

INTERACCION ENTRE PLANCTON Y BENTOS EN UN LAGO DISTROFICO DE MEDIA MONTAÑA DE GALICIA. MODELOS DE DISIPACION DE ENERGIA Y RETENCION DE NUTRIENTES

M. Varela*, F.X. Niell**

*Instituto Español de Oceanografía

**Dpto. de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga

Palabras clave: Energy dissipation, lake, nutrient retention, dystrophyc.

ABSTRACT

INTERACTION PLANKTON-BENTHOS IN A MID-MOUNTAIN DYSTROPHIC LAKE IN GALICIA. ENERGY DISSIPATION & NUTRIENT RETENTION PATTERNS

Energy flow and residence time in phytoplankton and phytobentos have been studied in four different areas of a dystrophic lake. Energy dissipation is practically the same as refers plankton and bentos in the area where macrophytes are not abundant. It increases gradually towards the banks though it's not the usual thing expected from plankton and at the same time the energetic flow is more diminished in the bentos. The limiting element is not phosphorus but Nitrogen, whose time of residence is greater in macrophytes than in plankton and water. At least there are two different types of response to Nitrogen liberation: The first one shows big cells with a high chlorophyll content, the second one shows small cells with an average medium content. The depletion of Nitrogen causes a dissipation together with a «bloom» of Cyanophyceae, this is interpreted as a structural and functional readjustment not only in the input but also in its restriction.

INTRODUCCION

El estudio de las manifestaciones del flujo de energía en los sistemas naturales tiene interés predictivo, constituye una estimación de la estructuración de los mismos y de su sensibilidad y respuesta a los in-puts energéticos.

En trabajos previos estudiamos procesos de disipación energética en la sucesión en comunidades bentónicas marinas (Niell, 1979, 1980 a y Niell y Varela, 1984) y tenemos datos sobre estos procesos en el comportamiento metabólico de gasterópodos sometidos a distintos estados de stress (Borja, 1985) y a través de comunidades fotoestratificadas (Galvez, en prensa). Más y más frecuentemente aparecen tratamientos parecidos en la bibliografía (Lassarre, 1982 y Pamatmat, 1982) y con seguridad el problema será tópicamente preferente de estudio en los años venideros.

La teoría se hace, al menos en ecología, induciendo de la teoría general de sistemas y experimentando anomalías con cambios de in-put energético.

El presente trabajo compara la disipación energética en cuatro zonas de un lago distrófico de la media montaña gallega (fig. 1) en relación con un fenómeno de competencia en la retención de los nutrientes por parte del plancton y del bentos en zonas de dominancia planctónica y en otras de dominación macrofítica.

MÉTODOS

Las variables usadas para definir el estado del sistema son las tópicas, y los resultados están expuestos en Varela (1984). Entre ellas son relevantes los *coeficientes* P/B, de dimensión t^{-1} estimados con la relación C/a/carbono, la *diversidad de las comunidades* de plancton, *los momentos* en que se producen *in-put* de nutrientes en cada zona y las características celulares del fitoplancton.

Se tomaron muestras de plancton a 1, 2, 3 y 4 m. en la zona central (Est. 1) y en superficie en tres zonas siguiendo un transecto radial. Las zonas se deno-

Limnetica 2: 27-34 (1986)

O Asociación Española de Limnología. Madrid. Spain

	Nitella	Miryophyllum	Potamogeton	Potamogeton + Nymphaea
Biomasa máxima gr m ⁻²	77	295	1.509	4.132
Producción anual gr C m ⁻² año ⁻¹	42	114	370	1.189
Producción crecimiento gr C m ⁻² día ⁻¹	0,6	0,6	4,1	9,4

Tabla 1.-Datos de Biomasa y Producción de macrofitos en las cuatro estaciones.
Macrophytic biomass and production in the four stations studied.

