

SISTEMES I PROCESSOS

Estudi de la biocenosi dels tapissos microbians del delta de l'Ebre

Joan Mir*, Maira Martínez-Alonso* & Isabel Esteve*

Rebut: 15.09.99

Acceptat: 16.11.00

Resum

S'estudià la microzonació de la comunitat de microorganismes que componen els tapissos microbians del delta de l'Ebre mitjançant tècniques de microscòpia òptica i de microscòpia electrònica. Els tapissos microbians estudiats presentaven característiques diferents (nombre de laminacions, composició d'espècies, etc.). La laminació superior estava formada per diversos organismes fotosintètics oxigènics on dominaven les diatomees pinnades, arribant a densitats de $7,3 \cdot 10^7$ cel·cm⁻³. S'identificaren 12 gèneres, dels quals els més abundants foren *Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora* i *Mastogloia*. En la laminació superficial també s'hi podien observar cianobacteris, tant filamentosos com cocoides dels quals *Lyngbya aestuarii* és un dels cianobacteris filamentosos més abundants que s'hi va trobar. A la segona laminació el microorganisme dominant era el cianobacteri *Microcoleus chthonoplastes*, que podia presentar entre 5 i més de 20 tricomes per beina. La tercera laminació pigmentada no la presentaven tots els tapissos microbians estudiats, i en els que s'observà podia variar l'espècie de microorganisme dominant. Així, el microorganisme més abundant d'aquesta laminació, en el punt de mostreig P1, era el bacteri fototròfic anoxigènic *Chromatium gracile*. En canvi, en el P3 el microorganisme predominant fou una nova espècie de la família Chromatiaceae, de $4,16 \mu\text{m}$ d'ample per $5,98 \mu\text{m}$ de longitud, que acumulava sofre intracel·lular i tenia el sistema intracitoplasmàtic de membranes de tipus lamel·lar. També s'hi observà la presència d'un microorganisme fototròfic filamentós embeinat, que tenia un

sistema intracitoplasmàtic de membranes (ICM) de tipus lamel·lar. En la zona superior de la laminació rosa, es va observar la presència del bacteri quimiolitotròfic *Beggiatoa* sp i al davall de la zona fòtica, on el sediment era de color negre es van detectar bacteris reductors de sulfat dels gèneres *Desulfovibrio*, *Desulfococcus* i *Desulfotomaculum*.

PARAULES CLAU: Tapissos microbians, cianobacteris, diatomees, bacteris fototròfics anoxigènics, bacteris reductors de sulfat, bacteris quimiolitotrofs, espiroquetes, delta de l'Ebre.

Abstract

A study of Ebro Delta microbial mat communities

The microzonation of microorganisms in the microbial mats of the Ebro Delta was studied by light microscopy and scanning and transmission electron microscopy. Microbial mats showed differences in species composition, number and colour of layers, etc. Oxygenic photosynthetic organisms grew on the surface of the mat. In this layer, the community consisted predominantly of pennate diatoms, reaching densities of $7.3 \cdot 10^7$ cel·cm⁻³. Twelve genera of diatoms were identified, and the most abundant were *Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora* and *Mastogloia*. Coccoid cyanobacteria and filamentous cyanobacteria were also identified in the upper layer of the mat, where the predominant filamentous cyanobacterium was *Lyngbya aestuarii*. The dominant microorganism in the second layer was the filamentous cyanobacterium *Microcoleus chthono-*

* Departament de Genètica i Microbiologia. Universitat Autònoma de Barcelona.

plastes, which contained 5-20 trichomes within the common sheath. The third layer was not present in all the microbial mats studied, and when it was present the dominant species could be different in different sampling sites. In sampling site P1 the dominant microorganism was the anoxygenic phototrophic bacterium *Chromatium gracile*. But in site P3 the dominant microorganism in the purple third layer was a new species belonging to the Chromatiaceae (4,16 µm in diameter and 5,98 µm in length; the intracytoplasmic membrane system (ICM) was lamellar; and in the presence of sulphide and light, globules of sulphur are formed inside these cells). Another sheathed filamentous phototrophic microorganism with a lamellar ICM was also observed in this layer. Between the *Microcoleus* layer and the purple layer, the chemolithotrophic bacterium *Beggiatoa* sp. was found. Below the photic zone, in the black sediment, sulphate reducing bacteria belonging to the genera *Desulfovibrio*, *Desulfococcus* and *Desulfotomaculum* were identified.

KEY WORDS: Microbial mats, cyanobacteria, diatoms, anoxygenic phototrophic bacteria, sulphate-reducing bacteria, chemolithotrophic bacteria, spirochaetes, Ebro Delta.

Resumen

Estudio de la biocenosis de los tapetes microbianos del Delta del Ebro

Se estudió la microzonación de la comunidad de microorganismos que forman los tapetes microbianos del delta del Ebro mediante técnicas de microscopía óptica y electrónica. Los tapetes microbianos estudiados presentaban características distintas (número de capas, composición de especies, etc.). La laminación superior estaba formada por diversos organismos fotosintéticos oxigénicos donde dominaban las diatomeas pennadas, llegando a densidades de $7,3 \cdot 10^7$ cel·cm⁻³. Se identificaron 12 géneros, entre los más abundantes estaban *Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora* y *Mastogloia*. En la primera capa también se observaron cianobacterias, tanto filamentosas como cocoides, siendo *Lyngbya aestuarii* una de las cianobacterias filamentosas más abundantes que se detectaron. En la segunda laminación el microorganismo dominante era *Microcoleus chthonoplastes*, que podía presentar entre 5 y más de 20 tricomas por vaina. La tercera

laminación pigmentada no la presentaban todos los tapetes estudiados, y en aquellos en los que se observó podía variar la especie de microorganismo dominante. La especie más abundante en esa laminación, en el punto de muestreo P1, era la bacteria fototrófica anoxygenic *Chromatium gracile*. Sin embargo, en el P3 el microorganismo predominante era una nueva especie de la familia Chromatiaceae, de 4,16 µm de diámetro por 5,98 µm de longitud, que acumulaba azufre intracelular y el sistema intracitoplasmático de membranas (ICM) era de tipo lamelar. También se observó la presencia de un microorganismo fototrófico filamentosos envainado, con un sistema ICM lamelar. En la zona superior de la laminación rosa, se observó la presencia de la bacteria quimiolitotrófica *Beggiatoa* sp. y por debajo de la zona fótica, donde el sedimento era de color negro se detectaron bacterias reductoras de sulfato pertenecientes a los géneros *Desulfovibrio*, *Desulfococcus* y *Desulfotomaculum*.

PALABRAS CLAVE: Tapetes microbianos, cianobacterias, diatomeas, bacterias fototróficas anoxygenic, bacterias reductoras de sulfato, bacterias quimiolitotróficas, espiroquetas, delta del Ebro.

Introducció

Els tapissos microbians són comunitats bentòniques, estratificades verticalment, formades gràcies a la combinació de l'activitat biològica i la deposició de sediment, tot i que en alguns ambients com per exemple les fonts termals, aquesta deposició és despreciable (Bauld, 1984). Aquests ecosistemes estan constituïts per organismes fototròfics i quimiotròfics aerobis i anaerobis, juntament amb nombrosos organismes heterotròfics.

La distribució vertical que s'observa és el resultat dels gradients fisicoquímics establerts entre la interfície aquosa i el substrat sòlid, així com de la pròpia fisiologia dels organismes (Revsbech *et al.*, 1983). Una observació macroscòpica d'una secció vertical d'un tapís microbià permet veure unes fines laminacions de diferents coloracions, que són el resultat del creixement de microorganismes fototrò-

tics amb diferent composició pigmentària, i per tant, amb diferents pautes d'utilització espectral de la llum disponible. Malgrat tot, també es poden trobar tapissos microbians no laminats depenent dels microorganismes que els constitueixen.

Aquestes comunitats poden ésser considerades homòlogues a unes formacions organosedimentàries anomenades *estromatòlits* que constitueixen el registre fòssil més antic que es coneix i que estaven àmpliament distribuïdes en la Terra primitiva (Awramik, 1984). En canvi, actualment aquests ecosistemes es troben restringits a zones on les condicions ambientals no en permeten la colonització per part de metazous (Javor & Castenholz, 1984). Per aquesta raó, normalment es troben en ambients extrems on els nivells de salinitat, temperatura o sulfur d'hidrogen són molt elevats.

Els tapissos microbians es poden trobar en ambients litorals salins i hipersalins (Krumbein *et al.*, 1977; Noffke *et al.*, 1997; Pickney & Paerl, 1997), en salines (Caumette *et al.*, 1994; Thomas, 1984), en estanys i embassaments salins i hipersalins (Guerrero & De Wit, 1992; Burke, 1995), en fonts termals (Castenholz, 1976; Ferris *et al.*, 1997), en sediments d'estanys alcalins (Cohen, 1989), en llacs antàrtics (Love *et al.*, 1983), en deserts càlids (Mazor *et al.*, 1996) o glaçats (Davey & Clarke, 1992) o fins i tot en surgències termals dels fons marins (Belkin & Jannasch, 1989) o de coves submarines (Mattison *et al.*, 1998).

Generalment, els tapissos microbians es desenvolupen en ambients rics en sulfur d'hidrogen, el qual pot tenir un origen geològic, tal com succeeix en les surgències geotermals, o biològic com és el cas dels biotops rics en matèria orgànica, on la reducció de sulfat és el mecanisme respiratori dominant (Cohen, 1989).

Els tapissos microbians que es desenvolupen sobre sediments litorals, normalment es troben en zones on es donen unes condicions

climàtiques àrides, i es caracteritzen per l'alternança d'èpoques d'inundació i de dessecació. Aquestes fluctuacions poden tenir un cicle circadiari o estacional. Aquests ecosistemes solen estar separats del mar obert per una barrera protectora que pot ésser una duna (Laguna Figueroa, Mèxic), unes salines (Santa Pola, Alacant), o fins i tot per vegetació típica de manglars (Matanzas, Cuba).

Normalment, els tapissos microbians d'ambients marins presenten una composició taxonòmica i una zonació vertical similar. A la península Ibèrica i a les illes Canàries es pot trobar una gran varietat de tapissos microbians, distribuïts en diferents ambients. Se'n poden trobar a les zones litorals com el delta de l'Ebre (Mir *et al.*, 1991), en sediments d'estanys salins i alcalins (Guerrero & De Wit, 1992), en fonts sulfuroses com la Font de la Puda a Banyoles (Martínez *et al.*, 1997), o en fonts termals com les Fumaroles del Teide a Santa Cruz de Tenerife (Méndez & Vinuesa, comunicació personal).

