

Diatomeas y crisofíceas en los sedimentos acuáticos de una depresión cárstica del Pirineo catalán

VALENTÍ RULL

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología. Apartado 1827. Caracas, 1010-A, Venezuela.

Recibido: Noviembre 1983.

INTRODUCCIÓN

El presente trabajo se refiere a una dolina cárstica (se ha propuesto también el término «uvala» para las dolinas compuestas como la estudiada aquí; ver HUTCHINSON, 1957), situada a 42° 17' de latitud Norte y 2° 14' de longitud Este, en el macizo Taga-Puig Estela, del Pirineo Catalán (fig. 1). Se trata de una depresión más o menos elíptica de unos 370 por 160 metros; situada a 1.750 m sobre el nivel del mar, y que contiene varias depresiones secundarias menores, de unos 5 a 10 m de diámetro, en forma de embudos. Dos de estas cavidades se encuentran rellenas casi completamente por arcilla y limo, si exceptuamos los 20 o 30 primeros centímetros. Las tres restantes están abiertas en su fondo y constituyen los sumideros del agua de lluvia o nieve y el inicio de un sistema cárstico de canales subterráneos aparentemente sin cavernas. En los bordes de la uvala se observan escalones cuyo origen puede ser periglacial (por soliflucción) o bien reflejar distintos niveles de una hipotética laguna anterior. Esta región no fue afectada por la última glaciación debido a su

escasa altura (2.000 metros en los picos más altos) y su morfología está determinada por fenómenos cársticos que se han desarrollado sobre la masa de caliza devónica que forma el macizo y cuyo nivel de base lo constituyen las ampelitas gothlandenses que provocan la sugerencia de numerosas fuentes (DE SEMIR & BIRBA, 1976).

El interés de estas charcas temporales radica en la gran abundancia de quistes de Crisofíceas, tanto en cantidad como en diversidad de formas, que se hallaron en los sedimentos arcillo-limosos de las cavidades menores que albergan agua. El desconocimiento de su identidad taxonómica aumentó nuestra curiosidad. En la actualidad se ignora la ubicación taxonómica de la mayoría de formas de resistencia de estas algas y lo más frecuente es ordenarlas atendiendo a su morfología, en espera de trabajos futuros.

La existencia de gran cantidad de quistes está relacionada con el ciclo anual que se observa en esta depresión y también con la relativa facilidad con que estas algas se enquistan (CRONBERG, 1980). A lo largo del año se suceden tres tipos de ambientes muy distintos, que ha-

cen difícil la supervivencia de organismos que no puedan soportar fases de inactividad y favorecen la presencia de aquellos cuya fase latente es primordial en su ciclo biológico. Desde enero hasta abril el agua de las charcas comentadas permanece helada y sólo a partir de mayo es posible la existencia de vida pelágica. Esta situación se prolonga dos meses, durante los cuales se desarrolla una sucesión en el fitoplancton, que empieza con la dominancia de dinoflagelados (*Gymnodinium*) y euglenofíceas, seguida de gran abundancia de clorofíceas y posteriormente de diatomeas (*Nitzschia*), predominando, por último, las crisofíceas. La fase siguiente está caracterizada por mezcla de agua con sedimento, producida por los rumiantes domésticos que acuden al lugar en busca de agua; situación que se prolonga hasta noviembre, en que el hielo vuelve a hacer su aparición (RULL, 1981).

El estudio de las diatomeas surgió como intento de seguir la historia reciente del lugar, a través de su Limnología. Desgraciadamente, la mezcla producida por los herbívoros había destruido la estratificación del sedimento y, aunque las muestras se tomaron por niveles, los sedimentos presentan una notable homogeneidad vertical.

Aquí se relacionan las diatomeas y quistes de crisofíceas encontrados, junto con su abundancia relativa, y se intenta una ordenación morfológica de las formas de resistencia, indicando sus posibles relaciones y afinidades, dentro de los sistemas de clasificación usados hasta ahora. También se presenta una clave para la clasificación de estos quistes que, dada su construcción, puede ser ampliada a medida que se hallen nuevas formas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los sedimentos se obtuvieron con tubos de plástico transparente de 2,5 cm de diámetro interno. Dichos tubos se hundían en el sedimento hasta unos 50 o 60 cm hasta encontrar una fuerte resis-

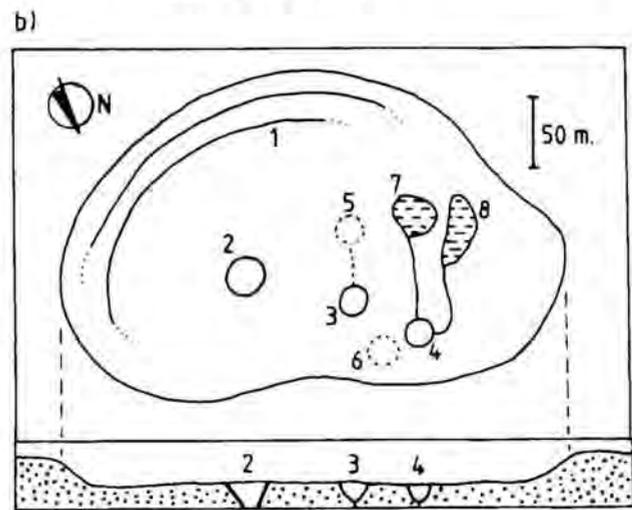
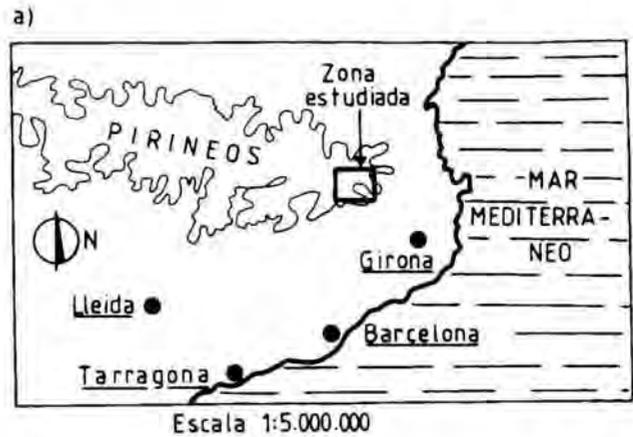


FIG. 1. a) Mapa indicativo de la situación de la zona en estudio. — *Situation of the zone studied.* b) Diagrama de la depresión cárstica con sus distintos accidentes: 1, escalones; 2, dolina en proceso de taponamiento; 3, dolina abierta en su fondo, que sólo funciona como sumidero cuando se acumula agua en la depresión 5; 4, dolina que actúa como sumidero cuando el agua rebosa de las charcas 7 y 8; 6, cavidad inundada intermitentemente. El corte longitudinal muestra el perfil de las dolinas indicadas. — *Diagram of the carstic depression with the different accidents. — 1, steps; 2, doline in the process of occlusion; 3, open doline that functions as a sink when water is in excess in cavity 5; 4, doline that acts as a sink when water is in excess in cavities 7 and 8; 6, intermitently innundated cavity. The longitudinal section shows the profile of the dolines.*

tencia ocasionada por la compactación de la arcilla, procedente del arrastre de materiales circundantes y de la descalcificación de la caliza. Las perforaciones se realizaron en las cavidades que contenían agua, por ser las que probablemente permanecieron más tiempo inundadas, y se esperaba encontrar en ellas mayor cantidad de restos de organismos acuáticos.

