzo a mayo de 1970. Escasa en verano, desaparece prácticamente del lago después de la mezcla vertical de otoño de 1970.

Kephyrion sita Pascher. — Cápsulas de tamaño muy constante: $8 \times 4 \mu\text{m}$. Forma muy abundante en invierno 1969-70 con un pequeño máximo en la proliferación de primavera.

Erkenia sp. — Células comprimidas de 3,4 a 4,1 μm de diámetro. Forma redondeada, la parte anterior del cuerpo presenta una escotadura de la que salen dos flagelos, ligeramente desiguales, unas tres veces más largos que la longitud del cuerpo. Cuerpos muciferos que se teñían intensamente con el lugol. Abundante en verano, otoño e invierno de 1970.

Ochromonas polychrysis Skuja (1948). — Células de $6,5-7 \times 6,2-8 \mu\text{m}$. De presencia es-

porádica, aunque fue abundante en algunos momentos.

Dinobryon divergens Imhof. — En los lagos oligotróficos de Europa acompaña frecuentemente al plancton de diatomeas. Según SPARLING & NALEWJKO (1970) se halla en aguas de poca conductividad y es dominante en los lagos pobres en bases, lo que no es el caso de Banyoles; aquí aparece a mediados de verano, en el metalimnion, cuando la concentración de fosfatos en el agua es mínima y después de la proliferación algal de otoño se incrementa de nuevo. Esta distribución concuerda con las observaciones de PEARSALL (1932) y RODHE (1948). El primer autor señala su presencia en el distrito lacustre inglés en los momentos de decrecimiento de la concentración de fósforo en forma de fosfato, y sílice del agua; el segundo habla de la inhibición del crecimiento de *Dinobryon* cuando el medio de cultivo se enriquece en fosfato. Se ha señalado su presencia en el lago Ohrid y en los lagos de Wörther y de Schlein, entre otros.

CHLOROPHYTA

Este grupo sigue en importancia a las diatomeas entre los componentes del plancton del lago de Banyoles, desarrollando un volumen importante después de la mezcla vertical de otoño de 1970. Este incremento puede haber sido causado por el aumento de nitratos en el agua del lago. No se han hecho análisis de molibdeno, que es uno de los oligoelementos requeridos por las Volvocales y Chlorococcales; representantes de este último grupo constituyeron una biomasa importante en Banyoles, en el último período mencionado. Cuando los nitratos son la fuente principal de nitrógeno, el molibdeno puede haber jugado un papel importante en su aparición. Para la sistemática de las Volvocales se siguieron: PASCHER (1925), HUBER-PESTALOZZI (1961) y SKUJA (1956). FOTT (1969) para *Chlorella*; LEGNEROVÁ (1965, 1969) para *Ankistrodesmus* y *Monoraphidium*; FOTT (1948) para *Chodatella*; PETERFI (1964) y UHERKOVICH (1960) para *Scenedesmus*.

Chlamydomonas asymmetrica Korsch. — Células de $9-15 \times 6-9 \mu\text{m}$. Inicia su proliferación en febrero de 1970, tiene su máximo en

el florecimiento de primavera, rara en el epilimnion de verano; al igual que la especie que sigue, tiene otro pequeño florecimiento en septiembre; muy escasa después de la mezcla vertical de otoño.

Tanto en esta especie como en la siguiente el factor determinante de su distribución parece haber sido la intensidad luminosa, que es del mismo orden a fines de invierno e inicios de la primavera que a fines de verano. Prolifera al incrementarse la intensidad luminosa y vuelve a decrecer cuando ésta disminuye; su desaparición del epilimnion en verano puede venir determinada por la temperatura.

Chlamydomonas sp.₃ (Subg. *Chlamydella*, Sec. *Monopleura*). — De forma esférica, el tamaño osciló entre 9-16 μm , papila bien marcada, cloroplasto en forma de urna, dos pirenoides laterales situados en el mismo plano.

Su distribución fue esporádica en otoño e inicios del invierno de 1969-70; desarrolla una biomasa importante en febrero de 1970, y se mantiene hasta mayo, siendo escasa en verano, con una corta proliferación a finales de septiembre; desaparece prácticamente después de la mezcla vertical de otoño.

Chlamydomonas sp.₁ (próxima a *Ch. botrys* Rodhe & Skuja). — Las diferencias, con respecto a la especie citada, de los ejemplares que aparecieron en el lago son los siguientes: células más alargadas, por término medio de $9 \times 4 \mu\text{m}$, espacio claro periférico entre la doble membrana ligeramente asimétrico, aunque no tanto como en *Ch. botrys*. Su presencia en el lago fue de muy corta duración, de octubre a diciembre de 1970, poco abundante.

Chlamydomonas sp.₂ (próxima a *Ch. gloeophila* Skuja; cf. SKUJA, 1956). — A diferencia de la especie descrita por SKUJA se presentó como forma libre, sus dimensiones fueron de $6-12 \times 4-9 \mu\text{m}$, con membrana gruesa, aunque no tanto como en el género *Sphaerellopsis*, células en estado *Gloeocystis*. En el lago tuvo un desarrollo efímero en noviembre de 1970.

Scourfielda cordiformis Takeda. — Células de $3-9 \times 4-9 \mu\text{m}$. Citada como especie de invierno por Takeda, en Banyoles la encontramos a lo largo de todo el año, teniendo una de sus proliferaciones en pleno verano, cuando la temperatura del agua era alrededor de

25°C ; sus dos máximos se presentaron a principios y finales de otoño de 1970, respectivamente.

Botryococcus braunii Kützing. — Colonias de $75-84 \times 39-51 \mu\text{m}$. Por sus dimensiones probablemente pertenece a la variedad *B. braunii validus* Hansgirg. Aunque se observó todo el año, las colonias estuvieron mejor representadas en verano, aún cuando su mayor proliferación ocurrió en otoño e invierno de 1970-71. Se ha citado en muchos lagos oligotróficos de todo el mundo y en muchos más, eutróficos, de tipo especial.

Dictyosphaerium pulchellum Wood. — Colonias formadas por pocas células, ordinariamente sólo de 4-8, excepcionalmente hasta 16. Células esféricas de 3 a $4,5 \mu\text{m}$ de diámetro. Especie cosmopolita. En Windermere, durante 1965 (datos de LUND en MACAN, 1970, pág. 75) abundó de junio a diciembre; por el contrario en Banyoles es una forma más invernal con su máximo a finales de otoño de 1970 en los momentos de más turbidez y menos insolación. Tal diferencia de comportamiento quizá pueda explicarse por competencia biológica; *Dictyosphaerium* se multiplica cuando *Cyclotella*, especie dominante y constante, presenta su mínimo desarrollo. También podría relacionarse con los nutrientes, ya que la presencia de *Dictyosphaerium* coincide con los momentos de mayor concentración de nitratos en el medio.

Chlorella vulgaris Beijerinck. — Para la determinación de la especie se hicieron cultivos en el laboratorio: 1) a temperatura constante (15°C) e iluminación periódica; 2) junto a una ventana norte a temperatura del laboratorio.

En el lago las células se presentaron de tamaño muy pequeño; $3 \mu\text{m}$ de diámetro por término medio; por el contrario en los cultivos iniciados con agua del lago se observaron células mayores y de tamaño distinto según se tratara de cultivos en cámara o junto a la ventana. Por otra parte no puede asegurarse que la forma que se desarrolló en los cultivos fuera exactamente la misma que es común en el lago.

Presenta una biomasa importante, después de la mezcla vertical de otoño, cuando el agua se enriquece en nitratos. Alcanza su

máximo desarrollo (en número de células por volumen) en diciembre y enero de 1970-71.

Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs. — Para su determinación sistemática se hicieron cultivos a temperatura constante e iluminación periódica y en ventana norte. Su presencia fue constante a lo largo del ciclo anual, más abundante en otoño y primavera de 1969-70; durante el verano se refugió en el hipolimnion; distribuyéndose uniformemente después de la mezcla vertical de otoño de 1970. En esta estación su densidad fue algo inferior a la del mismo período del año anterior.

Ankistrodesmus gelifactum (Chod.) Bourr. Distribución semejante a la de *A. falcatus*, aunque menos abundante que aquél en otoño e invierno. Su máximo coincide con la proliferación algal de primavera-verano.

Monoraphidium contortum (Thuret in Breb.). — Para su determinación sistemática se obtuvieron cultivos de las muestras del lago, en las mismas condiciones de las clorococales citadas antes. Las células midieron $6-9-12 \times 3-4 \mu\text{m}$, distancia entre las puntas: $6-10 \mu\text{m}$. Su distribución a lo largo del ciclo anual es como la de las dos especies de *Ankistrodesmus* citadas antes. En conjunto es más abundante; parece tener un límite térmico de desarrollo más alto, ya que se mantiene en el epilimnion durante el verano.

Monoraphidium minutum (Näg.). — Especie de presencia esporádica, durante el otoño e invierno; tiene su máximo desarrollo a lo largo del verano.

Monoraphidium setiformis (Nyg.). — Células más largas y más anchas ($204-225 \times 6 \mu\text{m}$) que las dimensiones dadas por LEGNEROVÁ (1969) para esta especie. Esporádica en el lago, posible contagio desde el «Estanyol» del Vilar, ya que es una especie abundante en dicho estanque y su presencia en el lago principal coincidió con momentos de entrada de agua desde el Vilar al lago.

Chodatella sp. — Muy escasa, en Banyoles aparece en verano.

Oocystis sp. — Forma esférica, más que elipsoidal, por término medio de unas $30 \mu\text{m}$ de diámetro, sin botón en los extremos, célu-

las solitarias. Se presentó de modo esporádico en verano, otoño e invierno de 1970-1971.

Scenedesmus ecornis (Ralfs) Chod. — Células de $15 \times 6 \mu\text{m}$. Sin constituir un volumen importante, abundó en verano de 1970, es más escaso en otoño, para llegar casi a desaparecer en invierno de 1970-71.

Scenedesmus falcatus Chod. — Tamaño celular de $26-30 \times 6-9 \mu\text{m}$, longitud de la prolongación aguda $12 \mu\text{m}$. Al igual que la especie anterior fue escaso, aparece con la proliferación algal de primavera, raro en verano, para presentarse de forma esporádica en otoño e invierno.

Scenedesmus quadricauda (Turp) Bréb. — Cenobios de 4 células, con dos espinas en las células terminales; dimensiones celulares muy constantes, de $12-15 \times 6 \mu\text{m}$. Como las otras especies del género, es poco abundante; se desarrolló fundamentalmente en verano en el declive de la proliferación algal, siendo muy escaso en los períodos de mezcla.

Crucigenia irregularis Wille (o *Scenedesmus arcuatus* Lemmermann). — Células de $12-15 \times 6-12 \mu\text{m}$. Menos frecuente que la siguiente; aparece en marzo de 1970, luego se mantiene hasta el final del período de estudio.

Crucigenia tetrapedia (Kirchner). — Cenobios de cuatro células, raramente ocho. Va apareciendo en el lago a lo largo de todo el ciclo anual, si bien nunca está presente en densidad considerable; en general muestra mayor desarrollo en otoño e invierno que en primavera y verano, donde sólo en los finales de las sucesiones juega un papel poco importante.