Els organismes que dominen aquestes comunitats microbianes pertanyen a diferents grups taxonòmics, entre els quals s'han de destacar les diatomees, els cianobacteris, els bacteris vermells del sofre, els bacteris quimiòtròfics oxidadors de sofre i els bacteris reductors de sulfat. Els organismes fototròfics oxigènics (diatomees i cianobacteris) se solen localitzar en les capes més superficials, de coloracions marronoses i verdes, on poden tenir accés a la llum i a l'oxigen, ambdós necessaris per realitzar la fotosíntesi oxigènica (Kondratieva *et al.*, 1992). Al dessota, es troben les laminacions de tonalitats vermelloses, on dominen els organismes fototròfics anoxigènics (bacteris vermells del sofre), els quals se situen a profunditats on els arriba la llum i alhora no hi ha oxigen però sí sulfur d'hidrogen, que empraran com a donador d'electrons en la fotosíntesi anoxigènica (Kondratieva *et al.*, 1992). Entre ambdós ti-

pus de laminacions, en la interfície oxigen-sulfur d'hidrogen, sovint s'observa una laminació blanca de bacteris quimirotòfics oxidadors de sofre. Per sota la zona fòtica, el sediment és de color negre com a resultat de l'activitat dels bacteris reductors de sulfat, els quals proporcionen el sulfur d'hidrogen a les poblacions fototròfiques anoxigèniques i quimirotòfiques que se situen per sobre (Jørgensen & Cohen, 1977).

L'estudi analitza la diversitat estructural dels tapissos microbians que es desenvolupen a la península dels Alfacs, al delta de l'Ebre, així com la diversitat d'espècies d'aquests ecosistemes.

Material i mètodes

Zona d'estudi

Els tapissos microbians estudiats es localitzaren a la península dels Alfacs, al delta de l'Ebre. Els mostrejos es van realitzar en una zona a la vora de la Costa de Dins (40° 40' N, 0° 40' E), al final de les salines de la Trinitat, descrita prèviament (Mir *et al.*, 1991).

Processament de les mostres

Els sediments es mostrejaren manualment, tallant uns polígons la grandària dels quals depenia del destí final de les mostres. En el cas de preparar-les per a microscòpia electrònica es tallaren uns polígons de 0,5 x 0,5 x 1,5 cm que posteriorment s'introduïren en un petit vial amb una solució fixadora segons D. Chase (Stolz, 1983). Les mostres de sediment es transportaren al laboratori conservades a 4°C i a les fosques.

La determinació del nombre i del gruix de laminacions de diferent coloració, que componien els tapissos microbians, es realitzà

amb l'observació de les mostres de sediment a través de la lupa binocular Olympus model SZ 40.

La distribució vertical dels diferents microorganismes que formen aquests ecosistemes s'estudià mitjançant tècniques microscòpiques. Les preparacions realitzades per microscòpia òptica s'observaren tant *in vivo* com fixades amb formaldehid al 4 %, però com es tractava de mostres salines es preparà el fixador diluït en aigua filtrada del lloc de mostreig. Les mostres de sediment es prepararen fent seccions verticals molt primes, procurant que es mantingués intacta la zonació dels diferents organismes, o bé traient una petita mostra de cada laminació amb un punxó i col·locant-la en el portaobjectes. En ambdós casos s'afegiren unes gotes de solució salina al portaobjectes per evitar problemes osmòtics.

Les mostres de sediments que es prepararen per microscòpia electrònica de transmissió, o bé se'n feien petits polígons on hi havia totes les laminacions, o bé se separaven manualment, sota la lupa binocular, les diferents laminacions. Posteriorment, es rentà el polígon de sediment submergint-lo en tampó citrat sòdic 0,2 M. A continuació, es féu la postfixació amb OsO₄ al 2 %, dissolt en tampó acetat sòdic 0,5 M, es rentà amb tampó, es tenyí amb acetat d'uranil en solució aquosa i es deshidratà amb etanol en una sèrie de concentracions creixents, seguides d'òxid de propilè. Les mostres es van incloure en reïna epoxi, Araldita (Glauert *et al.*, 1956; Glauert & Glauert, 1958) i posteriorment se seccionaren amb un ultramicrotom. Finalment, els talls es tenyien amb la preparació de citrat de plom de Reynolds (Reynolds, 1963).

Les mostres de tapissos microbians que es prepararen per a microscòpia electrònica de rastreig (SEM), igual com en el cas anterior, podien preparar-se tallant petits polígons (12 × 10 × 2 mm) on estigués representat tot el

perfil vertical del tapís microbià o bé es podia separar per laminacions, manualment sota la lupa. Els rentatges es feren amb la solució tamponadora de citrat sòdic. Posteriorment, s'efectuaren les deshidratacions en gradients d'etanol en grau creixent (30 %, 50 %, 70 % i 100 %) fins a substituir-lo per acetat d'isoamil, per tal de sotmetre les mostres a la tècnica del punt crític de dessecament en CO₂ (Anderson, 1951). Finalment, es muntà la mostra de sediment sobre un suport que tenia un diàmetre de 14 mm, es metal·litzà la mostra amb or i posteriorment s'observà per SEM.

Per a l'observació de les mostres per microscòpia s'utilitzaren el microscopi òptic Olympus model BH2, que porta acoblat un equip fotogràfic d'exposició automàtica Olympus PM-10AK, el microscopi electrònic de rastreig Hitachi S-570, i el microscopi electrònic de transmissió Hitachi H7000. El piramidotom era un C. Reichert TM 60 i l'ultramicrotom era un LKB ultratome III type 8802 A.

Classificació dels microorganismes

Per classificar taxonòmicament els bacteris fototròfics anoxigènics i els cianobacteris s'utilitzà el Bergey's manual of systematic bacteriology (Pfennig & Trüper, 1989; Castenholz *et al.*, 1989), tot i que per l'assignació d'alguns gèneres de cianobacteris es va recórrer a Anagnostidis & Komárek (1988), Komárek & Anagnostidis (1986) i a Rippka *et al.* (1979). En el cas de les diatomees, fou consultat Ricard (1987).

Resultats i discussió

Els tapissos microbians estudiats es troben en un sòl sorrenc que presenta un règim

d'inundació temporal, i estan separats de la badia dels Alfacs per una barrera de dunes fixades per vegetació. La inundació del terreny està relacionada amb les pujades de nivell del mar i amb els temporals. Segons el règim de marees i sobretot, d'altres factors com el vent i els temporals, l'aigua del mar inunda de manera intermitent les planes sorrenques, podent romandre en algunes depressions aïllades o en algunes llacunes somes pràcticament durant tot l'any. A la figura 3 es poden observar les característiques d'aquesta plana sorrenca on es troba una extensió d'uns 3.000 m² de tapissos microbians. Aquesta zona s'inunda periòdicament, de tal manera que, en l'època més seca, les úniques àrees que romanen inundades són unes petites depressions, designades com D1, D2 i D3 a la figura, i dues basses somes L1 i L2. Aquesta zona es troba separada de la Costa de Dins per una barra sorrenca fixada per vegetació halòfila. Els tapissos microbians es troben en les zones inundables periòdicament que no han estat colonitzades per la vegetació i, contràriament, no se'n troben en les zones inundades permanentment (L1 i L2).

Aquesta extensió de tapissos microbians no era homogènia, es podien trobar tapissos amb característiques diferents. Els que es desenvolupaven en els punts de mostreig P1 i P3 (Fig. 3) presentaven la morfologia de tapís de tipus llis, segons la terminologia proposada per Golubic (1973), amb tres laminacions pigmentades cadascun: una de color marró groguenc superficial, per sota una de verda i davall una de vermella o rosa. Un tercer tipus de tapís microbià que es trobà a la mateixa plana mostrejada (P2), tot i que també tenia un aspecte llis, només presentava dues laminacions pigmentades, la primera de color marró i la segona de color verd.

En general, els tapissos microbians d'aspecte llis presentaven un grau notable de desenvolupament. La laminació superior dels tapissos

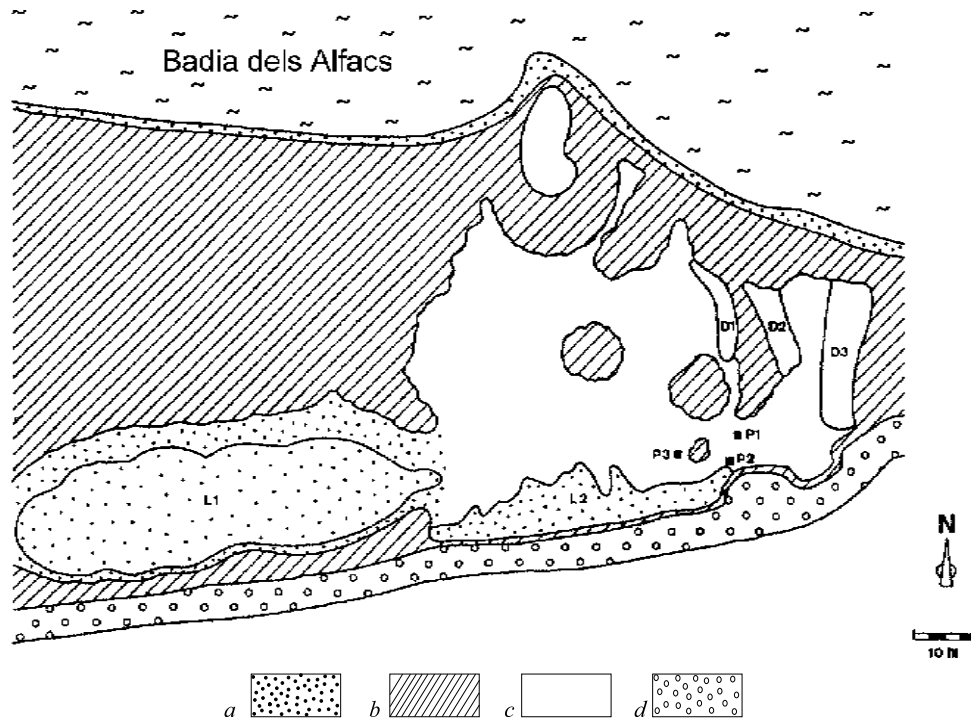


FIGURA 1. Representació esquemàtica d'una zona de la Península dels Alfacs, propera a les salines de la Trinitat, on es localitza una petita extensió, d'uns 3.000 m², de tapissos microbians. L1 i L2 basses somes; D1, D2 i D3 depressions que romanen inundades en les èpoques més seques; P1, P2 i P3 punts de mostreig; (a) plataforma sorrenca on es troben les basses somes; (b) vegetació halòfila; (c) tapissos microbians; (d) camí.

Schematic representation of a small area (3,000 m²) of microbial mats located on a sand flat, close to Trinitat salt works in the Alfacs peninsula. L1 and L2 shallow ponds; D1, D2 and D3 permanently flooded zones; P1, P2 and P3 sampling sites; (a) sandy platform of the shallow ponds; (b) halophilic vegetation; (c) microbial mats; (d) track.

microbians, de color marró groguenc, estava formada per diversos organismes fotosintètics oxigènics entre els quals dominaven les diatomees pinnades, que arribaven a densitats de $7,3 \cdot 10^7$ cèl·cm⁻³ (Fig. 2a). Se'n van arribar a identificar 12 gèneres pertanyents a sis famílies diferents (Taula 1); dels quals els més abundants foren *Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora* i *Mastogloia*, i també es va observar la presència de *Pleurosigma*, *Girosigma*, *Fragilaria*, *Achnantes* i *Surirella* entre d'altres.