Los núcleos de sedimentos así obtenidos se dividían en niveles de 1 cm cada uno, que eran pulverizados y secados a 80 °C durante 3 días. El tratamiento posterior consistía en la eliminación de carbonatos con HCl diluido (10 %) y oxidación de la materia orgánica por ebullición durante 30 min. en ácido sulfúrico concentrado. Finalmente, se decoloraba la muestra con KOH sólido y se filtraba con filtros Millipore de 8 µm de poro. El material retenido en el filtro se suspendía en alcohol etílico y se guardaba. Con este material se efectuaron las preparaciones, las cuales se realizaban por evaporación del alcohol en calor moderado y se montaban con el medio sintético D.P.X.-LEXY. Cada preparación se recorría en su totalidad bajo el microscopio óptico, a 1.500 aumentos en inmersión, y se identificaban y contaban todas las diatomeas y quistes de crisofíceas presentes. El número de individuos en cada muestra oscilaba entre 160 y 420, con un promedio de 280.

RESULTADOS

DIATOMEAS

La tabla I indica las especies encontradas junto con su abundancia relativa y el número total de individuos hallados. La abundancia se expresa indicando los tantos por ciento mínimo y máximo que alcanzó cada especie, teniendo en cuenta todos los niveles estudiados. En la misma tabla se incluye la abundancia en tanto por ciento de cada especie en una muestra superficial del sedimento, que representa la situación actual o más reciente en lo que a flora de diatomeas se refiere.

La composición diatomológica actual se asemeja mucho, en sus rasgos generales, a las poblaciones anteriores, ya que los tantos por ciento son similares y, además, las especies que no se encuentran en la actualidad no pueden haber sido dominantes en ningún momento, a juzgar por sus abundancias.

El hecho de que los géneros predomi-

nantes sean *Pinnularia* y *Eunotia* ya indica una predominancia del medio ácido y poco mineralizado en que seguramente transcurrió la vida del lugar (MARGALEF, 1955), pero se puede precisar más teniendo en cuenta las características biológicas de cada una de las especies (CHOLNOKY, 1968; BLACKWELL, 1973; HUSTEDT, 1930; HUTCHINSON, 1970; MARGALEF, 1955; NYGAARD, 1956; SCHOEMAN, 1973; PATRICK, 1970). Puesto que es una charca cárstica, estas diatomeas deben proceder, en su mayor parte, de biotopos próximos, por ejemplo, de masas de musgos. El pH se intuye preferentemente neutro, con tendencia a la acidez. La concentración de nutrientes tiende a ser baja, aunque no se puede ignorar la presencia de *Nitzschia palea* y *N. subtilis*, indicadoras de eutrofia. Otras propiedades son más variables: un 45 % de las especies halladas pueden soportar fluctuaciones importantes en la concentración de oxígeno disuelto en el agua, del 10 al 20 % resisten la sequía y un 10 % son capaces de desarrollarse bien en presencia de abundante materia orgánica.

En la actualidad, la mineralización del agua es baja (conductividad: 70 a 115 µS; alcalinidad: 0,12 a 0,25 meq/l), el pH se encuentra siempre por debajo de 7 (6,5-6,8). La concentración de nutrientes es el carácter más fluctuante, ya que el fosfato varía entre 0,34 y 0,70 µgr.at./l y el nitrato entre 1,17 y 73,7 µgr.at./l. El nitrato nos parece ser el nutriente decisivo en la composición y tamaño de las poblaciones acuáticas, como hemos indicado en un trabajo anterior (RULL, 1981).

Las condiciones actuales y pasadas serían, pues, similares. Las únicas diferencias importantes en la composición diatomológica están en los tantos por ciento de *Navicula cryptocephala* y *Pinnularia obscura*. La primera está ausente en la actualidad, mientras que su rango de abundancias la hace relativamente importante en los sedimentos. Aunque está ampliamente distribuida, las condiciones preferidas por *N. cryptocephala* consisten en aguas mesotróficas (soporta cierto grado de eutrofia) y pH por encima de 7

TABLA I. Diatomeas presentes en los sedimentos. Número total de individuos y abundancia relativa en los sedimentos, comparada con los tantos por ciento en la población actual. *Diatoms of the sediments. Total number of individuals and relative abundance in the sediments, compared with the proportions in the present population.*

ESPECIE	Nº TOTAL DE INDIVIDUOS	ABUNDANCIA EN SEDIMENTOS(%)	ABUNDANCIA ACTUAL(%)
<i>Cyclotella Kützingiana</i> (Twaites)	2	0 - 1,7	0
<i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs	3	0 - 0,9	0
<i>M. granulata, v. angustissima</i> (Müll.)	11	0 - 4,2	0
<i>Eunotia alpina</i> (Naeg.) Hustedt	1	0 - 0,7	0
<i>E. arcus</i> (Ehr.)	8	0 - 2,6	1,6
<i>E. praerupta</i> (Ehr.)	33	1,9 - 6,0	0,8
<i>E. tenella</i> (Grun.) Hustedt	9	0 - 3,4	0,8
<i>Cocconeis placentula</i> (Ehr.)	2	0 - 1,4	0
<i>Navicula cari, v. angusta</i> (Grun.)	1	0 - 0,9	0
<i>N. cryptocephala</i> (Kütz.)	49	4,1 - 11,7	0
<i>Pinnularia borealis</i> (Ehr.)	25	1,4 - 6,3	6,3
<i>P. borealis, v. brevicostata</i> (Hustedt)	2	0 - 0,7	0
<i>P. gibba</i> (Ehr.)	8	0 - 3,3	2,4
<i>P. lata</i> (Breb.) Smith	6	0 - 1,7	0
<i>P. lata, f. thuringiaca</i> (Rabh.) A. Mayer	1	0 - 0,7	0
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Smith	86	5,0 - 14,0	8,4
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cleve	297	34,2 - 45,0	40,9
<i>P. obscura</i> (Krasske)	26	0 - 6,8	10,0
<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehr.	40	3,8 - 10,9	6,4
<i>P. viridis, v. fallax</i> (Cleve)	1	0 - 1,4	0
<i>Stauroneis anceps</i> (Ehr.)	21	0,9 - 5,0	3,1
<i>Gomphonema angustatum</i> (Kütz.)	29	0 - 7,0	2,4
<i>G. intricatum</i> (Kütz.)	1	0 - 0,7	0
<i>G. parvulum</i> (Kütz.)	1	0 - 0,9	0
<i>Cymbella naviculiformis</i> (Auerswald)	1	0 - 0,7	1,6
<i>Hantzschia anfioxys</i> (Ehr.) Grun.	15	0,9 - 5,5	0
<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Smith	18	0 - 4,3	5,1
<i>N. subtilis</i> (Kütz.)	5	0 - 5,0	0
<i>Surirella angustata</i> (Kütz.)	44	3,3 - 9,6	10,2
<i>S. ovata</i> (Kütz.)	1	0 - 1,4	0