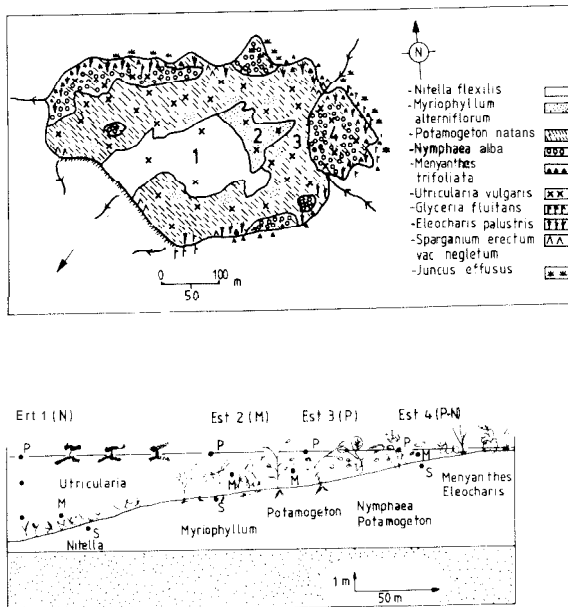


Fig.1

Figura 1.-Diagrama de vegetación y zonas en el lago. Abajo diagrama de la posición de las estaciones de placton superficial (P), profundo (M) y de sedimento (S).

Zones of vegetation and their distribution in lake of Sobrado. Top: surface vision. Down: vertical profil, showing zones of sampling. M: macrophytobentos. P: plankton. S: sediment.

minarán de acuerdo con los macrófitos dominantes, zonas de *Nitella* (Est. 1); *Myriophyllum* (Est. 2); *Potamogeton* (Est. 2) y *Potamogeton* + *Nymphaea* (Est. 3). Y en cada una de ellas se tomaron muestras bentónicas (fig. 1).

El muestreo es standard y los métodos también, tal como detallo Varela (1984).

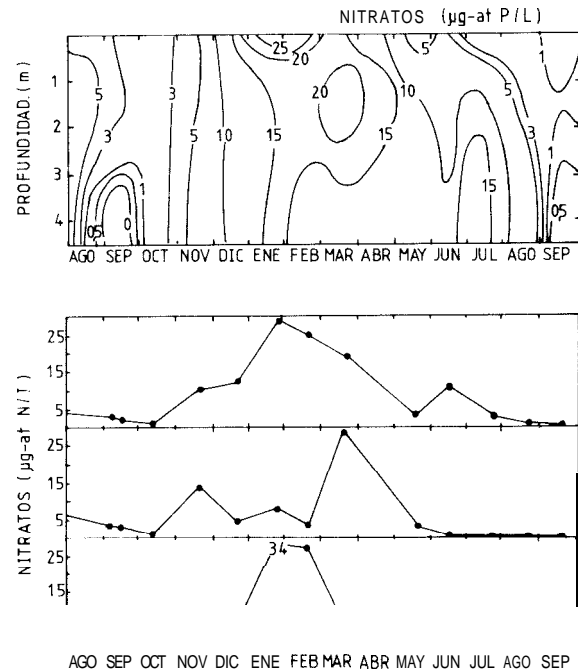


Fig.2

Figura 2.-NO₃⁻ en la estación 1 (arriba) y en las otras tres, 2, 3 y 4 de arriba a abajo en la figura inferior).

Nitrate concentration in station 1 (top) and in 2, 3 and 4. Top to down (down).

RESULTADOS

La laguna es distrófica con gran acumulación sedimentaria de tipo orgánico, con aguas oscuras (Secchi 0,90 m. y 4,6 m.) en un ciclo monomóctico típico. El pH es ligeramente ácido: 6 y 6,6, y la alcalinidad no sobrepasa los 0,25 m. Eq/l. Hay anoxia en agosto con un déficit medio relativo de O₂ de 0,48 mg./cm.² mes.

El nitrógeno (fig. 2) se presenta en la zona 1 casi

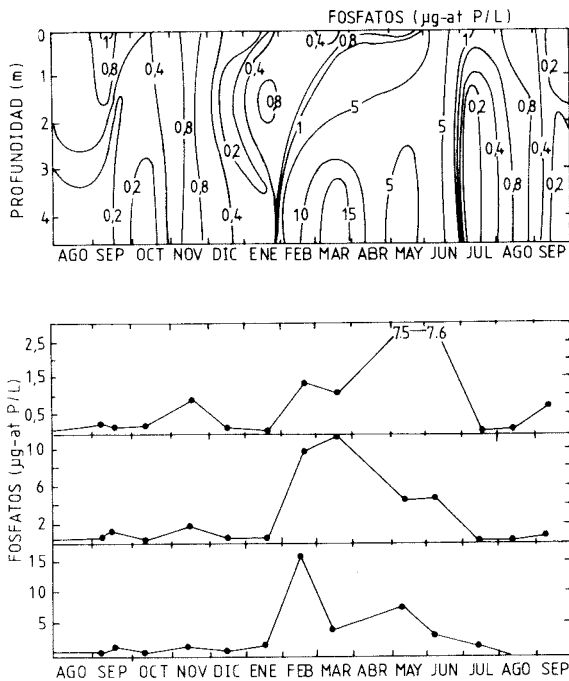


Fig.3

Figura 3.—Misma disposición que en la figura 2 para el ortofosfato. Same that figure 2 for orthophosphate distribution.

