

17637

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE BIOLOGIA

DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGIA



* 5 3 0 9 5 7 5 9 4 X *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

VARIACIONES DEL NUMERO Y DE LA ACTIVIDAD HETEROTROFA DE
LAS BACTERIAS PLANCTONICAS EN LA RIA DE AROSA (NOROESTE DE
ESPAÑA). EFECTOS DEL CULTIVO DE MEJILLON EN LA MICROFLORA
MARINA

GUILLERMO SANTIAGO FIERRO

MADRID, 1992



ARCHIVO

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE BIOLOGIA

DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGIA

VARIACIONES DEL NUMERO Y DE LA ACTIVIDAD HETEROTROFA DE
LAS BACTERIAS PLANCTONICAS EN LA RIA DE AROSA (NOROESTE DE
ESPAÑA). EFECTOS DEL CULTIVO DE MEJILLON EN LA MICROFLORA
MARINA

Memoria presentada para optar al grado de Doctor por

D. Guillermo Santiago Fierro



Director de Tesis: Prof. Dr. D. Fernando de Castro San Miguel



MADRID, 1992

"No existe ciencia básica y ciencia aplicada;
existe la ciencia y las aplicaciones de la ciencia".

Louis Pasteur

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi agradecimiento a las siguientes personas que, de alguna manera, colaboraron en la realización de este trabajo.

Al Dr. Fernando de Castro San Miguel, Profesor Titular del Departamento de Microbiología de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid, por aceptar generosamente la dirección de esta tesis, por su revisión crítica y facilitar la finalización del trabajo.

A los Drs. Amancio Landín y Antonio Cerviño, del Plan de Explotación Marisquera de Galicia, por todas las facilidades que me dieron, cada mes, para poder trabajar en el laboratorio de Villajuan, en la ría de Arosa. Sin su desinteresada ayuda, este trabajo difícilmente había podido realizarse. Mi gratitud a ellos y al personal de ese laboratorio.

A José Ramón Taracido, submarinista y compañero en la tarea de recogida de las muestras. De carácter en ocasiones difícil, es imposible olvidar su corazón y su generosidad insólita. Mi reconocimiento a quien, unos años después, dió su vida por salvar la de quienes no conocía.

A Manuel Quintáns, preparador del IEO y a Serafín Mourelle, patrón de la embarcación Volandeira del IEO, por su colaboración en la recogida de las muestras.

A los Drs. M^a Teresa Martín Casallo y Agustín Grau Malonda, ambos del CIEMAT, por su ayuda en la utilización del contador de centelleo líquido y por las orientaciones en la interpretación de algunos datos.

A M^a Luisa Iglesias y a Rosario Carballo, del IEO, por su colaboración en el análisis de las sales nutritivas.

A Encarnación González, por su interés y preocupación en la interpretación de la mayor parte de los manuscritos de este trabajo, y por su paciencia al aceptar las numerosas rectificaciones mecanográficas realizadas. Su formación de Licenciada en Ciencias Biológicas fue una gran ayuda para reducir mis errores.

A Pilar Sánchez, del IEO, por su ayuda en la utilización del sistema Uniras con el que se realizaron algunas gráficas.

A Antonio García Prieto, del IEO, que delineó con arte, imaginación y buen gusto las figuras de este trabajo.

A Nicolás González García-Estrada, del IEO, que me facilitó algunas diapositivas de la ría de Arosa.

A los Drs. Eduardo González Gurriarán, José Iglesias, Xavier Niell, Miguel Torre, y Klaus Gocke, John G. Jones, Steven Y. Newell, Parke Rublee y Anthony V. Palumbo por facilitarme algunas fuentes bibliográficas así como por sus comunicaciones personales.

Por otra parte, quisiera agradecer profundamente la ayuda recibida del Profesor Dr. Jean Brisou, guía en mis primeros años y, especialmente, la del Profesor Dr. Kenneth R. Tenore, que me enseñó un horizonte desconocido de la Ecología Marina y gestionó, en varias ocasiones, la venida a España de microbiólogos como Robert R. Christian, Jack Fell, John E. Hobbie y Roger B. Hanson, con los que cooperé activamente durante sus estancias. Mi agradecimiento a éste último, que me permitió realizar varios períodos de aprendizaje en los laboratorios de la Skidaway Institution of Oceanography y de Sapelo Island, en Georgia (EE UU).

Quisiera dedicar un recuerdo cariñoso a Antonio Arévalo, Olimpio Gómez, Encarnación Miranda y Javier Villegas, antiguos compañeros del IEO, de los que recibí ánimos y buenos consejos. Siempre recordaré su trato humano, la consideración como persona que recibí de todos ellos y su ayuda al cederme un espacio para trabajar en el laboratorio de Química, en unos momentos iniciales muy desalentadores.

Sin duda alguna, mi mayor deuda de gratitud es hacia unas personas que, sin estar relacionadas directamente con

la actividad científica, me recordaron insistentemente la realización de esta tesis. En este sentido, nunca podré agradecer suficientemente el amor y el cariño demostrado por mis padres, mi mujer y mis hijas. A todos ellos les pido perdón por tanto tiempo que les he quitado, durante varios años, para poder realizar este trabajo.

Tampoco podré agradecerle lo bastante a mi mujer, Cristina, su incansable ayuda tanto en los aspectos informáticos de esta publicación, como en la edición de la misma y por sobrellevar, desde hace varios años, la amargura que me supuso la desaparición de los Laboratorios Centrales del IEO.

Este trabajo se financió, en su totalidad, con fondos del programa de cooperación científica y técnica, dentro del marco del Tratado de Amistad y Cooperación, entre España y los Estados Unidos de América.

INDICE

	Página
INDICE DE FIGURAS	IX
INDICE DE TABLAS	XIII
1. INTRODUCCION	1
1.1 El medio marino y los microorganismos	2
1.1.1 Número de bacterias	3
1.1.2 Actividad de las bacterias	5
1.1.3 Las bacterias y las redes tróficas	8
1.2 Descripción del área estudiada	14
1.3 Revisión bibliográfica del área estudiada	21
1.4 Objetivos de la investigación	25
2. MATERIAL Y METODOS	28
2.1 Lugar de la toma de muestras	29
2.2 Toma de muestras	29
2.3 Análisis de las muestras	34
2.3.1 Determinación del número de bacterias totales	35
2.3.2 Determinación de la actividad heterótrofa de las bacterias	43
2.3.2.1 Fundamento teórico del método	43
2.3.2.2 Parte experimental del método	54
2.3.3 Determinación de los parámetros físicos y químicos	67
2.3.3.1 Temperatura	68
2.3.3.2 Salinidad	68
2.3.3.3 Sólidos en suspensión	70
2.3.3.4 Sales nutritivas	71
2.4 Tratamiento de las muestras	72
3. RESULTADOS	73
3.1 Número de bacterias totales	74
3.1.1 Variación espacial del número de bacterias totales	74
3.1.2 Variación temporal del número de bacterias totales	76
3.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea	76
3.1.2.2 Variación temporal en la estación Batea	77

3.2 Actividad heterótrofa de las bacterias	81
3.2.1 Velocidad máxima de incorporación de sustrato, V_{max}	81
3.2.1.1 Variación espacial de la V_{max}	81
3.2.1.2 Variación temporal de la V_{max}	83
3.2.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea	83
3.2.1.2.2 Variación temporal en la estación Batea	84
3.2.2 Tiempo de incorporación de sustrato, T_t	87
3.2.2.1 Variación espacial del T_t	87
3.2.2.2 Variación temporal del T_t	89
3.2.2.2.1 Variación temporal en la estación No Batea	89
3.2.2.2.2 Variación temporal en la estación Batea	90
3.2.3 Suma de la constante de transporte y de la concentración natural de sustrato, (K_t+S_n)	93
3.2.3.1 Variación espacial de (K_t+S_n)	93
3.2.3.2 Variación temporal de (K_t+S_n)	95
3.2.3.2.1 Variación temporal en la estación No Batea	95
3.2.3.2.2 Variación temporal en la estación Batea	96
3.3 Parámetros físicos y químicos	99
3.3.1 Salinidad	99
3.3.1.1 Variación espacial de la salinidad	99
3.3.1.2 Variación temporal de la salinidad	101
3.3.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea	101
3.3.1.2.2 Variación temporal en la estación Batea	102
3.3.2 Sólidos en suspensión	105
3.3.2.1 Variación espacial de los sólidos en suspensión	105
3.3.2.2 Variación temporal de los sólidos en suspensión	107
3.3.2.2.1 Variación temporal en la estación No Batea	107
3.3.2.2.2 Variación temporal en la estación Batea	109
3.3.3 Sales nutritivas	112
3.3.3.1 Variación espacial de los nitratos	112
3.3.3.2 Variación temporal de los nitratos	114
3.3.3.2.1 Variación temporal en la estación No Batea	114
3.3.3.2.2 Variación temporal en la estación Batea	116
3.3.3.3 Variación espacial de los nitritos	119

3.3.3.4	Variación temporal de los nitritos	121
3.3.3.4.1	Variación temporal en la estación No Batea	121
3.3.3.4.2	Variación temporal en la estación Batea	122
3.3.3.5	Variación espacial de amonio	125
3.3.3.6	Variación temporal de amonio	127
3.3.3.6.1	Variación temporal en la estación No Batea	127
3.3.3.6.2	Variación temporal en la estación Batea	128
3.3.3.7	Variación espacial de los fosfatos	131
3.3.3.8	Variación temporal de los fosfatos	133
3.3.3.8.1	Variación temporal en la estación No Batea	133
3.3.3.8.2	Variación temporal en la estación Batea	135
4.	DISCUSION	138
4.1	Número de bacterias totales	139
4.1.1	Variación espacial del número de bacterias totales	139
4.1.1.1	Variación horizontal en la ría de Arosa	139
4.1.1.2	Variación vertical en la estación No Batea	141
4.1.1.3	Variación vertical en la estación Batea	143
4.1.2	Variación temporal del número de bacterias totales	146
4.1.2.1	Variación temporal en la estación No Batea	146
4.1.2.2	Variación temporal en la estación Batea	150
4.1.3	Estudio comparativo de los números de bacterias totales de las estaciones No Batea y Batea	152
4.1.3.1	Estudio comparativo de la variación espacial	152
4.1.3.2	Estudio comparativo de la variación temporal	156
4.1.3.3	Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos	159
4.2	Actividad heterótrofa de las bacterias	166
4.2.1	Velocidad máxima de incorporación de sustrato, V_{max}	166
4.2.1.1	Variación espacial de la V_{max}	166
4.2.1.1.1	Variación horizontal en la ría de Arosa	166
4.2.1.1.2	Variación vertical en la estación No Batea	168
4.2.1.1.3	Variación vertical en la estación Batea	170
4.2.1.2	Variación temporal de la V_{max}	174
4.2.1.2.1	Variación temporal en la estación No Batea	174
4.2.1.2.2	Variación temporal en la estación Batea	178
4.2.1.3	Estudio comparativo de las velocidades máximas de incorporación de sustrato de las estaciones No Batea y Batea	181
4.2.1.3.1	Estudio comparativo de la variación espacial	181
4.2.1.3.2	Estudio comparativo de la variación temporal	188

4.2.1.3.3	Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos	190
4.2.2	Tiempo de incorporación de sustrato, T_t	193
4.2.2.1	Variación espacial del T_t	193
4.2.2.1.1	Variación horizontal en la ría de Arosa	193
4.2.2.1.2	Variación vertical en la estación No Batea	194
4.2.2.1.3	Variación vertical en la estación Batea	196
4.2.2.2	Variación temporal del T_t	198
4.2.2.2.1	Variación temporal en la estación No Batea	198
4.2.2.2.2	Variación temporal en la estación Batea	200
4.2.2.3	Estudio comparativo de los tiempos de incorporación de sustrato de las estaciones No Batea y Batea	202
4.2.2.3.1	Estudio comparativo de la variación espacial	202
4.2.2.3.2	Estudio comparativo de la variación temporal	206
4.2.2.3.3	Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos	206
4.2.3	Suma de la constante de transporte y de la concentración natural de sustrato, (K_t+S_n)	210
4.2.3.1	Variación espacial de (K_t+S_n)	210
4.2.3.1.1	Variación horizontal en la ría de Arosa	210
4.2.3.1.2	Variación vertical en la estación No Batea	211
4.2.3.1.3	Variación vertical en la estación Batea	213
4.2.3.2	Variación temporal de (K_t+S_n)	215
4.2.3.2.1	Variación temporal en la estación No Batea	215
4.2.3.2.2	Variación temporal en la estación Batea	217
4.2.3.3	Estudio comparativo de los parámetros (K_t+S_n) de las estaciones No Batea y Batea	220
4.2.3.3.1	Estudio comparativo de la variación espacial	220
4.2.3.3.2	Estudio comparativo de la variación temporal	223
4.2.3.3.3	Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos	225
4.3	Relaciones entre los parámetros obtenidos	228
4.3.1	Relaciones entre los parámetros microbiológicos	228
4.3.2	Relaciones de los parámetros microbiológicos con los parámetros físicos y químicos	230
4.3.2.1	Relaciones con la salinidad	230
4.3.2.2	Relaciones con la profundidad	231
4.3.2.3	Relaciones con los sólidos en suspensión	232
4.3.2.4	Relaciones con las sales nutritivas	234
5.	CONCLUSIONES	235
6.	BIBLIOGRAFIA	239

INDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Vías de utilización de la materia orgánica en el plancton marino (según Williams, 1981)	10
Figura 2. Cadenas tróficas clásica y del bucle microbiano (según Beers, 1986)	12
Figura 3. Situación geográfica de las Rías Bajas de Galicia en la costa Noroeste de España	15
Figura 4. Ría de Arosa (Costa Noroeste de España)	17
Figura 5. Situación de los polígonos de bateas en la ría de Arosa	20
Figura 6. Situación de las estaciones de muestreo en la ría de Arosa	30
Figura 7. Toma de muestras en la columna de agua de la estación Batea	33
Figura 8. Esquema del método utilizado para la determinación del número de bacterias totales	37
Figura 9. Relación entre la velocidad de incorporación de sustrato por las bacterias marinas y la concentración del mismo.	46
Figura 10. Modificación de Lineweaver-Burke de la ecuación de Michaelis-Menten	50
Figura 11. Esquema del método utilizado para la determinación de la actividad heterótrofa de las bacterias marinas.	58
Figura 12. Esquema del método utilizado para la determinación de los parámetros físicos y químicos	69

Figura 13. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.	142
Figura 14. Variación temporal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en la estación No Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.	147
Figura 15. Variación temporal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en la estación Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.	151
Figura 16. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	154
Figura 17. Efecto de la "marea roja" en el número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) de las estaciones No Batea y Batea	158
Figura 18. Variación vertical de las medias anuales de la V_{max} (μg glucosa/l.h) y de la actividad heterótrofa (%) de las bacterias en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de la estación No Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	169
Figura 19. Variación vertical de las medias anuales de la V_{max} (μg glucosa/l.h) y de la actividad heterótrofa (%) de las bacterias en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de la estación Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.	171

Figura 20. Variación temporal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en la estación No Batea durante el período
 Diciembre 1981 - Noviembre 1982 175

Figura 21. Variación temporal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en la estación Batea durante el período
 Diciembre 1981 - Noviembre 1982 179

Figura 22. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en las estaciones No Batea y Batea durante el período
 Diciembre 1981 - Noviembre 1982 182

Figura 23. Comparación de los efectos producidos por la batea en el número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y en la V_{max} (μg glucosa/l.h) 184

Figura 24. Efecto de la "marea roja" en la V_{max} (μg glucosa/l.h) de las estaciones No Batea y Batea 189

Figura 25. Variación vertical de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982 195

Figura 26. Variación temporal del T_t (horas) en la estación No Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982 199

Figura 27. Variación temporal del T_t (horas) en la estación Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982 201

Figura 28. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	203
Figura 29. Comparación de los efectos producidos por la batea en el número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y en el T_t (horas)	205
Figura 30. Efecto de la "marea roja" en el T_t (horas) de las estaciones No Batea y Batea	207
Figura 31. Variación vertical de las medias anuales del (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	212
Figura 32. Variación temporal del (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en la estación No Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	216
Figura 33. Variación temporal del (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en la estación Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	218
Figura 34. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales del (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	221
Figura 35. Efecto de la "marea roja" en el parámetro (K_t+S_n) (μg glucosa/l) de las estaciones No Batea y Batea	224

INDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Variación horizontal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	74
Tabla 2. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	75
Tabla 3. Variación temporal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	80
Tabla 4. Variación horizontal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	81
Tabla 5. Variación vertical de las medias anuales de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	82
Tabla 6. Variación temporal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	86
Tabla 7. Variación horizontal del T_c (horas) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	87

Tabla 8. Variación vertical de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	88
Tabla 9. Variación temporal del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	92
Tabla 10. Variación horizontal de (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	93
Tabla 11. Variación vertical de las medias anuales de (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	94
Tabla 12. Variación temporal de (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	98
Tabla 13. Variación horizontal de la salinidad (o/oo) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	99
Tabla 14. Variación vertical de las medias anuales de la salinidad (o/oo) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	100
Tabla 15. Variación temporal de la salinidad (o/oo) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	104

Tabla 16. Variación horizontal de la concentración de sólidos en suspensión (mg/l) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Enero 1982 - Noviembre 1982 105

Tabla 17. Variación vertical de las medias anuales de la concentración de sólidos en suspensión (mg/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Enero 1982 - Noviembre 1982 106

Tabla 18. Variación temporal de la concentración de sólidos en suspensión (mg/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Enero 1982 - Noviembre 1982 111

Tabla 19. Variación horizontal de la concentración de nitratos ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982 112

Tabla 20. Variación vertical de las medias de la concentración de nitratos ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982 113

Tabla 21. Variación temporal de la concentración de nitratos ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982 118

Tabla 22. Variación horizontal de la concentración de nitritos ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	119
Tabla 23. Variación vertical de las medias de la concentración de nitritos ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	120
Tabla 24. Variación temporal de la concentración de nitritos ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	124
Tabla 25. Variación horizontal de la concentración de amonio ($\mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	125
Tabla 26. Variación vertical de las medias de la concentración de amonio ($\mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	126
Tabla 27. Variación temporal de la concentración de amonio ($\mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	130

Tabla 28. Variación horizontal de la concentración de fosfatos ($\mu\text{g at P-PO}_4^{-3}/\text{l}$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	131
Tabla 29. Variación vertical de las medias de la concentración de fosfatos ($\mu\text{g at P-PO}_4^{-3}/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	132
Tabla 30. Variación temporal de la concentración de fosfatos ($\mu\text{g at P-PO}_4^{-3}/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982	137
Tabla 31. Variación horizontal de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982	139
Tabla 32. Número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos	161
Tabla 33. Variación horizontal de las medias anuales de la V_{max} ($\mu\text{g glucosa}/\text{l.h}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	166
Tabla 34. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y de la V_{max} ($\mu\text{g glucosa}/\text{l.h}$) en la estación Batea	172

Tabla 35. V_{\max} (μg glucosa/l.h) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos	191
Tabla 36. Variación horizontal de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	194
Tabla 37. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y del T_t (horas) en la estación Batea	197
Tabla 38. T_t (horas) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos	209
Tabla 39. Variación horizontal de las medias anuales de (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982	210
Tabla 40. Relaciones de las medias anuales de la V_{\max} y de las de rapidez de utilización de sustrato de la estación Batea con respecto a las correspondientes medias anuales de la estación No Batea	222
Tabla 41. (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos	226

1. INTRODUCCION

1.1 EL MEDIO MARINO Y LOS MICROORGANISMOS

Los microorganismos - bacterias, hongos, protozoos - son seres vivos que se caracterizan por su ubicuidad, debido a que han colonizado prácticamente todas las áreas ambientales conocidas. Los microorganismos también se han adaptado a los diferentes medios acuáticos existentes en la Tierra, desde los pequeños estanques hasta los grandes océanos. Se encuentran en ambientes cuyas temperaturas varían entre -2°C y 90°C , soportan valores de pH que oscilan de 1 a 11, alcanzan concentraciones salinas que varían desde la del agua destilada hasta valores del orden de 5 M de NaCl y presiones superiores a las 600 atmósferas.