(CHOLNOKY, 1968). No se puede afirmar que se haya extinguido, pues la población actual se infirió a través de una sola muestra, pero de existir todavía, debe ser poco importante. *P. obscura* forma parte de la comunidad actual con cierta importancia, más que en los sedimentos. Para su desarrollo ideal requiere condiciones oligotróficas y pH ligeramente ácido (CHOLNOKY, op. cit.). La situación de estas dos especies no puede cambiar la hipótesis que se apoya en la observación general, pero indica variaciones de menor importancia que han favorecido a una especie típica de aguas oligotróficas y pH bajos, frente a otra más tolerante, tanto en la concentración de nutrientes como en el grado de acidez. Es arriesgado hablar de una tendencia hacia determinadas condiciones en base a datos tan parciales.

Estas diferencias más bien refuerzan la creencia en el carácter estacional de las variaciones en las características del agua.

CRISOFÍCEAS

Las clasificaciones de principios de siglo no distinguen entre quistes de crisofíceas y tecas de *Trachelomonas* (Euglenophyta), pues su parecido morfológico es notable; no obstante, tanto su composición química como su significado biológico son distintos. Algo más tarde, argumentando que la fase latente de las crisofíceas es más larga que la fase activa, se creó la pseudofamilia *Chrysostomataceae* (CHODAT, 1922) para los quistes hallados en aguas continentales. DEFLANDRE (1932, 1933) aumentó el grupo al incorporar las *Archaeomonadaceae*, constitui-

das por los representantes marinos. Sucesivas modificaciones condujeron al establecimiento de 7 pseudogéneros dentro de las *Chrysostomataceae* (GRASSÉ, 1952):

- *Chrysostomum* (Chodat). Superficie lisa, sin ornamentaciones y poro sin cuello o con un cuello corto.
- *Clericia* (Frenguelli). Superficie ornamentada, con cuello o sin él, pero sin collares concéntricos ni expansiones aliformes.
- *Outesia* (Frenguelli). Collar concéntrico al poro, salido de la misma pared y no de una capa silícica secundaria.
- *Chrysastralla* (Chodat). Esféricos, sin ornamentaciones, con cuello o sin él, con apéndices en forma de cuerno, generalmente muy desarrollados, a veces bifurcados. Sin dobles collares ni expansiones aliformes.
- *Carnegia* (Pantocseck). Con cuello o sin él, con una o más expansiones aliformes, una de las cuales se dobla en forma de asa sobre el poro (estomatocercos).
- *Deflandreia* (Frenguelli). Lisos u ornamentados, con cuello largo cilíndrico o cónico, recto u oblicuo, a veces geniculado o tortuoso.
- *Trachelostomum* (Frenguelli). Esféricos u ornamentados, cuello cilíndrico ancho y largo, relativamente grande.

La distinción, como vemos, está basada únicamente en la morfología del quiste y es conocido que géneros e incluso especies reales de crisofíceas muy próximas filogenéticamente poseen quistes muy distintos, mientras que otras sistemáticamente alejadas pueden tener quistes idénticos (BOURRELLY, 1956). No existe una buena correspondencia entre la forma del quiste y la posición taxonómica de la especie, por lo que las pseudofamilias mencionadas, sus géneros y especies, no pueden ser intercaladas en la serie de crisofíceas actuales o fósiles.

Tal vez el intento más logrado de ordenar estas formas se lo debemos a NYGAARD (1956), quien agrupó todos los quistes hallados bajo el nombre «*Cysta*», sin darle significado taxonómico alguno, seguido del calificativo más adecuado a la morfología del quiste. Algunos de los ejemplos más ilustrativos de la utilidad de tal proceder son: *Cysta oviformis*, *C. brevis*, *C. longispinosa*, *C. reticulata*, *C. dentata*, etc., entre otros.

La principal dificultad de esta clasificación radica en la existencia de un solo

nombre «genérico», lo cual se hace especialmente engorroso a medida que el número de formas conocidas aumenta. No obstante, la ordenación de los quistes por su morfología y la elaboración de grupos a través de los caracteres en forma jerárquica ha proporcionado una clasificación, sin valor filogenético, que permite la inclusión de nuevas formas y hace posible la localización de cualquiera de ellas en el momento de comprar, ya sea para lograr una identificación o cualquier otro propósito. Dichas agrupaciones son las siguientes (NYGAARD, op. cit.):

- Grupo A. Quistes globosos y lisos.
- Grupo B. Quistes punteados y globosos.
- Grupo C. Quistes granulados y globosos.
- Grupo D. Quistes globosos, con espinas de más de 1 μm de longitud.
- Grupo E. Quistes globosos con espinas de 1 μm como máximo.
- Grupo F. Quistes globosos, con alineaciones que delimitan campos entre ellas.
- Grupo G. Quistes globosos, con alineaciones dispersas.
- Grupo H. Quistes globosos con protuberancias y, eventualmente, con espinas agudas, de caras cóncavas.
- Grupo I. Quistes elipsoidales u ovoides.
- Grupo J. Quistes ni esféricos, ni elipsoidales ni ovoides.

Los trabajos más recientes utilizan tanto la clasificación de NYGAARD como las familias artificiales comentadas anteriormente y, en algunos casos, las dos a la vez; dándole al nombre «*Cysta*» un carácter genérico e incluyendo en él las formas que no encajan en los «géneros» de *Chrysostomataceae* descritos (LEVENTHAL, 1970).

En el presente estudio se intenta presentar de la forma más clara posible los quistes encontrados, para lo cual se han distinguido 12 grupos con base morfológica y sin sentido filogenético. Los caracteres distintivos son la forma del quiste y la escultura de la superficie externa. Dichos grupos se inspiran en los de NYGAARD, pero se han adaptado al tipo de material existente en nuestro caso, por eso no es de extrañar que algunas de las agrupaciones coincidan o no con las mencionadas. La identificación de cada quiste se hace con un número (ver fig. 2) y

se indica la correspondencia con el nombre dado por NYGAAD y con los géneros artificiales de las *Chrysostomataceae*, si es el caso. Si se conocen especies actuales que poseen quistes idénticos a los hallados, también se indica. La razón por la cual no podemos afirmar que determinado quiste pertenece a determinada especie es que la correspondencia se ha establecido sólo por comparación con gráficos de distintas publicaciones (BOURRELLY, 1956 y 1968; CRONBERG, 1972 y 1980; GRASSE, 1952; HILLIAR & ASMUND, 1963; HUBER-PESTALOZZI, 1940; MACK, 1950; RIETH, 1967), lo cual es una evidencia insuficiente para la correcta identificación.