siempre como nitrato, sufre deplección en profundidad en agosto y llega a $25 \mu\text{g at N/l}$ en superficie durante la época de mezcla; en las demás zonas el ciclo es parecido pero hay más nitrato que en la zona 1. El ortofosfato, contrariamente, se libera en profundidad en febrero y marzo y durante el resto del tiempo hay ortofosfato en pequeña concentración que aumenta característicamente donde hay más influencia macrofitobentónica (fig. 3).

En invierno hay Diatomeas y Cianofíceas excepto en la zona 3 donde hay gran diversidad (Varela, 1984). En primavera ya hay Euciorfíceas, Criptofíceas y Crisofíceas junto con los grupos anteriores. En 1 y 2 hay Dinoflageladas y en 3 y 4 Conjugadas.

En verano desaparecen las Diatomeas de las zonas 1 y 2, en 3 desaparecen las Dinofíceas y las Diatomeas persisten, aunque las más abundantes son las Conjugadas. El conjunto entra luego en regresión preinvernal.

En la zona 1, hay una estratificación vertical de Clorococcales en superficie, y Cianofíceas y Criptofíceas, que en profundidad son sustituidas por Volvocales y *Lyngbya limnetica* en verano y con falta de oxígeno.

El lago tiene una producción planctónica baja, 5 g. C/m^2 , comparada con los 500 g. C/m^2 de produc-

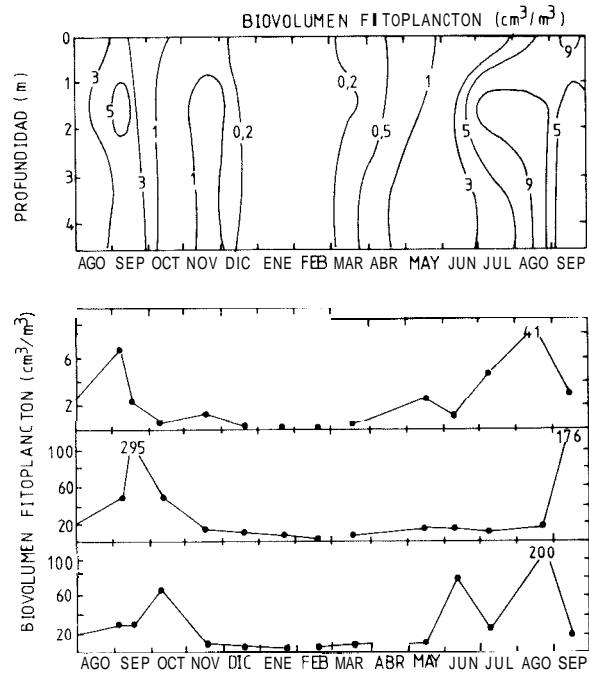


Fig.4

Figura 4.—Volumen celular en la estación 1 (arriba) y en la 2, 3 y 4 (en el gráfico inferior).

Same than fig. 2 for cellular volume.

ción media en el macrofitentos. La materia orgánica es autóctona y sedimenta a razón de $270 \text{ g. C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. La producción máxima del macrofitentos se da en junio en todas las comunidades, y el máximo standing crop en agosto (tabla 1). La biomasa fitoplanctónica así como el biovolumen (figura 4) son máximos en verano, así como la concentración de clorofila en verano y en profundidad debido a la presencia de *Lyngbya limnetica* (figura 5).

La concentración de clorofila por el método tricromático (Strickland y Parsons, 1960) se representa en la figura 5, los valores son en general menores de 5 mg Cla m^{-1} , y aún menores (1 mg Cla m^{-3}) en invierno. El máximo en la zona 1 se da a finales de verano, especialmente en profundidad. Con la muerte de macrofitos al final del verano hay un aumento de clorofila en septiembre. Entre *Potamogeton* hay más clorofila que en las otras estaciones, con máximos en primavera y finales de verano. Lo mismo ocurre entre la vegetación de *Potamogeton* y *Nymphaea*.