El microscopi electrònic de rastreig permet observar l'estructura fina dels frústuls de les

diatomees, informació important a l'hora d'identificar les diferents espècies de diatomees presents al sistema. La figura 2 mostra algunes de les diatomees més abundants als tapissos microbians del delta de l'Ebre. Així per exemple, la figura 2b mostra la micrografia electrònica de *Navicula granulata*, en visió valvar, on es poden apreciar diferents característiques d'aquest gènere com són les valves lanceolades, simètriques respecte l'eix apical, i caracteritzades per la presència de puntuacions distintives de cada espècie, amb l'apex lleugerament arrodonit i lleugerament rostrat,

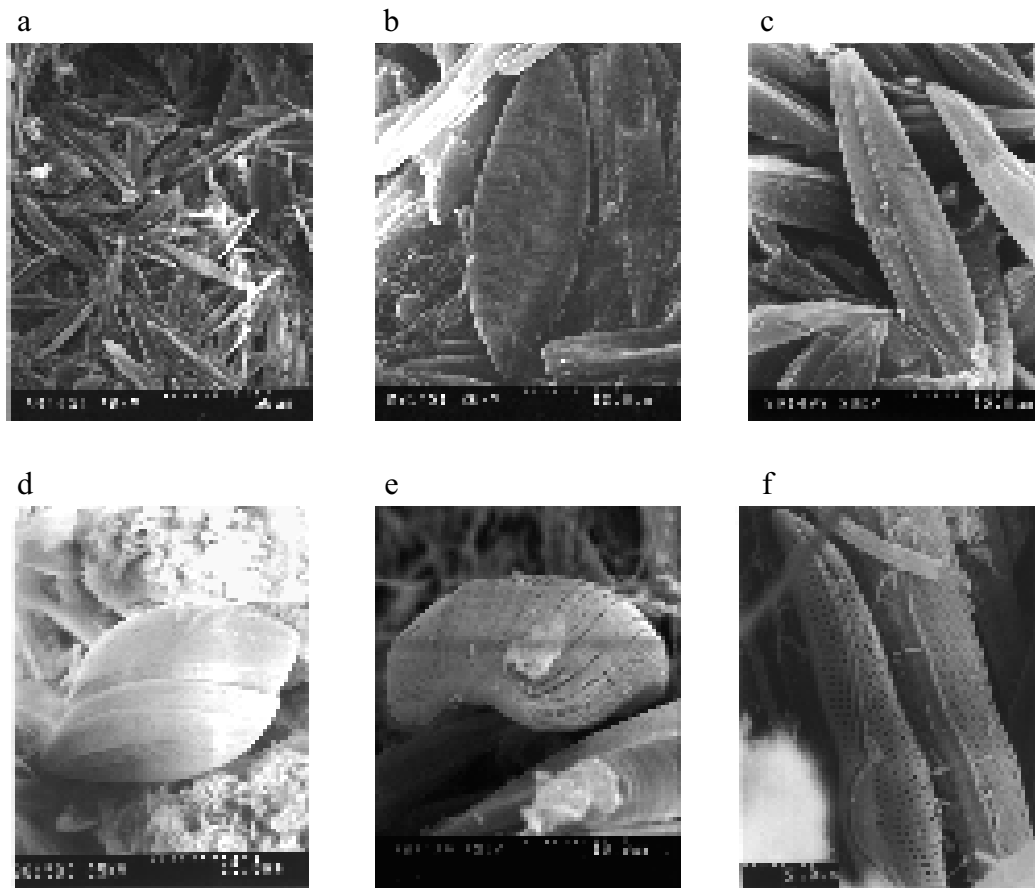


FIGURA 2. Micrografies electròniques de rastreig de diatomees presents als tapissos microbians del delta de l'Ebre: a. Diatomees formant la laminació superficial del tapís microbià; b. *Navicula granulata* en visió valvar on es pot apreciar la rafe rectilínia amb una fissura terminal en forma de ganxo, les puntuacions, i el nòdul central; c. *Nitzschia lanceolata*; d. *Mastogloia* sp, en visió pleurovalvar; e. *Amphora proteus*; f. Detall de la part central i de l'apex d'*Amphora* sp.

Scanning electron micrographs showing some diatoms from the Ebro Delta microbial mats: a. Diatoms forming the upper layer of the microbial mat; b. Valvar view of *Navicula granulata* showing the hooked shape of the raphe in the axial area, the poroids, and the central area; c. *Nitzschia lanceolata*; d. Two specimens belonging to *Mastogloia* sp; e. *Amphora proteus*; f. Detail of the central area and axial area of *Amphora* sp.

i amb dos nòduls polars. Presenta una rafe rectilínia amb un nòdul central, on es pot apreciar una fissura proximal complexa, en forma d'ancora a cadascun dels costats de l'àrea central i una fissura terminal en forma de ganxo. El diàmetre de la valva, en els exemplars d'aquesta espècie observats,

oscil·lava entre 11 i 16 μm , l'alçada entre 4,4 i 10 μm i la longitud entre 40 i 51 μm i presentaven 21 puntuacions en 10 μm .

La figura 2c mostra una micrografia electrònica de *Nitzschia lanceolata*, diatomea pinnada que es caracteritza perquè presenta la rafe marginal a un sol costat de la valva, i la

superfície valvar puntejada en estries transapicals. La longitud de *N. lanceolata* era de 42 µm i presentava 33 puntuacions en 10 µm; en canvi s'observaren altres espècies del mateix gènere, com per exemple *N. sigma* que presentava longituds de fins a 117 µm i 30 puntuacions en 10 µm.

La figura 2d mostra la micrografia electrònica de *Mastogloia*, diatomea pinnada de valves simètriques respecte dels eixos apical i transapical, i de valves amb cambres marginals internes, les quals són emprades com a caràcter taxonòmic per diferenciar les espècies d'aquest gènere, juntament amb l'estriació i la forma de la valva (Ricard, 1987). En aquest cas, presenten les valves lanceolades, amb pleura senzilla, i la rafe lineal es troba enquadrada per dos embolcalls silícics interns; presenta un nòdul central força desenvolupat, i les arèoles de la valva es disposen en estries transapicals. També es poden observar, en posició pleural, els porus que comuniquen les cambres interiors marginals amb l'exterior. El diàmetre de la valva de *Mastogloia* oscil·lava entre 8 i 10 µm, l'alçada oscil·lava entre 5,5 i 15 µm, la longitud entre 21 i 54 µm i presentava 20 puntuacions en 10 µm.

La figura 2e mostra la micrografia electrònica de la diatomea pinnada *Amphora proteus*, que es caracteritza per presentar les valves disimètriques, arquejades, amb diferenciació dorsoventral; les vores ventrals es troben molt properes l'una de l'altra, en canvi, les vores dorsals de la valva, tal com s'aprecia a la micrografia electrònica, es troben separades per una gran pleura complexa formada per moltes bandes pleurals; presenta una costella o engruiximent silícic longitudinal mediodorsal, paral·lela a la vora dorsal i on s'interrompen les estries de la meitat dorsal de la valva; la rafe bicòncava segueix la vora ventral de la valva i es troba vorejada per un embolcall silícic. El diàmetre de la valva d'*A. proteus*

oscil·lava entre 17-26 µm, la longitud entre 35 i 60 µm i presentava 21 puntuacions en 10 µm.

Finalment, la figura 2f mostra la micrografia electrònica d'una diatomea que pertany al gènere *Amphora* on es poden apreciar diferents característiques com la rafe sobre un embolcall silícic, el nòdul central, i les arèoles poroses més o menys allargades transapicalment, i desiguals entre elles. Es tracta d'una espècie molt semblant a *A. robusta*, però amb la diferència que té aquest nòdul central on s'interrompen les estries de la meitat dorsal de la valva, i que té diferent l'arcada de la rafe, sobre tot en eixa zona central.

En la laminació superficial també s'hi podien observar cianobacteris, tant filamentosos com coccoïdes (Taula 2). D'una banda, un dels cianobacteris filamentosos més abundants que s'hi va trobar fou *Lyngbya aestuarii*, que es caracteritza perquè presenta el tricoma envoltat per una beina (Fig. 3b). Els filaments tenien una amplada de 12 µm, i la longitud de les cèl·lules era d'1,3 µm. En aquesta laminació, aquest cianobacteri tenia un aspecte marronós per causa del pigment escitonemina que hi ha a la beina i que té una funció fotoprotectora davant l'elevada radiació solar (García-Pichel & Castenholz, 1991). A més a més, també s'hi podien observar alguns filaments de *Microcoleus chthonoplastes* (Fig. 3e).

D'altra banda, entre els cianobacteris coccoïdes que es podien observar en aquesta laminació superficial hi ha els que el Bergey's manual of systematic bacteriology (Waterbury & Rippka, 1989) inclou dins el grup de *Gloeocapsa*. Aquests microorganismes presentaven una morfologia esfèrica, i estaven envoltats per una càpsula ben definida. N'hi ha alguns que, després de la divisió, mitjançant microscòpia òptica es podia observar que tenien les cèl·lules esfèriques i l'envolta laxa: són els que tradicionalment s'han inclòs dins el gènere *Gloeocapsa* (Fig. 4d), i tenien un