Las claves que siguen permiten localizar cada una de las formas encontradas y conocer la identificación que se les ha dado, así como las medidas en μm del quiste y de sus estructuras, según la siguiente equivalencia:

- d = diámetro total
- p = diámetro del poro
- c = altura del cuello
- s = longitud de los salientes
- es = longitud del (los) estomatocercos (s)
- D \times d = diámetro mayor y menor
- A \times a = alto y ancho del collar
- e = longitud de las espinas

Además se incluye, entre paréntesis, la abundancia en tantos por ciento de cada una de las formas en los sedimentos estudiados.

Claves para la localización de los quistes

(Nota: El número de la forma es el mismo que tiene en la fig. 2)

- Esféricos 1
- Elipsoidales u ovoides 2
- Ni esféricos, ni elipsoidales, ni ovoides 3

- 1) Superficie lisa GRUPO I
- Superficie punteada GRUPO II
- Superficie áspera, como corroída GRUPO III

- Superficie con relieve irregular GRUPO IV
- Superficie con relieve claramente dispuesto en líneas GRUPO V
- Superficie con espinas de más de 1 μm de longitud GRUPO VI
- 2) Superficie lisa GRUPO VII
- Superficie punteada GRUPO VIII
- Superficie con espinas GRUPO IX
- Superficie con hundimientos regularmente distribuidos GRUPO X
- Superficie con formaciones lineales, regulares o no GRUPO XI
- 3) Superficie lisa GRUPO XII

GRUPO I. Quistes esféricos. Superficie lisa.

- El poro es una simple perforación circular, sin otras estructuras a su alrededor Forma 1
Chrysostomum, Cysta aperta.
d = 4-12; p = 0,5-1; (7,6-34,5)
- Poro prolongado por un cuello, sin otras estructuras a
- Poro sin cuello y con collar a su alrededor b
- Poro con cuello y sin collar a su alrededor c
- Poro con cuello y ornamentaciones a su alrededor, pero sin collar d
- a) — Cuello cónico, siendo su parte distal la más estrecha Forma 2
Chrysostomum, Cysta minima, Chromulina minuta, Dinobryon bavaricum, Mallomonas spinifera.
d = 5-13; p = 0,5-1,5; (9-27,7)
- Cuello cónico, siendo su parte distal la más ancha Forma 3
Chrysostomum Ochromonas nana, Chrysamoeba radians.
d = 5-6; p = 2; c = 1; (0-1,3)
- Cuello cilíndrico, igual ancho que alto y torcido Forma 4
Chrysostomum o Deflandreia.
d = 6-7; p = 1,5-2; (0-2,5)
- b) — Collar cilíndrico en su superficie externa y cónico la interna Forma 5
Outesia, Spumella vivipara forma minor.
d = 7-8; A \times = 1,5 y 3; (0-1)
- Collar cónico en su superficie externa y cilíndrico en la interna Forma 6
Outesia.
d = 8-9; A \times a = 2 y 3; (0-2,5)

- c) — Cuello corto y estrecho. El collar no tiene la misma altura en todos sus puntos y es cónico Forma 7
Outesia. $d = 8$; $p = 1$; $c = 0,5$;
 $A \times a = 2$ y 4 ; (0-1,3)
- Cuello estrecho y alargado. A su alrededor se dispone un collar globoso en forma de corona Forma 8
Outesia. $d = 7$; $p = 1$; $c = 3$;
 $A \times a = 3$ y 3 ; (0-0,6)
- d) — Dos pequeñas prolongaciones en forma de bastoncitos, una a cada lado del cuello Forma 9
Clericia. $d = 9$; $p = 1,5$;
 $c = 1$; $s = 1,5$; (0-0,8)
- GRUPO II. Quistes esféricos. Superficie punteada.
- Cuello corto, sin ninguna otra estructura Forma 10
Clericia, *Mallomonas acaroides*,
M. tonsurata.
 $d = 8-9$; $p = 2$; $c = 0$ (0-2,7)
- Cuello corto y collar cilíndrico muy tenue a su alrededor Forma 11
Outesia. $d = 7-8$; $p = 1,5$;
 $c = 0,5$; $A \times a = 2,5$ y $2,5$;
(0-3,5)
- GRUPO III. Quistes esféricos. Superficie áspera.
- Cuello muy corto, sin ninguna otra estructura Forma 12
Clericia.
 $d = 12$; $p = 2,5$; $c = 0,8$; (0-1,5)
- GRUPO IV. Quistes esféricos. Relieve irregular.
- Cuello con tendencia cónica. Relieve agudo con salientes abruptos Forma 13
Clericia, *Cysta astroidea*.
 $d = 11-12$; $p = 3$; $c = 2$; (0,4-6,6)
- Cuello con un ensanchamiento bien patente en su parte distal, formando un reborde. Relieve más bien suave, con pocos salientes abruptos o sin ellos Forma 14
Clericia. $d = 9-12$; $p = 3$;
 $c = 1$ (1,7-8)
- GRUPO V. Quistes esféricos. Relieve lineal.
- Únicamente cuello, cónico, y cuya parte distal es la más estrecha. Las líneas son regulares en espesor y se cruzan entre sí, formando campos en la superficie del quiste Forma 15
Clericia. $d = 8-10$; $p = 1,5$;
 $c = 1$; (0-0,5)
- GRUPO VI. Quistes esféricos. Superficie espinosa.
- Únicamente cuello, cónico o casi cilíndrico, con la parte distal ensanchada ligeramente. Superficie con espinas y granulaciones. Las espinas pueden medir más de $2 \mu m$ Forma 16
Chrysastrella. ? $d = 14$; $p = 3$;
 $c = 2$; $e = 1-2,5$; (0-1)
- GRUPO VII. Quistes elipsoidales u ovoides. Superficie lisa.
- El poro es una simple perforación circular. No hay otras estructuras a su alrededor a
- Poro con cuello y sin otras estructuras a
- Poro sin cuello y con un collar a su alrededor c
- Poro con cuello y con un collar a su alrededor d
- Poro sin cuello ni collar, pero con otras ornamentaciones e
- Poro con cuello, sin collar y con ornamentaciones alrededor f
- Poro sin cuello y con collar y ornamentaciones g
- Poro con cuello, collar y ornamentaciones h
- a) — Poro centrado con respecto al eje mayor de la elipse Forma 17
Chrysostomum, *Cysta oviformis*, *Mallomonas akrokomos* y *M. cilindraeca*.
 $D \times d = 14 \times 8$; $p = 1,5$;
(0-4,2)
- Poro descentrado con respecto a tal eje Forma 18
Chrysostomum.
 $D \times d = 15 \times 12$; $p = 2,2$;
(0-2,1)
- b) — Forma elipsoidal i
— Forma ovoide ii
- c) — Forma elipsoidal iii
— Forma ovoide iv
- d) — Poro más bien ancho, cuello muy corto y a su alrededor, casi en la misma abertura, un collar diminuto y cónico Forma 31
Outesia. $D \times d = 12 \times 9$;
 $A \times a = 2,5 \times 0,5$; (0-0,5)