DISIPACION

En la figura 6 se representa la disipación en la zona 1, y en la 7 en las otras tres zonas. En dichas figuras

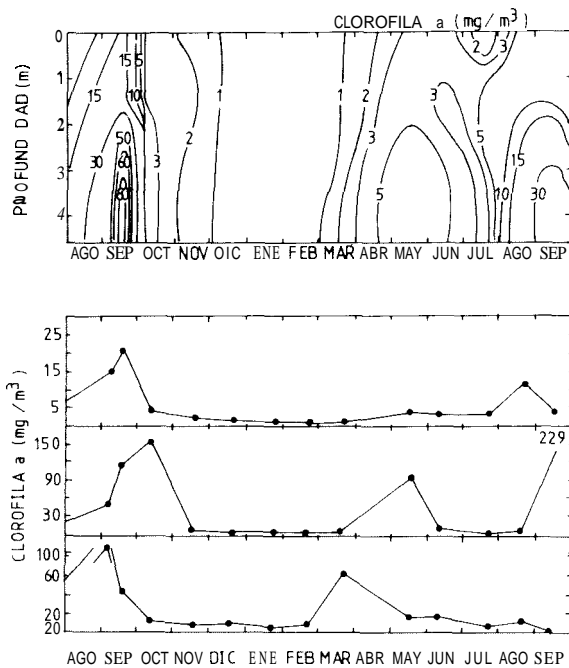


Fig. 5

Figura 5.—Datos de concentración de clorofila, disposición como en las otras figuras. Chlorophyll a concentration in the plankton. Same pattern than figure 2.

se señalan los máximos de nutrientes N y P en el momento de su liberación al medio. Hay diversos rasgos generales de interés:

1.º) El plancton presenta siempre curvas de disipación con un inicio más alto que el bentos.

2.º) Los mínimos son asimismo menores en el bentos que en el plancton.

3.º) El flujo de energía en el bentos se minimiza a medida que las comunidades son más estables, pero en el plancton ocurre lo contrario, son mayores entre la vegetación de *Potamogeton* y *Nymphaea* que en la zona de *Nitella* en el centro del lago donde la disipación bentónica puede alcanzar valores semejantes a la disipación planctónica en superficie.

4.º) La persistencia de la disipación (fase asintónica) es larga en el plancton de superficie, especialmente en verano.

5.º) En el sistema bentónico la persistencia es mayor en las comunidades con *Potamogeton* mezclada con *Nymphaea* cuando esta planta crece.

6.º) Las disipaciones planctónicas son mayores entre las plantas más persistentes y sus fases persistentes se acortan, actúan pues más como pulsos cuando están entre la vegetación más estable.

7.º) Las disipaciones se corresponden bien con el in-put de nutrientes solubles aunque los in-put de fósforo y nitrógeno señalados en las figuras 6 y 7 no coinciden salvo en algunas ocasiones de mezcla invernal en las estaciones pelágicas superficiales del centro del lago.

8.º) La respuesta disipativa no se desata únicamente en el caso de un in-put de nutrientes, sino que una supresión del in-put causa un efecto parecido (N_0 en figura 6).

DISCUSION

Lo que se ha planteado en el apartado de disipación de los resultados da pie a las consideraciones siguientes: Los fenómenos indicados son generales (Prigogine et al., 1977; Velarde, 1978; Wagensberg y Lurie, 1979; Niell, 1979, 1981; Margalef, 1980; Fernández et al., 1981; Niell y Varela, 1984), y aquí se describen en la situación en que el macrofentos y el plancton se influyen mutuamente, la influencia varía según la intensidad de la interacción. El control general del sistema es físico (entradas de agua al lago y energía térmica y eólica), cuanto más profundo es el lago el bentos actúa de modo más semejante al plancton, la vegetación denominada *Nitellum flexilis* Krause es un plocon que responde a las entradas de nutrientes de forma no demasiado diferente a como lo hace el plancton (con valores de disipación entre 6 y 8), la disipación está desfasada entre ambos sistemas y la persistencia de P:B en la fase de minimización es más larga en el plancton que en la comunidad de *Nitella flexilis*, la magnitud de la disipación es parecida a las fases de colonización de sustratos sólidos en la costa (Niell y Varela, 1984).

La producción anual del plancton en la zona de *Nitella* fue de 17 g C m^{-2} y de 42 g C m^{-2} en el bentos (Varela, 1984): la máxima diaria en el periodo de crecimiento es de $600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, y dicho periodo dura dos meses, de junio a julio, y un mes en el máximo postestival. En el plancton se pueden producir máximos de $150 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, y el periodo de duración es de algo más de tres meses. Tomando una concentración de nitratos de $10 \mu\text{g at N l}^{-1}$ como alta, esta concentración se mantiene cinco meses en superficie, y siete en profundidad, mientras que en las otras zonas del lago persisten las altas con tiempos mucho menores. El fósforo por encima de $0.8 \mu\text{g at P l}^{-1}$ está cinco meses en superficie de modo eventual y de seis a siete meses de modo continuo en el fondo.