Cosmarium laeve Rabh. — No nos debe extrañar la poca representación del grupo de las conjugadas, si tenemos en cuenta que las aguas del lago de Banyoles son muy alcalinas. El único representante de las desmidiáceas fue esta especie, que sólo se observó una docena de veces, a una u otra profundidad a lo largo de todo el ciclo estudiado. Células de $21-30 \times 14-24 \mu\text{m}$.

Mougeotia sp. — Filamentos con células de $81-231 \times 3-9 \mu\text{m}$. Muy escasa.

EUGLENALES

Poco desarrollo tiene este grupo en el lago de Banyoles, posiblemente limitado por sus requerimientos nutritivos. Encontramos sólo tres especies:

Euglena acus Ehrbg. — Escasa, generalmente en el hipolimnion y en verano.

Euglena oxyuris Schmarida. — En verano, casi limitada al hipolimnion, donde la concentración de oxígeno es baja.

Trachelomonas superba (Swir) Deflandre. Distribución vertical más amplia, en primavera y verano.

HELIOZOA Y CILIATA

Aunque forman parte del zooplancton, los incluimos aquí, pues se han contado los individuos de las especies más frecuentes de estos grupos y que nos han parecido más propiamente planctónicas. Para los heliozoos se ha seguido a GROSPIETSCH (1958) y para los ciliados a KAHL (1930).

Acanthocystis erinaceus. — El diámetro de los ejemplares de Banyoles oscila entre 16-30 μm , límites más amplios que los señalados por GROSPIETSCH; longitud de las espículas, 4 μm . Aparece en primavera, alcanzó su máximo a mediados de verano, prácticamente desaparece a partir de la mezcla vertical de otoño.

Cohnilembus sp. — Aparece a mediados de verano de 1970, es en este período cuando es más abundante, persistiendo hasta finales del ciclo.

Halteria grandinella Müller. — Constante en el lago durante todo el ciclo, depredadora de *Cyclotella*. Se presentaron dos formas, una de mayor tamaño y cirros más gruesos y otra más pequeña y de cirros más finos, ésta última aparece en primavera, frecuente en verano y otoño de 1970 y persiste hasta final del ciclo. Las dos formas en los recuentos se agrupan bajo un solo nombre específico. Las células miden 25-45 \times 21-39 μm . Sus máximos ocurren en verano, siguiendo la proliferación algal, es más escasa en otoño e invierno, y vuelve a aumentar su número en primavera.

Strombidium sp. — Dimensiones, 72-108 \times 66-81 μm . Menos abundante que *Halteria grandinella*, más frecuente en otoño e invierno.

Coleps hirtus (Müller). — Apareció a mediados de verano a 30 m, donde la concentración de oxígeno era del orden de los 0,3-0,6 mg O₂ l⁻¹.

9. CICLO DEL PLANCTON: INTERPRETACIÓN EN FUNCIÓN DE PARÁMETROS AMBIENTALES Y DESCRIPCIÓN EN TÉRMINOS DE SUCESIÓN

Una parte importante del fitoplancton, en el lago de Banyoles, está formada por nanoplancton (5-60 μm) y ultraplancton (0,5-5 μm), si adoptamos los límites dados por HUTCHINSON (1967) para la clasificación del seston, por orden de dimensiones decrecientes. En todos los momentos de rápida proliferación algal, las especies dominantes son de pequeña talla. Por ello, a pesar de tratarse de un lago oligotrófico o poco eutrófico, la expresión de la población fitoplanctónica, en número de células, da cifras muy elevadas, de 6000 a 7000 células por mililitro. Máximos de este tipo ocurrieron en tres momentos del ciclo anual (fig. 30): uno en la proliferación algal de primavera, otro a fines de julio, antes de decrecer el fitoplancton, el tercero se observó a fines de septiembre, durante la proliferación de otoño. El mínimo de 100 células por mililitro ocurrió en otoño, después de la mezcla vertical, cuando la intensidad de luz es baja y la transparencia mínima.

El fitoplancton es una entidad heterogénea que va cambiando de estructura y composición a lo largo del tiempo. Tales cambios se consideran usualmente como una secuencia de poblaciones mixtas o comunidades y en tales términos se va a describir aquí. Como que estos cambios se pueden atribuir a factores selectos del medio, a cada paso de la secuencia se harán comentarios acerca de los parámetros ambientales que pueden haber influido en el cambio.

El concepto teórico de sucesión no se aplicará, indistintamente, a cualquier cambio, sino

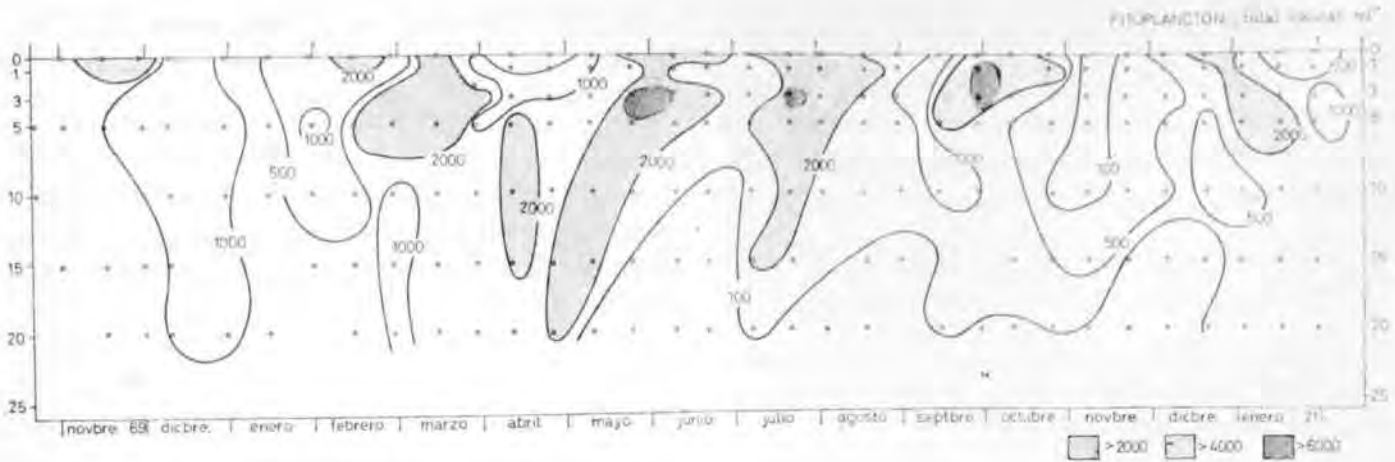


FIG. 30. — Distribución de la densidad total del fitoplancton en función del tiempo y de la profundidad. — Distribution of total phytoplankton density, according to time and depth.

a cambios progresivos, en que una situación depende de los organismos de la etapa precedente. Dentro de una secuencia, sólo determinados segmentos pueden considerarse como sucesiones. La sucesión en este sentido, se refleja en ciertos caracteres sintéticos, como son la diversidad y el índice producción/biomasa.

VARIACIÓN CUALITATIVA Y CUANTITATIVA DEL PLANCTON EN FUNCIÓN DE DIVERSOS PARÁMETROS AMBIENTALES

La tabla 15 presenta un resumen de las distintas etapas de la sucesión y las características ambientales para cada una de ellas.

Los siguientes factores son los más importantes en la regulación de las poblaciones: (1) Iluminación. (2) Temperatura. (3) Concentración de nutrientes inorgánicos. Este factor es más importante que la temperatura y la iluminación según HUTCHINSON (1967), si bien LUND (1965) cree que es la iluminación el factor primordial. (4) Estímulo o inhibición del crecimiento por sustancias específicas. (5) Consumo («grazing») por el zooplancton fitófago.

A continuación se resumen las vicisitudes más importantes observadas en la composición del fitoplancton a lo largo de todo el período de estudio. Una imagen más precisa puede obtenerse del examen de la tabla 15.

Podemos iniciar la descripción en enero, considerando que entonces empieza la sucesión, cuando la intensidad luminosa va incre-

mentándose y aumenta el número de horas de insolación; la temperatura del agua sigue decreciendo todavía, por lo que a las especies dominantes (ver tabla 15) acompañan especies más invernales. Esta progresión creciente tiene su máximo a mediados de febrero; entonces se observa un decrecimiento en el número de células en particular de *Cyclotella glomerata* y *Monoraphidium contortum*. Las causas del mismo no están muy claras. Accidentalmente, no se tienen datos de la concentración de fosfatos en esta época que pudiera ser la causa determinante de esta disminución, aunque dada la tasa de renovación de este elemento y la agitación del agua por el viento, se pudieron redistribuir los nutrientes en la capa trofogénica. El viento dominante que sopló con fuerza durante el mes de febrero y parte de marzo, fue viento del Norte (denominado localmente «tramontana») que pudo determinar la acumulación del agua superficial con el seston hacia el Sur y dado que la cubeta que estamos estudiando está situada hacia el Norte y que la actividad de las algas tenía lugar en las capas superficiales, por el mencionado efecto de transporte bajo la acción del viento pudo enrarecerse el plancton. Otra causa pudo ser el consumo por parte de *Filinia sp.*, que se alimenta fundamentalmente de organismos de pequeña talla (inferiores a 10 μm).

A mediados de marzo tuvo lugar la mezcla vertical de primavera, entonces el perfil térmico en profundidad a la vez que se uniformiza alcanza la temperatura mínima (8,9°C) y la mezcla permite el transporte hacia zonas iluminadas de células que perma-

TABLE 15. — Sucesión del fitoplancton a lo largo del ciclo anual. Especies dominantes y especies subordinadas; las especies dominantes detalladas en el orden de mayor a menor abundancia. Se indican los factores que pueden haber influido en la secuencia de las poblaciones. El gradiente térmico entre 0 y 20 m da idea de la turbulencia. Datos sobre el zooplancton facilitados por MIRACLE. — *Phytoplankton succession. Dominant and subordinate species; the dominant species from more to less abundant. Factors that could influence the population sequence are considered. Turbulence is computed from the thermic gradient between 0 and 20 m depth. Zooplankton data from MIRACLE.*