- Poro muy estrecho, cuello alargado y, a su alrededor, un collar cilíndrico muy próximo Forma 32
Outesia. $D \times d = 10 \times 9$;
 $p = 8$; $c = 1,8$; $A \times a = 7 \times 1,8$; (0-0,5)
- Poro muy ancho y cuello muy corto. Collar extenso y corto, alejado del poro y concéntrico en él Forma 33
Outesia. $D \times d = 11 \times 9$;
 $p = 3$; $c = 0,8$; $A \times a = 7 \times 0,6$; (0-3,4)
- Poro ancho y cuello medianamente alto. Quiste casi el doble largo que ancho. Collar cónico, extenso y alto Forma 34
Outesia. $D \times d = 13 \times 9$;
 $p = 3$; $c = 1$; $A \times a = 7 \times 1,2$; (0-2,3)
- e) —Tres prolongaciones. Una de ellas es un estomatocercos, las otras dos tienen forma de bastón y se encuentran una a cada lado del poro Forma 35
Carnegia. $D \times d = 10 \times 8$;
 $p = 1$; $es = 3$; (0-1)
- Cuatro prolongaciones iguales. Las cuatro pueden considerarse estomatocercos. Tienen forma de azada y rodean al poro. En ocasiones también se observan granulaciones Forma 36
Carnegia. $D \times d = 10 \times 8$;
 $p = 1$; $es = 3$; (0-6,3)
- Más de 8 prolongaciones. Dos estomatocercos junto al poro y otras 6 a 8 en forma de bastón, más alejadas, en disposición circular Forma 37
Carnegia. $D \times d = 8 \times 7$;
 $p = 1$; $es = 1,5$; (0-1,3)
- f) —Una sola prolongación o estomatocercos Forma 38
Carnegia, *Uroglena soniaca*.
 $D \times d = 11 \times 9$; $p = 1$; $es = 3$; $c = 2$; (0-4)
- Cinco prolongaciones iguales acabadas en punta roma y dispuestas formando un pentágono alrededor del poro Forma 39
Clericia. $D \times d = 10 \times 6$;
 $c = 0,7$; $s = 3$; (0-2,5)
- Más de 6 prolongaciones en forma de bastón que rodean el poro, con repartición irregular Forma 40
Clericia. $D \times d = 13 \times 11$;
 $p = 1,8$; $c = 1$; (0,8-4,7)
- g) Un solo estomatocercos, que se tuerce en ángulo recto Forma 41
Carnegia. $D \times d = 9 \times 8$;
 $p = 0,5$; $A \times a = 6 \times 2$; $es = 5$; (0-0,8)
- Dos estomatocercos Forma 44
- h) —Un estomatocercos que, después de doblarse, no sobrepasa el collar Forma 43
Carnegia. $D \times d = 13 \times 9$;
 $p = 2,5$; $c = 1,5$; $A \times a = 7 \times 1$; $es = 3,5$; (3-11,4)
- Un estomatocercos que sobrepasa el collar o no y que está en disposición oblicua (al igual que el poro y el collar) con respecto al eje mayor de la elipse Forma 44
Carnegia. $A \times a = 12 \times 10$;
 $p = 3$; $c = 0,5$; $A \times a = 9 \times 1$; $es = 10$; (0-2,6)
- Un estomatocercos que siempre sobrepasa el collar y llega hasta casi la base del quiste Forma 45
Carnegia. $D \times d = 11 \times 9$;
 $p = 0,8$; $c = 2$; $A \times a = 6 \times 1,5$; $es = 10$; (0-1)
- Dos estomatocercos Forma 46
Carnegia. $D \times d = 15 \times 10$;
 $p = 3$; $c = 1,3$; $es = 4-5$;
 $A \times a = 12 \times 4$; (0-1)
- i) —Achatado longitudinalmente. Cuello corto, cónico Forma 19
Chrysostomum.
 $D \times d = 8 \times 7$; $p = 1,5$; $p = 1,5$; $c = 1$; (17,2-28,6)
- Cuello estrecho y alargado, cuyo eje es la prolongación del eje menor de la elipse Forma 20
Deflandreia.
 $D \times d = 22 \times 24$; $c = 3,5$;
 $p = 1$; (0-0,6)
- Dos poros desiguales en tamaño, con cuellos también distintos. Ambos descentrados con respecto al eje mayor Forma 21
Cysta sp.. $D \times d = 7 \times 6$;
 $c_1 = 1,5$; $c_2 = 0,5$; (0-1,7)
- ii) —Cuello cónico, siendo la parte distal la más estrecha Forma 22
Chrysostomum.
 $D \times d = 9 \times 8$; $p = 2$; (0-2)
- Forma 23
Chrysostomum.
 $D \times d = 9 \times 7$; $p = 2$; $c = 1$;
(0-2,3)
- Cuello ensanchado en su parte distal, que tiene forma de trompeta +