Evidentemente el control físico es menos patente cuando el macrobentos gana importancia y pasa de «plocon» a «rizomenon»; el flujo de energía debería de esperarse que disminuyera de acuerdo con la teoría (op. cit.) pero mientras en el bentos hay una clara

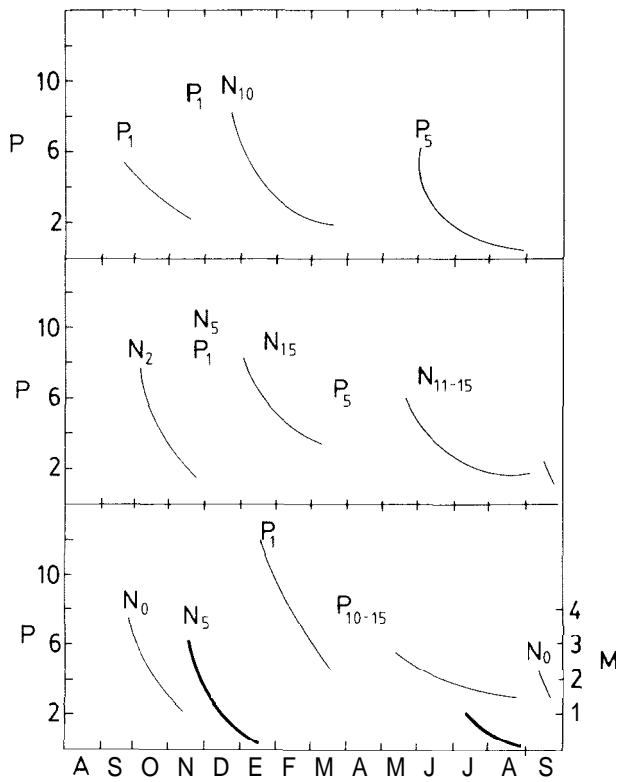


Fig. 6

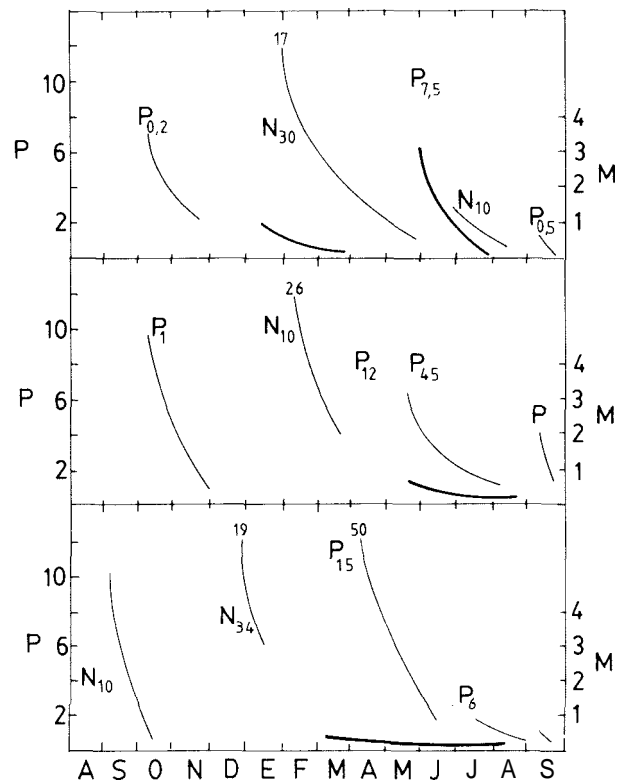


Fig. 7

Figura 6.—Disipación P/B en la estación 1, de arriba abajo a 0,5; 1,5 y 3,5 metros. Líneas gruesas: Bentos; líneas finas: Plancton. P_1 y N_1 , in-puts de altas concentraciones de fosfatos y nitratos; N^1 , deplección de nitratos.
P/B curves of disipation on in station 1 al 0.5; 1.5 and 3.5 meters (top to down). Coarse continous line: plankton P_1 and N_1 , high concentrate inputs of ortophosphate and nitrate; N^1_0 : nitrate depletion.