El medio marino ofrece varias posibilidades a los microorganismos. Estos pueden encontrarse en la columna de agua, ya sea flotando libremente o bien adheridos a partículas suspendidas. Son los microorganismos planctónicos. Los microorganismos también pueden hallarse en el fondo de los océanos, donde encuentran una mayor variedad de hábitats, bien sea confinados en el agua intersticial, incluidos dentro de la capa orgánica que recubre los objetos sumergidos, o adheridos a partículas sedimentadas. Son los microorganismos bentónicos.

La mayor parte de los microorganismos que viven en el mar son bacterias heterótrofas, las cuales constituyen unos componentes importantes del conjunto de las poblaciones de

seres vivos del ecosistema marino. Realizan un papel decisivo tanto en la mineralización de la materia orgánica, reintegrando al medio marino las sales nutritivas (amonio, fosfatos, ...etc.) esenciales para la síntesis autótrofa, como en la transformación de los compuestos orgánicos disueltos y particulados en otros compuestos más digeribles, por ejemplo, formando mayor cantidad de células bacterianas, que son más aprovechables para los distintos niveles de la red trófica, ya que las bacterias constituyen una parte considerable de la dieta de algunos filtradores y también un complemento importante de la dieta de otros organismos de estuarios.

Para averiguar la función de las bacterias marinas en un ecosistema, es necesario conocer datos específicos de las mismas, como son su número y su actividad metabólica. Sin embargo, existe un hecho que dificulta el conocimiento de estos parámetros esenciales: la limitación de las metodologías disponibles para su determinación. Esta limitación, ha sido y es, una de las razones que más ha frenado el conocimiento de las poblaciones de bacterias en el medio marino.

1.1.1 Número de bacterias

El número de bacterias marinas es un dato de gran interés, para poder hacernos una idea de la cantidad de

células que son potencialmente capaces de realizar una determinada función.

Durante bastante tiempo, este número se obtuvo usando técnicas de cultivo, (recuento en placa, enriquecimiento..., etc.), lo que daba lugar a estimaciones erróneas porque los medios de cultivo sólo permiten que se desarrolle una parte de los microorganismos existentes (Jannasch y Jones, 1959).

En la década de 1920 a 1930 se realizaron los primeros intentos de recuento directo de bacterias, alcanzándose resultados muy superiores a los obtenidos hasta entonces con los recuentos en placa (Lynch y Hobbie, 1989). Las modificaciones posteriores de la metodología, (concentración en filtros de membrana, tinción..., etc.), permitieron lograr recuentos cada vez mayores (Francisco et al., 1973; Zimmermann y Meyer-Reil, 1974; Daley y Hobbie, 1975).

En la actualidad, los mejores resultados se consiguen con el método de recuento directo de bacterias con microscopía de epifluorescencia (Hobbie et al., 1977), que proporciona estimaciones hasta 10000 veces mayores que los recuentos obtenidos con las técnicas de cultivo clásicas (Daley, 1979). El método introdujo un cambio profundo en los conocimientos que se tenían sobre la abundancia de las bacterias en el medio marino, revelando que se encuentran presentes en un número muy superior al que se consideraba en principio, siendo sus valores más frecuentes, aproximada-

mente, del orden de 10^6 células/ml en el agua y de 10^9 células/g de peso seco, en los sedimentos (Lynch y Hobbie, 1989).

1.1.2 Actividad de las bacterias

El otro parámetro, necesario para averiguar la función de las bacterias marinas, es la actividad, que nos informará de la intensidad con que la población bacteriana realiza un determinado proceso en el medio en que se encuentra (masa de agua, sedimentos..., etc.). La actividad es, por consiguiente, el factor decisivo para considerar si una masa de agua, un sedimento etc..., es importante o no desde el punto de vista microbiológico.

El medio marino se caracteriza por presentar concentraciones bajas de materia orgánica, tanto disuelta como particulada. La materia orgánica del medio marino tiene varias procedencias. Una de ellas, la materia orgánica alóctona, se origina a partir de procesos externos (vegetación terrestre, suelos) y es transportada al mar por la lluvia, los ríos, las mareas, etc. Otra, es la materia orgánica autóctona, que se origina a partir de procesos internos ocurridos en el medio marino, como son la excreción y descomposición del fitoplancton, de las macroalgas o de diversos animales acuáticos. El primero de los aportes puede

ser importante en áreas locales costeras, mientras que el segundo es fundamental en el ambiente oceánico.

Las bacterias marinas heterótrofas asimilan y respiran la materia orgánica presente en el medio marino. Este proceso de utilización de la materia orgánica por las bacterias, se llama actividad heterótrofa o heterotrofia.

Aunque la actividad heterótrofa era ya conocida desde 1930, - discutida por Zobell y por Waksman (Williams, 1970), - los estudios de heterotrofia sin embargo no se desarrollaron hasta bastantes años después. Esto pudo deberse a que la cuantificación de la actividad heterótrofa de las bacterias, requería una técnica muy sensible de la que, por entonces no se disponía.

En 1962, se reavivó de nuevo el interés por el conocimiento de la actividad heterótrofa, debido al hallazgo de Parsons y Strickland, que comprobaron que al añadir compuestos orgánicos marcados isotópicamente con ^{14}C a bacterias planctónicas, éstas incorporaban dichos sustratos (Parsons y Strickland, 1962).

El método, que fue posteriormente modificado y mejorado por varios autores, principalmente Wright y Hobbie (1965, 1966), Williams y Askew (1968) y Hobbie y Crawford (1969a), permitía evaluar la conversión de compuestos orgánicos disueltos en material particulado, (p.ej: células bacteria-

nas), aprovechable para los niveles superiores de la red trófica. Por consiguiente, se trata de una estimación de la producción heterótrofa.

El método para la determinación de la actividad heterótrofa reveló una de las características más importantes de las bacterias marinas: su capacidad para utilizar eficazmente compuestos orgánicos presentes en concentraciones muy bajas, del orden de 10^{-8} M e incluso menos.

La incorporación de sustratos en el medio marino se realiza según dos mecanismos básicos (Wright y Hobbie, 1965):

1. Mecanismo de transporte activo: es un mecanismo de incorporación exclusivo de las células bacterianas muy eficaz ya que se satura a concentraciones muy bajas de los sustratos ($<60 \mu\text{g/l}$).

2. Mecanismo pasivo: se trata de una incorporación de sustratos por simple difusión, que actúa a concentraciones más elevadas que el anterior, (a partir de 0.5 mg/l). Este mecanismo existe tanto en células bacterianas como en algas fitoplanctónicas.

Debido al primero de estos mecanismos, las bacterias mantienen muy bajas las concentraciones de los sustratos impidiendo su acumulación en el entorno, incluso en eco-

sistemas contaminados, ya que responden a los aportes de sustratos, incrementando su biomasa. Este mecanismo confiere a las bacterias marinas una enorme ventaja con respecto a otros seres marinos en lo que se refiere a la competencia por la utilización de materia orgánica. Uno de los posibles competidores de las bacterias sería las algas, pero sus sistemas de incorporación de sustratos solamente son eficaces a partir de concentraciones diez veces superiores a las concentraciones a las que actúan los sistemas de transporte de las bacterias.

1.1.3 Las bacterias y las redes tróficas

Los datos del número de bacterias presentes en el medio marino, que se conocían antes de la puesta a punto de la técnica del recuento directo por microscopía de epifluorescencia, eran demasiado pequeños para que aquéllas fueran consideradas como participantes activas de alguna de las vías de flujo de energía en el medio marino.

En los comienzos de la década de 1980, con los nuevos datos de abundancia de las bacterias en el medio marino y con otros conocimientos, como cantidad de materia orgánica liberada por el fitoplancton..., etc., se comprueba que las bacterias intervienen activamente en las vías por las que se desplazan el carbono y la energía en el ecosistema marino. Estas vías constituyen las redes tróficas.

La red trófica planctónica "clásica" en el mar se inicia en las algas como organismos productores que dirigen el flujo de carbono y de energía directamente al zooplancton. Sin embargo, una fracción considerable del carbono fijado fotosintéticamente por las algas, que varía del 5 al 50%, resulta excretada como materia orgánica disuelta (Anderson y Zeutschel, 1970; Bell et al., 1974; Wolter, 1982; Ducklow, 1983; Cole et al., 1988). Por otra parte, el zooplancton, al ingerir células fitoplanctónicas, también libera materia orgánica disuelta (Figura 1).

Esta materia orgánica disuelta está formada por una mezcla de azúcares sencillos, polisacáridos, aminoácidos y ácidos orgánicos (Parsons et al., 1984). Una vez liberada en la columna de agua, las bacterias marinas heterótrofas, con su alta especialización para incorporar sustratos orgánicos, actúan sobre éstos asimilándolos rápidamente, lo que les permite un desarrollo rápido de sus poblaciones. Desde el momento en que se confirma este hallazgo, ocurrido recientemente, queda probada la participación activa de las bacterias marinas en la red trófica, ya que éstas aprovechan una fracción considerable de la materia orgánica fotosintetizada.

De esta manera, se cuestiona la red trófica "clásica", basada en una transferencia directa de la materia orgánica del fitoplancton al zooplancton y se empieza a considerar la existencia de otra vía en la red trófica, llamada vía

FITOPLANCTON

ZOOPLANCTON

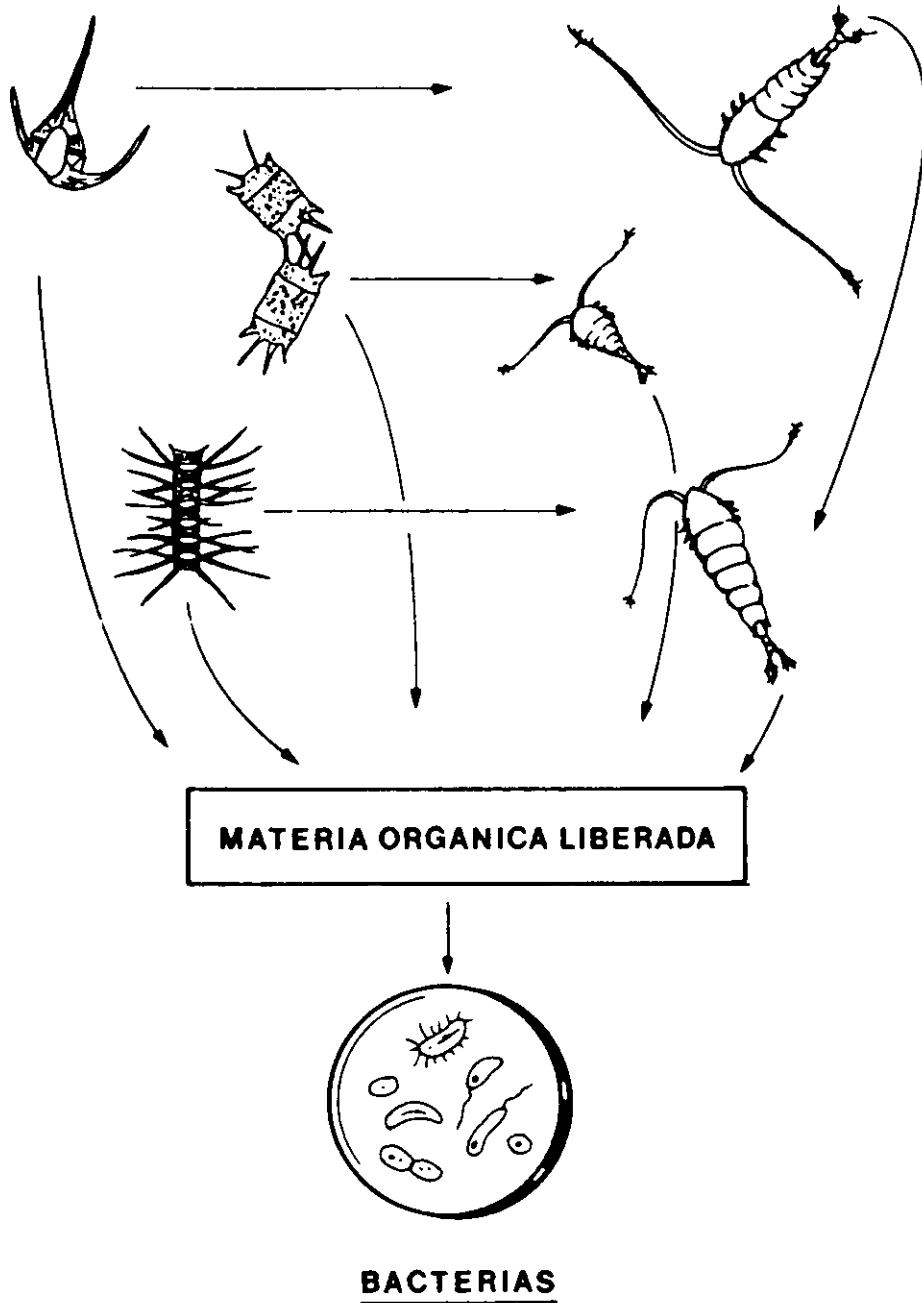


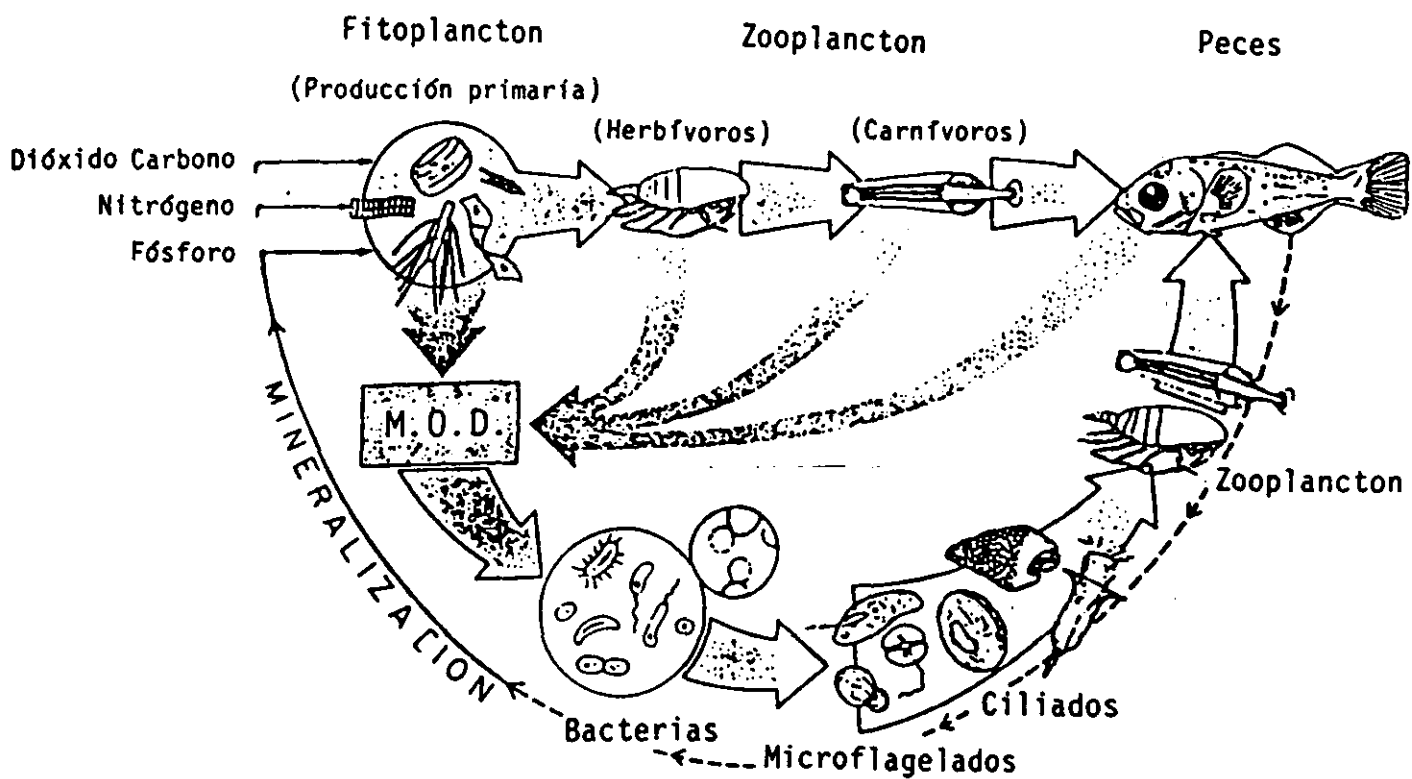
Figura 1. Vías de utilización de la materia orgánica en el plancton marino (según Williams, 1981)

microbiana, cuyos primeros eslabones son los compuestos orgánicos liberados, que son incorporados rápidamente por las bacterias, las cuales son consumidas por microflagelados heterótrofos, (sobre todo del grupo de los Coanoflagelados), que, a su vez, son el alimento del zooplancton (Azam et al., 1983) (Figura 2).