Meses	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	
Especies dominantes	Cyclotella glomerata Monoraphidium contortum Cyclotella comta	Cyclotella melosiroides C. glomerata C. comta Synedra acus	Cyclotella melosiroides C. glomerata C. comta	Cyclotella melosiroides C. comta C. glomerata S. acus	C. melosiroides C. comta C. glomerata	C. melosiroides C. comta C. glomerata	C. melosiroides C. comta C. glomerata	C. melosiroides C. comta C. glomerata	C. melosiroides C. comta C. glomerata	C. glomerata Chlorella vulgaris Dictyosphaerium pulchellum Rh. minuta	C. glomerata Chlorella vulgaris Rhodomonas minuta var. Rh. minuta	C. glomerata Chlorella vulgaris Rhodomonas minuta var. Rh. minuta	C. glomerata Chlorella vulgaris Rhodomonas minuta var. Rh. minuta	C. glomerata Chlorella vulgaris Rhodomonas minuta var. Rh. minuta
Especies subordinadas	Chroococcus dispersus Rhodomonas minuta Rh. m. var. nannoplantica Chrysococcus punctiformis Chrysococcus tessellatus	Ch. dispersus Rh. minuta Monoraphidium contortum Ankistrodesmus falcatus Ankistrodesmus gelifactus Chlamydomonas (Chlamydelella) Chlamydomonas asymmetrica	Ch. dispersus Rh. minuta Monoraphidium contortum Ankistrodesmus falcatus Ankistrodesmus gelifactus Chlamydomonas (Chlamydelella) Chlamydomonas asymmetrica	Ch. dispersus Rh. minuta Cryptomonas curvata Gymnodinium sp. Peridinium pusillum Chrysococcus rufescens Chrysococcus tessellatus Ch. (Chlamydelella) Ch. asymmetrica A. falcatus A. gelifactus M. contortum	Chroococcus sp. Rh. minuta Cryptomonas curvata Gymnodinium sp. Peridinium pusillum Chrysococcus rufescens Chrysococcus tessellatus Ch. (Chlamydelella) Ch. asymmetrica A. falcatus A. gelifactus M. contortum	Gymnodinium varians Gymnodinium sp. Peridinium inconspicuum P. pusillum Cerarium hirundinella Ch. tessellatus Scourfieldia cordiformis M. minutum C. tetrapedia S. quadricauda Monoraphidium minutum Crucigenia tetrapedia	Gymnodinium varians Gymnodinium sp. Peridinium inconspicuum P. pusillum Cerarium hirundinella Ch. tessellatus Scourfieldia cordiformis M. minutum C. tetrapedia S. quadricauda Monoraphidium minutum Crucigenia tetrapedia	Gymnodinium varians Gymnodinium sp. Peridinium inconspicuum P. pusillum Cerarium hirundinella Ch. tessellatus Scourfieldia cordiformis M. minutum C. tetrapedia S. quadricauda Monoraphidium minutum Crucigenia tetrapedia	Gymnodinium varians Gymnodinium sp. Peridinium inconspicuum P. pusillum Cerarium hirundinella Ch. tessellatus Scourfieldia cordiformis M. minutum C. tetrapedia S. quadricauda Monoraphidium minutum Crucigenia tetrapedia	Ch. dispersus Rhodomonas sp. C. melosiroides S. acus Ch. (Chlamydelella) A. gelifactus	Ch. dispersus Rhodomonas sp. C. melosiroides S. acus Ch. (Chlamydelella) A. gelifactus	Ch. dispersus Rhodomonas sp. C. melosiroides S. acus Ch. (Chlamydelella) A. gelifactus	Ch. dispersus Rhodomonas sp. C. melosiroides S. acus Ch. (Chlamydelella) A. gelifactus	Ch. dispersus Rhodomonas sp. C. melosiroides S. acus Ch. (Chlamydelella) A. gelifactus
Células ml ⁻¹	1000-2000	2000-6000	2000-6000	2000-6000	6000-2000	6000-2000	2000-4000	2000-5000	2000-5000	4000-6000	4000-6000	1000-500	1000-2000	
Diversidad (bits cel ⁻¹)	3	3,5	3,5	3,5	2,5	2,5	3	3-3,5	3-3,5	3,5-2,5	3,5-3	3,5-3	1,5-2,5	
Luz (cal cm ⁻² día ⁻¹)	224	381	381	381	470	470	608	504	504	370	188	188	169	
Temperatura (°C)	9,8-8,9	11,5-13	11,5-13	11,5-13	17,2-20	17,2-20	21,7-23,3	24,4-26	24,4-26	24,6-20,1	17,6-14,2	17,6-14,2	12,5-9,8	
Gradiente térmico	-0,005	0,12	0,12	0,12	0,38	0,38	0,46	0,47	0,47	0,27	0,002	0,002	0,008	
Flujo ascendente	nulo	poco intenso	poco intenso	poco intenso	intenso	intenso	nulo	nulo	nulo	nulo	muy intenso	muy intenso	poco intenso	
Nutrientes (NO ₃ , PO ₄ μg-at l ⁻¹)	2,5	0,5	2,65	0,25	0,15	0,15	0,4	0,59	0,59	0,20	5,67	0,17	11,3	
Zooplancton	Filina sp.	Filina sp.	Filina sp.	Filina sp.	Filinia sp. Pedalia mira Pedalia fennica Tropocyclops prasinus Arctodiaptomus salinus	Filinia sp. Pedalia mira Pedalia fennica Tropocyclops prasinus Arctodiaptomus salinus	Filinia sp. P. mira P. fennica Polyarthrs sp. A. salinus T. prasinus D. brachyurum	P. mira P. fennica P. sp. A. salinus T. prasinus D. brachyurum	P. mira P. fennica P. sp. A. salinus T. prasinus D. brachyurum	P. mira P. fennica A. salinus D. brachyurum	P. mira P. sp. T. prasinus	P. mira P. sp. T. prasinus	Pedalia sp. T. prasinus	

Sucesión → Regresión ←

necían en las capas bajas y sedimentos. El fitoplancton vuelve a incrementarse, alcanzando el primer máximo de primavera a mediados de abril, al que contribuyen gran número de especies. Este primer máximo coincide con el máximo de nitratos del período (primavera y verano) y de clorofila *a*. Este período se caracteriza por especies más numerosas que el máximo anterior, de tasa de renovación rápida; junto a las células pequeñas aparecen formas de mayor talla. Cabe destacar aquí el aumento de talla que experimentan a fines de abril *Cyclotella glomerata* y *C. melosiroides*, doblando su diámetro la primera y aumentando en un tercio la segunda, las causas de este fenómeno no se conocen. Podría ser la respuesta a una disminución de la temperatura, la consecuencia de algún proceso de auxosporulación, o bien la sustitución de unos morfos o razas por otros. Esta última hipótesis parece ser aceptada por RUTTNER en relación con *Asterionella formosa*. Dicho autor habla de una raza invernal y de una raza estival; pero no creemos que éste sea el caso en *Cyclotella*, pues las observaciones al microscopio electrónico nos hubieran permitido observar diferencias estructurales, de existir, y la única observada es que las valvas de primavera están más silificadas (al disponer, posiblemente, de una mayor concentración de silice) que las de verano y comienzos del otoño. La auxosporulación no ha sido observada en *Cyclotella*, y, por otra parte, el aumento de talla fue gradual desde marzo hasta junio. Parece por tanto más verosímil ver una simple respuesta a un cambio de temperatura, pudiendo ocurrir que ésta no fuera instantánea, sino que se desarrollara con un cierto retraso y de modo gradual.

Mayo fue un mes borrascoso, en el que la entrada de agua por el fondo determina un descenso de la temperatura en todo el perfil vertical (por término medio disminuye 3,5°C) que había ido en aumento de marzo a abril. El agua se enriquece en fosfatos, pero no en nitratos, de ciclo más lento. Este enriquecimiento determina el segundo máximo de primavera, con el máximo de productividad de todo el período.

El agotamiento de los nutrientes en el agua marca el final del máximo de primavera; a la disminución de plancton contribuye el

incremento de los animales planctónicos (ver tabla 15).

En junio se inicia la estratificación térmica del lago (fig. 11 A) que limita tres zonas: epilimnion, iluminado, con temperatura dependiente de la del ambiente; el metalimnion con luz escasa y fuerte gradiente térmico, y el hipolimnion, sin luz visible, térmicamente aislado a una temperatura algo superior que la que tenía el lago antes de la estratificación. Esta zonación influye en la distribución de la biomasa. En la capa superior la biomasa del plancton es mayor y también su producción, al estar toda ella suficientemente iluminada. Las algas se acumulan luego por sedimentación en el metalimnion y se distribuyen más uniformemente en el hipolimnion (fig. 31). La composición relativa del plancton en las distintas capas no es idéntica, a consecuencia de las diferencias térmicas y de iluminación señaladas antes, junto con la distribución de los nutrientes. Bacilariófitas y dinofíceas abundan en el epilimnion y en el metalimnion; criptomonadales, clorofíceas y crisofíceas, en las capas bajas del metalimnion e hipolimnion. Las causas de esta distribución, probablemente, son varias; en unas especies tal vez sea la temperatura baja lo que le permite su persistencia en las capas no iluminadas del lago, como es el caso de las crisofíceas, y, en especial de *Dinobryon divergens*, que aparece en el lago a fines de verano cuando la concentración de fosfatos en el agua es muy baja; se halla en el metalimnion y sólo cuando la temperatura disminuye, a fines de septiembre e inicios de octubre, aparece en las capas superficiales. *Chrysococcus tessellatus*, después de la proliferación de primavera, se mantiene en el epilimnion hasta mediados de julio, independientemente de la intensidad luminosa, que presenta su máximo en junio, y es en agosto cuando va descendiendo hacia el fondo. En lo que respecta a las clorofíceas, en particular las anquistrodesmáceas, que constituyen la familia de presencia más constante a lo largo de todo el ciclo, creemos que su permanencia por debajo del metalimnion se relaciona más bien con la nutrición, unida a una capacidad de asimilación a baja intensidad luminosa, pues proliferan en diciembre, después de la mezcla de otoño, cuando la intensidad luminosa es mínima. Por lo que respecta a las dinofla-

geladas, su desarrollo en el epilimnion a mediados de verano está en relación con la capacidad de movimiento de estos organismos, capaces de situarse a determinado nivel y utilizar concentraciones muy bajas de nutrientes por renovación del agua que baña sus células. En cuanto a las diatomeas, son especies poli o mesotermas propias de lagos oligotróficos de aguas pobres en nutrientes, por tanto las condiciones del epilimnion no

etapa del ciclo, en la cual se manifiesta mejor la estratificación vertical del plancton que representa un proceso de diferenciación comparable quizá con la heterogeneidad horizontal encontrada por MARGALEF (1958) hacia el final de las sucesiones en la ría de Vigo. La estratificación se irá acusando a medida que avanza el verano, sigue aumentando la temperatura del epilimnion, por agitación superficial aumenta el espesor de la capa