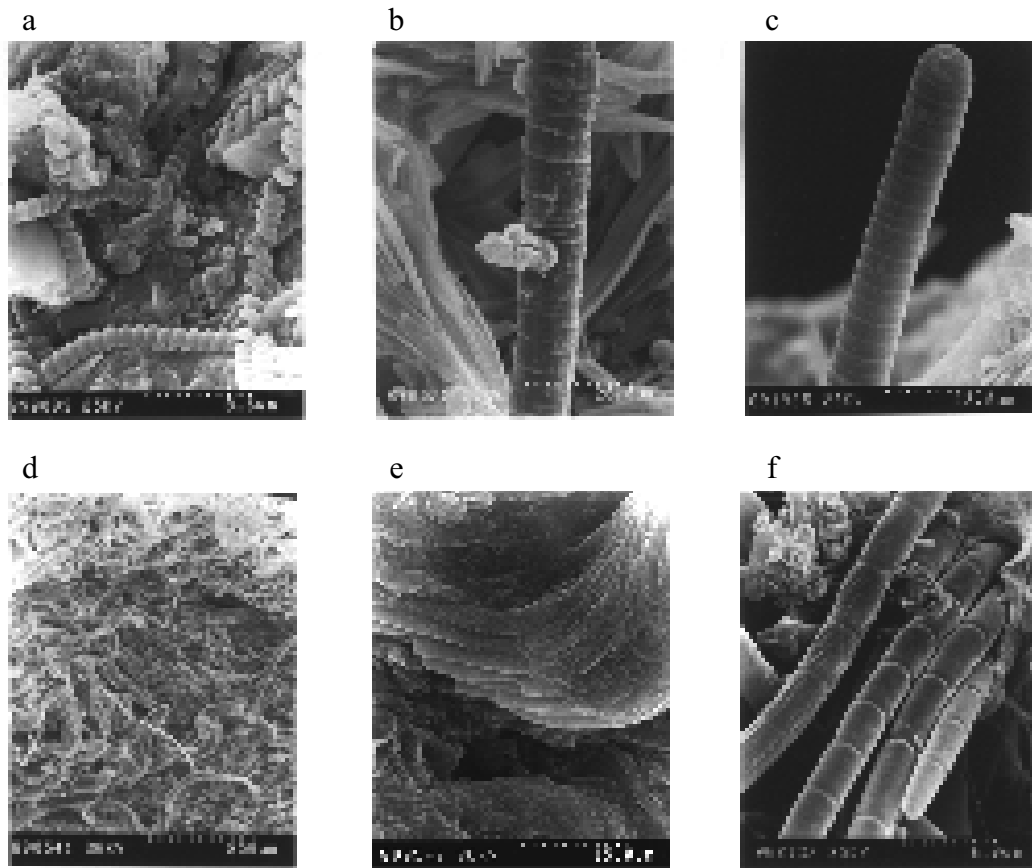


FIGURA 3. Micrografies electròniques de rastreig de cianobacteris observats als tapissos microbians del delta de l'Ebre: a. *Spirulina subsalsa*; b. *Lyngbya aestuarii*. c. *Oscillatoria* sp; d-f. *Microcoleus chthonoplastes*.
Scanning electron micrographs of some cyanobacteria found in the Ebro Delta microbial mats: a. *Spirulina subsalsa*; b. *Lyngbya aestuarii*. c. *Oscillatoria* sp; d-f. *Microcoleus chthonoplastes*.

diàmetre entre 10 i 15 μm . D'altres, en canvi, un cop finalitzada la divisió mostraven una forma hemiesfèrica i s'engloben dins el gènere *Chroococcus* (Fig. 4a-c), els quals tenen un diàmetre entre 25 i 40 μm .

També es van observar cianobacteris coccoïdes que no presentaven una envolta ben definida i que poden trobar-se bé aïllats, bé en parelles, o bé fins i tot en forma d'agregats envoltats de material llimós. Aquests micro-

organismes s'inclouen dins els grups de *Synechocystis* i *Cyanothece* (Waterbury & Rippka, 1989). Dels primers, caracteritzats per la forma esfèrica de les cèl·lules, es van visualitzar cèl·lules de 2 μm de diàmetre aïllades o en grups de dos i que la taxonomia tradicional inclou dins el gènere *Synechocystis*. També es van observar cèl·lules de 10 μm de diàmetre que formaven agregats regulars en forma de làmines rectangulars que

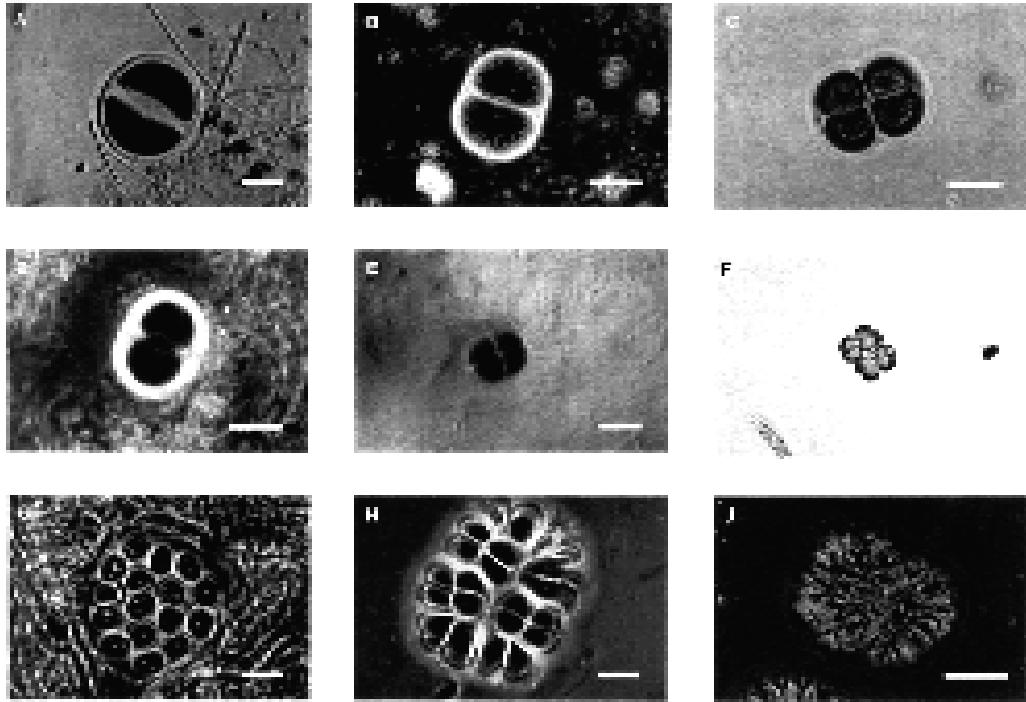


FIGURA 4. Imatges per microscòpia òptica de contrast de fases de diferents cianobacteris coccoides que integren els tapisos microbians del delta de l'Ebre: a. *Chroococcus* sp; b i c. *Chroococcus turgidus*; d. *Gloeocapsa* sp; e i f. *Myxosarcina*; g. *Aphanothece* sp; h. *Gomphosphaeria* sp; i. *Woronichinia* sp. (Barres: A, C, D, G i H = 10 μ m, B, E, F i I = 25 μ m).

Phase contrast micrographs showing different coccoid cyanobacteria from the Ebro Delta microbial mats: a. *Chroococcus* sp; b and c. *Chroococcus turgidus*; d. *Gloeocapsa* sp; e and f. *Myxosarcina*; g. *Aphanothece* sp; h. *Gomphosphaeria* sp; i. *Woronichinia* sp. (Bars: A, C, D, G and H = 10 μ m, B, E, F and I = 25 μ m).

pertanyen al gènere *Merismopedia*. Finalment, es van visualitzar cèl·lules d'entre 2 i 3 μ m de diàmetre que formaven agregats irregulars, i que s'inclouen dins el gènere *Aphanocapsa*. Respecte del grup Cyanothece, es van observar cèl·lules de morfologia bacil·lar (6 x 7 μ m) que s'agrupen formant agregats irregulars, les quals, tradicionalment, s'han inclòs dins el gènere *Aphanothece* (Fig. 4g).

Altres cianobacteris coccoides que es van observar foren *Gomphosphaeria* (Fig. 4h) i *Woronichinia* (Fig. 4i), dos gèneres que formen colònies esfèriques on les cèl·lules s'orienten radialment i s'inclouen dins l'ordre

Chroococcales. El diàmetre de la colònia de *Gomphosphaeria* oscil·lava entre 60 i 80 μ m; en canvi, el de *Woronichinia* oscil·lava entre 50 i 65 μ m. Finalment, també es van observar altres cianobacteris coccoides pertanyents al gènere *Myxosarcina* (Fig. 4e i 4f), que presentaven un diàmetre cel·lular de 6 a 8 μ m.

La segona laminació dels tapisos microbians estudiats era de color verd; el microorganisme que hi dominava era *Microcoleus chthonoplastes* (Fig. 4d-f) que per la seva morfologia filamentosa és qui confereix consistència al tapis. És un cianobacteri cosmopolita (Garcia-Pichel *et al.*, 1996), els tricomes

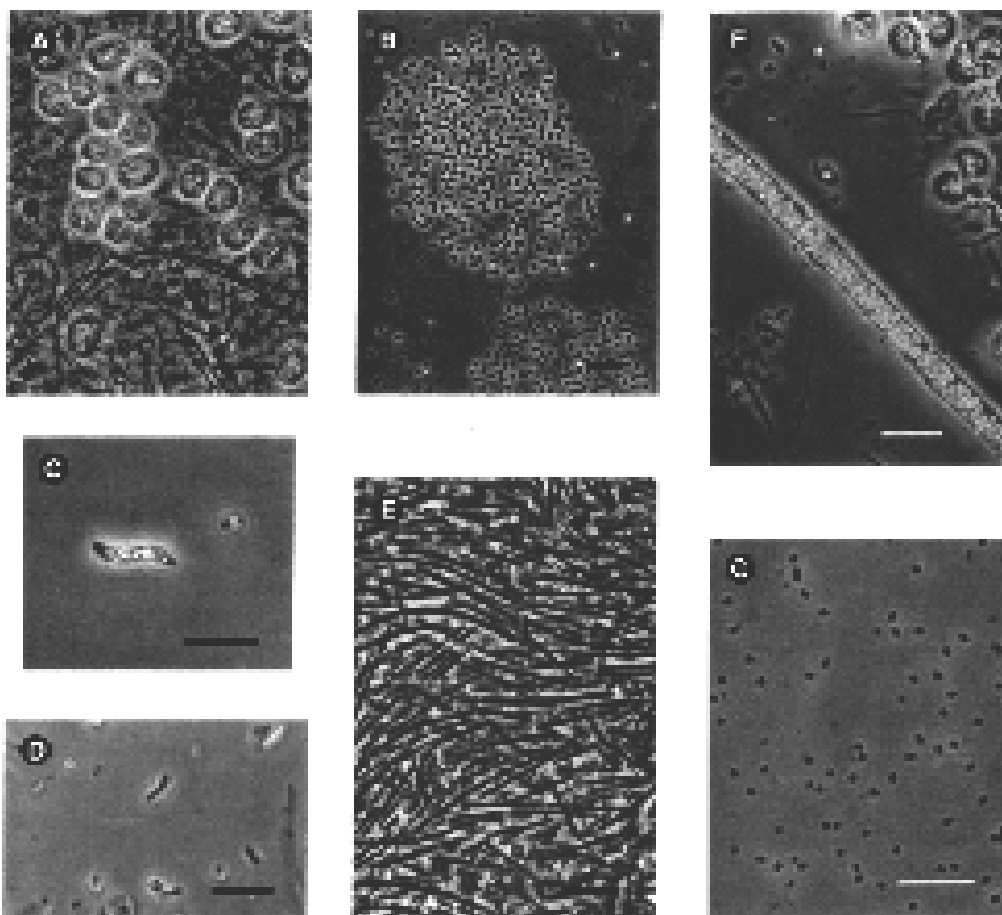


FIGURA 5. Imatges per microscòpia òptica de diferents bacteris fototròfics anoxigènics (a-e), quimiolitotròfics (f) i reductors de sulfat (g) dels tapissos microbians del delta de l'Ebre: a. Chromatiaceae DE 2107; b. *Amoebobacter* sp; c. *Thiospirillum* sp; d. *Chromatium* sp; e. *Chloroflexus* sp; f. *Beggiatoa* sp; g. *Desulfococcus* sp. (Barres = 10 μ m).