Por consiguiente, una parte de la producción primaria no es utilizada directamente, sino que llega a los niveles tróficos superiores canalizada y conducida a través de las bacterias, que convierten una fracción de la materia orgánica disuelta en partículas susceptibles de ser utilizadas por organismos filtradores. Este es un proceso importante, puesto que supone una recuperación para los niveles tróficos superiores de una materia orgánica a la que no tienen acceso, y, además, se trata de un proceso de producción aunque no alcance la consideración de producción primaria.

El reconocimiento de las bacterias marinas como elementos tróficos del medio acuático, es una innovación interesante que permite contemplar a dichos organismos desde una perspectiva de producción, no sólo la exclusiva de descomposición.

El estudio conjunto de estos dos parámetros, - número de bacterias y actividad, - supuso un progreso importante en el conocimiento de las bacterias marinas en su entorno natu-



VIA MICROBIANA

Figura 2. Cadenas tróficas clásica y del bucle microbiano (según Beers, 1986)

ral: el recuento de bacterias ofrecía una visión estática de la población bacteriana, mientras que la actividad permitía una observación dinámica de la misma (Castellví, 1976).

Sin embargo, para averiguar la función de las bacterias marinas no sólo es preciso conocer sus aspectos específicos, como son el número y la actividad de las mismas, sino también aquellos factores que pueden controlar a las propias poblaciones bacterianas. Las comunidades biológicas de los estuarios están influenciadas por una amplia variedad de factores físicos y químicos. Entre los principales que afectan y controlan el número y la actividad de las bacterias marinas, se encuentran la temperatura, la salinidad, los sólidos en suspensión, la disponibilidad de materia orgánica, las sales nutritivas, etc...

Todos estos factores citados presentan variaciones de tipo espacial y temporal, que, a su vez, pueden determinar variaciones similares de la densidad de la población y de la actividad heterótrofa de las bacterias planctónicas de los estuarios. Esta es la causa por la que se comparan ambos parámetros microbiológicos con los parámetros físicos y químicos: para lograr una mejor comprensión de la comunidad.

Los estudios conjuntos de variaciones espaciales y temporales del número total de bacterias marinas y su actividad heterótrofa, como de los diversos factores físicos y químicos que podrían influir sobre los parámetros micro-

biológicos son, en general, escasos. Como ejemplo de algunos de ellos, se pueden citar los estudios ecológicos realizados en el mar Báltico, (Gocke, 1977a), en la bahía y el fiordo de Kiel, Alemania (Rheinheimer, 1977), en la zona costera de Long Island, EE UU (Ferguson y Palumbo, 1979), en el estuario del río Newport, EE UU (Palumbo, 1980), en el estuario del río Humber, Inglaterra (Bent y Goulder, 1981), en el golfo de Finlandia (Väätänen, 1981), en el estuario del río Fraser, Canadá (Valdés y Albright, 1981), en la bahía de Fundy, Canadá (Cammen y Walker, 1982), en la zona costera de Portugal (Gocke et al., 1983; Rheinheimer y Schmaljohann, 1983), en el estuario del río Essex, EE UU (Wright y Coffin, 1983), en aguas costeras de Barcelona (Vives-Rego y Vaqué, 1985), en la rada de Brest, Francia (Jacq y Prieur, 1986), en el área del Georges Bank, EE UU (Hobbie et al., 1987), en la zona costera de Bilbao (Iriberrri et al., 1987) y en el estuario del río St. Lawrence, Canadá (Painchaud et al., 1987).

1.2 DESCRIPCION DEL AREA ESTUDIADA

El término ría corresponde a un valle fluvial hundido e inundado, en parte o en su totalidad, por el mar.

En la costa atlántica del Noroeste de España se encuentran varios estuarios de este tipo, llamados rías, de las que un grupo importante son las denominadas "Rías Bajas",

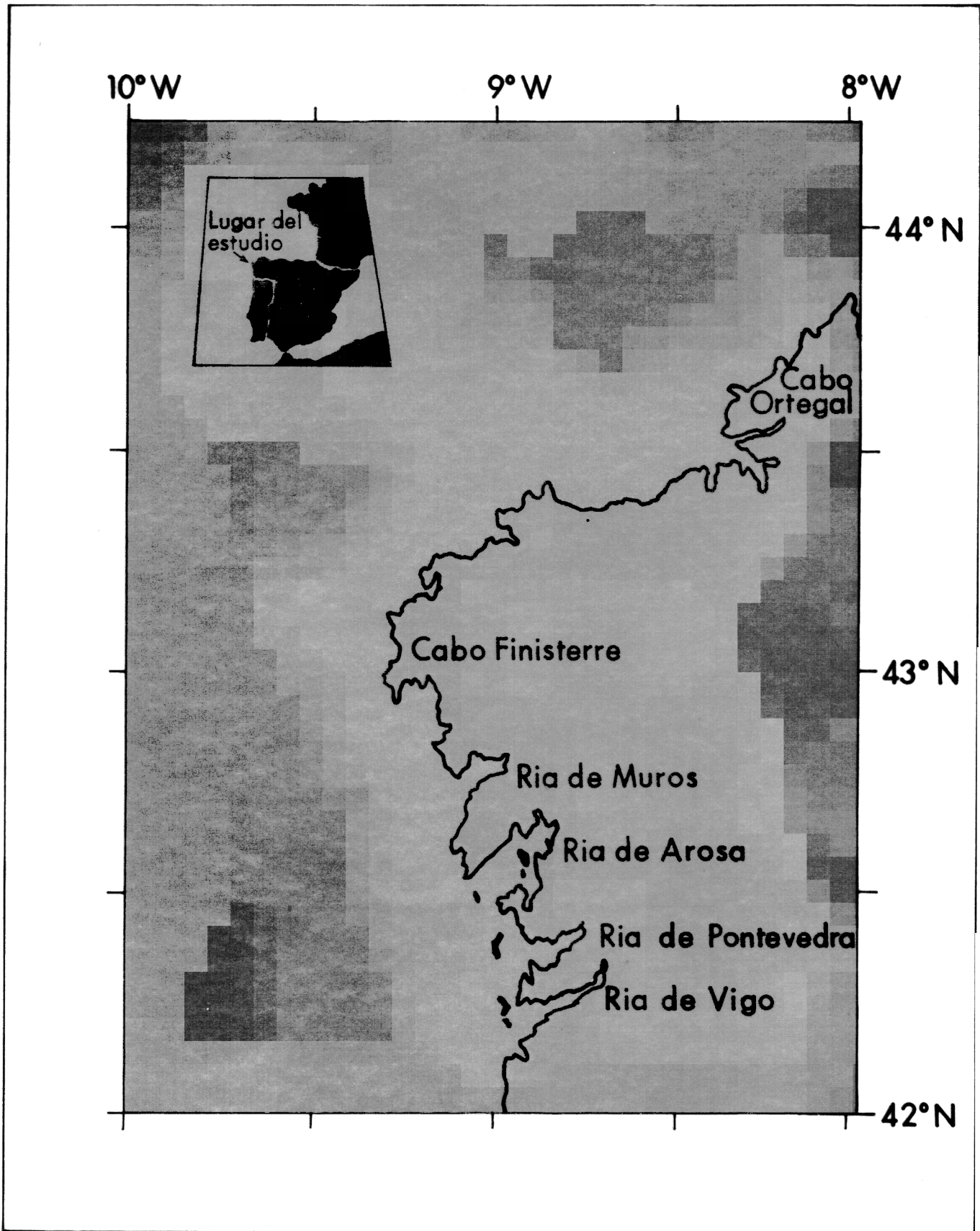


Figura 3. Situación geográfica de las Rías Baixas de Galicia en la costa Noroeste de España

que están constituidas por las rías de Muros, Arosa, Pontevedra y Vigo (Figura 3).

La ría de Arosa, situada entre los paralelos $42^{\circ} 27'$ y $42^{\circ} 40'$ Norte y los meridianos $8^{\circ} 46'$ al $9^{\circ} 01'$ Oeste, es la mayor en extensión de las Rías Bajas, con una superficie aproximada de 250 km^2 (Figura 4). El mar penetra aproximadamente 25 km desde la isla de Sálvora hasta la desembocadura del río Ulla, entre Punta Seveira (Rianjo) y Carril. La anchura es variable, ya que está comprendida entre aproximadamente unos 3.5 Km en el Canal Principal hasta un máximo de 18.5 Km entre la ensenada de Santa Eugenia de Riveira y el estuario del río Umia. La boca de la ría se halla protegida por la isla de Sálvora y, ya en el interior, se encuentran también las islas de La Toja, Arosa y Cortegada, además de diversos islotes. Los principales ríos que desembocan en ella son el Ulla, en el interior, y el Umia, más al Sur, aparte de otros ríos más pequeños, de menor caudal. La costa de la ría es más accidentada en la parte meridional, donde presenta estuarios, bahías, islas de diverso tamaño, ..., etc., mientras que la parte Norte es más regular, encontrándose en ella varias playas arenosas extensas. La mayor parte de la costa está constituída por rocas de naturaleza granítica y por una serie de materiales que incluyen esquistos, cuarcitas, y cuarcitas micáceas.

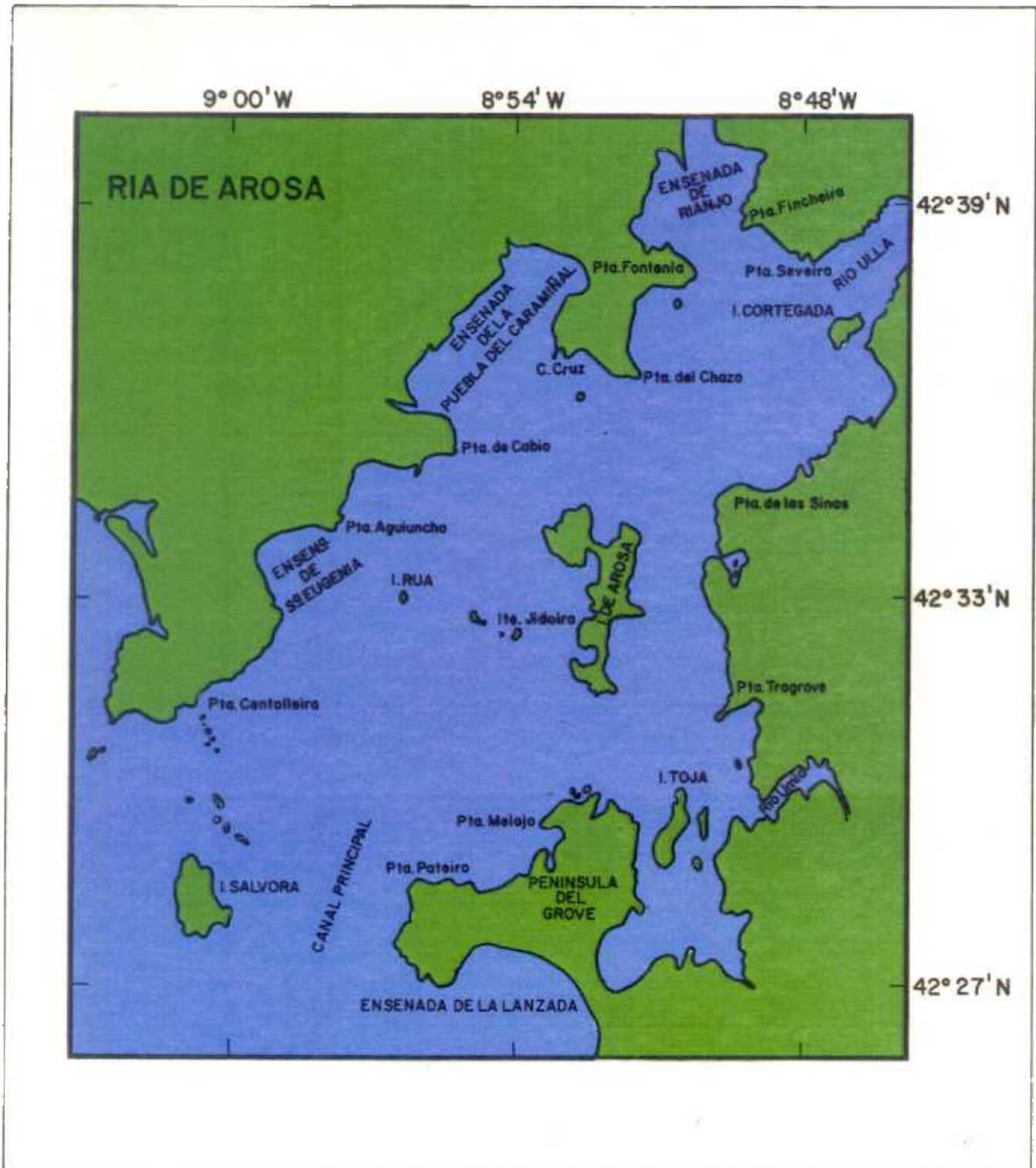


Figura 4. Ría de Arosa (Costa Noroeste de España)

La variación anual de la temperatura del agua de la ría de Arosa oscila entre 9.7° y 19.9°C en la superficie, y entre 12.2° y 13.3°C en el fondo (Gómez Gallego, 1971 y 1975).

La salinidad de la ría es elevada, aunque presenta descensos importantes, que afectan principalmente a las capas superficiales. La variación anual de la salinidad del agua fluctuó de 0.25 a 35.6 ‰ en la superficie y de 35.4 a 35.6 ‰ en el fondo (Gómez Gallego, 1971 y 1975).

La columna de agua se estratifica en verano, pero también presenta situaciones de mezcla y de débil estratificación durante los restantes períodos del año.

Los recorridos extremos de marea registrados oscilan entre los 3.3 y 0.7 metros en mareas vivas y las corrientes observadas entre 11 y 93 cm/s (Gómez Gallego, 1971 y 1975).

Una característica muy importante de las Rías Bajas, sobre todo de la ría de Arosa, es la de reunir unas condiciones excepcionales para la producción intensiva de moluscos de interés comercial.

Desde los primeros años de la década de 1940 hasta la época actual, Galicia ha experimentado un considerable incremento en el cultivo del mejillón, (y también el de ostra, aunque en menor cuantía), mediante un sistema de viveros flotantes, llamados bateas. El mejillón se dispone

en cuerdas suspendidas de estas bateas, que son unos entramados de madera de forma rectangular, aproximadamente de 19x16 metros de tamaño, con un número medio por batea de 475 cuerdas, las cuales alcanzan una longitud media de nueve metros. Todo el conjunto se mantiene a flote mediante distintos tipos de flotadores, cuyo número varía entre 1 y 6. El fondeado de la batea se realiza con una cadena de hierro de 32-36 mm de gruesa, cuya longitud es de 6 a 7 veces superior a la de la profundidad (Andréu, 1968; Román y Pérez, 1979; Landín, 1981; Mariño et al., 1982).

La ría de Arosa es la que posee mayor número de bateas dedicadas a este cultivo - existen actualmente unas 2500 - lo que representa más de la mitad (2/3 partes) del total de bateas existentes en Galicia. Las bateas se agrupan en número variable formando polígonos, que se sitúan en las bahías y zonas más protegidas (Figura 5).

La producción anual de mejillón de la ría se estima actualmente en 140000 toneladas (M. Torre, comunicación personal), cantidad que constituye uno de los mayores valores que se conocen en términos de obtención de proteínas por unidad de área (Korringa, 1967; Bardach et al., 1972).

Se han realizado numerosos estudios con el fin de averiguar los motivos de esta gran producción biológica de la ría. Las conclusiones obtenidas hasta la fecha, apuntan como causa fundamental, la presencia en la Plataforma

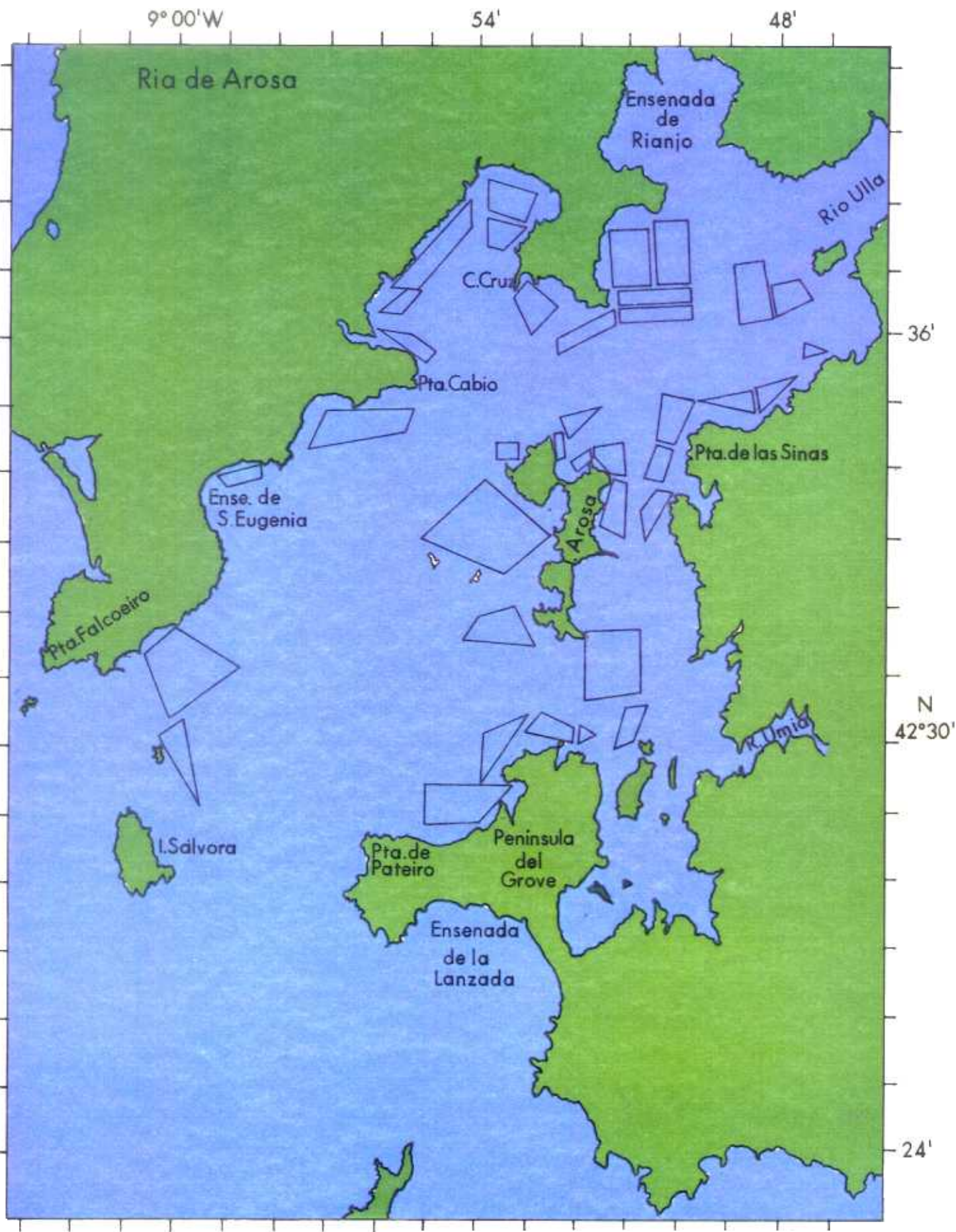


Figura 5. Situación de los polígonos de bateas en la ría de Arosa

Continental de Galicia de una masa de agua oceánica profunda, fría, rica en sales nutritivas y próxima a la costa, que está sometida a un proceso de afloramiento que la hace ascender, hasta situarse cerca de la superficie. La elevación de este agua profunda se debe, en parte, a la acción de los vientos costeros del NE, dominantes sobre todo en verano, que determinan el desplazamiento del agua de superficie y su sustitución por el agua profunda, fría, y rica en nutrientes (Molina, 1972; Miller et al., 1974; Otto, 1975). La baja temperatura que presentan estas aguas costeras durante el verano, era un hecho conocido desde las campañas del buque Hernán Cortés, realizadas en Julio y Agosto de 1916 y 1917 (de Buen, 1919).