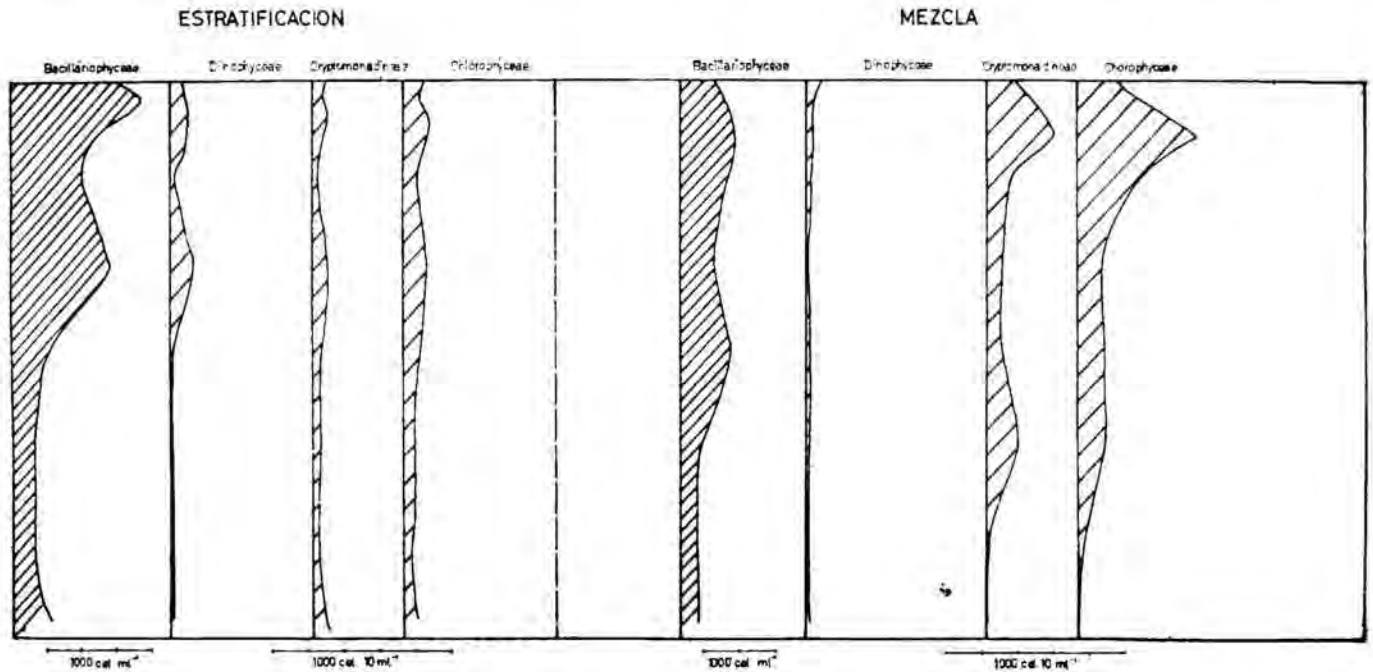


FIG. 31. — Distribución vertical de los principales grupos del fitoplancton en dos periodos diferentes, de estratificación y de mezcla respectivamente. — *Spatial distribution of the principal groups of planktonic algae in two situations, typical of stratification and mixing, respectively.*

les resultan desfavorables. Las cianofíceas son relativamente más abundantes en las capas bajas del hipolimnion, tal vez porque un fenómeno de competencia las mantiene confinadas a profundidades relativamente grandes, pues en otros niveles, sólo desarrollan una biomasa importante en los momentos de menor actividad general de otras algas, por ejemplo en diciembre.

Todos estos organismos nos dan otro máximo a finales de julio, máximo que no viene acompañado de un máximo de productividad, debido a la poca asimilación inorgánica de carbono. La alcalinidad que había ido disminuyendo de abril a junio, vuelve a incrementarse, aun cuando la temperatura está en aumento. Todo esto nos indica la poca actividad de las especies estrictamente autotróficas (si exceptuamos la capa situada entre los 5 a 7 m). Hemos llegado a la última

de mezcla y la termoclina va profundizando. En estas condiciones la actividad de los autótrofos es importante en las capas profundas (10 m).

A finales de agosto y en septiembre podemos hablar del comienzo de la sucesión de otoño; el agua se halla enriquecida en sílice, nitratos y fosfatos, seguramente por aporte desde las orillas, procedentes de la descomposición de la materia orgánica del litoral. El transporte pudo ser acelerado por los motores fueraborda durante los campeonatos de esquí acuático que suelen celebrarse en esta época. Las especies propias del verano van decreciendo y a medida que disminuyen la intensidad luminosa y la temperatura, se inicia por convección la mezcla de otoño en las capas epi y metalimnéticas; en este momento aumenta el número de especies que contribuyen al aumento del plancton, aun-

que no son muchas. Esta proliferación alcanza su máximo a principios de octubre.

A mediados de octubre las lluvias de otoño fueron muy intensas y la entrada de agua por el fondo completa la mezcla vertical de otoño y enriquece el agua en nutrientes, especialmente en sílice y nitratos. El nitrato alcanzó una concentración muy superior a la del año anterior, siendo éste la causa del decrecimiento brusco, a pesar de la disponibilidad de sílice, de *Cyclotella glomerata*, que durante todo el otoño de 1969 se había mantenido con una biomasa muy superior a la de 1970. Aunque sigue siendo la especie dominante, compiten con ella otras especies que hasta estos momentos se habían presentado en el lago solamente de forma esporádica: *Chlorella vulgaris* y *Dictyosphaerium pulchellum*.

A partir de este momento, al aumentar la turbiedad del agua, la actividad de las algas se limita a una capa muy superficial y la tasa de multiplicación de las mismas no es muy alta.

A lo largo del otoño, *Cyclotella glomerata* y *C. melosiroides* presentan una tasa de crecimiento muy baja, por el contrario *Chlorella vulgaris* y *Dictyosphaerium pulchellum*, van aumentando más rápidamente, en particular la primera especie, que alcanza su máximo a fines de diciembre.

La distribución de los distintos grupos en el plancton nos lleva al siguiente resumen:

Plancton de primavera: dominancia de diatomeas, intensidad luminosa alta, disponibilidad de nutrientes.

Plancton de verano: crecimiento activo de las dinoflageladas, pocos nutrientes, aparición de *Dinobryon divergens* y *Anabaena macrospora*.

Plancton de otoño: un máximo con *Cyclotella* y otro máximo tardío con clorofíceas: *Chlorella vulgaris* y *Dictyosphaerium pulchellum*.

Plancton de invierno: primer máximo, fugaz, con criptofíceas: *Rhodomonas*, seguido de la multiplicación de *Cyclotella*.

PERSISTENCIA DE ESPECIES EN LOS MOMENTOS DE MULTIPLICACIÓN MÍNIMA

Las especies más abundantes a lo largo de todo el ciclo: *Cyclotella glomerata* y *C. me-*

losiroides presentan fluctuaciones, pero nunca dejan de ser dominantes (fig. 28).

Por el contrario, otras especies menos abundantes, con requerimientos nutritivos más específicos o más influenciadas por los factores físicos, luz y temperatura, durante el período desfavorable pueden encontrarse en el agua en un estado de vida latente, en el sentido de mantenerse sin multiplicarse, como en el caso de *Ceratium hirundinella*, que persiste así durante otoño e invierno; *Botryococcus braunii*, en invierno, primavera y parte del verano; *Synedra acus* en invierno y segunda mitad del verano. Otras especies pasan el período desfavorable en las capas profundas del agua, como *Cyclotella comta* o en las capas superficiales de los sedimentos. En sedimentos (obtenidos a un metro de profundidad bajo el nivel del sedimento actual) que quedaron expuestos a la luz durante un período de tiempo considerable, crecieron en abundancia especies que actualmente son accidentales en el lago, posiblemente porque las condiciones actuales del mismo, por lo que respecta a nutrientes, le son desfavorables: *Cyclotella meneghiniana*, *Nanocula sp.*, *Fragilaria construens*, *Anabaena macrospora*, *Phormidium sp.* y otras cianofíceas filamentosas. La permanencia de estas formas, más propias de aguas eutróficas, en los sedimentos, nos hace pensar en la posibilidad de que el lago haya pasado en algún momento, por una fase de eutrofia, o, por lo menos, tiene la potencialidad de desarrollar en poco tiempo una flora adaptada a condiciones eutróficas.

SUCESIÓN EXPRESADA COMO CARACTERES SINTÉTICOS. DIVERSIDAD E ÍNDICE P/B

Las variaciones cuantitativas y cualitativas del fitoplancton han sido ya consideradas en el marco de una sucesión (tabla 15) teórica.

En general, en cada sucesión pueden distinguirse tres etapas (MARGALEF, 1958): (1) Fase de crecimiento, caracterizada por algas de pequeña talla, por tanto con valores altos en relación superficie/volumen; elevada concentración de nutrientes en el medio y alta tasa de renovación. Dominan las diatomeas. (2) Comunidad más heterogénea, con especies de mayor talla y una menor tasa de renova-

ción. (3) Aumenta la heterogeneidad en la comunidad, aparece una mayor proporción de formas móviles, con requerimientos nutritivos más complejos.

A estas tres etapas les corresponden ordinariamente valores crecientes del índice de diversidad. Así en la etapa 1 es frecuente observar diversidades inferiores a 2 bits por célula para pasar a valores próximos a 5 bits por célula en la etapa final de la sucesión.

Aquí se ha intentado tener una idea aproximada de la tasa de renovación (P/B) a través de la cantidad de carbono asimilado por millón de células por unidad de tiempo; en realidad hubiera sido más exacto dividir la producción por el volumen medio de las células.

Los distintos cocientes calculados, se han distribuido en clases definidas según una progresión geométrica. Los valores más frecuentes caen en la clase de 0,1 a 0,3 $\mu\text{g C}/10^6 \text{ cél. h}^{-1}$, promediadas sobre todo el perfil vertical. El 60 % de los cocientes queda comprendido entre 0,1 y 3,1 $\mu\text{g C}/10^6 \text{ cél. h}^{-1}$, correspondiendo los valores más altos a la zona eufótica donde tiene lugar fundamentalmente la asimilación de carbono.

Examinando la distribución de este cociente para distintas etapas de la sucesión (figura 32) vemos que la tasa más alta corresponde a la sucesión otoñal, cosa que no nos debe extrañar, si recordamos que las especies dominantes acompañantes de *Cyclotella glomerata* son entonces de pequeña talla: *Chlorella vulgaris* y *Dictyosphaerium pulchellum* (ambas de dimensiones celulares alrededor de las 3 μm); a esta etapa le corresponde una diversidad de 2,5-3 bits por célula; por el contrario, la tasa de renovación es mínima en invierno, con una diversidad de 1,5 a 3,5 bits por célula. En primavera, la tasa de renovación es bastante alta, sin embargo como el máximo de primavera ocurre después del mínimo de temperatura cuando, como hemos señalado antes, se aprecia un aumento de tamaño de las especies dominantes: *Cyclotella glomerata-melosiroides*, *C. comta* y *Synedra acus*; la diversidad es de 3 a 3,5 bits por célula. En verano la tasa de renovación disminuye, y en la primera mitad de este período la diversidad es creciente, de 2,5 a 3,5 bits por célula, para volver a disminuir a 2,5 al iniciarse la sucesión de otoño.

Llama la atención la uniformidad de la diversidad (fig. 33) en valores más bien altos, si exceptuamos el período de finales de otoño e inicios del invierno; ello no debe extrañarnos en demasía si tenemos en cuenta dos hechos:

1) Banyoles es un lago oligotrófico, por tanto, con especies adaptadas a bajas concentraciones de nutrientes. En los momentos de máxima producción, que es cuando hay un incremento de nutrientes en el medio, no hay ocasión para un rápido proceso de acelerada competencia y eliminación, ni hay una especie que domine en supremacía sobre las demás, sino que se mantiene un cierto equilibrio entre ellas; hay dominancia pero no absoluta.

2) Por otro lado, el régimen hidrográfico de Banyoles, por alimentación subterránea, actúa también en los momentos de máxima proliferación algal arrastrando, en su flujo ascendente, hacia la superficie las especies que iban sedimentando o se hallaban refugiadas en el fondo, éstas, al llegar a la capa iluminada, encuentran a su disposición nutrientes en relativa abundancia e incrementan su biomasa. En todo caso contribuyen a mantener un plancton mezclado de diversidad no muy baja.