Light microscope images showing different anoxygenic phototrophic bacteria (a-e), chemolithotrophic bacteria (f) and sulphate-reducing bacteria (g) from the Ebro Delta microbial mats: a. Chromatiaceae DE 2107; b. *Amoebobacter* sp; c. *Thiospirillum* sp; d. *Chromatium* sp; e. *Chloroflexus* sp; f. *Beggiatoa* sp; g. *Desulfococcus* sp. (Bars = 10 μ m).

del qual són de morfologia cilíndrica i estan agrupats a l'interior d'una beina comuna (Fig. 4e i f). Es van observar beines de 8 μ m fins a 62 μ m de diàmetre, per tant el nombre de tricomes agrupats a l'interior de la beina pot ser variable: s'observaren beines que envoltaven només 5 tricomes i d'altres que n'envoltaven

més de 20. En altres estudis sobre tapissos microbians de les salines de la Trinitat, s'ha constatat un nombre semblant de tricomes a l'interior de les beines de *M. chthonoplastes*, que oscil·len entre 8 i 25 (De Wit *et al.*, 1994), entre 3 i 25 (Hernández-Mariné, 1996) o entre 6 i 60 (Martínez-Alonso, 1997) sempre i quan

es tracti d'organismes situats en aquestes laminacions superficials del tapís microbià. En canvi, a més fondària menys tricomes per beina; com per exemple a 12 mm en què es trobaren beines amb un sol tricoma (De Wit *et al.*, 1994). El diàmetre dels tricomes de *Microcoleus* oscil·lava entre 2,2 i 3,3 μm i la longitud de les cèl·lules que formaven el tricoma variava entre 2,8 i 8,6 μm . Observant la ultraestructura de *Microcoleus* es pot apreciar, en les seccions transversals, la distribució radial dels tilacoides, i en les seccions longitudinals, la distribució paral·lela a la paret cel·lular longitudinal, que indica la possible configuració dels tilacoides en làmines radials que van de la membrana plasmàtica fins el centre de la cèl·lula (Hernández-Mariné, 1996; Mir, 1997).

Un altre cianobacteri filamentós que es va observar en aquesta laminació verda, tot i que en una proporció més petita, fou *Lyngbya aestuarii* (Taula 2); que a diferència de la capa superior, a aquesta fondària presentava una tonalitat verda. A la micrografia electrònica de la figura 3b es pot observar el tricoma envoltat per una beina. Els filaments tenien una amplada de 12 μm , i la longitud de les cèl·lules era d'1,3 μm . També s'hi observaren filaments d'*Oscillatoria* (Fig. 3c), els quals no presentaven la beina que envolta *Lyngbya* (Anagnostidis & Komárek, 1988; Castenholz, 1989) i era molt menys abundant (Taula 2). L'amplada del filament era de 7,3 μm i la longitud de les cèl·lules d'1,7 μm . La figura 3a mostra la micrografia electrònica de rastreig d'un altre cianobacteri filamentós que s'hi va observar: es tracta de *Spirulina subsalsa*, que forma filaments en espiral, amb una longitud d'ona d'1,3 μm i amb un diàmetre del tricoma de 0,9-1,8 μm . A més de tot això, ocasionalment es detectà la presència de dos tipus de tricomes envoltats de fines beines que presumiblement corresponien a *Phormidium* sp i a *Pseudoanabaena* sp. El diàmetre dels primers

oscil·lava entre 1,5 i 2 μm , en canvi el dels darrers estava comprès entre 4 i 5 μm ; s'observaven clarament per microscòpia òptica les constriccions de la paret transversal, que permeten calcular la longitud de les cèl·lules: 5,5 μm .

Finalment, en aquesta laminació verda també s'hi podia apreciar la presència de cianobacteris coccoides, els quals pertanyen als diferents grups descrits anteriorment. De tota manera, a aquesta fondària els que es trobaven en proporcions més elevades eren *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Aphanothece*, *Woronichinia* i *Gomphosphaeria* (Taula 2).

La tercera laminació pigmentada només la presentaven els tapissos microbians dels punts de mostreig P1 i P3. En el P1 aquesta laminació presentava una tonalitat vermella marronosa i el microorganisme més abundant era el bacteri fototròfic anoxigènic *Chromatium gracile*, el qual presentava una morfologia bacil·lar d'1 μm de diàmetre i 1,9-2,5 μm de longitud. En canvi, en el P3 la tercera laminació era de color rosa intens. El microorganisme predominant era un bacteri fototròfic vermell del sofre que, observat directament a partir de mostres de camp, presentava una morfologia cel·lular ovoide de 4,16 μm d'ample per 5,98 μm de longitud, i s'hi podia apreciar la presència de glòbuls de sofre intracel·lulars (Fig. 5a). En observar la ultraestructura d'aquestes cèl·lules es va poder apreciar que el sistema intracitoplasmàtic de membranes ocupava gran part del citoplasma de la cèl·lula i era de tipus lamel·lar (Fig. 6a i b), formant paquets de lamel·les de fins a 0,51 μm de gruix; la separació entre les membranes d'un mateix empaquetament era de 12 nm. Una posterior caracterització a partir de cultius d'enriquiment revelà que es tractava d'un organisme mòbil mitjançant un plomall de flagels insertats polarment. Es tracta d'una nova espècie de la família Chromatiaceae (Martínez-Alonso *et al.*, 1999).

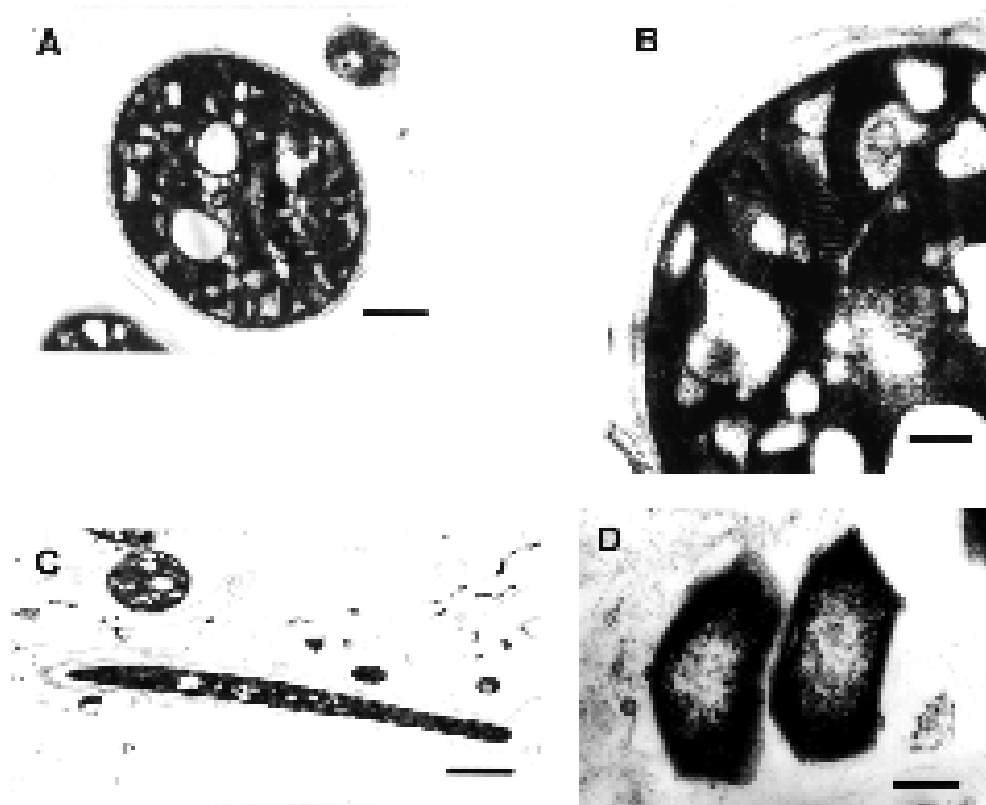


FIGURA 6. Micrografies electròniques de transmissió de bacteris fototròfics anoxigènics (a-c) i d'halobacteris (d) de la laminació vermella dels tapisos microbians del delta de l'Ebre: a. Secció transversal d'un bacteri vermell del sofre, que té el sistema intracitoplasmàtic de membranes de tipus lamel·lar; b. Detall de l'organització de les lamel·les; c. Secció longitudinal d'un bacteri fototròfic anoxigènic filamentós en que presenta un sistema intracitoplasmàtic de membranes de tipus lamel·lar, i es troba envoltat per una beina; d. Bacteri similar a *Haloarcula*. Observis la capa S. (Barres: A = 1 μm , B = 0,3 μm , C = 2 μm i D = 0,25 μm).

Transmission electron micrographs of some anoxygenic phototrophic bacteria (a-c) and halobacteria (d) found in the purple layer of the Ebro Delta microbial mats: a. Cross section of a purple sulphur bacterium with a lamellar intracytoplasmic membrane system; b. Detail of lamellae arrangement; c. Longitudinal section of a filamentous purple phototrophic bacterium surrounded by a sheath; d. *Haloarcula*-like bacteria. Note the S layer. (Bars: A = 1 μm , B = 0.3 μm , C = 2 μm and D = 0.25 μm).

A la mateixa laminació vermella, també s'observà la presència d'un microorganisme fototròfic filamentós embeïnat, que tenia un sistema intracitoplasmàtic de membranes tipus lamel·lar (Fig. 6c). El tricoma es trobava segmentat; el diàmetre era de 0,88 μm i la longitud de les cèl·lules de 1,7-2,8 μm . Els ti-

lacoides es localitzaven paral·lels o amb una lleugera inclinació respecte de la membrana plasmàtica, i en algun cas perpendiculars, i formaven paquets d'uns 40 nm, amb uns 14 tilacoids per paquet. L'amplada del filament, tenint en compte la beina era de 1,4 μm i el gruix de la beina de 78-210 nm. Aquest mi-

croorganisme és molt semblant a un bacteri fototròfic vermell filamentós trobat als tapisos microbians de Guerrero Negro (Baja California, Mèxic) i al Solar Lake (Sinaí); però hi ha una diferència: que mentre que al delta de l'Ebre es trobà envoltat per una beina i en forma lliure, en aqueixos altres ambients es troben a l'interior de les beines que envolten els tricomes del cianobacteri *Microcoleus chthonoplastes* (D'Amelio *et al.*, 1987).

També es va poder observar la presència, en eixa capa rosa, de bacteris fototròfics vermells del sofre de morfologia esfèrica de 2 µm de diàmetre amb vacúols de gas, que presumiblement pertanyien al gènere *Amoebobacter* (Fig. 5b); cèl·lules bacil·lars d'1 µm d'amplada pertanyents al gènere *Chromatium* (Fig. 5d) i cèl·lules de morfologia espiral, de 3 µm d'amplada, pertanyents al gènere *Thiospirillum* (Fig. 5c). També es van observar bacteris verds del sofre de morfologia filamentosa, presumiblement del gènere *Chloroflexus*, de 0,9 µm d'amplada (Fig 5e).