El agua aflorada, rica en sales nutritivas, penetra en la ría y es la causa de una elevada producción de fitoplancton que permite el desarrollo de una gran cantidad de organismos vivos, entre los que destaca el mejillón.

1.3 REVISION BIBLIOGRAFICA DEL AREA ESTUDIADA

La gran magnitud de la producción de la ría de Arosa y la utilización intensiva de sus recursos biológicos, despertaron un enorme interés por el estudio de este ecosistema.

El conocimiento profundo de un ecosistema litoral es un problema complejo, que requiere un estudio global de tipo

multidisciplinar. Para lograr este conocimiento, así como para tratar de averiguar las causas determinantes de la gran producción biológica de la ría de Arosa, se llevó a cabo un número considerable de trabajos con el fin de describir los distintos procesos físicos, químicos, biológicos y geológicos de la ría.

De esta manera, se estudiaron las condiciones oceanográficas y su variación a lo largo del año en la ría de Arosa (Gómez Gallego, 1971 y 1975; Chase, 1975; Miller et al., 1975; Otto, 1975; Fernández de Castillejo et al., 1982a y b; Calpena, 1983; Gonzalo, 1983; Pascual y Calpena, 1985; Pascual, 1986, 1987a y b), la dinámica y distribución de las sales nutritivas en la columna de agua (Tenore y González, 1975; González et al., 1979 y 1983; Iglesias y Nunes, 1982; Cabanas et al., 1983) y el flujo y la geoquímica de los nutrientes en los sedimentos (García Fernández e Iglesias, 1984).

También se han estudiado varias comunidades biológicas de la columna de agua de la ría de Arosa, como el fitoplancton (Campos y González, 1975; Mariño y Campos, 1981; Campos y Mariño, 1982; Varela, 1982; Campos y Mariño, 1984; Nunes et al., 1984), el zooplancton (Corral, 1972; Bless, 1973; Pallarés, 1976; Corral y Alvarez-Ossorio, 1978; Martínez, 1979; Corral et al., 1981; Hanson et al., 1986a), el ictioplancton (López-Jamar, 1977) y los peces pelágicos (Lens, 1986).

Asimismo se han descrito diferentes comunidades bentónicas de la ría, concretamente los peces demersales (Chesney e Iglesias, 1979; Iglesias, 1981 y 1982), los crustáceos (González Gurriarán, 1978a y b, 1981a y b, 1982; Penas y González Gurriarán, 1982; González Gurriarán, 1985a y b), los equinodermos (Olaso, 1979 y 1982; Costelloe, 1988), los gasterópodos (Sacchi, 1984), la infauna (Mora, 1980; López-Jamar, 1982a y b; Tenore et al., 1982; Penas y González, 1983; López-Jamar, 1985 y 1986) y las algas (Donze, 1968; - Niell, 1977; Niell et al., 1980; Lapointe et al., 1981; Varela y Penas, 1985).

Se llevaron a cabo varios estudios geológicos (Pannekoek, 1966; Koldijk, 1968; Herranz y Sanz, 1974; Rey et al., 1989), y con el conjunto de los datos disponibles, se elaboró un modelo de simulación de la ría de Arosa (Penas, 1984).

Por otra parte, el cultivo intensivo a que está sometida y que soporta la ría de Arosa, convierte a ésta en un ecosistema en el que el cultivo del mejillón ha modificado profundamente su ambiente original. Por esta razón, se realizaron otros trabajos cuyo fin era poner de manifiesto algunos de los efectos que ocasiona este cultivo intensivo del mejillón en la ría.

De esta forma se determinaron varios aspectos de la influencia de la batea en su entorno como la disminución del

plancton existente en el agua que pasa a través de una batea (Román y Pérez, 1979), la cantidad de sedimentos producidos como consecuencia de la importante actividad biológica que tiene lugar en la batea (Cabanas et al., 1979), la epifauna desarrollada sobre las cuerdas de cultivo de mejillón (Pérez y Román, 1979; González Sanjurjo, 1982; Román y Pérez, 1982) y los cambios producidos en las poblaciones de equinodermos y de crustáceos al disponer ambas de más alimento (Olaso, 1979; Romero et al., 1982; Costelloe, 1988).

Por consiguiente, la ría de Arosa ha sido objeto de numerosos estudios de Física, Química, Biología y Geología. Sin embargo, en el campo de la Biología, se daba la circunstancia de que existía una amplia relación de trabajos de los distintos grupos biológicos de la ría, mientras que no se disponía de ninguna información sobre la ecología de las comunidades microbianas, a pesar de su importancia en los estuarios (Pomeroy, 1974; Daley y Hobbie, 1975; Sieburth, 1976), ni tampoco de los efectos que ocasiona el cultivo del mejillón en estas comunidades.

Los estudios microbiológicos de la ría de Arosa que ya existían, tenían unos objetivos distintos de los exclusivamente ecológicos, como por ejemplo la identificación de microorganismos indicadores de contaminación fecal, la detección de bacterias marinas productoras de antibióticos, la supervivencia de patógenos en agua de mar..., etc. Los únicos antecedentes de estudios microbiológicos realizados

en la ría de Arosa, con carácter exclusivamente ecológico, eran los de Santiago y Pérez del Pozo, que determinaron la actividad heterótrofa de las bacterias planctónicas de la ría durante distintos períodos de 1975 y 1976 (Santiago y Pérez del Pozo, 1980) (sin publicar), y los de Pérez Nieto y Barja, que hallaron el número de bacterias heterótrofas de la ría entre Diciembre de 1975 y Junio de 1976, aunque no por el método de recuento directo, sino mediante siembras en placa (Pérez Nieto y Barja, 1976).

1.4 OBJETIVOS DE LA INVESTIGACION

Como consecuencia de esta exposición de hechos se estudiaron mensualmente durante un año completo, entre Noviembre de 1981 y Noviembre de 1982, las poblaciones de bacterias planctónicas de un lugar de muestreo (estación) representativo de la ría (Cabanas et al., 1983; González et al., 1983), situado en la parte central de ésta, lejos de la zona de bateas, y las correspondientes poblaciones de bacterias planctónicas de otro lugar de muestreo que, con fines comparativos, se situó exactamente en una batea de mejillón. Asimismo se determinaron varios parámetros físicos y químicos, (temperatura, salinidad, sólidos en suspensión y sales nutritivas), del medio ambiente en el que se encontraban respectivamente estas poblaciones.

Los objetivos de esta investigación fueron:

- Determinar las variaciones espaciales y temporales del número y de la actividad heterótrofa de las bacterias planctónicas, en los lugares de muestreo citados de la ría de Arosa.

- Determinar algunos de los efectos que las bateas de mejillón ocasionan en las poblaciones de bacterias planctónicas de la ría de Arosa.

- Determinar las relaciones de varios parámetros físicos y químicos de la ría de Arosa con el número y la actividad de las bacterias planctónicas.

El estudio tiene el interés añadido de proporcionar una idea sobre la velocidad de descomposición de los detritos orgánicos de la ría. El mejillón es un organismo que posee una alta tasa de filtración pero con una eficiencia muy baja en la utilización del alimento disponible (Tenore et al., 1973; Tenore y Dunstan, 1973). Una proporción considerable del alimento ingerido por el mejillón, se libera en forma de heces y pseudoheces, lo que ocasiona una importante acumulación de detritos en la ría como consecuencia de la gran actividad biológica que tiene lugar en las bateas (Cabanas et al., 1979; Tenore et al., 1982). Estos detritos orgánicos son una fuente importante de alimento para las bacterias. La determinación de la actividad heterótrofa de las bacterias

permitirá dar una idea sobre la velocidad con la que se descomponen estos detritos en la columna de agua.

Por otra parte, esta investigación tiene el atractivo de abordar un campo nuevo, no estudiado en la ría de Arosa, complementando el conjunto de los estudios realizados en esa ría, con el fin de aumentar el nivel de conocimientos de la misma.

El estudio aporta también nuevos datos a los escasos conocimientos existentes sobre las bacterias marinas de nuestro litoral, que, además en este caso concreto, es una zona sometida a una explotación intensiva.

2. MATERIAL Y METODOS

2.1 LUGAR DE LA TOMA DE MUESTRAS

Las muestras se tomaron en la columna de agua de dos estaciones diferentes de la ría de Arosa.

En la primera de ellas, ($42^{\circ} 33,5'$ Norte; $8^{\circ} 55'$ Oeste) (52 metros de profundidad), a la que llamaremos No Batea, la toma de muestras de agua se llevó a cabo, en una estación situada en la parte central de la ría, en las proximidades de la isla de Rua, lejos de la zona de bateas (Figura 6).

En la segunda estación, ($42^{\circ} 37'$ Norte; $8^{\circ} 54'$ Oeste) (18 metros de profundidad), a la que llamaremos Batea, la toma de muestras de agua se realizó desde el mismo centro de una batea de mejillón situada en la bahía de Barraña, en las proximidades del Cabo Cruz (Figura 6).

2.2 TOMA DE MUESTRAS

La toma de muestras se realizó mensualmente, durante un año completo, en el período comprendido entre Noviembre de 1981 y Noviembre de 1982.

Cada mes, las dos estaciones elegidas, No Batea y Batea, se muestrearon durante cuatro días consecutivos, dos veces cada una, de acuerdo con el siguiente calendario:

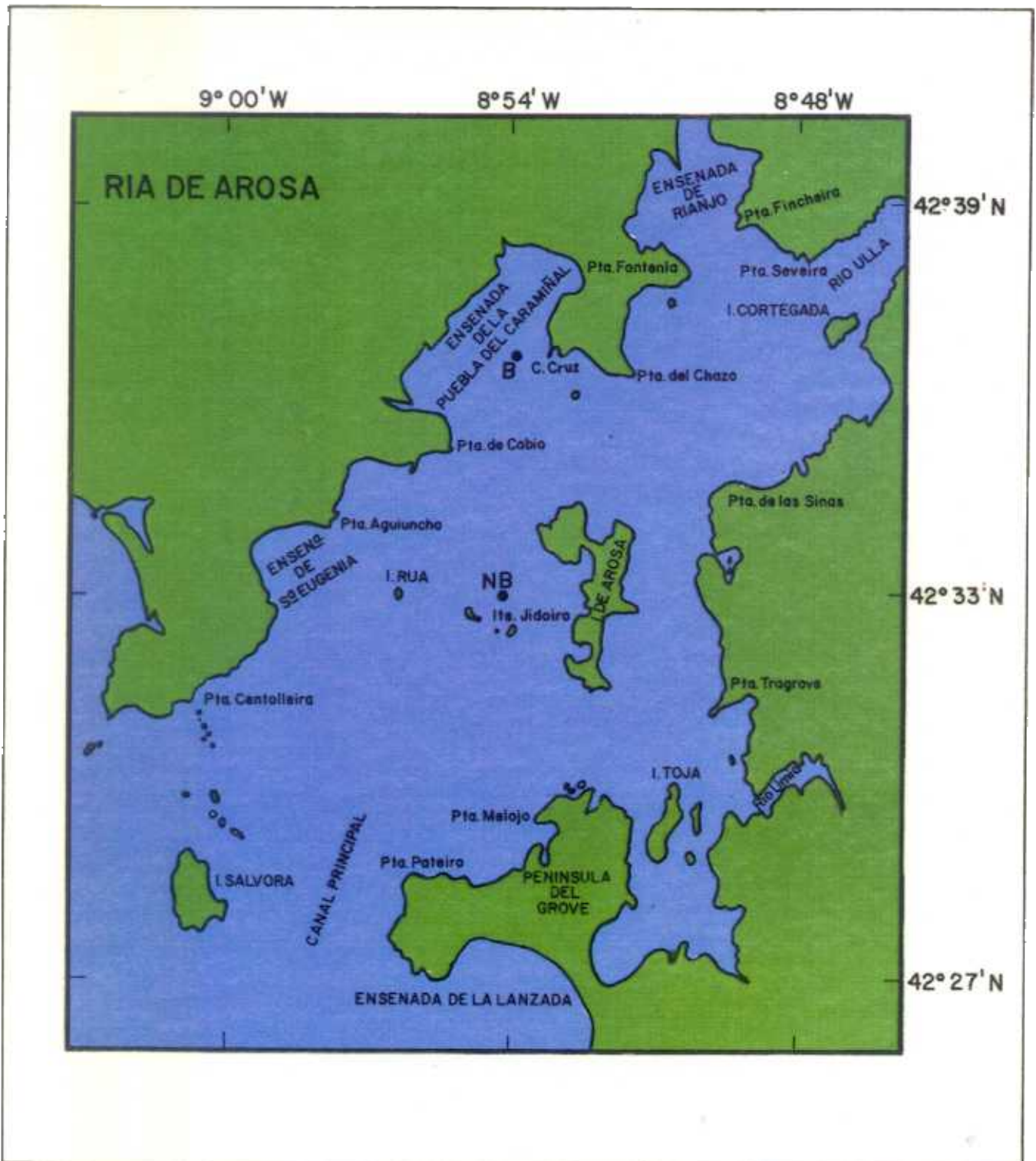


Figura 6. Situación de las estaciones de muestreo en la ría de Arosa

Nº Muestreo	Estación	Fecha	Hora
1	Batea	11 Noviembre 1981	09 h 05 min
1	Batea	12 Noviembre 1981	09 h 50 min
1	No Batea	13 Noviembre 1981	10 h 35 min
1	No Batea	14 Noviembre 1981	11 h 20 min
2	Batea	9 Diciembre 1981	08 h 00 min
2	No Batea	10 Diciembre 1981	08 h 50 min
2	No Batea	11 Diciembre 1981	09 h 35 min
2	Batea	12 Diciembre 1981	10 h 20 min
3	No Batea	12 Enero 1982	11 h 45 min
3	No Batea	13 Enero 1982	12 h 30 min
3	Batea	14 Enero 1982	13 h 20 min
3	Batea	15 Enero 1982	14 h 10 min
4	Batea	8 Febrero 1982	10 h 05 min
4	No Batea	9 Febrero 1982	10 h 45 min
4	No Batea	10 Febrero 1982	11 h 30 min
4	Batea	11 Febrero 1982	12 h 05 min
5	Batea	10 Marzo 1982	10 h 25 min
5	No Batea	11 Marzo 1982	11 h 05 min
5	No Batea	12 Marzo 1982	11 h 40 min
5	Batea	13 Marzo 1982	12 h 15 min
6	No Batea	5 Abril 1982	09 h 05 min
6	No Batea	6 Abril 1982	09 h 50 min
6	Batea	7 Abril 1982	10 h 30 min
6	Batea	8 Abril 1982	11 h 05 min
7	No Batea	5 Mayo 1982	09 h 20 min
7	No Batea	6 Mayo 1982	10 h 00 min
7	Batea	7 Mayo 1982	10 h 35 min
7	Batea	8 Mayo 1982	11 h 10 min
8	Batea	2 Junio 1982	08 h 10 min
8	No Batea	3 Junio 1982	08 h 55 min
8	No Batea	4 Junio 1982	09 h 30 min
8	Batea	5 Junio 1982	10 h 10 min
9	No Batea	5 Julio 1982	10 h 20 min
9	No Batea	6 Julio 1982	10 h 50 min
9	Batea	7 Julio 1982	11 h 25 min
9	Batea	8 Julio 1982	12 h 00 min
10	No Batea	3 Agosto 1982	10 h 00 min
10	No Batea	4 Agosto 1982	10 h 35 min
10	Batea	5 Agosto 1982	11 h 05 min
10	Batea	6 Agosto 1982	11 h 40 min
11	No Batea	6 Septiembre 1982	12 h 30 min
11	No Batea	7 Septiembre 1982	13 h 05 min
11	Batea	8 Septiembre 1982	13 h 50 min
11	Batea	9 Septiembre 1982	14 h 40 min

12	No Batea	29 Septiembre 1982	13 h 35 min
12	No Batea	30 Septiembre 1982	14 h 15 min
12	Batea	1 Octubre 1982	14 h 50 min
12	Batea	2 Octubre 1982	15 h 25 min
13	No Batea	2 Noviembre 1982	10 h 10 min
13	No Batea	3 Noviembre 1982	10 h 50 min
13	Batea	4 Noviembre 1982	11 h 35 min
13	Batea	5 Noviembre 1982	12 h 20 min

Los cuatro días de muestreo de cada mes se hicieron coincidir con los cuatro días de mareas vivas de mayor carrera, y la toma de todas las muestras de agua se realizó en el momento de la bajamar respectiva de cada día, con el fin de igualar al máximo las condiciones en las que se tomaron las muestras, y de intentar reducir el efecto de la dilución producido por las mareas.