10. CONCLUSIONES

En cada capítulo ya se han formulado algunas conclusiones y aquí sólo cabe destacar que Banyoles es un lago de características poco comunes, principalmente como consecuencia de su alimentación subterránea. Es un lago cárstico, en cuya cubeta y cuenca hay yeso eocénico, y el agua que recibe circula por calizas y margas, igualmente eocénicas.

Este régimen determina:

1) Inversión térmica en el período de mezcla, con diferencias de hasta 8°C entre el mixolimnion y un monolimnion con fango en suspensión, fenómeno que se mantuvo hasta la primavera en el ciclo estudiado; pero que puede mantenerse hasta el verano en un año de lluvias abundantes.

2) Aumento de la turbiedad en las aguas en otoño e invierno, por lo que la máxima transparencia se da en verano, alrededor de los 5 m.

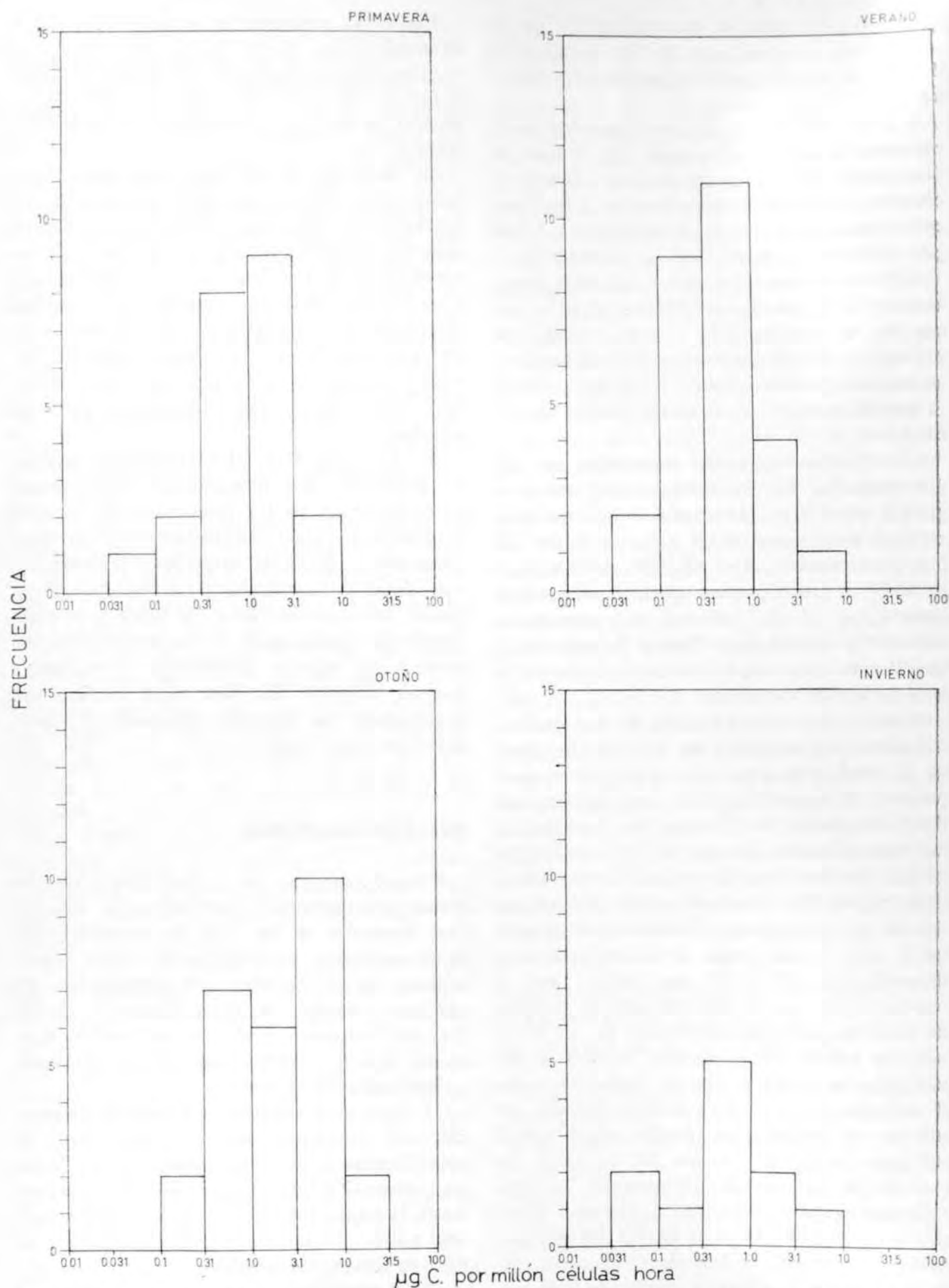


FIG. 32.—Frecuencias de los distintos valores observados en la cantidad de carbono asimilado por millón de células y hora, en las diferentes estaciones del año. Las clases se establecen según una escala logarítmica. — Distribution of the different observations of amount of carbon assimilated per million of cells and hour, according to the different seasons. Classes defined on a logarithmic scale (abscissae).



FIG. 33. — Distribución de los valores de diversidad del fitoplancton, entre 0 y 20 metros, en función del tiempo y de la profundidad. La línea discontinua corresponde a 3 bits por célula. — *Distribution of phytoplankton diversity according to time and depth; the interrupted line marks the limit of 3 bits per cell.*

3) Aguas muy mineralizadas, ricas en sulfatos y con una alcalinidad media de 4 meq. l^{-1} , alcalinidad que, con un pH alrededor de 7,4-7,6, es debida fundamentalmente a los bicarbonatos.

4) Oxígeno abundante en todo el perfil vertical, de 4 a 6 ml $O_2 l^{-1}$, sólo con ligera anoxia en el hipolimnion al finalizar el verano.

5) Escasez de nutrientes, en particular de fosfato, de 0,08 a 0,5 $\mu g-at P-PO_4 l^{-1}$, probable consecuencia de la coprecipitación con carbonato cálcico y de la poca importancia de la sedimentación y mineralización de materia orgánica en el sedimento.

6) La escasez de nutrientes determina una productividad baja (el máximo de carbono asimilado fue de 9 mg $C m^{-3} h^{-1}$, a 5 m la segunda quincena de mayo) ya que la biomasa es asimismo baja. No corresponde exactamente a un lago oligotrófico, en parte por ser las especies dominantes de pequeño tamaño celular: *Cyclotella glomerata*, *C. melosiroides* en el máximo de primavera, *Chlorella vulgaris* acompaña a *C. glomerata* en el otoño y *Rhodomonas minuta* y *Rh. minuta* variedad *nannoplanctonica* en la pequeña proliferación de invierno.

Puede considerarse como un lago cárstico oligotrófico, de poca producción, como es

notorio entre los pescadores. Actualmente los lagos oligotróficos evolucionan rápidamente hacia la eutrofia bajo la influencia humana. El de Banyoles no permanece oligotrófico por especial cuidado del hombre, sino gracias a sus características hidrográficas.

Nuestra conclusión más importante es dirigir un llamamiento a los habitantes de su contorno para que no modifiquen su lago y las orillas del mismo, si realmente quieren conservar su joya. No olviden que, en potencia, «L'Estany» guarda en sus sedimentos las especies propias de los lagos eutróficos y que el malogrado «Estany del Vilá» está muy cerca, con una gran reserva de organismos capaces de multiplicarse rápidamente en aguas fértiles y contaminadas; pero que no logran proliferar en el lago principal, a pesar de que pasan fácilmente cuando «L'Estanyol» se desborda, como ocurre en los períodos lluviosos. La mejor conservación de la naturaleza es intervenir lo menos posible en ella, y si tenemos la suerte de que el lago de Banyoles está defendido de la eutrofización por recibir aguas profundas, sepamos aprovechar esta ventaja, alterando lo menos posible las orillas con obras y desagües, factor constante de eutrofia. No sea que una política turística, de visión chata, produzca daños irreparables.

SUMMARY

Introduction

The Banyoles lake is an inundation polje, formed by several dolines fed intermittently by underground waters very rich in sulfate, particularly magnesium sulfate.

The phytoplankton and the primary productivity have been studied in their relation to the physicochemical properties peculiar to this lake.

The Banyoles lake is an oligotrophic-alkaline one. The dominant species in the plankton are two *Cyclotella* of small size: *C. glomerata* and *C. melosiroides*. The lake is poor in Cyanophyceae and there are few Chlorophyceae and Dinophyceae; the Chlorophyceae formed an important volume only in the autumn of 1970, during a period subsequent to heavy rains. The Dinoflagellates, although they increased in diversity in summer, never managed to establish a significant mass. The winter plankton is rich in Cryptomonadineae, mainly *Rhodomonas minuta*.

The lake's productivity is very low; the maximum was $9 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ observed in the spring-summer bloom of 1970. This low productivity can be related to the low transparency of the lake and its poverty in nutrients.

Methods

The data were obtained from October 1969 to January 1971. The samples were taken fortnightly in the deepest area of the lake. Parameters measured and methods of measurement were as follows: 1. Temperature: thermistor. 2. Transparency: Secchi disc, 30 cm in diameter. 3. Total alkalinity and sulphates: chemical volumetric methods. 4. pH: Lovibond comparator. 5. Nitrates, nitrites, phosphates, and silicates: colorimetric methods (Strickland and Parsons, 1968). 6. Oxygen: Winkler method, modified by Carpenter. 7. Primary productivity: ^{14}C uptake (Steemann-Nielsen, 1952); samples incubated *in situ* for 2-4 hours. 8. Phytoplankton pigments: 1-2 liter samples filtered through glass fibre filters (Whatman GF/C) and extracted with methanol; concentration of chlorophyll *a* was computed with the formula of Talling and Driver (1963). 9. Phytoplankton cells: 100 ml of sample fixed with lugol were sedimented in a «combined chamber»; examination and cell counts were made with Utermöhl's «inverted» microscope.

Description

The Banyoles lake (Gerona) is located in north-eastern Spain, 42° N , $2^\circ 45' \text{ E}$, at a level of 175 m above the Mediterranean Sea.

The origin of the lake basin is tectonokarstic, settled in terraces with numerous faults. The

main fault runs through the lake axis. The basement rock consist partly in Eocenic gypsum, and its solution by underground water produces depressions oriented by the fault. Structurally, the lake is (fig. 1) a polje formed by several dolines or basins of different depths. The deepest basin has its bottom at 40 m below the actual level of the lake. Its morphology is irregular, shaped roughly in the figure of an eight; its maximal length is 2128 m, and the width is 775 m (in the northern part); the surface area is $10,6 \times 10^6 \text{ m}^2$ and the volume is $17 \times 10^6 \text{ m}^3$.

The lake daily drains $43\,200 \text{ m}^3$ of water; the evaporation loss is $3000 \text{ m}^3 \text{ day}^{-1}$, and the gain from surface springs is only $1803 \text{ m}^3 \text{ day}^{-1}$. The remainder enters the lake through the bottom, with an average flow of $43.200 \text{ m}^3 \text{ day}^{-1}$.