Altres microorganismes que hi havia en aquesta laminació (Taula 2), però que no van poder ésser observats directament en les mostres de camp, sinó que van ser identificats i caracteritzats a partir de cultius d'enriquiments i posterior aïllament en cultius axènics, foren: *Amoebobacter roseus*, *Lamprobacter modestohalophilus*, *Chromatium gracile*, *Thiocapsa roseopersicina*, *Ectothiorhodospira mobilis*, *Rhodovulum sulfidophilum*, *Prosthecochloris aestuarii* i *P. phaeoasteroidea* (Martínez-Alonso, 1997).

La presència d'una laminació de coloració rosa o vermella situada davall les laminacions dominades pels organismes oxigènics s'ha observat en d'altres tapisos microbians d'ambients marins (Stal *et al.*, 1985; Pierson *et al.*, 1987; Van Gemerden *et al.*, 1989; Stolz, 1990; Caumette *et al.*, 1994). En el desenvolupament d'aquestes laminacions hi ha implicades diferents espècies de bacteris

fototròfics anoxigènics com ara *Thiocapsa roseopersicina* (Van Gemerden *et al.*, 1989), *Thiocapsa pfennigii* (Nicholson *et al.*, 1987; Stolz, 1990), *Chromatium salexigens* i *Thiocapsa halophila* (Caumette *et al.*, 1994), etc., que proporcionen diferents tonalitats a aquestes laminacions depenent de la composició pigmentària que tinguin.

Ultra els bacteris fototròfics anoxigènics, en aquesta laminació de color rosa intens també es va observar la presència d'altres microorganismes. Per exemple, cianobacteris entre els quals predominaven els filaments de *Microcoleus chthonoplastes* que estaven distribuïts per tota la capa; però també n'hi havia de coccoïdes com els que pertanyen als grups *Gloeocapsa* i *Cyanothece*, que sovint es trobaven a la zona superior d'aquesta laminació. També es va observar la presència de bacteris que, en analitzar-ne la ultraestructura, mostren unes morfologies bacterianes similars a l'halobacteri *Haloarcula* (Fig. 6d); i també s'aprecià la presència d'espiroquetes. La figura 7a mostra la micrografia electrònica de transmissió d'una secció longitudinal d'una espiroqueta trobada a la laminació vermella dels tapisos microbians del delta de l'Ebre. Se'n pot apreciar perfectament la morfologia helicoidal, tot i que en observar-la en el pla de la secció, seria més aviat sinusoidal. Una altra imatge (Fig. 7b) mostra la secció de l'espiroqueta a més augments i es pot apreciar el cilindre protoplasmàtic, i el periplasma a l'interior del qual es poden observar almenys 5 flagels. Es va calcular el diàmetre d'aquesta espiroqueta en diferents seccions i era de 0,16 µm. La figura 7c mostra la variació del diàmetre del cilindre protoplasmàtic en arribar a una zona en que l'espiroqueta presenta una inflor, que arriba a multiplicar per més de 4 el diàmetre protoplasmàtic. D'altra banda, en visualitzar altres mostres d'aquests tapisos microbians es va poder observar pel microscopi electrònic de rastreig una espiroqueta que tenia un diàmetre d'1 µm.

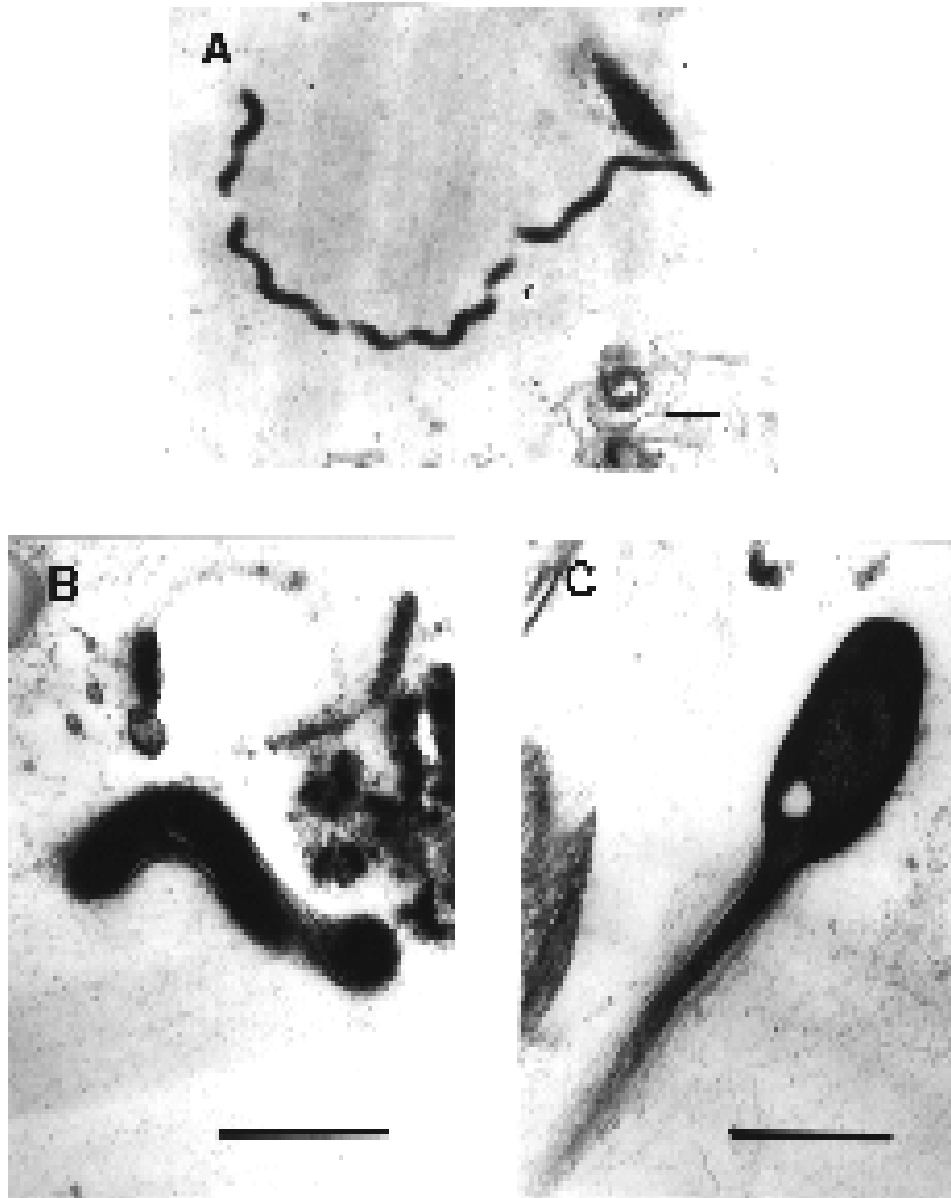


FIGURA 7. Micrografies electròniques de transmissió d'espiroquetes dels tapisos microbians del delta de l'Ebre: a. Secció longitudinal d'una espiroqueta; b. Detall on es poden apreciar al menys cinc flagels en una secció longitudinal d'una espiroqueta; c. Cilindre protoplasmàtic d'una espiroqueta on es poden apreciar els diferents diàmetres que pot presentar. (Barres = 0,5 μm).

Transmission electron micrographs of spirochaetes found in the Ebro Delta microbial mats: a. Spirochaete in longitudinal section; b. Spirochaete in longitudinal section showing at least five flagella; c. Swelling of the protoplasmic cylinder, demonstrating the variable diameter of the spirochaete. (Bars = 0.5 μm).

SISTEMES I PROCESSOS

TAULA 1. Diatomees presents en els tapissos microbians del delta de l'Ebre i abundància relativa. ^(a) +++, abundant; ++, comú; +, present.

Diatoms from the Ebro Delta microbial mats and their relative abundance. ^(a) +++, abundant; ++, common; +, present.

Família	Gènere i/o espècie	Abundància ^(a)
Naviculaceae	<i>Navicula granulata</i>	+++
	<i>Navicula cryptocephala</i>	++
	<i>Navicula mutica</i>	+
	<i>Mastogloia</i> sp	+++
	<i>Diploneis interrupta</i>	+
	<i>Gyrosigma</i> sp	++
	<i>Pleurosigma</i> sp	+
Nitzschiaceae	<i>Nitzschia sigma</i>	+++
	<i>Nitzschia lanceolata</i>	+++
	<i>Nitzschia bilobata</i>	+
	<i>Nitzschia frustulum</i>	++
Cymbellaceae	<i>Amphora egregia</i>	+++
	<i>Amphora proteus</i>	+++
	<i>Amphora costata</i>	++
Fragilariaceae	<i>Fragilaria</i> sp	+
	<i>Opephora pacifica</i>	+
	<i>Dimeregramma minor</i>	+
Achnanthaceae	<i>Achnanthes minutissima</i>	+
Surirellaceae	<i>Surirella fastuosa</i>	+

Les espiroquetes observades en seccions ultrafines són més petites que *Spirosymplokos deltaeiberi*, espiroqueta que pot arribar a mesurar més de 100 µm de longitud i entre 0,4-3 µm de diàmetre, i que fou observada per Guerrero *et al.* (1993) entre l'agost de 1990 i el gener de 1993 en medis d'enriquiment i en aigua amb fang provinent dels tapissos microbians del delta de l'Ebre, de Laguna Figueroa i de Guerrero Negro, a Mèxic. Juntament amb *Spirosymplokos* també els van créixer altres espiroquetes més petites (Margulis *et al.*, 1993).

En la zona de la quimioclina, definida com la regió on l'oxigen i el sulfur d'hidrogen se solapen, i que coincideix amb el final de la

laminació verda i la part superior de la laminació rosa, es va observar la presència de *Beggiatoa* sp un bacteri filamentós del sofre, no fotosintètic, que té una amplada entre 3 i 4 µm (Fig. 5f). Normalment, no s'observava la presència d'una capa dominada per aquest microorganisme, tot i que a voltes s'apreciava l'existència d'una laminació blanca entre les laminacions verda i rosa, on predominava *Beggiatoa*.

En altres ecosistemes estratificats, com ara els estanys holomíctics o meromíctics, s'ha observat que els bacteris verds del sofre són dominants al davall dels bacteris vermells del sofre (Montesinos *et al.*, 1983). Així mateix, en diferents tapissos microbians s'ha descrit

TAULA 2. Organismes que integren els tapissos microbians del delta de l'Ebre i abundància relativa. ^(a) +++, molt abundant; ++, comú; +, present; -, no observat. ^(b) L1, laminació marrona; L2, laminació verda; L3, laminació rosa i L4, laminació negra.