Figura 7.—Mismo significado que la figura 6 en las estaciones 2, 3 y 4.
All the same as in figure 6.

tendencia en este sentido en el plancton se maximiza el flujo de energía espectacularmente y la persistencia de la minimización se acorta drásticamente contrariamente a lo que ocurre en el bentos, de modo coherente con la hipótesis.

La producción anual planctónica es de $12,6 \text{ g C m}^{-2}$ entre la vegetación de *Myriophyllum* (*Myriophyllum alterniflori* Lemée), $2,6 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en la zona de *Potamogeton* y de $0,5 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en la zona donde esta planta bentónica se mezcla con nenúfares (*Myriophyllum Nupharetum* Koch), la producción bentónica es mucho mayor. $114 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 2; $370 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $1.189 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en las dos zonas de *Potamogeton*, o sea, del orden de 10 a 2.000 veces más que en el plancton. En el periodo de explosión (producción máxima) los valores son $0,6$; $4,1$; $9,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en el bentos y 125 , 25 y $6 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en el plancton. ¿Cuánto duran es-

tas explosiones?: En la zona de *Myriophyllum*, cinco meses en el plancton de modo continuo y 3, 3, y 1, 1, meses respectivamente en las cuatro fases de producción bentónica. Tiempos más largos en las otras zonas, 8 y 9 meses en el bentos con *Potamogeton* y contrariamente más cortos 3 y 1 en el plancton de *Potamogeton* y 1 en el de *Potamogeton+Nymphaea*.

Los nutrientes, nitrógeno y fósforo tienen un comportamiento distinto entre si o lo que es lo mismo, son sistemas que funcionan con velocidad diferente el nitrógeno está siete meses de modo casi continuo en altas concentraciones en la zona de *Myriophyllum*, cuatro meses en *Potamogeton* y 2.5 en *Potamogeton+Nymphaea*; el fósforo se encuentra en altas concentraciones ($> 1 \mu\text{g at l}^{-1}$) durante 7, 9 y 9 meses en cada zona. La coincidencia entre los ciclos de residencia entre fósforo y producción de *Potamogeton* obliga a más consideraciones: la entrada de fósforo