Physical and chemical features of the lake

With respect to temperature (fig. 11 A), the lake of Banyoles is dimictic, with a very clear thermal inversion in the autumn-winter period. After the first rainfalls of autumn (period of maximum pluviocity), the entrance of water through the lake bottom uplifts the deposits, which then lie in suspension in a layer of water from 15-20 m above the bottom. This layer behaves like a static marine turbidity current, and is thermically isolated from the water involved in the general circulation. During the autumn and winter season the clay sediments again, and from Decembre till March this muddy layer is presente only from 35-40 m, this being the period when vertical mixing reaches the lake bottom. After that, the concentration of nutrients in the water increases ($1 \mu\text{g-at PO}_4 = 1^{-1}$, $3 \mu\text{g-at NO}_3 = 1^{-1}$), concurrent with the spring increase in insolation. The consequence is the spring bloom, between April to June, which maximum coincides with the increase in production and the highest concentration of chlorophyll *a*.

Coinciding with the greatest activity of the phytoplankton, the alkalinity decreases in the surface water (the upper 5 m), from 4 meq l^{-1} to 2.5 meq l^{-1} ; carbonates probably are precipitated, and the pH increases from 7.6 to 8. Oxygen also has its maximum in the surface waters (8 ml l^{-1}), the water being oversaturated (140 %). In an opposite trend, silica is decreasing, since the dominant algae are at this time the diatoms *Cyclotella glomerata*, *C. melosiroides*, and *C. comta*.

As a result, in the period following the spring maximum, the total carbonate alkalinity of the water below the thermocline increases to 4.5 meq l^{-1} , with the result of a redissolution of great amounts of silica. This process climaxes with concentrations of $300 \mu\text{g-at Si l}^{-1}$. The oxygen decreases below 1 ml l^{-1} , and the pH chan-

ges accordingly, but the extreme conditions found in eutrophic lakes are not reached.

Primary production, pigments and cell numbers

The productivity-depth curves are strikingly similar to the type I (fig. 12) according to Fiedler (1964). The euphotic layer is not very thick, because of the turbidity contributed by clay, gypsum, and carbonates during the period of stratification. The maximum Secchi disc reading occurred in the first half of July, and was 5.6 m; the maximum transparency is always observed in summer, when the water is stratified, and the minimum (1.5 m) in winter (first half of December in 1969). The average transparency is 2.8 m. As a consequence the maximum in photosynthetic activity occurs between the surface and 5 m. The intensity of solar radiation varies from 138 cal cm⁻² day⁻¹ in January to 546 cal cm⁻² day⁻¹ in July.

During the annual cycle, two phytoplankton maxima were observed (figs. 20, 25) a spring bloom in May with a production of 9 mg C m⁻³ h⁻¹, and in January 1971 another maximum of 7 mg C m⁻³ h⁻¹. The reasons for this second maximum are not clear: the density of cells in the layer from surface to 3 m depth was 500-2000 cells ml⁻¹ (in the spring, the cell count was 4000-6000 cells ml⁻¹), and its activity was obvious, since the concentration of nutrients decreases, but a proportional increase of chlorophyll was not observed. We might consider a possible contribution of photosynthetic bacteria, but we lack quantitative data. We could only observe that bacteria were present between 3-5 meters at this time.

Another small maximum in the productivity can be observed (5 mg C m⁻³ h⁻¹) in the beginning of autumn, coinciding with the diminution of temperature and an increase in the nutrient concentration. This is reflected also in an increase in the number of cells and in the chlorophyll *a* concentration. For the rest of the year

the quantity of assimilated carbon is in the range of 1 mg C m⁻³ h⁻¹ in the first 5 m (down to 10 m during the period of maximum Secchi disc transparency). About 0.5 mg C m⁻³ h⁻¹ is fixed between 5-15 m, and around 0.1 mg C m⁻³ h⁻¹ at 20 m.

The chlorophyll *a* concentration (fig. 19), given in mg m⁻³, was in reasonable agreement with the productivity except during January 1971, as already mentioned. The highest concentration occurs between 0-5 m. The minimum was observed: (a) in winter when the intensity of solar radiation is at its minimum; (b) at the time of greatest solar heating in the summer. The first maximum (4 mg Chl-*a* m⁻³) takes place before the spring bloom; the second maximum, in autumn, gave a value of 2 mg Chl-*a* m⁻³.

In the figure 30 the distribution of phytoplankton throughout the annual cycle is given. There was a maximum in the spring-summer bloom of between 4000-6000 cells ml⁻¹. The dominant species at this time were: *Cyclotella glomerata*, *C. melosiroides*, *C. comta*. The first species is constant throughout the year. The others are found at all times, but present distinct peaks. *C. comta*, in particular, showed a sharp increase, which made the species dominant, after a long summer of rapid decrease. This was less evident with *C. melosiroides*. At the end of summer *Chlorella vulgaris* begins to increase. It reaches its maximum after the October rains, without overnumbering the *Cyclotella* species. Perhaps the presence of *Ch. vulgaris* in the autumn of 1970 was the result of an increase of NO₃⁻ in the water, due to the overflow of littoral after strong rains. The return of water to the lake may bring with it the nitrate from surrounding land.

After November, when *Ch. vulgaris* decreases, *Rhodomonas minuta*, present during all of the cycle, increases in number. It was dominant in January between the surface and 3 m. At the same time *C. glomerata* increases, and was an abundant species during the winter and until the spring bloom.

BIBLIOGRAFÍA

- BARLOW, J. P. & BISHOP, J. W. — 1965. Phosphate regeneration by zooplankton in Cayuga Lake. *Limnol. Ocean.*, 10 (Suplement): R 15-R 24.
- BIRGE, E. A. — 1915. The heat budgets of American and European lakes. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts*, 18: 166-213.
- BLASCO, D. — 1971. *Acumulación de nitritos en determinados niveles marinos por acción del fitoplancton*. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, 223 págs.
- BOURRELLY, P. — 1957. Recherches sur les Chrysophycées: Morphologie, Phylogénie, Systématique. *Revue algolog.*, Mémoire hors-série, 1: 407 págs.
- BREED, R., MURRAY, E. G. D., & SMITH, N. R. — 1957. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*: 1094 págs. The Williams & Wilkins Comp. Baltimore.
- BRUNSKILL, G. J. — 1969. Fayetteville Green Lake, New York. II. Precipitation and sedimentation of calcite in a meromictic lake with laminated sediments. *Limnol. Ocean.*, 14: 830-847.
- BRUNSKILL, G. J., & LUDLAM, S. D. — 1969. Fayetteville Green Lake, New York. I. Physical

- and chemical limnology. *Limnol. Ocean.*, 14: 817-829.
- BUCH, K. — 1930. Die Kohlensäurefaktoren des Meerwassers I. *Rapp. Cons. Explor. Mer.*, 67: 5-88.
- BURTON, J. D., LEATHERLAND, T. M., & LISS, P. S. — 1970. The reactivity of dissolved silicon in some natural waters. *Limnol. Ocean.*, 15: 473-476.
- CLEVE-EULER, A. — 1951. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Fjärde serien X, t. VI, Band 21: 162 pp.
- COLE, G. A. — 1963. The American Southwest and Middle America, págs. 393-434 in *Limnology in North America*, ed. D. Frey. The University of Wisconsin Press, Madison.
- COOPER, L. H. N. — 1948. Some chemical considerations on the distribution of iron in sea water. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 27: 314-321.
- DICKMAN, M. — A quantitative method for assessing the toxic effects of some water soluble substances, based on changes in periphyton community structure. *Wat. Res.*, 3: 963-972.
- DOMOGALLA, B. P., FRED, E. B., & PETERSON, W. H. — 1926. Seasonal variations in the ammonia and nitrate content of lake waters. *J. Amer. Wat. WKS. Ass.*, 15: 369-395.
- DREIMANIS, A. — 1965. Tills of southern Ontario: págs. 80-96 in R. E. Leggett (ed.) *Soil in Canada*. Univ. of Toronto Press, Toronto, Ontario.
- DUGDALE, R. C., & DUGDALE, V. A. — 1961. Sources of phosphorus and nitrogen for lakes on Afognek Island. *Limnol. Ocean.*, 6: 13-23.
- 1962. Nitrogen metabolism in lakes: II. Role of nitrogen fixation in Sanctuary Lake, Pennsylvania. *Limnol. Ocean.*, 7: 170-177.
- EASTIN, J., HASKINS, F. A., SULLIVAN, C. Y., & VAN BAVEL, C. H. M. — 1969. *Physiological aspects of crop yield*, ed. by American Society of America Madison, Wisconsin, U.S.A.
- EDDY, S. — 1963. Minnesota and the Dakotas, págs. 301-315 in *Limnology in North America*. Ed. by D. Frey. The Univ. of Wisconsin Press, Madison.
- EDMONDSON, W. T. — 1961. Secondary production and decomposition. *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, 14: 316-339.
- EDMONDSON, W. T., ANDERSON, G. C., PETERSON, D. R. — 1956. Artificial eutrophication of Lake Washington. *Limnol. Ocean.*, 1: 47-53.
- EINSELE, W., & VETTER, H. — 1938. Untersuchungen über die Entwicklung der physikalischen und chemischen Verhältnisse im Jahreszyklus in einem mässig eutrophen See (Scheleinsee bei Langenargen). *Int. Rev. Hydrobiol.*, 36: 285-324.
- ELSTER, H. J. — 1961. Eine Beobachtung über die Sichttiefen im Bodensee (Ober und Untersee) während der Jahre 1932 bis 1935. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 46: 43-50.
- EMERSON, R., & LEWIS, C. M. — 1939. Factors influencing the efficiency of photosynthesis. *Amer. J. Bot.*, 26: 808-822.
- EWING, M., & HEEZEN, B. C. — 1952. Turbidity Currents and Submarine Slumps, and the 1929 Grand Banks Earthquake. *Amer. J. Sci.*, 250: 840-873.
- FINDENEK, I. — 1935. Limnologische Untersuchungen im Kärntner Seengebiet. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushaltes in Alpenseen. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 32: 369-423.
- 1964. Types of planktic primary production in the lakes of the Eastern Alps as found by the radioactive carbon method. *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, 15: 352-359.
- FISH, G. R. — 1952. Hydrobiology. In *Ann. Rep. E. Afr. Fish. Res. Org.*, 1952: 4-6.
- 1956. Chemical factors limiting growth of phytoplankton in L. Victoria. *E. Afr. Agr. J.*, 21: 152-158.
- FITZGERALD, G. P. — 1970. Aerobic lake muds for removal of phosphorus from lake waters. *Limnol. Ocean.*, 15: 550-556.
- FOTT, B. — 1948. A monograph of the Genera *Lagerheimia* and *Chodatella*. *Vest. Kalov. Spol. Nauk*.
- FOTT, B., & NOVAKOVA, M. — 1969. A monograph of genus *Chlorella*. The Fresh Water species. *St. of Phycol.*, 10-74. B. Fott, Ed. E. Schweiz. Verlag, Stuttgart.
- FUKUSHIMA. — 1957. A list of Japanese Freshwater Algae. (Including the Marine species of Blue-green Algae and Fossil Diatoms, 4) *The Journal of Yokohama Municipal Univ.*, S. C., 18, No. 75: 1-25.
- GARRELS, R. M., & MACKENZIE, F. T. — 1967. Origin of the chemical composition of some spring and lakes. In *Equilibrium Concepts in Natural Water Systems*: 222-254. Am. Chem. Society Washington.
- GEITLER, L. — 1932. *Cyanophyceae*. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, 1196 pp. Akad. Verlag, Leipzig.
- GOLDMAN, Ch. R. — 1960 a. Primary productivity and limiting factors in the three lakes of the Alaska Peninsula. *Ecol. Monogr.*, 30: 207-230.
- 1960 b. Molybdenum as a factor limiting Primary Productivity in Castle Lake, California. *Science*, 132: 1016-1017.
- 1961. Primary Productivity and limiting factors in Brooks Lake, Alaska. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 14: 120-124.
- 1964. Primary Productivity and micronutrient limiting factors in some North America and New Zealand lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 15: 365-374.
- 1966. Micronutrient limiting factors and their detection in natural phytoplankton population. In *Primary Productivity in Aquatic Environments*. Proc. I.B.P. Symposium Pallanza, April 26 - May 1, 1965. Ch. Goldman Ed.: 122-135. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.
- GOLDMAN, Ch. R., & WETZEL, R. G. — 1963. A study of the primary productivity of clear lake, Lake County, California. *Ecol.*, 44: 283-294.