Organisms inhabiting the Ebro Delta microbial mats and their relative abundance. ^(a) +++, very abundant; ++, common; +, present; -, not observed. ^(b) L1, brown layer; L2, green layer; L3, pink layer and L4, black layer.

Organisme		Abundància ^(a)				
		L1 ^(b)	L2 ^(b)	L3 ^(b)	L4 ^(b)	
PROCARIOTES						
Cianobacteris	<i>Lyngbya aestuarii</i>	+++	+	-	-	
	<i>Microcoleus chthonoplastes</i>	++	+++	++	-	
	<i>Spirulina subsalsa</i>	+	+	-	-	
	<i>Oscillatoria</i> sp	+	+	-	-	
	<i>Phormidium</i> sp	-	+	-	-	
	<i>Pseudoanabaena</i> sp	-	+	-	-	
	<i>Chroococcus turgidus</i>	+++	+++	++	-	
	<i>Gloeocapsa</i> sp	++	++	+	-	
	<i>Synechocystis</i> sp	+	+	-	-	
	<i>Aphanocapsa</i> sp	++	+	+	-	
	<i>Merismopedia</i> sp	+	+	-	-	
	<i>Aphanothece</i> sp	++	+++	++	-	
	<i>Gomphosphaera</i> sp	++	++	+	-	
	<i>Woronichinia</i> sp	++	++	+	-	
	<i>Myxosarcina</i> sp	++	+	-	-	
	B. anoxifototròfics	Chromatiaceae DE 2107	-	-	+++	-
		<i>Thiospirillum</i> sp	-	-	+	-
		<i>Thiocapsa roseopersicina</i>	-	+	++	-
		<i>Chromatium gracile</i>	-	+	++	-
<i>Amoebobacter roseus</i>		-	-	+	-	
<i>Lamprobacter modestohalophilus</i>		-	-	+	-	
<i>Ectothiorhodospira mobilis</i>		-	-	++	-	
<i>Rhodovulum sulfidophilum</i>		+	+	+	-	
<i>Prosthecochloris aestuarii</i>		-	-	+	-	
<i>Prosthecochloris phaeoasteroidea</i>		-	-	+	-	
<i>Chloroflexus</i> sp	-	-	+++	-		
B. quimiolitotròfics	<i>Beggiatoa</i> sp	-	++	++	-	
B. heterotròfics	<i>Espiroquetas</i>	-	-	++	+	
	<i>Desulfovibrio</i> sp	-	+	++	+++	
	<i>Desulfococcus</i> sp	-	+	++	++	
	<i>Desulfotomaculum</i> sp	-	-	+	+	
EUCARIOTES						
Diatomees	(vegeu taula 1)	+++	+	-	-	
Dinoflagelats	<i>Peridinium</i> sp	+	-	-	-	
Ciliats	no identificats	+	-	-	-	
Rizòpodes	amebes no identificades	-	-	+	-	
Copèpodes	Harpacticoids	+	-	-	-	
Rotífers		+	-	-	-	
Nemàtodes		+	+	+	-	

la presència de laminacions de tonalitat verdosa, majoritàriament constituïdes per aquests microorganismes, sota les laminacions de color vermell (Nicholson *et al.*, 1987). Tanmateix, en les comunitats multilaminades del delta de l'Ebre no s'ha observat la presència d'una capa d'aquestes característiques. Això no obstant, es va poder comprovar la presència de bacteris verds del sofre gràcies a que es van aïllar i mantenir en cultius axènics (Martínez-Alonso, 1997). La baixa concentració en què s'hi troben pot ser deguda a l'oxigenació de les capes profundes de la zona fòtica, atès que són organismes anaeròbics estrictes, a diferència dels bacteris vermells del sofre que poden tolerar la presència d'oxigen i créixer en condicions microaeròbiques (Kämpf & Pfennig, 1980).

Al davall de la zona fòtica, el sediment era de color negre. L'elevada concentració de sulfur en eixa regió era deguda a l'activitat dels bacteris reductors de sulfat, els quals el generaven a partir de la reducció del sulfat dels sediments. Aquest sulfur, en presència de l'ió ferrós, precipitava en forma de sulfur de ferro (II) (FeS), i aquesta molècula era la responsable de la coloració negra. S'hi podien distingir dues textures diferents. A la part superior d'aquest sediment negre, entre 4,3 i 12,3 mm de fondària el sediment era compacte, i si es deixava oxidar s'apreciava la presència de noves laminacions, normalment de tonalitats verdeses; en canvi, entre 12,3 i 18,3 mm el sediment es trobava més disgregat i tenia una textura sorrenca. Els bacteris reductors de sulfat que es van detectar en el sediment negre eren dels gèneres *Desulfovibrio*, *Desulfococcus* (Fig. 5g) i *Desulfotomaculum*, els quals van ser identificats tenint en compte criteris morfològics, a partir de cultius d'enriquiment provinents de mostres de camp. També es va constatar la presència de diferents espiroquetes no identificades. A més, s'hi apreciaren diferents organismes fototrò-

fic en avançat estat de degradació, beines buides i alguns frústuls de diatomees.

En els sistemes estudiats, la diversitat d'organismes eucariotes era baixa. A l'aigua que cobria els tapissos microbians s'observaren algunes algues clorofícies (*Dunaliella salina*, *Enteromorpha* sp, etc.), dinoflagelats (*Peridinium* sp), ciliats, rotífers i copèpodes Harpacticoids, els quals de manera esporàdica podien observar-se damunt la superfície del tapís microbià. A més de les diatomees, organismes dominants en la laminació marró, només s'han observat algunes amebes i sobretot nematodes com a organismes eucariotes presents en el sistema estudiat, tot i que no es van arribar a identificar. Els nematodes penetren en el tapís microbià, fent tot un seguit de forats, i contribueixen a l'oxigenació del sistema.

Molts dels organismes que integren la comunitat microbiana dels tapissos del delta de l'Ebre es troben àmpliament distribuïts en aquest tipus d'ecosistemes estratificats bentònics d'ambients marins (Jørgensen *et al.*, 1983; Bauld, 1984; Stal *et al.*, 1985; Pierson *et al.*, 1987; Van Gemerden *et al.*, 1989); no obstant això, sempre es poden trobar diferències quant a la composició taxonòmica. Per exemple, en les comunitats estudiades s'ha observat que l'organisme que predomina en la laminació rosa és un nou bacteri fototròfic anoxigènic. Tot i això, malgrat les diferències que hi pugui haver, els nínxols ecològics observats en tots aquests sistemes són els mateixos i estan ocupats per organismes que pertanyen a un mateix grup funcional, sempre que la llum penetri fins a la zona anoxigènica.

Agraïments

Els autors desitgen expressar el seu agraïment al Parc natural del delta de l'Ebre i a les salines de la Trinitat per facilitar, en tot moment, l'accés a la zona de mostreig.

NOTA. Recentment hi ha hagut reajustaments taxonòmics de diferents gèneres i espècies citades en l'article. A continuació es mostren els noms previs i els noms nous de les espècies que han estat reclassificades taxonòmicament.

Nom previ	Nom nou	Referència
<i>Amoebobacter roseus</i>	<i>Thiocapsa rosea</i>	Guyoneaud <i>et al.</i> , 1998
<i>Chromatium gracile</i>	<i>Marichromatium gracile</i>	Imhoff <i>et al.</i> , 1998
<i>Chromatium salexigenes</i>	<i>Halochromatium salexigenes</i>	Imhoff <i>et al.</i> , 1998
<i>Thiocapsa halophila</i>	<i>Thiohalocapsa halophila</i>	Imhoff <i>et al.</i> , 1998
<i>Thiocapsa pfennigii</i>	<i>Thiococcus pfennigii</i>	Imhoff <i>et al.</i> , 1998

Bibliografia

- ANAGNOSTIDIS, K. & KOMÁREK, J. 1988. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3-Oscillatoriales. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 80(1-4): 327-472.
- ANDERSON, T. F. 1951. Techniques for the preservation of three dimensional structure in preparing specimens for the electron microscopy. *Trans. N.Y. Acad. Sci.* 13: 130-135.
- AWRAMIK, M. O. 1984. Ancient stromatolites and microbial mats. In: *Microbial mats: Stromatolites*. (Y. Cohen; R. W. Castenholz & H. O. Halvorson Eds.) Alan R. Liss, New York. p. 1-22.
- BAULD, J. 1984. Microbial mats in marginal marine environments: Shark Bay, Western Australia and Spencer Gulf, South Australia. In: *Microbial mats: Stromatolites* (Y. Cohen; R. W. Castenholz & H. O. Halvorson Eds.) Alan R. Liss, New York. p. 39-58.
- BELKIN, S. & JANNASCH, H. W. 1989. Microbial mats at deep-sea hydrothermal vents: New observations. In: *Microbial mats, physiological ecology of benthic microbial communities* (Y. Cohen & E. Rosenberg Eds.) American Society for Microbiology, Washington D. C. p. 16-21.
- BURKE, C. M. 1995. Benthic microbial production of oxygen supersaturates the bottom water of a stratified hypersaline lake. *Microb. Ecol.* 29: 163-171.
- CASTENHOLZ, R. W. 1976. The effect of sulfide on the blue-green algae of hot springs. I. New Zealand and Iceland. *J. Phycol.* 12: 54-68.
- CASTENHOLZ, R. W. 1989. Order Oscillatoriales. In: *Bergey's manual of systematic bacteriology* (J. T. Staley; M. P. Bryant; N. Pfennig & J. G. Holt Eds.) Williams and Wilkins, Baltimore, MD, EUA. 3: 1771-1780.
- CASTENHOLZ, R. W.; GHERNA, G. L.; LEWIN, R.; RIPPKA, R.; WATERBURY, J. B. & WHITTON, B. A. 1989. Oxygenic photosynthetic bacteria. In: *Bergey's manual of systematic bacteriology* (J. T. Staley; M. P. Bryant; N. Pfennig & J. G. Holt Eds.) Williams and Wilkins, Baltimore, MD, EUA. 3: 1710-1806.
- CAUMETTE, P.; MATHERON, R.; RAYMOND, N. & RELEXANS, J. C. 1994. Microbial mats in the hypersaline ponds of Mediterranean salterns (Salins-de-Giraud, France). *FEMS Microbiol. Ecol.* 13: 273-286.
- COHEN, Y. 1989. Photosynthesis in cyanobacterial mats and its relation to the sulfur cycle: a model for microbial sulfur interactions. In: *Microbial mats, physiological ecology of benthic microbial communities* (Y. Cohen & E. Rosenberg Eds.) American Society for Microbiology, Washington D. C. p. 22-36.
- D'AMELIO, E. D.; COHEN, Y. & DES MARAIS, D. J. 1987. Association of a new type of gliding, filamentous, purple phototrophic bacterium insides bundles of *Microcoleus chthonoplastes* in hypersaline cyanobacterial mats. *Arch. Microbiol.* 147: 213-220.
- DAVEY, M. C. & CLARKE, K. J. 1992. Fine structure of a terrestrial cyanobacterial mat from Antarctica. *J. Phycol.* 28: 199-202.
- DE WIT, R.; GRIMALT, J. O. & HERNÁNDEZ-MARINÉ, M. 1994. Morphological and chemical transformations of *Microcoleus chthonoplastes* during early diagenesis in hypersaline microbial mats. In: *Microbial mats: Structure, development and environmental significance*. (L. Stal & P. Caumette Eds.) NATO ASI Series, Vol. G 35. Springer-Verlag, Heidelberg. p. 69-76.
- FERRIS, M. J.; NOLD, C.; REVSBECH, N. P. & WARD, D. M. 1997. Population structure and physiological changes within a hot spring microbial mat community following disturbance. *Appl. Environ. Microbiol.* 63(4): 1367-1374.
- GARCIA-PICHEL, F. & CASTENHOLZ, R. W. 1991. Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *J. Phycol.* 27: 395-409.
- GARCIA-PICHEL, F.; PRUFERT-BEBOUT, L. & MUYZER, G. 1996. Phenotypic and phylogenetic analyses show *Microcoleus chthonoplastes* to be a cosmopolitan cyanobacterium. *Appl. Environ. Microbiol.* 62: 3284-3291.
- GLAUERT, A. M.; ROGERS, G. E. & GLAUERT, R. H. 1956. A new embedding medium for electron microscopy. *Nature* 178: 803.