El acceso a las dos estaciones se realizó a bordo de una embarcación tipo Arcoa, llamada "Volandeira", del Instituto Español de Oceanografía.

En ambas estaciones se tomaron muestras de agua de cuatro profundidades diferentes: superficie, 5, 10 y 15 metros. La elección de estas profundidades fue debida a que la longitud de las cuerdas de la batea elegida en este estudio era de 15 metros, obteniéndose de esta manera muestras de agua de varios puntos situados a lo largo de toda la cuerda (Figura 7).

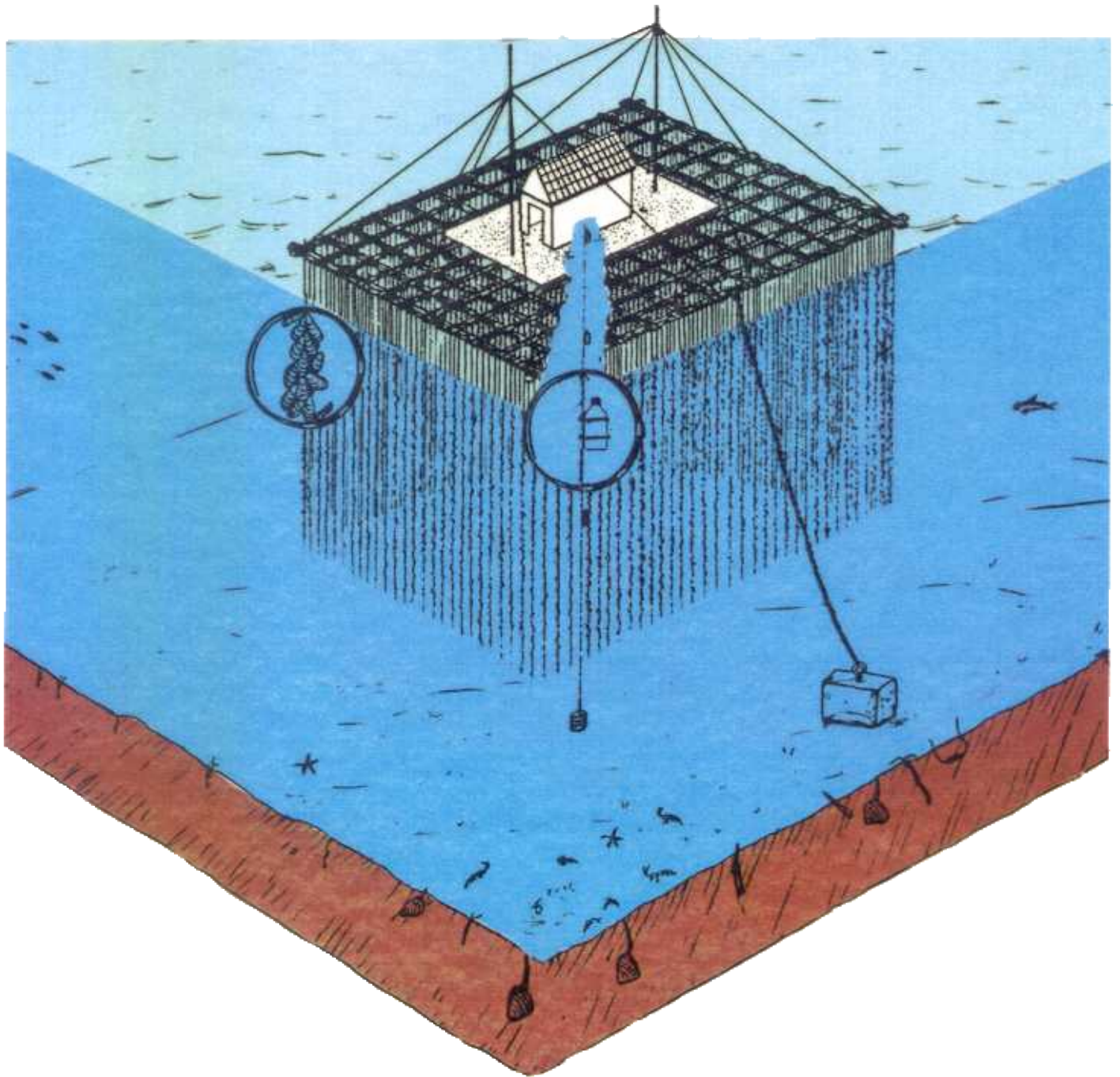


Figura 7. Toma de muestras en la columna de agua de la estación Batea

En cada estación, las muestras de agua de las cuatro profundidades se tomaron a la vez, con cuatro botellas de vidrio de 2 litros, estériles, (autoclave a 120°C, 20 minutos), ancladas con mosquetones a una cadena lastrada graduada en metros, manteniéndose entre las botellas la distancia necesaria para el muestreo de las profundidades elegidas.

Una vez que las botellas estériles - perfectamente cerradas y selladas con cinta aislante alrededor del tapón - se encontraban en el agua a las profundidades mencionadas, se abrieron una a una con la ayuda de un submarinista, que también las cerró después de llenarlas completamente.

Las botellas llenas se izaron a bordo inmediatamente y se introdujeron en neveras portátiles provistas de acumuladores de frío. En estas condiciones, de oscuridad y con una temperatura aproximada de 4°C, se transportaron seguidamente al laboratorio, donde se inició su análisis. El tiempo transcurrido entre la toma y la iniciación de los análisis de las muestras, en ningún caso fue superior a las dos horas.

2.3 ANALISIS DE LAS MUESTRAS

Todos los análisis, microbiológicos, físicos y químicos realizados cada día de muestreo con el agua de mar de una

determinada profundidad, por ejemplo, superficie, se efectuaron a partir de la única muestra de agua de superficie que se tomaba ese día de muestreo.

Una parte del volumen total de la muestra de superficie se filtró previamente por una malla de nylon Nyltal, estéril, de 75 μm , para eliminar los organismos mayores del zooplancton y las partículas grandes de detritos. Este volumen de agua filtrada de superficie, se guardó en un frasco de vidrio estéril, y a partir de él se realizaron las determinaciones de los diferentes parámetros microbiológicos.

El volumen restante de la muestra de superficie, sin prefiltrar, se utilizó para la determinación de los parámetros físicos y químicos.

A continuación, se procedía del mismo modo con las otras tres muestras de agua de mar recogidas ese mismo día, en sus respectivas profundidades (5, 10 y 15 metros). Este procedimiento de análisis se repitió de la misma manera, en todos los muestreos mensuales llevados a cabo a lo largo de este estudio.

2.3.1 DETERMINACION DEL NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

El número de bacterias se determinó por el método de Hobbie et al. (1977), con algunas modificaciones. Este

método consiste en el recuento directo del número de bacterias con un microscopio de epifluorescencia, una vez que éstas han sido teñidas con un colorante fluorescente que reacciona con su material nuclear.

Un esquema global del procedimiento utilizado está representado en la figura 8.

A partir del agua de mar filtrada de cada profundidad, se tomaron tres submuestras de 19 ml, que se distribuyeron en sendos viales de vidrio, sometidos previamente a 450°C durante 2 horas en un horno de mufla.

Las submuestras se fijaron inmediatamente para evitar cambios en el número de bacterias presentes, añadiendo a cada una de ellas 1.1 ml de formaldehído 35% (Merck), recién filtrado en condiciones estériles a través de un filtro de membrana Millipore estéril, de 0.22 μm de poro. Las submuestras fijadas se conservaron a 4°C y en oscuridad, hasta el momento de determinar el número de bacterias, el cual se realizó siempre en un plazo de tiempo inferior a dos semanas, las siguientes a la toma de las muestras.

El recuento de bacterias se realizó en cada una de las tres submuestras de cada profundidad, siempre de acuerdo con el siguiente protocolo:

DETERMINACION DEL NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

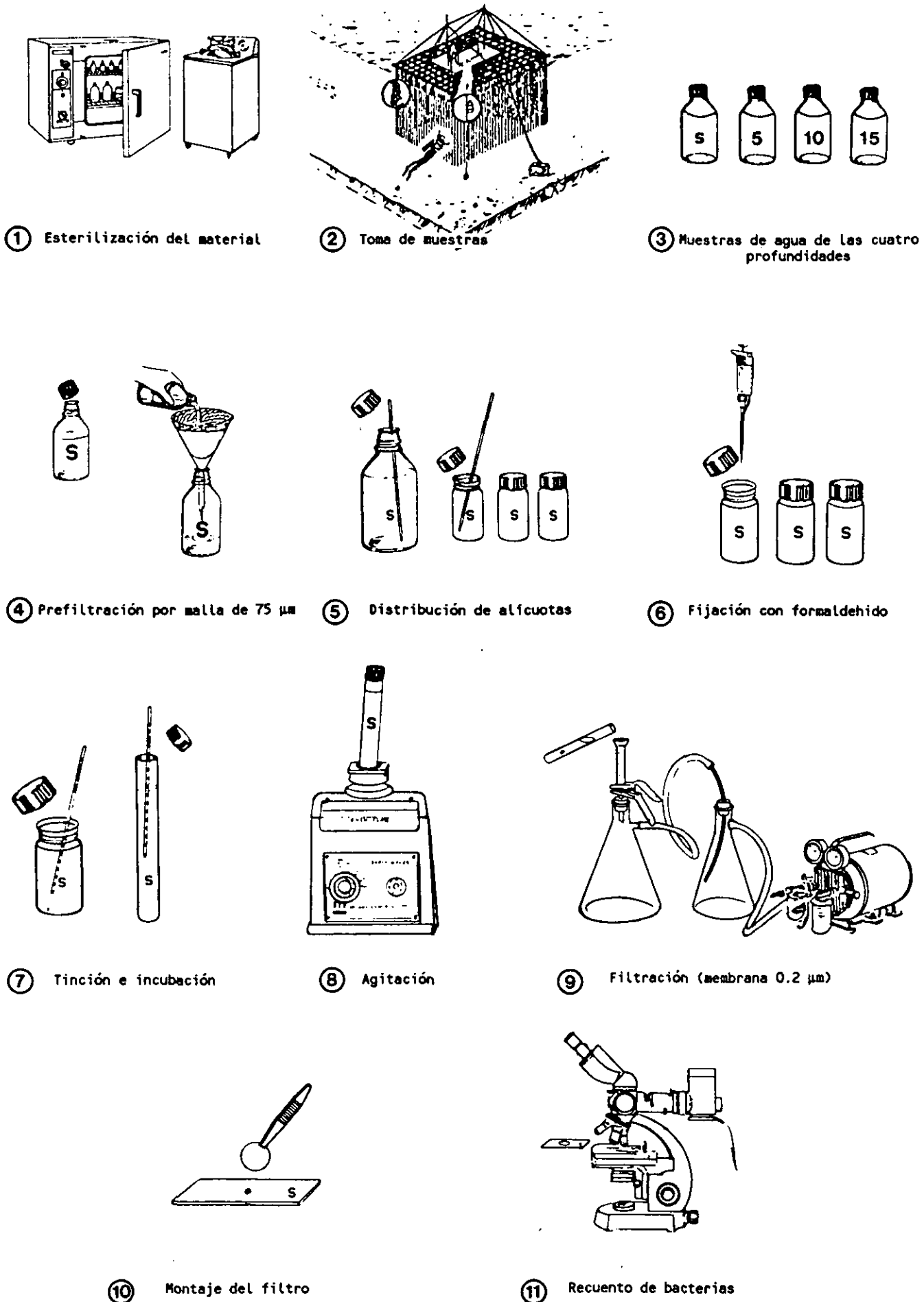


Figura 8. Esquema del método utilizado para la determinación del número de bacterias totales

En primer lugar, se agitó el vial con la submuestra fijada y se pipeteó 2 ml de su contenido a un tubo de ensayo al que se añadieron a continuación, 5 ml de agua de mar filtrada y 0.7 ml de una solución filtrada de naranja de acridina (3,6-tetrametil diamino acridina) (Sigma) al 0.1% (P:V) en agua de mar. El agua de mar y la solución de naranja de acridina se añadieron inmediatamente después de haber sido filtradas, en condiciones estériles, a través de sendos filtros de membrana Millipore, estériles, de 0.22 μm de poro. Por consiguiente, todo el material y los reactivos utilizados estaban estériles y éstos se prepararon, además, con una determinada cantidad de formaldehído (2% de concentración final), con el fin de evitar un posible crecimiento bacteriano, conservándoles a 4°C, en oscuridad, hasta su utilización.

El tubo que contenía esta mezcla se tapó, se agitó con un agitador Vortex, incubándose a temperatura ambiente durante 3 minutos exactos. Inmediatamente después, la mezcla se filtró con un sistema de filtración para pequeños volúmenes (Millipore), a través de un filtro de membrana Nuclepore, de 25 mm de diámetro y 0.2 μm de poro, aplicándole una presión de vacío débil (120 mm de Hg) con una bomba Millipore, para evitar la pérdida de células a través de los poros.

Los filtros Nuclepore, de policarbonato, tal y como se comercializan, resultan bastante fluorescentes, hecho que

dificulta mucho el posterior recuento microscópico ya que impiden un buen contraste entre las bacterias teñidas y el fondo. Para evitar este inconveniente, los filtros Nuclepore - antes de ser utilizados en recuentos -, tienen que ser sometidos a un tratamiento que reduzca su fluorescencia de fondo. Este tratamiento consiste en una tinción de los filtros, a los que se sumergió completamente, durante 24 horas, en una solución de 2 gramos de colorante Irgalan Negro (Ciba-Geigy) disueltos en 1 litro de ácido acético al 2% (V:V). Al término de las 24 horas, los filtros teñidos se lavaron con agua destilada filtrada estéril hasta que no desprendieron más colorante, pudiendo ser utilizados, húmedos, inmediatamente, o bien se secaron con papel de filtro para conservarlos hasta su posterior utilización.

Para conseguir una buena distribución de las bacterias sobre la superficie del filtro Nuclepore, se tomaron varias precauciones a lo largo de todo el estudio:

1. El filtro Nuclepore teñido, no se situó nunca directamente sobre la superficie de vidrio sinterizado del portafiltros del sistema de filtración, sino que se colocó con su lado brillante hacia arriba, encima de un filtro de celulosa Millipore, estéril, de 25 mm de diámetro y 0.45 μm de poro, evitando la formación de arrugas o la inclusión de burbujas de aire entre ambos. Este filtro de

celulosa sí se situaba ya directamente sobre el propio portafiltros de vidrio.

2. El filtro de celulosa Millipore y el filtro Nuclepore teñido, se humedecían con agua destilada filtrada estéril inmediatamente antes de su disposición sobre el portafiltros del sistema de filtración.

3. El volumen total de líquido que pase a través del filtro Nuclepore, no debe ser inferior a 6 ml (Daley, 1979). En este estudio, el volumen filtrado fue siempre superior a 6 ml.

Se vigiló el momento final de la filtración de la mezcla, interrumpiendo inmediatamente el vacío una vez filtrada la totalidad de la misma. El filtro Nuclepore, todavía húmedo, se separó cuidadosamente, con unas pinzas Millipore, del filtro base de celulosa, (que permanecía en el portafiltros) y se colocó, conservando la misma posición de la filtración, sobre una gota de aceite de inmersión de baja fluorescencia, (Cargille tipo A), preparada previamente en el centro de un portaobjetos (76x26 mm). A continuación, y por este orden se añadieron: una gota de aceite de inmersión - esta vez directamente en el centro del propio filtro de membrana -, un cubreobjetos (24x24 mm), con el que

se presionó muy suavemente para lograr una lámina de aceite sin burbujas, y una última gota de aceite sobre el cubreobjetos.

La preparación se observó con un microscopio standard 18 Zeiss, provisto de un equipo de fluorescencia que incluye un condensador de luz reflejada IV Fl, una lámpara de mercurio HB050W y un juego de filtros para excitación con naranja de acridina, formado por un filtro excitador BP455-490, un divisor cromático FT510 y un filtro supresor LP520. El equipo óptico utilizado fue Neofluar, con un objetivo de inmersión 100/1.30 y oculares Kpl gran angulares de 10 aumentos.

Al observar la preparación con estas condiciones, las bacterias se distinguían con gran claridad, ya que aparecían concentradas sobre la superficie del filtro de membrana, teñidas de un color verde brillante que contrastaba y destacaba sobre un fondo negro.

El paso siguiente fue el de efectuar el recuento directo, para lo cual se utilizó una retícula adaptable al ocular del microscopio, contándose el número de bacterias presentes dentro del área delimitada por la citada retícula, en 20 a 30 campos - elegidos al azar - a lo largo de toda la preparación, hasta alcanzar un mínimo de 400 bacterias.

Además de todo esto, cada día de muestreo se tomaron muestras del formaldehído utilizado para fijar las muestras de agua de mar, y cada día de recuento de bacterias se tomaron muestras del agua de mar utilizada para diluciones y de la solución de naranja de acridina. En todas estas muestras (blancos) se obtenía, por idéntico procedimiento, el número de bacterias presentes, que se descontaba del número de bacterias obtenido en las muestras de agua de mar.

Finalmente, el número de bacterias/litro de una profundidad determinada, se obtenía teniendo en cuenta: la media aritmética del número de bacterias por campo de todas las submuestras (6 en total) tomadas en esa profundidad, durante los dos días de muestreo de cada estación, el volumen de submuestra filtrado, el área real de filtración y el área del retículo acoplado al ocular para efectuar el recuento.

Este método para la determinación del número de bacterias totales, no está exento de limitaciones, ya que no permite distinguir las células activas de las inactivas en el medio ambiente natural, y tampoco da una idea de los tipos de bacterias presentes (Hobbie et al., 1987).