- GOLDMAN, Ch. R., STULL, E. A., & DE AMEGAZA, E. — 1972. Vertical Patterns of primary productivity in Castle Lake, California. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 18 (3).
- GOLTERMAN, H. L. (edit.). — 1969. *Methods for Chemical Analysis of Fresh Waters*. I.B.P. Handbook, n.º 8, 172 págs. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edimburg.
- GORHAM, E. — 1964. Morphometric control of annual heat in temperate lakes. *Limnol. Ocean.*, 9: 525-529.
- GROSPIETSCH, Th. — 1958. *Wechseltierchen (Rhopoden)*. Kosmos Gesellschaft Naturfrunde, 80 págs.
- GUSEVA, K. A. — 1935. *Microbiology*, 4: 22-44. Moscow (English Transl.: Nat. Res. Co., Canada, Techn. Transl.: 1091). No visto, citado por LUND (1965) y por HUTCHINSON (1957).
- 1952. *Vsesonzu. gidrobiol. Obschch.*, 4: 3-92 (English Transl.: Nat. Res. Co., Canada Techn. Transl.: 1068).
- HAND, I. F. — 1941. A summary of total solar and sky radiation measurements in the United States. *Mon. Weath. Rev.*, Wash., 69: 95-125.
- HARNED, H. S., & BONNER, F. T. — 1945. The First Ionization of Carbonic Acid in Aqueous Solution of Sodium Chloride. *J. Amer. Chem.*, 67: 1026-1031.
- HARVEY, H. W. — 1967. Manganese and the growth of phytoplankton. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 26: 562-579.
- HERON, J. — 1961. The seasonal variation of the phosphate, silicate and nitrate in waters of English Lake Distric. *Limnol. Ocean.*, 6: 338-346.
- HILL, M. N. — 1963. *The Sea, V.2, The Composition of Sea-Water. Comparative and descriptive Oceanography*, 554. John Wiley & Sons. New York.
- 1966. *The Sea, V.3, The Earth Beneath the Sea History*, 963 págs. John Wiley & Sons. New York.
- HIRANO, M. — 1969. Freshwater algae from Rangtang Himal, Nepal Himalaya. *Contb. Biolog. Lab. Kyoto Univ.*, n.º 22.
- 1971. Freshwater Algae of the Northwestern Himalaya. *Contb. Biolog. Lab. Kyoto Univ.*, n.º 23.
- HOLDEN, A. V. — 1959. Fertilization experiments in Scottish freshwaters lochs. II. Southerland, 1954. Part 1. Chemical and botanical observations. *Sci. Invest. Freshwat. Fish. Scot.*, 24 págs.
- 1961. The removal of dissolved phosphate from lake waters by bottom deposits. *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, 14: 247-251.
- HOPKING, E. F. — 1930. The necessity and function of manganese in the growth of *Chlorella*. *Science*, 72: 609-610.
- HUBER-PEZTALOZZI, G. — 1941. 1968, Das Phytoplankton des Süßwassers. *Die Binnengewässer*, 2-5. E. Schweizerbartsche Verlag, Stuttgart.
- HUSTEDT, F. — 1930 a. Bacillariophyta (Diatomeae). In Pascher *Die Süßwassersflora Deutschland, Österreichs und der Schweiz*, 10. Verlag V. G. Fisher. Jena.
- 1930 b. Die Kiessenalgen, t. 1 y 2, *Rabenhort's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreichs und der Schweiz*, Akad. Verlag, Leipzig.
- HUTCHINSON, E. — 1957. *A Treatise on Limnology. I. Geography Physics and Chemistry*, 1015 págs. John Wiley & Sons. New York.
- 1967. *A Treatise on Limnology. II. Introduction to lake Biology and the Limnoplankton*, 1115 págs. John Wiley & Sons. New York.
- HUTCHINSON, E., & BOWEN, V. T. — 1947. A direct demonstration of the phosphorus cycle in small lakes. *Proc. Nat. Acad. Sci., Wash.*, 33: 148-153.
- JONES, B. F., RETTING, S. L., & ENGSTER, H. P. — 1967. Silice in alkaline brines. *Science*, 158: 1310-1312.
- KAHL, A. — 1930. Ciliata (Infusoria). *Die Tierwelt Deutschland und der angrenzenden Meeresteile*, 18 Teil, 886 págs. Verlag von Gustav Fischer. Jena.
- KESSLER, E., & CZYGAN, F. C. — 1967. The effect of the Iron supply on the Activity of Nitrate and Nitrite Reduction in Green Algae. *Archiv. für Mikrobiologie*, 60: 282-284.
- KESTER, D., & PYTKOWICZ, R. — 1969. Sodium, magnesium and calcium sulfate ion-pairs in seawater at 25°C. *Limnol. Ocean.*, 14 (3).
- KOSAROV. — 1972. Le rapport corrélatif entre la lumière et la repartition du phytoplancton dans le lac Prespa. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 18: 489-493.
- KRISTIANSEN, J. — 1959. Flagellates from some Danish pond. *Dansk. Bot. Ark.*, 18: 9-55.
- KUENEN, Ph. H. — 1937. Experiments in connection with Daly's hypothesis on the formations of submarine canyons. *Leidsche. Geol. Med.*, 8: 327-335. (Citado en Hill, 1966.)
- KUZNETSOV, S. I. — 1952. The role of the microorganisms in the cycling of substances in the lakes. *URSS Acad. Sci. Press. Moscow*.
- 1968. Recent studies of the role of microorganisms in the cycling of substances in lakes. *Limnol. Ocean.*, 13: 211-224.
- LEGNEROVA, J. — 1965. The genera *Ankistrodesmus* Corda and *Raphidium* Kützig and their position in the family Ankistrodesmaceae. *Preslia*, 37: 1-8.
- 1969. The systematics and ontogenesis of the genera *Ankistrodesmus* Corda and *Monoraphidium*. In *Studies in Phycology*, pp. 75-145. Ed. B. Fott.
- LEWIN, J. C. — 1954. Silicon metabolism in diatoms. I. Evidence for the role of reduced sulfur compounds in silicon utilization. *J. Gen. Physiol.*, 37: 589-599.
- LEMMERMANN, E., BRUNNTHALER, J., & PASCHER, A. — 1915. Chlorophyceae. *Die Süßwasser-Flora Deutschland, Österreichs und der Schweiz*, 5. Jena.
- LUND, J. W. G. — 1950. Studies in *Asterionella formosa* Hass. II. Nutrient depletion and the spring maximum. *J. of Ecol.*, 38: 15-35.

- 1962. A Rarely Recorded but very common British Alga *Rhodomonas minuta* Skuja. *Brit. Phycol. Bull.*, 2: 133.
- 1964. — Primary production and periodicity of phytoplankton. *Ver. int. Ver. Limnol.*, 15: 37-56.
- 1965. The Ecology of the Freshwater Phytoplankton. *Biol. Rev.*, 40: 231-293.
- MACAN, T. T. — 1970. *Biological studies of the English Lakes*, 260 págs. Longman Ed. London.
- MACKERETH, F. J. H. — 1953. Phosphorus utilization by *Asterionella formosa* Hass. *J. Exp. Bot.*, 4: 296-313.
- MANNY, B. A. — 1969. The relationship between organic nitrogen and the carotenoid to chlorophyll *a* ratio in five freshwater phytoplankton species. *Limnol. Ocean.*, 14: 69-79.
- MARGALEF, R. — 1946. Materiales para el estudio del lago de Bañolas. *Publ. Inst. Biol. Aplicada*, 1: 27-78.
- 1947. Estudios sobre la vida en las aguas continentales de la región endorreica manchega. *Publ. Inst. Biol. Aplicada*, 4: 5-51.
- 1954. Consideraciones sobre la determinación cuantitativa del fitoplancton por la valoración de pigmentos solubles y los factores que afectan a la relación entre la cantidad de pigmentos y peso seco. *Publ. Inst. Biol. Aplicada*, 16: 71-84.
- 1958. Temporal sucesion and the spatial heterogeneity in phytoplankton. In *Perspectives in Marine Biology*: 323-349 págs. Ed. A. A. Buzzati-Traverso. Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles.
- 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplankton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. *Rapp. Proc. Verb. C.I.E.S.M.M.*, 15 (2): 277-281.
- 1963. Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesión y distribución del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. *Inv. Pesq.*, 23: 11-52.
- 1964. Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 15: 169-175.
- MEGARD, R. O. — 1968. Planktonic photosynthesis and the environment of calcium carbonate deposition in lakes. *Univ. Minn. Limnol. Res. Center Interim Rep.*, 2: 1-47.
- MELOCH, V. M., LAEDER, G., SAFRANSKY, L., & JUDAY, C. — 1938. The silica and diatom content of Lake Mendota water. *Trans Wis. Acad. Sci. Arts*, 31: 363-376.
- MILOVANOVIC, D. — 1967. A one-year study of the Primary Production in Lake Skadar. *Archiv. Bioloških Nauka*, 19: 165-181.
- MORTIMER, C. H. — 1941. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. I and II. *J. Ecol.*, 29: 280-329.
- 1942. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. III and IV. *J. Ecol.*, 30: 147-201.
- 1971. Chemical exchanges between sediments and water in the Great Lakes. Speculations on probably regulatory mechanisms. *Limnol. Ocean.*, 16: 387-404.
- MURPHY & RILEY. — 1962. *Annal Chemical Acta*, 27: 31. (Citado en STRICKLAND, pág. 47.)
- OHLE, W. — 1953. Phosphor als Initialfaktor der Gewässereutrophierung. *Vom Wasser*, 20: 11-23.
- 1962. Der Stoffhaushalt der Seen als Grundlage einer allgemeinen stoff Wechseldynamik der Gewässer. *Kiel. Meeresforsch.*, 18: 107-120.
- OTSUKI, A., & WETZEL, R. G. — 1973. Coprecipitation of Phosphate with Carbonate in a Marl Lake. *Limnol. Ocean.*, 17: 763-767.
- OTTO, L. — 1966. Light attenuation in the North Sea and the Dutch Wadden Sea in relation to Secchi disc visibility and suspended matter. *Netherl. J. Sea Res.*, 3: 25-31.
- OVERBECK. — 1962 a. Untersuchungen zum Phosphathaushalt von Grünalgen. I. Phosphathaushalt und Fortpflanzungsrhythmus von *Scenedesmus quadricauda* (Turp.). Breb. am natürlichen Standort. *Arch. Hydrobiol.*, 58: 162-209. (Citado en LUND, 1965.)
- 1962 b. Untersuchungen zum Phosphathaushalt von Grünalgen. II. Die Vertwertung von Pyrophosphat und organisch gebundenen Phosphaten und ihre Beziehung zu den Phosphatasen von *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. *Arch. Hydrobiol.*, 58: 281-308. (Citado en LUND, 1965.)
- PACKARD, T. T. — 1971. The measurement of respiratory electron-transport activity in marine phytoplankton. *J. of Marine Res.*, 29 (3): 235-255.
- PASCHER, A., SCHILLER, J., & MIGULA, W. — 1925. Heterokontae, Phaeophyta, Rhodophyta, Chlorophyta. *Die Süßwasser Flora Deutschlands, Österreichs, Schweiz*, 11. Jena.
- PATRICK, R., & REIMER, Ch. W. — 1966. *Diatoms of United States*. 1: 688 págs. Mon. Acad. Nat. Sci., Philadelphia.
- PEARSALL, W. H. — 1930. Phytoplankton in the English Lakes. I. The proportions in the waters of some dissolved substances of biological importance. *J. Ecol.*, 18: 306-320.
- 1932. Phytoplankton in the English Lakes. II. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances. *J. Ecol.*, 20: 241-262.
- PETERFI, L. S. — 1964. Latest Data on the Chlorophyceae of the Hendorf-Netus Fish-Lake from Transylvania (Rumania). *Nova Hedwigia*, 8: 311-318.
- PIRSON, A., & BERGMANN, L. — 1955. Manganese requeriment and carbon source in *Chlorella*. *Nature, Lond.*, 176: 209-210.
- PLANAS, M. D. — 1972. Estudio al microscopio electrónico de algunas Diatomeas Centrales del Género *Cyclotella*. *Acta Phytotaxon. Barcinon.*, 9: 1-17.
- POMEROY, L. R., MATHEWS, H. M., & HONG SHIK MIN. — 1963. Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton. *Limnol. Ocean.*, 8: 50-55.