- GLAUERT, A. M., & GLAUERT, R. H. 1958. Araldite as an embedding medium for electron microscopy. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 4:404.
- GOLUBIC, S. 1973. The relationship between blue-green algae and carbonate deposits. In: *The biology of blue-green algae*. (N. G. Carr & B. A. Whitton Eds.) Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 434-472.
- GUERRERO, M. C. & DE WIT, R. 1992. Microbial mats in the inland saline lakes of Spain. *Limnetica*. 8: 197-204.
- GUERRERO, R.; ASHEN, J.; SOLÉ, M. & MARGULIS, L. 1993. *Spirosymplokos deltaeiberi* nov. gen., nov. sp.: variable-diameter composite spirochete from microbial mats. *Arch. Microbiol.* 160: 461-470.
- GUYONEAUD, R.; SÜLING, J.; PETRI, R.; MATHERON, R.; CAUMETTE, P.; PFENNIG, N. & IMHOFF, J. F. 1998. Taxonomic rearrangements of the genera *Thiocapsa* and *Amoebobacter* on the basis of 16S rDNA sequence analyses, and description of *Thiolamprovum* gen. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 48: 957-964.
- HERNÁNDEZ-MARINÉ, M. 1996. Electron microscopic characterization of *Microcoleus chthonoplastes* Thur. (Cyanobacteria). *Algological Studies* 83: 347-365.
- IMHOFF, J. F., SÜLING, J. & PETRI, R. 1998. Phylogenetic relationships among the *Chromatiaceae*, their taxonomic reclassification and description of the new genera *Allochromatium*, *Halochromatium*, *Isochromatium*, *Marichromatium*, *Thiococcus*, *Thiohalocapsa* and *Thermochromatium*. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 48: 1129-1143.
- JAVOR, B. J. & CASTENHOLZ, R. W. 1984. Invertebrate grazers of microbial mats, Laguna Guerrero Negro, Mexico. In: *Microbial mats: Stromatolites* (Y. Cohen; R. W. Castenholz & H. O. Halvorson Eds.) Alan R. Liss, New York. p. 85-94.
- JØRGENSEN, B. B. & COHEN, Y. 1977. Solar Lake (Sinai). 5. The sulfur cycle of the benthic cyanobacterial mats. *Limnol. Oceanogr.* 22: 657-666.
- JØRGENSEN, B. B.; REVSBECH, N. P. & COHEN, Y. 1983. Photosynthesis and structure of benthic microbial mats: Microelectrode and SEM studies of four cyanobacterial communities. *Limnol. Oceanogr.* 28(6): 1075-1093.
- KÄMPF, C. & PFENNIG, N. 1980. Capacity of Chromatiaceae for chemotrophic growth. Specific respiration rates of *Thiocystis violacea* and *Chromatium vinosum*. *Arch. Microbiol.* 127: 125-135.
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2-Chroococcales. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 73(2): 157-226.
- KONDRATIEVA, E. N.; PFENNIG, N. & TRÜPER, H. G. 1992. The phototrophic prokaryotes. In: *The Prokaryotes*. (A. Balows; H. G. Trüper; M. Dworkin; W. Harder & K. H. Schleifer Eds.) Springer Verlag, New York. p. 312-330.
- KRUMBEIN, W. E.; COHEN, Y. & SHILO, M. 1977. Solar lake (Sinai). 4. Stromatolitic cyanobacterial mats. *Limnol. Oceanogr.* 22(4): 635-655.
- LOVE, F. G.; SIMMONS, G. M. JR.; PARKER, B. C.; WHARTON, R. A. JR. & SEABURG, K. G. 1983. Modern *Conophyton*-like microbial mats discovered in Lake Vanda, Antarctica. *Geomicrobiol. J.* 3: 33-48.
- MARGULIS, L.; ASHEN, J. B.; SOLÉ, M. & GUERRERO, R. 1993. Composite, large spirochetes from microbial mats: Spirochete structure review. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 6966-6970.
- MARTÍNEZ, A.; PIBERNAT, I.; FIGUERAS, J. & GARCÍA-GIL, J. 1997. Structure and composition of freshwater microbial mats from a sulfur spring ("Font Pudosa", NE Spain). *Microbiologia SEM*. 13: 45-56.
- MARTÍNEZ-ALONSO, M. 1997. *Estudio comparativo de los ecosistemas bentónicos estratificados de la zona mediterránea de la Península Ibérica. Caracterización ecofisiológica de los tapetes microbianos del Delta del Ebro*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 391 pp.
- MARTÍNEZ-ALONSO, M.; MIR, J.; GAJU, N. & ESTEVE, I. 1999. A novel anoxygenic photosynthetic bacterium from a marine microbial mat community. Enviat a *Arch. Microbiol.*
- MATTISON, R. G.; ABBIATI, M.; DANDO, P. R.; FITZSIMONS, PRATT, S. M.; SOUTHWARD, A. J. & SOUTHWARD, W. C. 1998. Chemoautotrophic microbial mats in submarine caves with hydrothermal sulphidic springs at Cape Palinuro, Italy. *Microb. Ecol.* 35: 58-71.
- MAZOR, G.; KIDRON, G. J.; VONSHAK, A. & ABELIOVICH A. 1996. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. *FEMS Microbiol. Ecol.* 21: 121-130.
- MIR, J.; MARTÍNEZ-ALONSO, M.; ESTEVE, I. & R. GUERRERO. 1991. Vertical stratification and microbial assemblage of a microbial mat in the Ebro Delta (Spain). *FEMS Microbiol. Ecol.* 86: 59-68.
- MIR, J. 1997. *El cicle biogeoquímic del sofre en ecosistemes estratificats. Paper dels compostos de sofre inorgànic*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. 305 pp.
- MONTESINOS, E.; GUERRERO, R.; ABELLÀ, C. & ESTEVE, I. 1983. Ecology and physiology of the competition for light between *Chlorobium limicola* and *Chlorobium phaeobacteroides* in natural habitats. *Appl. Environ. Microbiol.* 46(5): 1007-1016.
- NICHOLSON, J. A. M.; STOLZ, J. F. & PIERSON, B. K. 1987. Structure of a microbial mat at Great Sippewissett Marsh, Cape Cod, Massachusetts. *FEMS Microbiol. Ecol.* 45: 343-364.
- NOFFKE, N.; GERDES, G.; KLENKE, T. & KRUMBEIN, W. E. 1997. A microscopic sedimentary succession of graded sand and microbial mats in modern siliciclastic tidal flats. *Sedimentary Geology* 110: 1-6.
- PFENNIG, N. & TRÜPER, H. G. 1989. Anoxygenic Phototrophic Bacteria. In: *Bergey's Manual of*

-
- Systematic Bacteriology*, vol. 3. (J. T. Staley; M. P. Bryant; N. Pfennig & J. G. Holt Eds.) Williams & Wilkins, Baltimore, EUA, p. 1635–1709.
- PINCKNEY, J. L. & PAERL, H. W. 1997. Anoxygenic photosynthesis and nitrogen fixation by a microbial mat community in a Bahamian hypersaline lagoon. *Appl. Environ. Microbiol.* 63(2): 420–426.
- PIERSON, B. K.; OESTERLE, A. & MURPHY, G. 1987. Pigment, light penetration and photosynthetic activity in multilayered microbial mats of Great Sippewissett Salt Marsh, Massachusetts. *FEMS Microbiol. Ecol.* 45: 365–376.
- REVSBECH, N. P.; JØRGENSEN, B. B.; BLACKBURN, T.H. & COHEN, Y. 1983. Microelectrode studies of the photosynthesis and O₂, H₂S, and pH profiles of a microbial mat. *Limnol. Oceanogr.* 28(6): 1062–1074.
- REYNOLDS, E. S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 17: 208–212.
- RICARD, M. 1987. *Atlas du phytoplancton marin, vol. 2. Diatomophycées*. Éditions du CNRS. Paris.
- RIPPKA, R.; DERUELLES, J.; WATERBURY, J. B.; HERDMAN, M. & STANIER, R. Y. 1979. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.* 111: 1–61.
- STAL, L. J.; VAN GEMERDEN H. & KRUMBEIN W. E. 1985. Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiol. Ecol.* 31: 111–125.
- STOLZ, J. F. 1983. Fine structure of the stratified microbial community at Laguna Figueroa, Baja California, Mexico. I. Methods of in situ study of the laminated sediments. *Precambrian Res.* 20: 479–492.
- STOLZ, J. F. 1990. Distribution of phototrophic microbes in the flat laminated microbial mat at Laguna Figueroa, Baja California, Mexico. *BioSystems*, 23: 345–357.
- THOMAS, J. C. 1984. Formations benthiques à cyanobactéries des salins de Santa Pola (Espagne): Composition spécifique, morphologie et caractéristiques biologiques des principaux peuplements. *Rev. Inv. Geol.* 38/39: 139–158.
- VAN GEMERDEN, H.; TUGHAN, C. S.; DE WIT, R. & HERBERT, R. A. 1989. Laminated microbial ecosystems on sheltered beaches in Scapa Flow, Orkney Islands. *FEMS Microbiol. Ecol.* 62: 87–102.
- WATERBURY, J.B. & RIPPKA R. 1989. Order Chroococcales Wettstein 1924, Emend. Rippka *et al.* 1979. In: *Bergey's manual of systematic bacteriology* (J. T. Staley; M. P. Bryant; N. Pfennig & J. G. Holt Eds.) Williams and Wilkins, Baltimore, MD. 3: 1728–1746.