2.3.2 DETERMINACION DE LA ACTIVIDAD HETEROTROFA DE LAS BACTERIAS

2.3.2.1 Fundamento teórico del método

En general, la actividad heterótrofa de las bacterias marinas es pequeña, por lo que las técnicas utilizadas para su determinación han de ser muy sensibles. La mayor parte de las técnicas empleadas para medir esta actividad heterótrofa, están basadas en los estudios de Parsons y Strickland (1962) que pusieron a punto un método similar al de Steemann Nielsen (1952), para la determinación de la producción primaria fitoplanctónica, pero sustituyendo el sustrato inorgánico ($[^{14}\text{C}]$ Bicarbonato sódico) por sustratos orgánicos ($[^{14}\text{C}]$ Glucosa, $[^{14}\text{C}]$ Acetato, etc...).

El método desarrollado por Parsons y Strickland añadía una cantidad conocida de sustrato, marcado radiactivamente, a una muestra de agua de mar, que se incubaba durante un período de tiempo determinado. Al término de la incubación, se averiguaba la cantidad de sustrato marcado que habían incorporado las células planctónicas presentes en la muestra de agua de mar, para lo cual se filtraba esta muestra a través de un filtro de membrana que retenía a estas células, midiéndose después la radiactividad del filtro.

La velocidad de incorporación del sustrato orgánico, por parte de las células presentes en la muestra de agua de

mar, (considerando insignificante la preferencia isotópica del sustrato), viene dada por la ecuación:

$$v = \frac{c(S_n + A)}{C\mu t}, \text{ en la que} \quad [1]$$

v = velocidad de incorporación del sustrato ($\mu\text{g}/\text{l}\cdot\text{h}$)

c = radiactividad incorporada por las células planctónicas de la muestra. Es la radiactividad medida en el filtro (dpm).

S_n = concentración natural de sustrato en el agua de mar donde se realiza el estudio ($\mu\text{g sustrato}/\text{l}$).

A = concentración de sustrato añadido en los ensayos ($\mu\text{g sustrato}/\text{l}$).

C = radiactividad correspondiente a 1 μCi del sustrato añadido (dpm).

μ = cantidad de μCi de sustrato añadidos a la muestra (μCi).

t = tiempo de incubación (h).

De acuerdo con esta ecuación, y para averiguar la velocidad de incorporación del sustrato v, era preciso conocer, entre otros, el parámetro S_n o concentración natural de sustrato, lo cual era bastante complejo, debido a que la concentración de varios sustratos orgánicos (azúcares sencillos, aminoácidos, etc...), en el agua de mar es muy baja, (del orden de $\mu\text{g}/\text{l}$), hecho que dificulta enormemente su análisis cuantitativo. Por consiguiente, al desconocer la concentración de sustrato en el medio natural, resultaba

imposible determinar la velocidad de incorporación del sustrato (v).

Parsons y Strickland trataron entonces de resolver el problema añadiendo una cantidad de sustrato A , muy superior a la cantidad natural del mismo S_n , de tal forma que, en la ecuación [1], el término $(S_n + A)$ fuese prácticamente A . Sin embargo, al utilizar cantidades crecientes de sustrato, observaron que la velocidad de incorporación del sustrato crecía rápidamente al principio, a medida que aumentaba la concentración del mismo, pero que, también rápidamente, esta velocidad de incorporación alcanzaba un valor máximo, de tal manera que los sucesivos aumentos de la concentración de sustrato, no determinaban ningún aumento de la velocidad de incorporación del mismo. La representación gráfica de estos procesos daba como resultado la de una curva de saturación (Figura 9).

Este tipo de relación entre la velocidad de incorporación del sustrato y la concentración del mismo, era análoga a la relación que existe entre la velocidad de una reacción enzimática con respecto a la concentración de sustrato. De esta manera, Parsons y Strickland establecieron que la incorporación de sustrato en el medio marino se realizaba de acuerdo con la cinética de saturación de Michaelis - Menten, cuya ecuación es:

$$v = \frac{V_{\max} [S]}{K_t + S}, \text{ en la que} \quad [2]$$

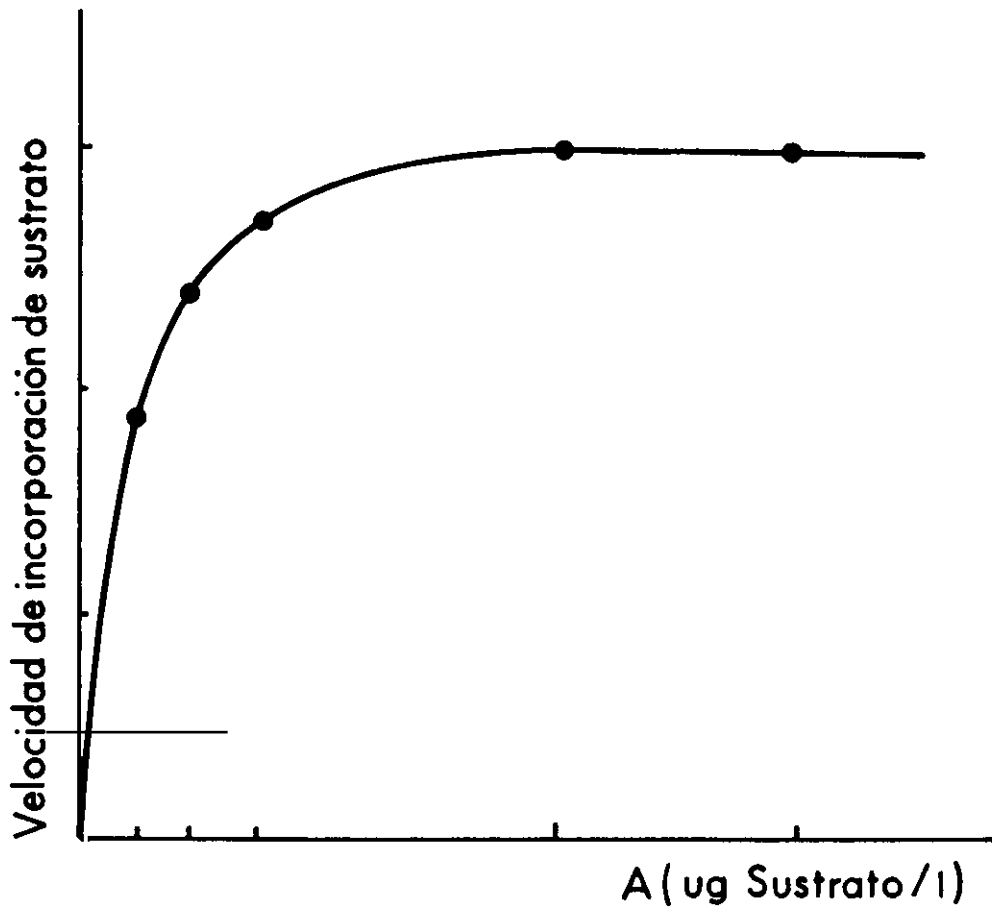


Figura 9. Relación entre la velocidad de incorporación de sustrato por las bacterias marinas y la concentración del mismo

v = velocidad real de incorporación de sustrato.

V_{\max} = velocidad máxima de incorporación de sustrato. No se trata de un valor real, sino de una velocidad potencial que sólo se alcanza cuando existe una concentración de sustrato suficientemente elevada, que satura por completo todo el sistema enzimático de incorporación del sustrato. V_{\max} es, por tanto, el límite superior de la velocidad de incorporación.

S = concentración de sustrato.

K_t = constante de transporte. Indica el grado de afinidad del sistema enzimático con respecto al sustrato. Cuanto menor es el valor de K_t , mayor es la afinidad del sistema por el sustrato y más eficaz en cuanto a la incorporación de sustratos presentes en bajas concentraciones.

La ecuación de Michaelis se utiliza raramente, pues algunos de sus términos (concentración de sustrato, ...etc.) no son fáciles de determinar, por lo que existen una serie de transformaciones que conducen a otras ecuaciones mucho más aprovechables. Una de las modificaciones más interesantes es la de Lineweaver-Burke (L-B), la cual parte de la ecuación inicial de Michaelis:

$$v = \frac{V_{\max} [S]}{K + S} \quad \text{Si se calcula la inversa,}$$

$$\frac{1}{v} = \frac{K_t + S}{V_{\max} [S]}, \quad \text{y se multiplica m.a.m por S,}$$

$$\frac{S}{v} = \frac{K_t + S}{V_{\max} [S]} S$$

Se obtiene la llamada ecuación de Lineweaver - Burke:

$$\frac{S}{v} = \frac{K_t}{V_{\max}} + \frac{S}{V_{\max}} \quad [3]$$

En el caso de los ensayos con poblaciones de bacterias, en los que se añaden diferentes cantidades de sustrato, $S=S_n+A$, la ecuación de L-B será:

$$\frac{S_n + A}{v} = \frac{K_t}{V_{\max}} + \frac{S_n + A}{V_{\max}}, \text{ que es igual que}$$

$$\frac{S_n + A}{v} = \frac{K_t + S}{V_{\max}} + \frac{A}{V_{\max}}$$

Por otra parte, de acuerdo con la ecuación general de incorporación de sustratos antes descrita [1],

$$v = \frac{c}{C\mu t} (S_n + A)$$

Al reordenar los términos se establece que

$$\frac{S_n + A}{v} = \frac{C\mu t}{c}$$

Igualando m.a.m esta última ecuación con la obtenida anteriormente, tendremos:

$$\frac{C\mu t}{c} = \frac{K_t + S_n}{V_{\max}} + \frac{A}{V_{\max}} \quad [4]$$

Hobbie y Wright (1965) y Wright y Hobbie (1965, 1966), realizaron varios experimentos de incorporación de cantidades crecientes de diferentes sustratos orgánicos por poblaciones naturales de bacterias, tratando sus resultados

con la modificación de Lineweaver-Burke. La aplicación de esta modificación resultó de una gran utilidad ya que permitió obtener información de la población bacteriana sin necesidad de conocer la concentración natural de sustrato del área estudiada.

La representación gráfica de la ecuación [4] en un sistema de coordenadas, en cuyo eje de abscisas están los valores de $[A]$ y en el de ordenadas los de $C_{\mu t}/c$, corresponde a la ecuación de una recta (Figura 10), que permite obtener los siguientes parámetros de la población bacteriana en el área estudiada:

1. Velocidad máxima de incorporación de sustrato, V_{max} , (μg sustrato/1.h): es la inversa de la pendiente de la recta. V_{max} depende del tamaño de la población bacteriana que es capaz de metabolizar el sustrato. Aunque la V_{max} no es un valor real, sino potencial, es un parámetro especialmente útil para conocer la distribución de la biomasa microbiana activa y para comparar la actividad bacteriana de distintas masas de agua. También es válido para estudiar las variaciones espaciales y temporales de la actividad bacteriana de una misma masa de agua.

2. Tiempo de incorporación del sustrato, T_r , (h): es el valor absoluto del punto de intersección con el eje de ordenadas.

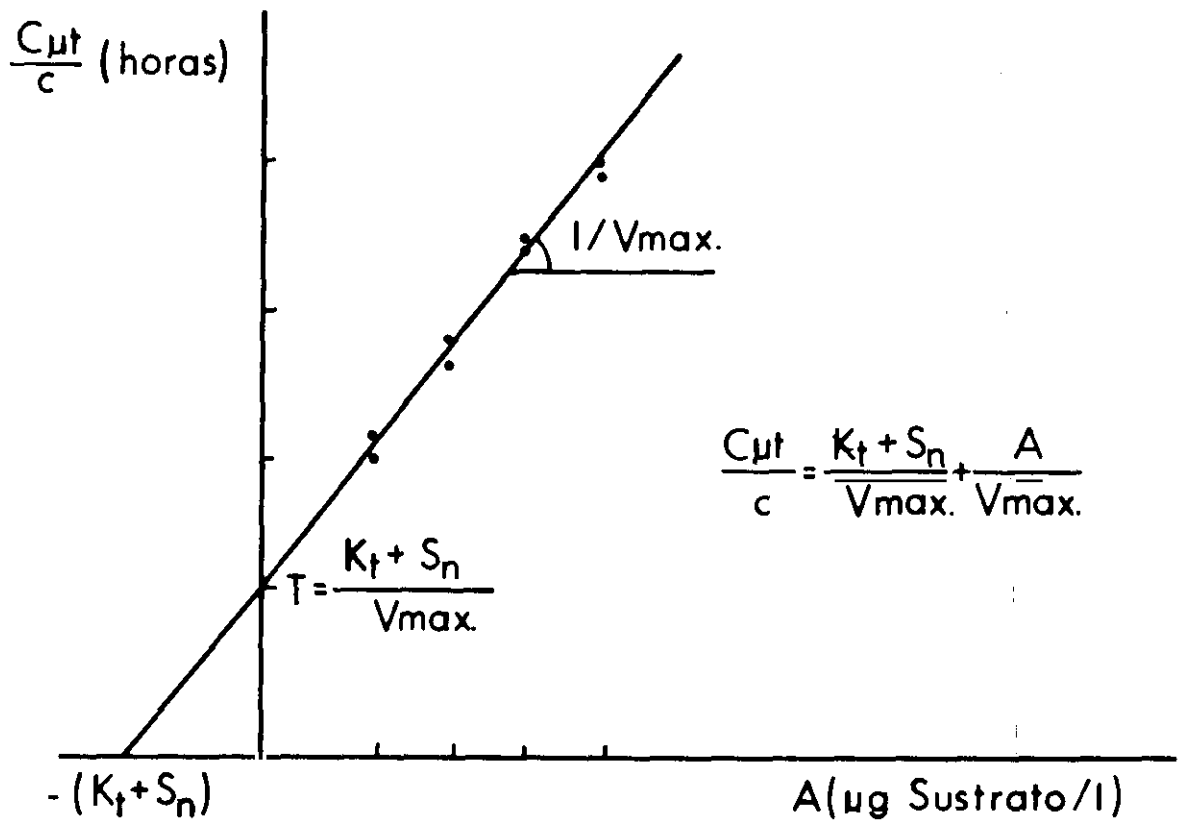


Figura 10. Modificación de Lineweaver-Burke de la ecuación de Michaelis-Menten

En dicho punto, la cantidad de sustrato añadido $A = 0$, y la ecuación [4] queda:

$$\frac{C_{\mu t}}{c} = \frac{K_t + S_n}{V_{\max}} = T_t$$

T_t , es el tiempo que tarda la población bacteriana natural en incorporar una cantidad de sustrato igual a la concentración natural del mismo, a la velocidad de transporte real. Es un parámetro importante, pues indica la intensidad de utilización heterótrofa que desarrolla la población bacteriana natural con respecto a un determinado sustrato. Cuanto menor es el tiempo de incorporación, mayor es la actividad heterótrofa con relación a ese sustrato.

3. Suma de la constante de transporte y de la concentración natural de sustrato, ($K_t + S_n$), ($\mu\text{g sustrato/l}$): es el valor absoluto en el punto de intersección con el eje de abscisas. Al tratarse de una suma de dos términos, el valor total indica el límite superior de cada uno de los elementos. K_t proporciona una idea del grado de adaptación de la población bacteriana con relación al sustrato estudiado. Es independiente del tamaño de la población bacteriana, pero varía con la temperatura y con el pH del medio en estudio.

Los estudios de Hobbie y Wright pusieron de manifiesto la existencia de dos mecanismos diferentes de incorporación de sustratos en el medio marino.

En el primero de ellos, la velocidad de incorporación del sustrato se comportaba de acuerdo con la cinética de Michaelis. Este sistema actuaba solamente cuando el sustrato estaba presente en concentraciones muy bajas, (<60 µg sustrato/l).

En el segundo mecanismo, la velocidad de incorporación del sustrato era directamente proporcional a la concentración del mismo. Este sistema se desarrollaba solamente cuando el sustrato estaba presente en concentraciones más elevadas, concretamente a partir de 0.5 mg/l.

El primero de los mecanismos de incorporación de sustratos es, precisamente, el que se atribuye a las bacterias, las cuales poseen unos sistemas enzimáticos, las permeasas, que se caracterizan por:

- Comportarse de acuerdo con la cinética de Michaelis.
- Ser activas a concentraciones muy bajas de sustrato.
- Localizarse en la membrana celular de las bacterias.
- Actuar como mecanismo de transporte activo de los sustratos al interior de la célula.

El segundo de los mecanismos de incorporación de sustratos es el de la difusión y, es característico de varios grupos del fitoplancton (Dinoflagelados, Clamidomonas, etc...)

Por consiguiente, en el medio marino, las bacterias son activas a concentraciones muy bajas de sustratos (<60 $\mu\text{g}/\text{l}$), mientras que las algas fitoplanctónicas son activas a concentraciones superiores de sustratos (0.5 mg/l - 5.0 mg/l) y, sus respectivos sistemas de incorporación, son muy diferentes.

La técnica suponía que el sustrato radiactivo incorporado por la población bacteriana, permanecía completamente en el interior de las células y no podía ser respirado. Sin embargo, Hamilton y Austin (1967) y Williams y Askew (1968), comprobaron que la cantidad de CO_2 liberado a partir de algunos sustratos incorporados era considerable y no podía ignorarse.

Para solucionar este inconveniente, Hobbie y Crawford (1969a) modificaron el método básico inicial descrito, con el fin de poder medir la cantidad de sustrato respirado. Esta cantidad, (respiración), se añadió a la cantidad de sustrato retenida en el filtro, (asimilación), y se obtuvo la incorporación total de sustrato. El término c de la ecuación [4] que, hasta entonces sólo representaba la cantidad de sustrato asimilado, pasó entonces a ser la cantidad total de sustrato incorporado que incluye el asimilado más el respirado.

El método descrito se empleó con bastante frecuencia y éxito en el medio marino, para determinar la actividad

heterótrofa de las poblaciones bacterianas. Sin embargo, el método falla, en ocasiones, en algunos ecosistemas, más concretamente en las aguas oceánicas. Vaccaro y Jannasch (1967) y Vaccaro (1969), al representar los datos de actividad heterótrofa de varias muestras oceánicas, observaron que no presentaban la curva de saturación típica, sino una curva diferente en forma de S. También advirtieron que, si las muestras de agua oceánica eran envejecidas o enriquecidas con algún sustrato, los datos de actividad heterótrofa sí se ajustaban a la curva de saturación, desapareciendo la curva en forma de S.