DIATOMEAS Y CRISOFICEAS

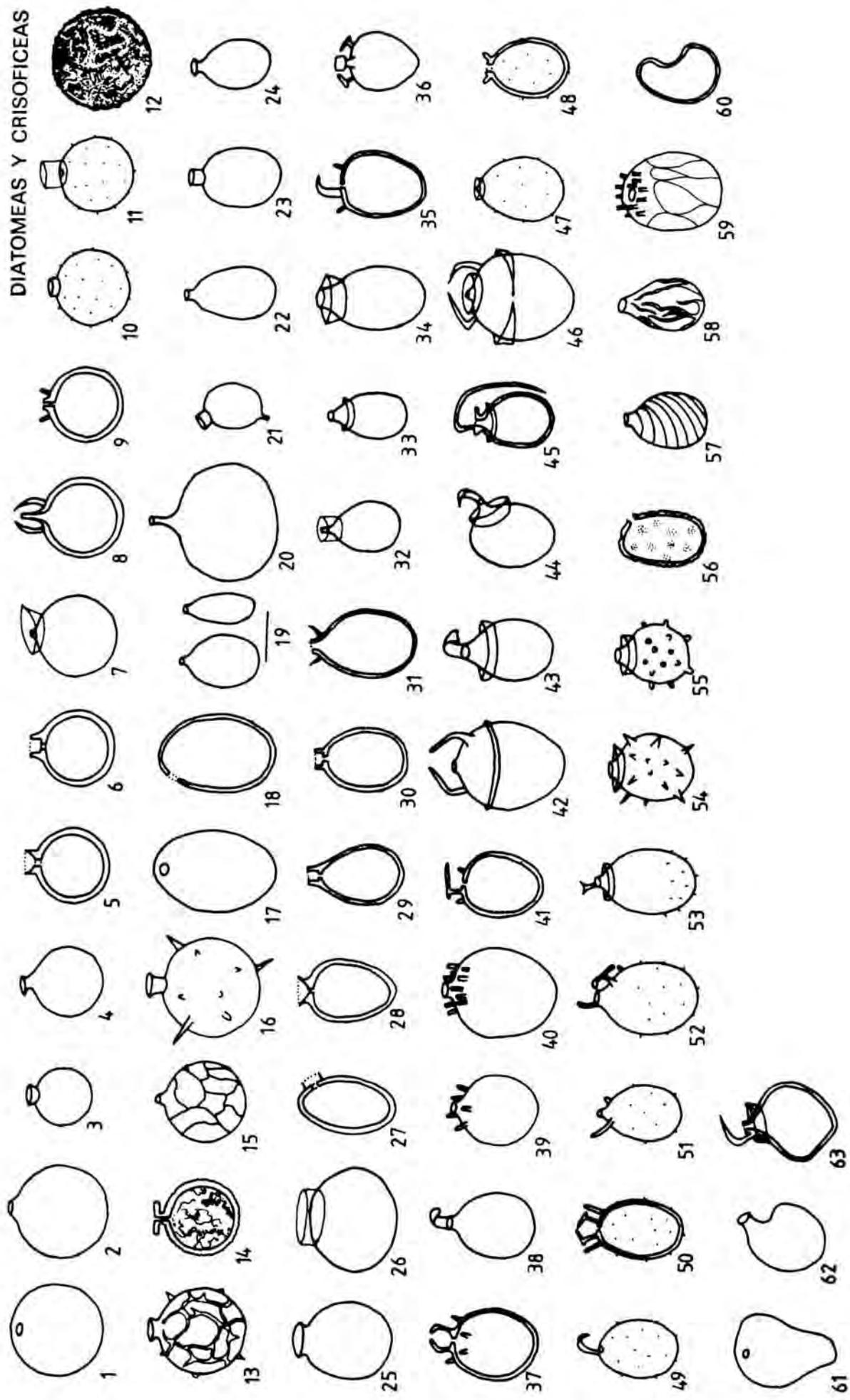


FIG. 2. Representación conjunta de los quistes, siguiendo el orden y la numeración expuestos en las claves. — Representation of the cysts assemblage following the order and the code used in the keys.

- iii) — Collar extenso y más bien alto. Quiste casi esférico . . . Forma 26
Outesia. $D \times d = 10 \times 11$;
 $A \times a = 2 \times 6$; (0-0,8)
 — Collar poco extenso y descentrado con respecto al eje mayor de la elipse . . . Forma 27
Outesia. $D \times d = 9 \times 7$;
 $A \times a = 1,5 \times 3$; (0-3)
- iv) — Poro y collar en el polo más ancho . . . Forma 28
Outesia. $D \times d = 7 \times 6$;
 $A \times a = 1 \times 2,5$; (0-1)
 — Poro y collar en el polo más estrecho . . . ++
- + — La relación anchura del cuello: diámetro del quiste es, aproximadamente, 1:7 . . . Forma 24
Chrysostomum.
 $D \times d = 11 \times 9$; $p = 1,3$; (0-3)
 — Dicha relación es: 1:3 . . . Forma 25
Chrysostomum.
 $D \times d = 10 \times 9$; $p = 3$; (0-0,8)
- ++ — Claramente ovoide, con el poro en el polo menor . . . Forma 29
Outesia. $D \times d = 6 \times 5$;
 $A \times a = 2,5 \times 1$; (0-3,5)
 — Desde ligeramente ovoide hasta elíptico-abombado . . . Forma 30
Outesia. $D \times d = 8 \times 7$;
 $A \times a = 2,5 \times 1$; (0-3,5)
- GRUPO VIII. Quistes elipsoidales u ovoides. Superficie punteada.
- El poro es una simple perforación, sin cuello ni collar a su alrededor . . . a
 Cuello y collar . . . b
 Únicamente ornamentaciones, sin cuello ni collar . . . c
 Cuello y ornamentaciones, sin collar . . . d
- Cuello, collar y ornamentaciones . . . e
- a) — Poro muy reducido y collar bajo. Ciste alargado . . . Forma 47
Outesia. $D \times d = 13 \times 9$;
 $p = 0,5$; $A \times a = 5 \times 2$; (0-1)
- b) — El collar es un engrosamiento de la pared del ciste . . . Forma 48
Outesia. $D \times d = 15 \times 12$;
 $p = 1,8$; $c = 2,5$;
 $A \times a = 7 \times 1$; (0-0,8)
- c) — Un solo estomatocercos . . . Forma 49
Carnegia. $D \times d = 11 \times 8,5$;
 $p = 1$; $es = 2$; (0-0,5)
 — Dos estomatocercos y dos prolongaciones rectas más alejadas . . . Forma 50
Carnegia. $D \times d = 9 \times 8$;
 $p = 1$; $es = 2,5$; $s = 2,5$; (0-1,7)
- d) — Un estomatocercos y otras prolongaciones desiguales e irregulares, algo más alejadas . . . Forma 51
Clericia. $D \times d = 11 \times 9$;
 $p = 2,5$; $c = 1$; $s = 1-2,5$; (0-1,7)
 — Sin estomatocercos. Dos prolongaciones desiguales, una a cada lado del poro . . . Forma 52
Carnegia?, $D \times d = 12 \times 9$;
 $p = 0,7$; $c = 0,7$; $s = 2-3$; (0-0,8)
- e) — Prolongación cercana al poro, sin curvarse por encima del mismo como hacen los estomatocercos propiamente dichos . . . Forma 53
Carnegia? $D \times d = 10 \times 9$;
 $p = 1$; $s = 2$; (0-4,3)
- GRUPO IX. Quistes elipsoidales u ovoides. Superficie espinosa.
- Cuello y collar. Espinas estrechas y puntiagudas . . . Forma 54
Outesia. $D \times d = 11 \times 10$; $c = 8$;
 $p = 1$; $A \times a = 1,5 \times 0,8$;
 $e = 1$; (0-7,5)
- Cuello y collar. Espinas anchas y romas o planas . . . Forma 55
Outesia. $D \times d = 13 \times 11$;
 $c = 1,3$; $p = 2,8$;
 $A \times a = 9 \times 1,5$; $e = 1$; (0-2,4)
- GRUPO X. Quistes elipsoidales u ovoides. Superficie con hundimientos.
- Poro algo levantado, sin llegar a formar cuello . . . Forma 56
Clericia. $D \times d = 12 \times 7,5$;
 $p = 1,5$; (0-0,6)
- GRUPO XI. Quistes elipsoidales u ovoides. Superficie con formaciones lineales.
- Solamente cuello . . . a
 Cuello y ornamentaciones a su alrededor, sin collar . . . b

- a) - Líneas espiraladas, regulares, en dirección oblicua al eje mayor de la elipse Forma 57
Clericia. $D \times d = 12 \times 11$;
 $p = 2,5$; $c = 2$; (0-0,8)
- Líneas muy irregulares y heterogéneas en forma, longitud y anchura Forma 58
Clericia. $D \times d = 10 \times 9$;
 $p = 3$; $c = 3$; (0-0,5)
- b) - Líneas muy finas con tendencia longitudinal. Alrededor del poro se disponen prolongaciones cortas y romas, irregularmente distribuidas Forma 59
Clericia. $D \times d = 14 \times 12$;
 $p = 1,8$; $c = 1$; (0-0,6)

GRUPO XII. Quistes ni esféricos, ni elipsoidales ni ovoides. Superficie lisa.