- PROCHAZKOVA, L. — 1966. Seasonal changes of the nitrogen compounds in two reservoirs. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 16: 693-700.
- PROWSE, G. A., & TALLING, J. F. — 1958. The seasonal growth and succession of plankton algae in the White Nile. *Limnol. Ocean.*, 3: 222-238.
- RICHTER, O. — 1906. *Zur Physiologie der Diatomeen*, pág. 16. Berlín.
- RIGLER, F. H. — 1961. The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* Strauss. *Limnol. Ocean.*, 6: 165-174.
- 1964. The phosphorus fractions and turnover time of inorganic phosphorus in different types of lakes. *Limnol. Ocean.*, 9: 511-518.
- RILEY, J., & SKIRROW, G. — 1965. *Chemical Oceanography*, vol. 2, 712 págs. Ed. Acad. Press. London and New York.
- RODHE, W. — 1948. Environmental requirements of fresh-water plankton algae. *Symb. Botan. Upsalienses*, 10: 149 págs.
- 1958. The Primary Production in Lakes: some results and restrictions of the ^{14}C methods. *Extrait: Rapp. et Proc. Verb.*, 144: 122-128.
- 1969. Crystallisation of Eutrophication concepts in Northern Europe. In *Eutrophication: Causes, consequences, correctives*. Proc. of a Symposium on Eutrophication, June 11-15, 19. Univ. of Wisconsin, Madison: 50-64. National Acad. of Sciences, Washington.
- ROUND, F. E. — 1957 a. Studies in bottom-living algae in some lakes of the English Lake District. II. The distribution of Bacillariophyceae on the sediments. *J. Ecol.*, 45: 343-360.
- 1957 b. Studies of bottom-living algae in some lakes of the English Lakes District. III. The distribution on the sediments of algal groups other than Bacillariophyceae. *J. Ecol.*, 45: 649-664. (Citado en MACAN, 1970.)
- RYTHER, J. H., & YENTSCH, C. S. — 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Ocean.*, 2: 281-286.
- 1958. Primary production of continental Shelf Water off New York, *Limnol. Ocean.*, 3: 327-335.
- SCHILDLER, D. W. — 1971. Light, Temperature and Oxygen Regimes of Selected Lakes in the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28: 157-169.
- SCHILDLER, D. W., & HOLMGREN, S. K. — 1971. Primary production and phytoplankton in the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario, and other low-carbonate waters, and liquid scintillation method for determining ^{14}C activity in photosynthesis. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28: 189-201.
- SILLEN, J. G. — 1967. Gibbs Phase Rule in Natural Water Systems. In *Equilibrium Concepts in Natural Water Systems*, págs. 56-69. American Chemical Society.
- SKUJA, H. — 1948. Taxonomie der Phytoplankton einiger Seen in Uppland Schweden. *Sym. Bot. Upsaliens*, 9 (3).
- 1956. Taxonomische und Biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer. *Nov. Act. Regiae Soc. Sci. Upsal.*, Ser. IV, 16 (3): 404 págs.
- 1964. Grundzüge der Algen-Flora und Algenvegetation der Fjellgegenden um Abisko, in Schwedisch-Lappland. *Nov. Act. Regiae Soc. Sci. Upsal.*, Ser. IV, 18 (3): 465 págs.
- SOLÉ SABARÍS, L. — 1958. Les aigües subterrànies. *Geografia de Catalunya*, 1: 215-219. Ed. Aedos. Barcelona.
- SPARLING, J. H., & NALEWAJKO, C. — 1970. Chemical composition and phytoplankton of lakes of Southern Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27: 1405-1428.
- STEMMANN-NIELSEN, E. — 1952. The use of radioactive Carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *Journ. Cons. Int. Expl. Mer.*, 18: 117-140.
- STEWART, W. D. P. — 1969. Biological and Ecological aspects of nitrogen fixation by free-living microorganisms. *Proc. Roy. Soc.*, 172: 367-388.
- STRICKLAND, J. D. H. — 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 122: 172 págs.
- STRICKLAND, J. D. H., & PARSON, T. R. — 1968. A practical handbook of Seawater Analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167: 311 págs.
- STRZELECKI, J., & POLTORAK, T. — 1971. The Plankton of Lake Gardno near the Baltic Sea during the summer season. *Ac. Hidrobiol.*, 13 (3): 269-294.
- SVERDRUP, H. U., JOHNSON, M. W., & FLEMING, R. H. — 1942. *The Oceans: Their Physics Chemistry and the General Biology*. Prentice-Hall, Englewoods Cliffs. 1087 págs.
- TALLING, J. F. — 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Int. Rev. ges. Hydrob.*, 51: 545-621.
- TALLING, J. F., & DRIVER, D. — 1963. Some problems in the estimation of chlorophyll-a in phytoplankton. *Proc. Conf. of Primary Productivity Measurements Marine and Freshwater*. Hawaii, 1961. U. S. Atomic Energy Comm. TID-76, 33: 142-146.
- TALLING, J. F., & TALLING, I. B. — 1965. Chemical composition of African lake waters. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.*, 50: 421-463.
- THOMAS, E. A. — 1969. The Process of Eutrophication in Central European Lakes. In *Eutrophication: Causes, Consequences, Correctives*. Proc. of a Symposium on Eutrophication, June 11-15, 1957. Univ. of Wisconsin, Madison: 29-49. Nat. Acad. of Sciences, Washington.
- TRANter, D. J., & NEWELL, D. S. — 1963. Enrichment experiments in the Indian Oceans. *Deep Sea Res.*, 10: 1-9.
- TRAVERS, M. — 1971. *Le microplancton du Golfe de Marseille: Études quantitative, structurale et synecologique: variations spatio-temporelles*. Tesis doctoral. Univ. Marseille, t. I: 370 págs.
- UHERKOVICH, G. — 1960. Beiträge zur Kenntnis

- über das Vorkommen der *Scenedesmus*-Arten in Urgan. II. Die *Scenedesmus*-Arten der Tisza (Theis) und ihrer Nebenflüsse. *Act. Botan.*, 4: 405-426.
- UTERMOHL, H. — 1958. Zur Vervollkommung der quantitative Phytoplankton - Methodik. *Mitt. Int. Verein. Limnol.*, 9: 1-38.
- VIDAL-CELMA, A. — 1969. Evolution d'un lac de barrage dans le NE l'Espagne pendant les quatre premières années de service. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 17: 191-200.
- 1972. Dinámica del hipolimnion anóxico en el Embalse de Sau (Barcelona). *VI Congreso de la Unión Internacional de Estudios Pirenaicos* (Bagnères de Bigorre, Francia), septiembre de 1971 (en prensa).
- VOLLENWEIDER, R. A. — 1969. Environmental Factors linked with Primary Production. *Primary Production in Aquatic Environment*. I.B.P. Handbook, n.º 12: 213 págs.
- 1969. Edit. *Primary Production in Aquatic Environment*. I.B.P. Handbook, n.º 12: 213 páginas.
- WANGERSKY, P. J. — 1972. The Control of Sea Water pH by ion pairing. *Limnol. Ocean.*, 17: 1-6.
- WARBUG, O., & NEGELEIN, E. — 1920. Über die Reduktion der Salpetersäure Zellen. *Biochem.*, 2: 66-115.
- WETZEL, R. G. — 1965. Nutritional aspects of algal productivity in Marl Lakes with particular references to enrichment Bioassays and their interpretation. *M. Ist. Ital. Hydrobiol.*, 18 (suppl.): 137-157.
- WIGLEY, T. M. L. — 1971. Ion pairing and water quality measurement. *Can. J. Earth. Sci.*, 8: 464-476.
- WILLEN, T. — 1962. The Utäl Lake Chain, Central Sweden and its phytoplankton. *Oikos*, 5 Suppl.: 156 págs.
- YEATTS, L. R. B., & MARSHALL, L. — 1969. Apparent invariance of activity coefficients of calcium sulfate and constant ionic strength and temperature in the systems $\text{CaSO}_4\text{—Na}_2\text{—NO}_3\text{—H}_2\text{O}$ to the Critical temperatura of water. Association Equilibria. *Journ. of Phys. Chemist.*, 73: 81-90.
- YENTSCH, C. S., & SCARCEL, R. F. — 1958. Diurnal study of phytoplankton pigments, an «in situ» study in East Sound, Washington. *J. of Mar. Res.*, 17: 567-584.
- YENTSCH, C. S., & VACCARO, R. F. — 1958. Phytoplankton nitrogen in the Oceans. *Limnol. Ocean.*, 3 (4): 443-448.
- YOSHIMURA, Sh. — 1930. Seasonal variation of silica in Takasuka-numa, Saitama. *Jap. J. Geol. Geogr.*, 7: 101-113.
- YOSHIMURA, Sh., & MIYADI, D. — 1936. Limnological Observations of Two Crater Lakes of Miyake Island, Western North Pacific, Jap. *J. Geol. Geog.*, 13: 339-352.
- 1938. Dissolved oxygen of the Lakes water of Japan. *Sci. Rep. Tokio Bunrika Daig.*, Sect. C, 8: 63-277.