Estos autores llegaron a la conclusión de que la población microbiana oceánica era pequeña y de que, en esas ocasiones, no respondía inicialmente al sustrato disponible. Al envejecer o enriquecer las muestras se alteraba esta población, ya sea aumentando su número total, ya sea desarrollando solamente una parte de la misma, que pasaba a ser mayoritaria. En cualquiera de los dos casos, los nuevos datos de incorporación de sustrato frente a concentración del mismo, ya daban respuesta lineal al utilizar la representación de Lineweaver-Burke.

2.3.2.2 Parte experimental del método

La determinación de la actividad heterótrofa de las bacterias marinas puede realizarse mediante un método que

estudie la incorporación de cantidades crecientes de un sustrato orgánico, que es el llamado método cinético o método no trazador (Hobbie y Wright, 1965; Wright y Hobbie, 1965 y 1966), o, mediante otro método, que emplee una única y muy pequeña concentración de sustrato orgánico, llamado método no cinético o método trazador (Kadota et al., 1966; Williams y Askew, 1968).

La actividad heterótrofa se determinó utilizando el método cinético (no trazador) de Hobbie y Wright (1965) y de Wright y Hobbie (1966) con la corrección de Hobbie y Crawford (1969a) para medir la respiración.

El método requiere la adición de un sustrato orgánico radiactivo, por lo que el primer problema será el de la elección de dicho sustrato. Lógicamente, sería muy interesante conocer los sustratos orgánicos presentes en condiciones naturales, en el medio marino que sea objeto del estudio. Sin embargo, este conocimiento presenta actualmente bastante dificultad y, además, la naturaleza de los compuestos orgánicos disueltos en el mar es muy variada, lo que imposibilita la reproducción "in vitro" de las condiciones naturales del medio. Por consiguiente, es necesario elegir un sustrato para estimar la actividad heterótrofa.

Existe una gran variedad de sustratos orgánicos radiactivos, (azúcares, aminoácidos, ácidos orgánicos, etc ...), válidos para la determinación de la actividad heterótrofa,

pero el más utilizado es la glucosa, a pesar de que el poder glucolítico de la flora bacteriana sea bajo (Castellví, 1975). Uno de los motivos es que la glucosa es una sustancia universalmente distribuída, fácilmente biodegradable y que presenta respuestas incluso a concentraciones muy débiles (Herbland y Bois, 1974). Además, la glucosa es el compuesto fotosintético más abundante de todos los productos excretados por el fitoplancton (Lucas et al., 1981).

Las bajas concentraciones naturales de los compuestos orgánicos en el medio marino, obligan a que el sustrato elegido tenga una elevada actividad específica, (entre 269 y 303 mCi/mmol a lo largo de este estudio), de modo que al añadirlo en muy pequeñas cantidades en los ensayos, sea posible obtener un contaje apropiado en la posterior medición.

En cada uno de los muestreos mensuales de este estudio, se utilizó un único vial de D-[U-¹⁴C]Glucosa (Amersham International Limited) (Actividad específica \geq 269 mCi/mmol. Actividad total = 50 μ Ci). El vial de D-[U-¹⁴C]Glucosa se diluyó con agua de mar filtrada (0.22 μ m) y estéril, hasta una concentración radiactiva de 1 μ Ci/ml. Esta solución se repartió en cuatro ampollas de vidrio, (una para cada día de toma de muestras), previamente sometidas a 450°C durante 2 horas, para eliminar así cualquier resto orgánico. Una vez repartida la solución, las ampollas se cerraron a la llama y se conservaron a -20°C hasta el momento de su utilización.

Un esquema global del procedimiento utilizado para la determinación de la actividad heterótrofa de las bacterias está representado en la figura 11.

A partir del agua de mar filtrada de cada profundidad, se tomaron 9 submuestras de 20 ml cada una, que se distribuyeron en 9 matraces tipo Erlenmeyer de 50 ml, numerados y previamente sometidos a 450°C durante 2 horas. Los matraces se dispusieron en un agitador incubador de mesa (New Brunswick, modelo G-24), acoplado a un refrigerador termostaticado (Lauda, modelo RC 3T), a la misma temperatura del agua de la que fueron tomadas.

Una vez atemperadas las submuestras, se añadieron a los matraces las correspondientes cantidades de sustrato orgánico radiactivo, tomadas a partir de la dilución del stock original de [¹⁴C]Glucosa (1 µCi/ml), por medio de unas micropipetas Pipetman (Gilson, modelos P-200D y P-1000 D).

Las concentraciones finales de [¹⁴C]Glucosa en los cuatro pares de matraces, fueron respectivamente: 1, 6, 12, y 18 µg de [¹⁴C]Glucosa/l, todas por duplicado, además de otra concentración adicional y única, también de 6 µg de [¹⁴C]Glucosa/l, en el noveno matraz, al cual, inmediatamente después de añadirle los 20 ml de submuestra y antes de incorporarle el sustrato, se le añadió 1 ml de H₂SO₄ 2N (Merck) para detener toda la actividad bacteriana, considerándosele como ensayo control o blanco, imprescindible

DETERMINACION DE LA ACTIVIDAD HETEROTROFA DE LAS BACTERIAS

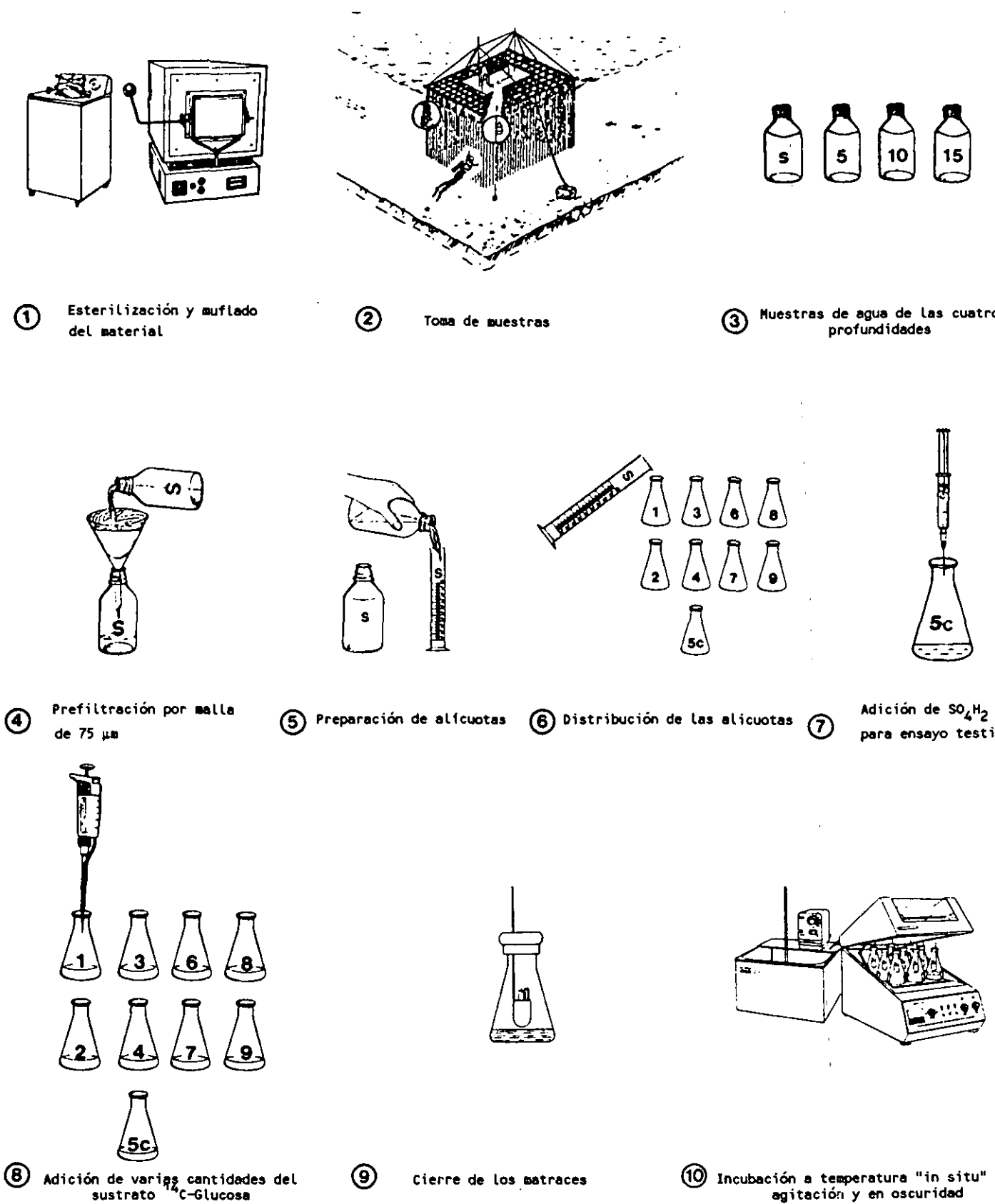
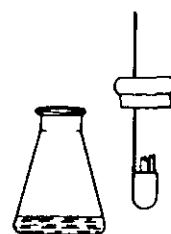
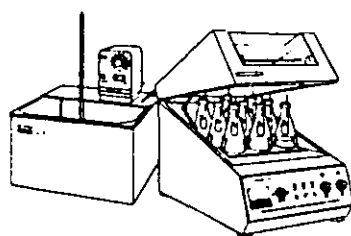
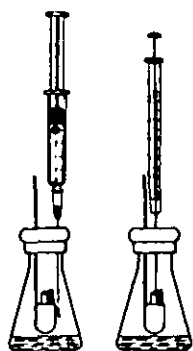


Figura 11. Esquema del método utilizado para la determinación de la actividad heterótrofa de las bacterias marinas

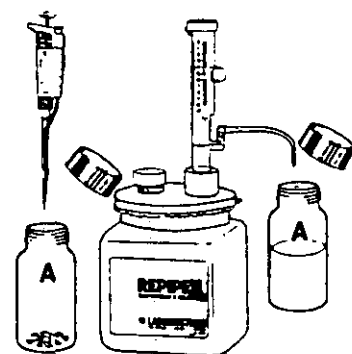
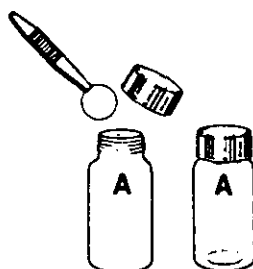
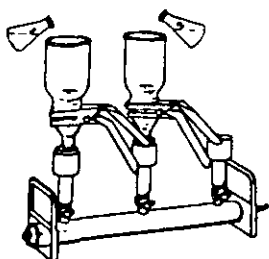
DETERMINACION DE LA ACTIVIDAD HETEROTROFA DE LAS BACTERIAS



11) Detención de la actividad.
Adición de feniletilamina al filtro

12) Recogida del $^{14}\text{CO}_2$ respirado con filtro Whatman

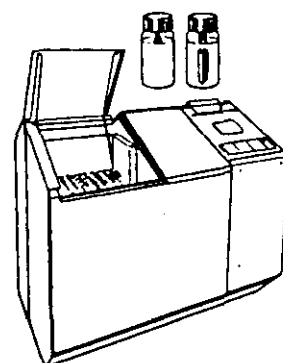
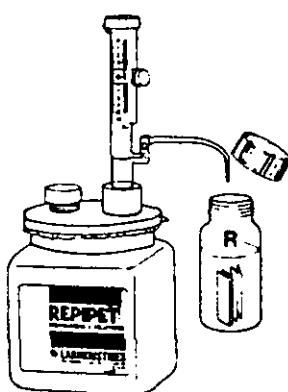
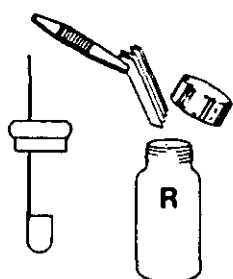
13) Separación de las fases de asimilación y respiración



14) Filtración de las alícuotas (membrana de $0.2\ \mu\text{m}$ de poro)

15) Transferencia del filtro de asimilación a un vial de centelleo

16) Solubilización del filtro de asimilación
Adición del líquido de centelleo



17) Transferencia del filtro de respiración a un vial de centelleo

18) Adición del líquido de centelleo

19) Medida de la radioactividad de los filtros de asimilación y respiración

Figura 11 (Cont). Esquema del método utilizado para la determinación de la actividad heterótrofa de las bacterias marinas

para poder corregir alguna posible incorporación de sustrato debida a procesos no biológicos (adsorción, etc..)

Este mismo procedimiento se siguió en las cuatro profundidades de cada estación, lo que representó 36 matraces por día de muestreo y un total de 144 matraces en cada estudio mensual.

A continuación, los matraces se cerraron con unos tapones de goma reversibles, cada uno de los cuales sostenía un dispositivo de plástico (Kontes Glass Co), formado por un eje fino y alargado que posee un recipiente pequeño en su extremo final, el cual quedaba situado aproximadamente en el centro del matraz, justo por encima del líquido. En el interior de cada uno de estos recipientes, se colocó un trozo de papel Whatman nº1, de 25x51 mm, doblado en acordeón, que sirviera de soporte para la posterior captura del $^{14}\text{CO}_2$ respirado.

Los 36 frascos se incubaron durante 2 horas en el agitador-incubador, a la misma temperatura del agua de la que se tomaron las muestras, en oscuridad y con agitación suave (50 rpm). Estas condiciones de incubación en oscuridad, y, sobre todo, el rango de glucosa añadida (1-20 $\mu\text{g}/\text{l}$), permiten que únicamente actúen sobre el sustrato los sistemas de transporte de las bacterias (Wright y Hobbie, 1965 y 1966).

La incubación se detenía añadiéndole a cada matraz - excepto a los blancos - 1 ml de H_2SO_4 2N inyectado con una jeringa a través del tapón de goma, tomándose las precauciones necesarias para evitar mojar el filtro Whatman. La adición del ácido sulfúrico permite, por una parte, detener el proceso de incorporación del sustrato por las bacterias en el momento deseado y, por otra parte, facilita la expulsión del $^{14}CO_2$ producido en los procesos de respiración bacterianos a partir del sustrato disponible.

Inmediatamente después, se inyectaron también con jeringa y, a través del tapón de goma, 0.2 ml de β -feniletilamina (Merck), directamente sobre la propia superficie del filtro Whatman de cada matraz. Los matraces permanecían 12 horas más en agitación, (50 rpm), en el agitador incubador, para que la β -feniletilamina pudiera recoger la mayor parte posible del $^{14}CO_2$ desprendido, porque es un eficaz absorbente del mismo.

Al término de este período, se abrieron con cuidado las tapas de los matraces para evitar mojar los filtros Whatman, los cuales se introdujeron inmediatamente en viales de vidrio, que contenían 15 ml cada uno de un líquido de centelleo, compuesto por 4 g de Omnifluor (New England Nuclear) disueltos en 1 litro de Tolueno (Merck) y se conservaron en oscuridad a 4°C hasta el momento de su medición.

Por otra parte, para averiguar la cantidad de sustrato asimilado por las bacterias, se filtró el contenido de los matraces a través de filtros de membrana Nuclepore, de 25 mm de diámetro y 0.2 μm de poro, empleando una rampa de filtración de PVC (Millipore), conectada a una bomba de vacío (Millipore) con la que se aplicó una presión de vacío débil (120 mm de Hg), para evitar la pérdida de células a través de los poros. Tanto los matraces, como los embudos utilizados en la filtración, se lavaron con agua de mar filtrada (0.2 μm de poro), para recoger así cualquier resto de radiactividad.

Los filtros de membrana se introdujeron en viales de vidrio, añadiéndoles 0.2 ml de Solueno-350 (Packard) a cada uno, para disolverlos completamente, con lo que se evitaron problemas de autoabsorción en el momento de medir su radiactividad (Hobbie y Rublee, 1977). Una vez bien disueltos todos los filtros, se añadieron a cada vial 15 ml del mismo líquido de centelleo (4 g de Omnifluor en 1 litro de Tolueno), y se conservaron en oscuridad a 4°C hasta el momento de su medición.

Antes de medir su radioactividad, los viales de asimilación y los de respiración se mantuvieron en oscuridad, un período mínimo de 24 horas, con el fin de disminuir su quimioluminiscencia. La radiactividad de dichos viales se midió con un contador de centelleo líquido Packard, modelo

Tri-Carb 460 C, obteniendo las respectivas cuentas por minuto (cpm).

Sin embargo, para conocer las actividades absolutas en desintegraciones por minuto (dpm), era imprescindible averiguar la eficiencia del contador de centelleo. En el caso de las muestras de asimilación, la eficiencia se determinó por el método de la calibración externa, mientras que en el caso de las muestras de respiración, el método fue el de la relación de canales.

Los resultados de asimilación y respiración, medidas anteriormente (cpm), se corrigieron con sus correspondientes eficiencias, obteniéndose así sus actividades absolutas (dpm). Las actividades absolutas de la asimilación y de la respiración se corrigieron también descontándose los valores de las actividades absolutas de sus respectivos blancos.

Una vez introducidas todas estas correcciones se calculó la incorporación total del sustrato por la población bacteriana, (el término c en la ecuación [4]), sumando la actividad absoluta retenida en los filtros (asimilación), y, la correspondiente actividad absoluta absorbida en los filtros Whatman (respiración). De esta forma, en cada profundidad, se obtenían cuatro pares de valores de incorporación total de sustrato (c), correspondientes a las cuatro concentraciones diferentes de [^{14}C]Glucosa añadidas.

Otro dato, que es imprescindible conocer cada día de muestreo, es la cantidad total de radiactividad C_{μ} (dpm) disponible por la población bacteriana, en cada uno de los cuatro pares de matraces utilizados en cada profundidad para la determinación de la actividad heterótrofa.

Con este fin, cada día de muestreo, se preparó una serie de 5 viales, cada uno con 15 ml de Instagel (Packard), que es un líquido de centelleo que admite la adición de soluciones acuosas. A cada uno de estos 5 viales, se les añadió una cantidad conocida (1 μCi) de la [^{14}C]Glucosa utilizada ese mismo día de muestreo en los ensayos de heterotrofía, midiéndose su radiactividad (C) (dpm/ μCi) con el mismo contador de centelleo líquido.