- Sin cuello, ni collar, ni ornamentaciones a
- Únicamente cuello b
- Cuello, collar y ornamentaciones c
- a) - Forma semejante a una judía Forma 60
Chrysostomum. $D \times d = 10 \times 9$;
(0-0,8)
- b) - Forma casi ovoide. Cuello torcido Forma 61
Chrysostomum. $D \times d = 8 \times 7$;
 $p = 1,2$; (0-1)
- Claramente piriforme Forma 62
Chrysostomum. $D \times d = 10 \times 9$;
 $p = 1,5$; $c = 0,5$; (0-2,5)
- c) - Forma muy irregular y abollada Forma 63
Carnegia. $D \times d = 11 \times 10$;
 $c = 1$; $A \times a = 6 \times 1$; $es = 6$;
(0-1)

presente en una cantidad semejante al mínimo valor encontrado en el sedimento. La diferencia más notable se presenta en la forma 6, lo cual indicaría que la especie o especies que poseen este tipo de quiste tienen, actualmente, un desarrollo relativamente mayor de sus poblaciones. La causa no puede buscarse en un cambio importante del ambiente acuático, dada la información obtenida de las diatomeas y si tenemos en cuenta que la comunidad de crisofíceas sigue dominada por las especies correspondientes a los quistes 1, 2 y 29. Además, ninguna de las formas que no se hallan en la actualidad alcanzan representación significativa en el sedimento y todas ellas están ausentes en alguno de los niveles.

Ante esta situación, el hecho de que una de las formas sea más abundante en la actualidad parece fruto de cambios de importancia menor en el ecosistema, reordenaciones en la distribución y características de los nichos de las especies implicadas. En este sentido, hay que remarcar que la posesión de formas de resistencia no sólo facilita la persistencia de una especie en ambientes extremos, sino que, además, disminuye la tasa de extinción si

TABLA II. Abundancia de las formas de resistencia de las crisofíceas de una muestra de la población actual, comparada con la presencia de las mismas en los sedimentos. *Abundance of the chrysophycean resistance forms in a sample from the actual population, compared with the presence of the cysts in the sediments.*

FORMA	ABUNDANCIA EN SEDIMENTOS (%)	ABUNDANCIA ACTUAL (%)
1	7,6 - 34,5	17,5
2	9,0 - 27,7	19,6
4	0 - 2,5	0,7
6	0 - 2,5	10,5
13	0,4 - 6,6	0,7
14	0 - 2,1	2,1
17	0 - 4,2	0,7
18	0 - 2,1	1,4
19	17,2 - 28,6	27,3
24	0 - 3,0	7,7
28	0 - 1,0	0,7
30	0 - 3,5	0,7
40	0,4 - 4,7	2,8
43	3,0 - 11,4	1,4
54	0 - 7,5	1,4

IMPORTANCIA DE LOS QUISTES DE CRISOFÍCEAS

La tabla II muestra que las abundancias de cada forma en la población actual no son muy distintas de las esperadas para cualquier muestra de sedimento más profundo. Las únicas formas que sobrepasan los límites del rango de abundancias en tanto por ciento en los sedimentos son la 6 y la 43; no obstante, esta última está

las condiciones favorecen a un competidor (HUTCHINSON, 1979). Tal vez este razonamiento ayude a comprender el hecho de que hayamos encontrado tanta variedad de quistes de crisofíceas (63 en total), comparada con la de diatomeas (30 en total). La diferencia es de más del doble y a ello debemos añadir que es muy probable que una misma forma de resistencia pertenezca, morfológicamente hablando, a más de una especie; con lo que las especies reales de crisofíceas halladas podría ser superior a 63.

QUISTES DE CRISOFÍCEAS Y PALEOLIMNOLOGÍA

Las crisofíceas pueblan ambientes variados, pero se pueden encontrar algunas características comunes que les dan cierto carácter indicador. Tienen tendencia a disponerse en climas templados o fríos y es frecuente que sean estenoternas (BOURRELLY, 1956). Las formas clorofílicas están ausentes en lugares ricos en materia orgánica y sólo se multiplican activamente en aguas muy limpias, puras y claras; es decir, son catarobias (MARGALEF, 1955). Se puede, pues, resumir su ambiente preferido como un agua poco mineralizada, oligotrófica, oligosaprobica y más bien fría. Tal preferencia por el frío puede llegar a extremos como el enquistamiento de ciertas especies de *Mallomonas* si la temperatura supera $+3^{\circ}\text{C}$ (CRONBERG, 1980).

Las crisofíceas poseen dos tipos de estructuras silíceas capaces de conservarse en los sedimentos a través del tiempo: quistes de resistencia y escamas del esqueleto externo. En diversos géneros (por ejemplo, *Synura* y *Mallomonas*) la célula segrega una pared péctica revestida de escamas silíceas, cuya disposición, forma y ornamentaciones varían con el género e incluso con la especie (BOURRELLY, 1956). En ciertos tipos de sedimentos estas escamas se conservan bien y, dada la posibilidad de identificación, su utilidad es evidente. No obstante, son estructuras delicadas y su probabilidad de conservación

parece ser menor que la de los quistes, cuyo valor sistemático es notablemente bajo.

El estudio paleolimnológico de estos quistes puede abordarse desde dos ángulos complementarios, sin caer en un clasificacionismo inútil. Uno sería el intento de conocer la forma viva correspondiente a cada uno de ellos y esto implica consultar toda la información existente sobre la familia en busca de descripciones e ilustraciones, apoyada por la observación *in vivo* y cultivos. Todo esto conduciría a la confección de un catálogo que permitiría identificar especies de crisofíceas a partir de la morfología de las formas de resistencia.

La otra posibilidad se basa en el estudio conjunto de los quistes y otros organismos que puedan aportar informaciones ambientales, por ejemplo, las diatomeas. El análisis de una cantidad suficiente de tales materiales tal vez reflejaría relaciones constantes de presencia o de abundancia entre los organismos indicadores y los cistes. En pocas palabras; si la utilidad de muchos quistes no reside en su exacta identificación sistemática, debemos buscarla en ellos mismos.