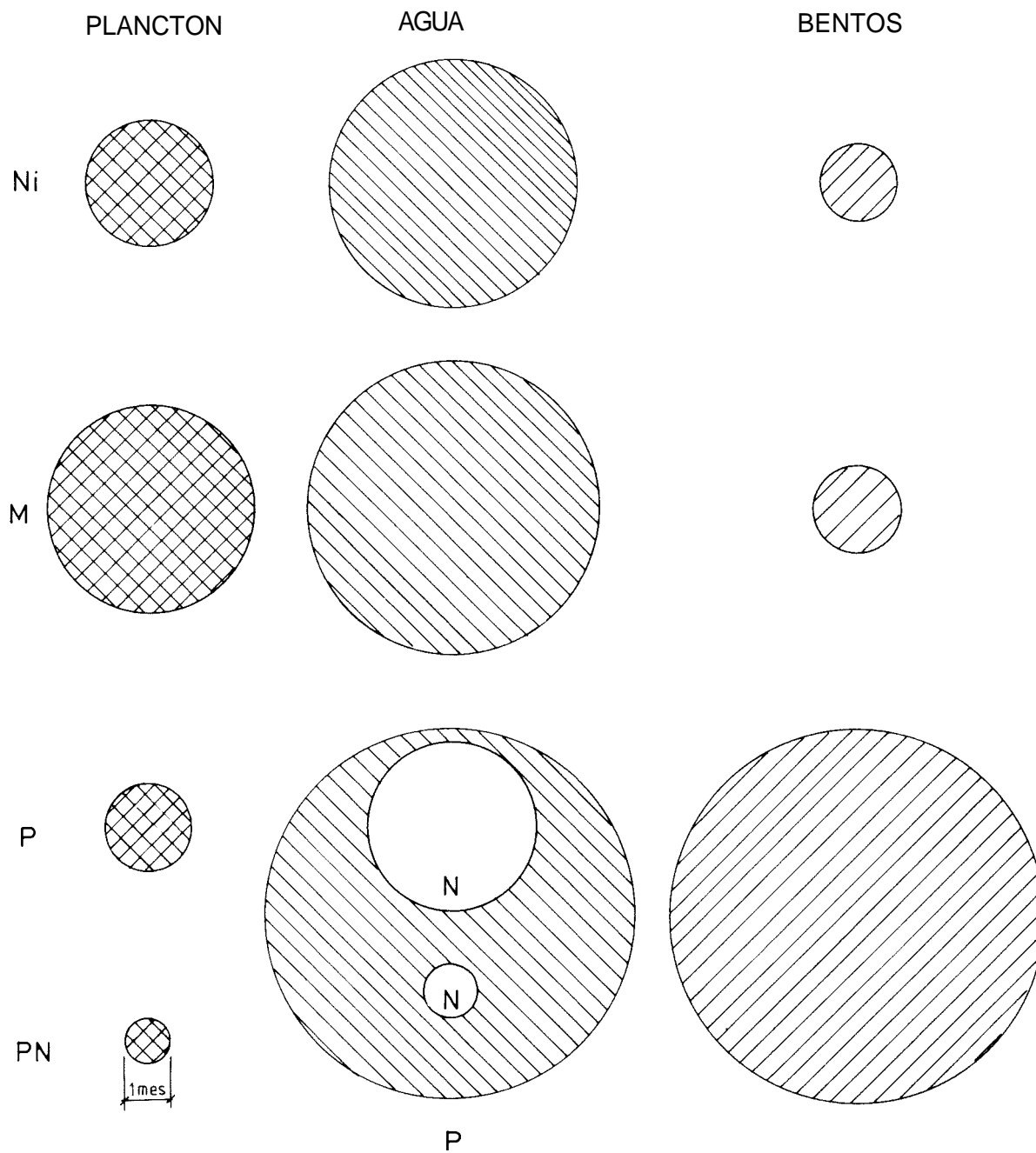


Fig. 8

Figura 8.- Tiempo de reproducción planctónica y bentónica en meses (duración de las épocas con incremento de biomasa). Y tiempo de residencia de los nutrientes por encima de $10\mu\text{g at N l}^{-1}$ y $1\mu\text{g at P l}^{-1}$ en el agua en las cuatro zonas del lago.
 Time of planktonic and benthonic production in months (time of increasing biomass) and time of residence of high concentration of nutrients (base level at $10\mu\text{g at N l}^{-1}$ and $1\mu\text{g at P l}^{-1}$ in the four zones of the lake.

precede siempre al máximo disipativo en hidrófitos bien asentados en el sedimento y, sin embargo, entradas de nitrógeno no producen ninguna reacción en el bentos, siendo esta respuesta menos clara en los macrofitos de hoja dividida como en *Myriophyllum* y *Nitella*, la abundancia de nitrógeno sin embargo, condiciona la mayor parte de las disipaciones planctónicas. Se puede sospechar y es efecto conocido (Niell y Mouriño, 1981 y Mouriño et al., 1981), que el nitrógeno se inmoviliza en macrofitos y que estos lo pueden removilizar y cederlo al medio eventualmente como excreción o por desprendimiento, así el NO₃⁻, condiciona las masivas expansiones planctónicas cuando mayor es la restricción de esta sustancia en el medio. Sin embargo, algunas disipaciones señaladas en las figuras 6 y 7 se dan en el plancton con entradas importantes sólo de fósforo: responden a este sistema *Coelosphaerium naegelianum* Ung. y *Oscillatoria tenuis* Ag. y *Lyngbya limnetica* Lemm., coincidiendo con concentraciones muy pequeñas de nitrógeno en octubre y mayo. Es este un buen ejemplo de control estructural por suspensión de in-puts que culmina (figura 6) cuando no hay nitratos y la disipación es alta, causada por una explosión de *Lyngbya limnetica* de modo dominante que asimila nitrógeno con potenciales redox negativos. La presencia de *Oscillatoria tenuis* con un plancton diverso de marzo a julio es el aprovechamiento del sistema con poco nitrógeno en la zona de *Nitella* y desde abril a junio en las zonas de *Potamogeton*.

En los gráficos de disipación se reflejan in-puts energéticos de fosforo a los que no responde una disipación, esto ocurre especialmente en marzo y abril, momento en que hay un tránsito entre el final de una época de abundancia de *Diatomeas* con *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Achnantes minutissima* Kütz., *Synedra rumpens* Kütz., *Fragillaria construens* (Ehr) Grunaw, *Navicula radiosa* Kütz. y algunas *Cianofíceas*, y otra que conduce a una fase con dominancia de *Oscillatoria tenuis* especie no estrictamente anaeróbica distintamente a *Lyngbya limnetica*, que permite una alta diversificación típica de fases en tránsito.