En este trabajo se han ensayado los dos métodos. El resultado del primero se indica en las claves, donde se observa que sólo 5 de las formas de resistencia se pudieron asociar con especies conocidas. Sin embargo, el estudio fue únicamente bibliográfico y no todo lo amplio que se hubiera deseado, por razones de disponibilidad de información.

Por otra parte, las tablas I y II dan alguna luz sobre las relaciones entre diatomeas y crisofíceas. En la actualidad, las diatomeas dominantes son *Pinnularia microstauron*, *Surirella angustata*, *Pinnularia obscura* y *P. mesolepta*, siendo los quistes más abundantes los correspondientes a las formas 19, 2, 1 y 6. En los sedimentos, el orden de abundancia de las diatomeas es: *Pinnularia microstauron*, *P. mesolepta*, *Navicula cryptocephala*, *Pinnularia viridis* y *Surirella angustata*, mientras que los cistes que predominan son las formas 19, 1, 2 y 43.

De la observación de estos resultados se deduce una posible relación de las formas de resistencia 19, 2 y 1 con las diatomeas *Pinnularia microstauron*, *P. mesolepta* y *Surirella angustata*. Anteriormente se mencionaron las principales diferencias entre las abundancias de diatomeas y crisofíceas en los sedimentos y en la actualidad, de las que lo más destacable es el aumento de *Pinnularia obscura*, que coincide con el aumento del quiste correspondiente a la forma 6, y la probable desaparición de *Navicula cryptocephala*, que va acompañada de la disminución de la forma 43.

Provisionalmente, se podría concluir que los quistes de crisofíceas tienen cierto carácter indicador y parecen relacionarse bien con algunos cambios reconocibles también a través de las diatomeas. Si estudios posteriores muestran coincidencias en las relaciones aquí establecidas, se podrá hablar de propiedades indicadoras más

concretas, lo que parece un buen camino hacia la tipificación ecológica y, por tanto, hacia la utilidad en la interpretación paleolimnológica, de las formas de resistencia de identidad desconocida.

AGRADECIMIENTOS

El Dr. Ramon Margalef es el inspirador y director de la tesis de licenciatura de la que este trabajo forma parte. Para él mi gratitud por sus enseñanzas. El manuscrito de este artículo mejoró mucho en calidad gracias a los consejos y sugerencias del propio Dr. Margalef, la Dra. M. L. Salgado-Laboriau y Teresa Vegas Vilarrubia. Asimismo, deseo agradecer la ayuda de Xavier Tomàs en todo lo referente a diatomeas, y a Teresa Vegas y Jordi Rull i del Castillo su inapreciable colaboración en el trabajo de muestreo.

SUMMARY

DIATOMS AND CHRYSOPHYCEAE CYSTS IN THE SEDIMENTS OF A CARSTIC POND IN THE CATALAN PYRENEES (NS SPAIN).— The identity of most of the resistance forms that belong to *Chrysophyceae* is unknown. For this reason their paleolimnological interpretation is limited. More than sixty different forms of these cysts have been found in a carstic depression in the Eastern Pyrenees. The cysts are described and classed. Only in five cases, we could establish the correspondence between the cyst and some living species. In order to explore the indicator value of the resistance forms, the relation bet-

ween their abundances and the percentages of diatoms was examined. The conclusions of the analysis are only tentative and must be compared with the results of future studies. It would be useless to present the results in a stratigraphic sequence, because the sediment was disturbed by cattle grazing in the site. Nevertheless, we can infer that the characteristics of the temporary pond were constant during the deposition of the sediments. The small variations in the species composition can be interpreted in terms of an annual cycle, with sudden changes.

BIBLIOGRAFIA

- BOURRELLY, P. 1956. R ch rches sur les Chrysophyc es. *Revue Algologique, Mem. H. S.*, 1: 1-413.
- , 1968. *Les algues d'eau douce*. Tome 2, Boub e & Cie. Paris.
- CHODAT, R. 1922. Mat riaux pour l'histoire des algues de la Suisse, I-IX. *Bull. Soc. Botanique de G n ve*, 13.
- CHOLNOKY, B. J. 1968. *Die  kologie der Diatomen in Binnengewassern*. J. Cramer. Lehre.
- CRONBERG, G. 1972. Investigation of scale bearing Chrysophyceae species by scanning electron microscope. *Revue Algologique*, 4: 319-320.
- , 1980. Cyst development in different species of *Mallomonas* (Chrysophyceae) studied by scanning electron microscope. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 46: 421-434.
- DEFLANDRE, G., 1932. Note sur les Archaeomonadac es. *Bull. Soc. Botanique de France*, 79: 346-355.
- , 1933. Seconde note sur les Archaeomonadac es. *Bull. Soc. Botanique de France*, 80: 79-90.

- GRASSÉ, P. 1952. *Traité de Zoologie*. Tome I, fasc. 1. Paris.
- HILLIARD, D. K. & ASMUND, B. 1963. Studies on Chrysophyceae in some ponds and lakes in Alaska. II. *Hydrobiologia*, 22: 3/4: 331-397.
- HÜBER-PESTALOZZI, G. 1940. *Das phytoplankton des Süßwassers* (4 vol.). In: Thienemann, A. *Die Binnengewässer*. Ed. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung. Stuttgart.
- HUSTEDT, F., 1930. *Bacillariophyta (Diatomeae)*. In: Pascher, A. *Die Süßwasser Flora Mitteleuropas*. G. Fischer, Jena.
- HUTCHINSON, G. E., 1957. *A treatise on Limnology*, vol. I-II. J. Wiley & Sons, New York.
- , 1970. IANULA. *Transactions of the American Philosophical Society*, 60, part 4.
- , 1979. *El teatro ecológico y el drama evolutivo*. Ed. Blume, Barcelona.
- LEVENTHAL, E. A., 1970. IANULA. The Chrysomonadina. *Transactions of the American Philosophical Society*, 60, part 4: 123-139.
- MACK, B., 1951. Morphologische und entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen der Chrysophyceen. *Österreichischen Bot. Zeit.*, 98, 3: 250-279.
- MARGALEF, R., 1955. *Los organismos indicadores en la Limnología*. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- NYGAARD, G., 1956. Ancient and recent flora of diatoms and Chrysophyceae in lake Gribso. *Folia Limnologica Scandinavica*, 8: 32-94.
- PATRICK, R., 1970. The diatoms. *Transactions of the American Philosophical Society*, 60, part 4: 112-123.
- RIETH, A., 1967. *Okromonas ornamentata*, nov. sp. *Die kulturpflanze*.
- RULL, V., 1981. *Limnología y Paleolimnología de una laguna cárstica del Pirineo Catalán*. Tesis de licenciatura. Universidad de Barcelona, Barcelona.
- SEMIR, R. DE & BIRBA, LL., 1976. *Taga. Guia cartográfica*. Ed. Alpina, Granollers.
- SCHOEMAN, F. R., 1973. *A systematical and ecological study of the diatom flora of Leshoto with special reference to the water quality*. V & R. Printers. Pretoria.