El elemento limitante es el nitrógeno retenido por los macrofitos cuando éstos son importantes en biomasa, pero no en el fósforo que abunda durante épocas largas. El fitobentos controla el flujo de energía en el sistema: se propician la liberación del fosforo por la fotosíntesis, por la degradación de su materia orgánica y por un bombeo desde el sedimento del agua, pero es evidente la deplección de nitrógeno que se libera cuando mueren los macrofitos en enero, febrero y diciembre en el bentos enraizado. El control por consiguiente, corresponde al bentos, la disipación muy alta en donde hay *Potamogeton* se da en aprovechamientos muy rápidos de nitrógeno en estas épocas por parte del fitoplancton. Las células planctónicas

en diciembre son grandes, tienen un tamaño medio de 500 μ^3 cel⁻¹ que coincide con la liberación de nitrógeno por muerte de *Potamogeton* y *Nymphaea*, y un alto contenido en clorofila a: 10 μg cel⁻¹. El contenido de clorofila puede variar en dos órdenes de magnitud y llega a ser de 5 a 6 μg cel⁻¹ en agosto y noviembre en aguas superficiales de la zona de *Nitella*, cuando falta oxígeno y nitrógeno en el agua. Por el contrario la disipación de marzo-abril cuando hay competencia con el bentos se da con células muy pequeñas, 250 μ^3 , con mucha clorofila, 30 μg cel⁻¹, que se supone por este motivo asimilan con gran velocidad.

En la figura 8 se hace un esquema de tiempo de residencia en los tres subsistemas: plancton, bentos y agua, y en las cuatro estaciones del lago.

BIBLIOGRAFIA

- Borja, A. 1984.** *Rissoa parva* (da Costa), *Barleeia unifasciata* (Montagu) y *Buttium reticulatum* (da Costa) (Mollusca: gasteropoda). Estudio de la segregación de tres estrategias de crecimiento, dinámica y producción sobre *Halopteris scoparia* Sauvageau. Tesis Univ. País Vasco. 249 pp.
- Fernández, M.C.; Niell, F.X. y Fuentes J.M. 1982.** Remarks on succession in rocky intertidal systems. In Levring, T., Xth International Seaweed Symposium, 283-288. Walter de Gruyter, Berlín.
- Lasserre, P. 1982.** The measurement of the enthalpy of metabolism in marine organisms, in Fasham, M.J.R. Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory and Practice. Nuto Conference Series IV: Marine Series. Plenum Press.
- Margalef, R. 1980.** La biosfera entre la termodinámica y el juego. Omega, Barcelona, 118 pp.
- Mouriño, C.; Fernández, A.; Niell, F.X. 1981.** Comentarios sobre el uso del índice C:N en el estudio de las algas bentónicas. *Oecol. aquat.* 5: 35-42.
- Niell, F.X. 1979.** Structure and succession in rocky algae communities of a temperate intertidal system. *J. Exp. Mur. Biol. Ecol.*, 36(2): 185-200.
- Niell, F.X. 1981.** Estructuras disipativas en la organización de los sistemas bentónicos. *Oecol. acuática*, 5: 239-245.
- Niell, F.X. y Mouriño, C. 1981.** Contenido en carbono y nitrógeno en macrofitos intermareales. *Inv. Pesq.* 45(1): 187-210.
- Niell, F.X. y Varela, M. 1984.** Initial colonization stages on rocky coastal substrates. *Marine Ecology*, 5(1): 45-46.
- Pamatmat, M.M. 1982.** Measuring the metabolism of the benthic ecosystem in Fasham, M.J.R. Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory

and Practice. Nato Conference Series IV: Marine Series. Plenum Press.

Prigogine, I.; Allen, P.M. y Herman, R. 1977. The evolution of complexity and the laws of nature in Lazlo, G. Goals in a global community: *The original background papers for goals for mankind*. Pergamon, Oxford 5-63.

Strickland, J.O.H. y Parsons, T.R. 1960. A manual of sea water analysis. *Fish. Res. Bd. Canada Bull*, 125: 185 pp.

Varela, M. 1984. *Estructura y producción estacional de un sistema lacustre de dimensiones reducidas y amplio desarrollo de la vegetación macrofítica litoral. Competencia de macrófitos y fitoplancton por los nutrientes*. Tesis Univ. Santiago de Compostela. 335 pp.

Velarde, M. 1978. Estructuras disipativas y evolución. *Bull. Fund. March*, 69: 1-18.

Wagensberg, J. y Lurie, D. 1979. Termodinámica de la evolución biológica. *Investigación y Ciencia*. 40: 102-113.