A continuación, se averiguó la cantidad total de radiactividad (C_{μ}) disponible cada día de muestreo, en cada uno de los cuatro pares de matraces utilizados por profundidad, a partir del valor ya conocido de C y de los valores de μ que también eran conocidos, al tratarse de la cantidad de μCi de [^{14}C]Glucosa que añadimos a cada uno de los cuatro pares de matraces por profundidad.

Una vez conocidos los datos de c, así como los de C_{μ} y t, se calcularon los cuatro pares de valores de $C_{\mu}t/c$ de cada profundidad, correspondientes a las cuatro concentraciones de [^{14}C]Glucosa añadidas. Considerando que mensualmente, cada estación se muestreó dos días, se dispuso, por

consiguiente, de otros cuatro pares de valores de C_{pt}/c en cada profundidad, (obtenidos del mismo modo durante el segundo día de muestreo), correspondientes a las mismas cuatro concentraciones de [^{14}C]Glucosa que se añadieron en dicho segundo día.

El paso siguiente fue calcular las medias aritméticas de todos los respectivos valores de C_{pt}/c obtenidos en cada profundidad durante los dos días de muestreo de cada estación. Las medias de los datos de C_{pt}/c se representaron frente a las correspondientes concentraciones de sustrato añadidas (A), y se obtuvo una línea recta que se analizó por regresión lineal, para determinar los parámetros cinéticos V_{max} , T_t y (K_t+S_n) .

Para la elección de algunos de los pasos descritos en esta técnica de la determinación de la actividad heterótrofa, se llevaron a cabo en la ría de Arosa, con anterioridad al primer muestreo de este estudio, varios controles de algunas de las variables que son específicas de cada ecosistema.

Una de estas variables es la duración del período de incubación. Es importante elegir un tiempo que permita acumular la mayor cantidad posible de radiactividad incorporada. Sin embargo, es absolutamente necesario evitar los períodos de incubación largos, ya que se produce una multiplicación de la población bacteriana. Normalmente, el

período de incubación óptimo oscila de 1 a 3 horas, para aguas de estuario y costeras, y es algo mayor para aguas de océano.

Para determinar el tiempo óptimo de incubación, que se utilizó posteriormente en los ensayos de heterotrofía, previamente se llevaron a cabo unos ensayos similares a los descritos. La incubación se detenía al cabo de 1, 2, 3 y 4 horas y las muestras se filtraban, midiéndose la cantidad de sustrato retenida en los filtros (asimilación). La relación entre el tiempo de incubación y las cpm dejaba de ser lineal a partir de las 3 horas de incubación. Por otra parte, los valores de cpm obtenidos con un período de incubación de una hora, en algunas ocasiones resultaban excesivamente bajos.

Por consiguiente, para que la incorporación de sustrato fuese rigurosamente lineal durante todo el experimento, el tiempo de incubación óptimo elegido para determinar la actividad heterótrofa en la ría de Arosa, debía ser de dos horas.

Otro de los controles realizados con anterioridad al inicio del muestreo mensual, fue el de averiguar la eficacia de captura del $^{14}\text{CO}_2$ por parte de la β -feniletilamina. Esta eficacia se determinó en tres ensayos paralelos, también idénticos a los descritos, en los que en lugar de [^{14}C]Glucosa, se utilizaba una cantidad conocida de [^{14}C]Bicarbonato

sódico, midiéndose después la cantidad de $^{14}\text{CO}_2$ absorbida en el papel de filtro.

La eficacia de la captura resultó ser del 70%, por lo que se aplicó un factor de corrección a todas las actividades medidas con los filtros Whatman, de acuerdo con la siguiente expresión:

$$r_c = r \times f_c, \text{ en donde}$$

r = actividad, en dpm, medida con el filtro Whatman

f_c = factor de corrección

r_c = actividad real, en dpm, debida a la respiración

Este método para la determinación de la actividad heterótrofa, no está exento de limitaciones, ya que no proporciona actividades reales sino potenciales. Además, los ensayos de heterotrofia se realizaron con un único sustrato orgánico, de composición química sencilla, lo que da sólo una idea relativa de la actividad de la población bacteriana, puesto que ésta dispone en el medio marino, de un material bastante más variado y complejo que un único sustrato.

2.3.3 DETERMINACION DE LOS PARAMETROS FISICOS Y QUIMICOS

La cantidad de muestra de agua de mar de cada profundidad, que quedaba después de separar la parte necesaria para la determinación de los parámetros microbiológicos, no se

filtraba por la malla estéril de 75 μm , y se utilizó para realizar las determinaciones de varios parámetros físicos y químicos, a excepción de la temperatura, que se medía directamente cada día de muestreo, unos momentos antes de realizar la toma de muestras, en la estación correspondiente.

Un esquema global del procedimiento utilizado está representado en la figura 12.

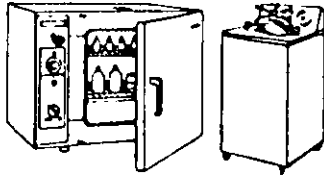
2.3.3.1 Temperatura

La temperatura del agua de mar se midió con un termómetro de varilla, Proton, graduado en décimas de grado.

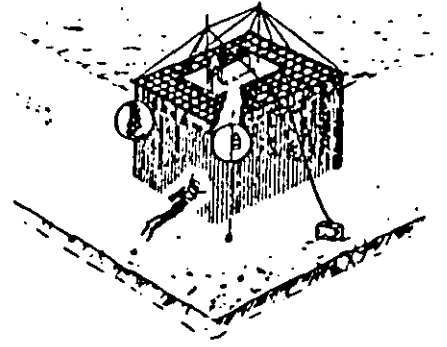
2.3.3.2 Salinidad

A partir del agua de mar de cada profundidad se llenó completamente un frasco Sovirel de 100 ml, con tapón de rosca y a continuación se secó cuidadosamente los bordes y el propio tapón del frasco. La salinidad se determinó posteriormente según el método de Knudsen, basado en la titulación del cloro por medio de nitrato de plata, empleando cromato potásico como indicador (Strickland y Parsons, 1968).

DETERMINACION DE LOS PARAMETROS FISICOS Y QUIMICOS



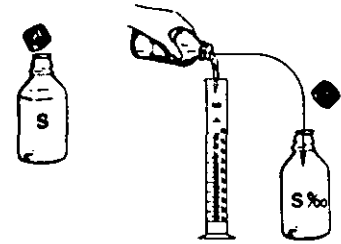
① Esterilización del material



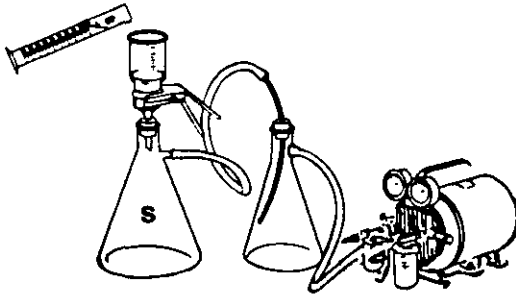
② Toma de muestras



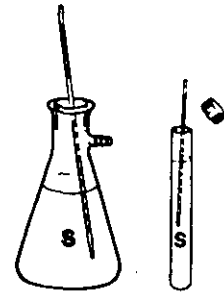
③ Muestras de agua de las cuatro profundidades



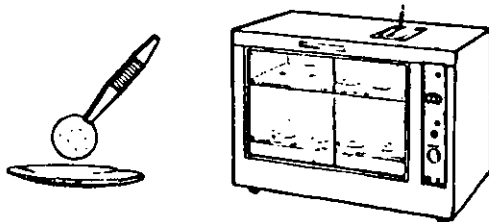
④ Distribución de alícuotas para análisis de sólidos en suspensión y salinidad



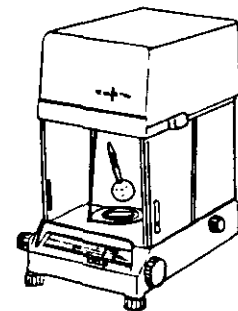
⑤ Filtración (filtro de fibra de vidrio)



⑥ Distribución de alícuotas para análisis de sales nutritivas



⑦ Secado (estufa a 60 °C)



⑧ Pesado del filtro

Figura 12. Esquema del método utilizado para la determinación de los parámetros físicos y químicos

2.3.3.3 Sólidos en suspensión

Los sólidos en suspensión se estimaron filtrando un volumen de 1 litro del agua de mar de cada profundidad a través de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/C, de 47 mm de diámetro, que había sido previamente sumergido en agua destilada, sometido a 550°C durante 2 horas en un horno de mufla y luego tarado. La filtración se realizó con un sistema individual Millipore de vidrio, aplicando una presión de vacío suave (120 mm de Hg), con una bomba Millipore.

Todo el sistema de filtración se lavó con agua destilada. El filtro se retiró cuidadosamente del sistema de filtración y se colocó sobre una bandeja pequeña de aluminio, poniéndolo a secar en estufa a 60°C durante 24 horas. Una vez seco, se hicieron pesadas sucesivas del filtro hasta obtener un valor constante. Entre las varias pesadas sucesivas que se realizaron, el filtro se conservó en un desecador con silicagel.

Todas las pesadas se realizaron con una balanza analítica digital Sartorius 2400. La cantidad de sólidos en suspensión se determinó por diferencia entre el peso del filtro seco antes y después de producirse la filtración de los mismos.

2.3.3.4 Sales nutritivas

A partir del agua de mar de cada profundidad se llenó un tubo de ensayo estéril, de cierre hermético, que se congeló inmediatamente a -20°C hasta su posterior análisis.

Los nitritos se analizaron con un autoanalizador Technicon AAI, según una adaptación del método descrito por Strickland y Parsons (1968). La técnica consiste, fundamentalmente, en la reacción de los nitritos con la sulfanilamida en un medio ácido, formándose un compuesto diazoico que reacciona con naftil-etilendiamina, resultando de ello un compuesto orgánico azoico de color rosado, cuya coloración está relacionada directamente con la concentración de iones nitrito presentes en la muestra de agua de mar.

Los nitratos se analizaron también con el mismo sistema automático y el mismo método, pero se redujeron previamente a nitritos, haciendo pasar la muestra por una columna de limaduras de cadmio y cobre. La diferencia entre ambas medidas permitió averiguar la concentración de nitratos.

Las muestras de amonio se determinaron aplicando el método de Solórzano (1969), modificado por Koroleff (1970), que se basa en la reacción de los iones amonio con una solución de hipoclorito sódico y de fenol, empleando nitroprusiato como catalizador, de lo que resulta indofenol, un compuesto de color azul, relacionado directamente con la

concentración de iones amonio presentes en la muestra de agua de mar.

Los fosfatos se determinaron también con el mismo autoanalizador, según una modificación del método descrito por Strickland y Parsons (1968). Los fosfatos presentes en la muestra de agua de mar se hacen reaccionar con una mezcla de molibdato amónico, ácido ascórbico, y una solución de tartrato de potasio y antimonio, formándose un complejo que se reduce dando una coloración azul proporcional a la concentración de fosfatos en la muestra.

2.4 TRATAMIENTO DE LOS DATOS

Los cálculos matemáticos de este trabajo: introducción de factores de corrección, medias aritméticas de los resultados obtenidos en cada profundidad, todos los meses, durante los dos días de muestreo de cada estación, análisis estadísticos de regresión lineal para hallar los valores de V_{max} , T_t y (K_t+S_n) , así como los coeficientes de correlación para determinar las relaciones de los parámetros microbiológicos entre sí y las de éstos con los factores físicos y químicos, se realizaron con la ayuda de la hoja electrónica Lotus 1-2-3, con el paquete de cálculo estadístico Statgraphics, y un microordenador PC Olivetti modelo 380 XP3 con coprocesador matemático.

3. RESULTADOS

3.1 NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

3.1.1 VARIACION ESPACIAL DEL NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

El número de bacterias totales presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 1).

Tabla 1. Variación horizontal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	NUM. BACT. TOT. ($\times 10^8$ células/l)
Superficie	5.65 - 20.80
5	5.45 - 17.25
10	4.54 - 18.61
15	5.09 - 16.74

El número de bacterias varió en el agua de superficie desde un valor 5.65×10^8 bacterias/l hasta un valor máximo de 20.80×10^8 bacterias/l.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 5.45×10^8 a 17.25×10^8 bacterias/l.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 4.54×10^8 a 18.61×10^8 bacterias/l.

Por último, a los 15 metros de profundidad el parámetro osciló entre 5.09×10^8 y 16.74×10^8 bacterias/l.

El número de bacterias también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio anual fue de 11.37×10^8 bacterias/l en el agua de superficie y de 9.74×10^8 , 8.04×10^8 y 7.24×10^8 bacterias/l en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 2).

Tabla 2. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	NUM. BACT. TOT. ($\times 10^8$ células/l)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	11.37	13.44
5	9.74	10.89
10	8.04	9.46
15	7.24	9.93

El valor medio anual del número de bacterias fue de 13.44×10^8 bacterias/l en el agua de superficie y de 10.89×10^8 , 9.46×10^8 y 9.93×10^8 bacterias/l en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 2).

3.1.2 VARIACION TEMPORAL DEL NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

3.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

El número de bacterias en el agua de superficie fue disminuyendo desde Noviembre hasta Febrero, mes en el que se observó su valor mínimo (7.22×10^8 bacterias/l). A partir de éste se inició un aumento que culminó con dos valores máximos, uno en Junio y, otro, más importante, en Agosto (20.80×10^8 bacterias/l). En Septiembre se produjo una caída brusca de la abundancia bacteriana, seguida de un pequeño aumento en Octubre (Tabla 3).

En el agua de los 5 metros de profundidad, el número de bacterias presentó también una disminución gradual desde Diciembre hasta Febrero, en el que se observó de nuevo el valor mínimo (5.45×10^8 bacterias/l). A partir de este mes se inició un aumento, alcanzándose el valor máximo (17.61×10^8 bacterias/l) en Agosto. En Septiembre se produjo una disminución rápida de la población bacteriana, que volvió a aumentar en Octubre (Tabla 3).

A 10 metros de profundidad se apreció la misma tendencia que en las profundidades anteriores, disminuyendo gradualmente el número de bacterias desde Diciembre hasta Febrero, en el que se presentó también el valor mínimo (4.54×10^8 bacterias/l). A partir de este mes se inició un aumento seguido de varias fluctuaciones de la población bacteriana, que alcanzó el valor máximo (10.84×10^8 bacterias/l) en Agosto, para después disminuir rápidamente. En Octubre se observó de nuevo un pequeño incremento (Tabla 3).

La concentración de bacterias en el agua de los 15 metros de profundidad presentó su valor máximo (10.21×10^8 bacterias/l) en Diciembre, a partir del cual, como en las profundidades anteriores, se observó una disminución hasta Febrero, en el que se registró de nuevo el valor mínimo (5.09×10^8 bacterias/l). Este parámetro no presentó variaciones entre Abril y Junio. En Julio se produjo un aumento de la población bacteriana que culminó con otro máximo en Agosto, algo inferior al de Diciembre. Luego disminuyó rápidamente, aunque en Octubre se observó también un pequeño incremento (Tabla 3).

3.1.2.2 Variación temporal en la estación Batea

El número de bacterias en el agua de superficie disminuyó desde Diciembre hasta Marzo. En Junio se inició un crecimiento de la población hasta alcanzar su valor máximo

(19.20×10^8 bacterias/l) en Octubre. A partir de este mes tuvo lugar una disminución rápida de la población bacteriana, registrándose el valor mínimo (5.65×10^8 bacterias/l) en Noviembre (Tabla 3).

En el agua de los 5 metros de profundidad, el número de bacterias disminuyó desde Diciembre hasta Febrero. A partir de Abril aumentó hasta alcanzar el valor máximo (17.25×10^8 bacterias/l) en Julio. Posteriormente, la población bacteriana inició un descenso, al principio de un modo lento, y luego bruscamente, en Septiembre, que le llevó a su valor mínimo (6.07×10^8 bacterias/l), en Noviembre (Tabla 3).

A 10 metros de profundidad, igual que en superficie y 5 metros, se observó la misma tendencia de disminución gradual del número de bacterias desde Diciembre hasta Febrero, mes en el que se dió el valor mínimo (5.16×10^8 bacterias/l). Desde Abril hasta Junio los valores fueron estables y, a partir de este último mes, la población bacteriana se desarrolló rápidamente hasta alcanzar su valor máximo (18.61×10^8 bacterias/l) en Julio. Después la población inició, de forma rápida, su disminución aunque presentó un pequeño incremento en Octubre (Tabla 3).

La concentración de bacterias en el agua de los 15 metros de profundidad aumentó desde Enero hasta Marzo, disminuyendo a continuación. A partir de Mayo tuvo lugar un aumento gradual, que se prolongó hasta Agosto. Después la

abundancia bacteriana disminuyó bruscamente hasta llegar a su valor mínimo (5.51×10^8 bacterias/l) en Septiembre, para aumentar rápidamente hasta alcanzar su valor máximo (16.74×10^8 bacterias/l) en Octubre (Tabla 3).

Tabla 3. Variación temporal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Noviembre 1981	8.62	8.04	8.65	8.64	10.57	6.59	8.33	10.42
Diciembre 1981	8.61	9.43	9.53	10.21	14.14	12.55	9.76	10.49
Enero 1982	8.40	7.36	6.90	6.82	12.52	11.77	8.56	7.93
Febrero 1982	7.22	5.45	4.54	5.09	13.06	6.53	5.16	8.95
Marzo 1982	10.34	10.20	8.43	7.78	11.79	10.00	10.75	9.95
Abril 1982	10.34	9.91	9.13	6.26	14.95	8.32	7.50	8.51
Mayo 1982	9.66	8.19	7.52	6.65	12.91	9.93	7.83	8.40
Junio 1982	18.94	11.90	8.56	6.24	11.89	9.84	7.63	9.50
Julio 1982	15.95	11.86	6.74	5.49	13.96	17.25	18.61	12.47
Agosto 1982	20.80	17.61	10.84	9.53	17.05	16.41	13.80	13.04
Septiembre 1982	9.26	8.11	6.63	5.45	16.98	16.05	8.48	5.51
Octubre 1982	10.98	10.71	9.12	8.07	19.20	10.22	10.60	16.74
Noviembre 1982	8.65	7.87	7.98	7.87	5.65	6.07	5.92	7.22

3.2 ACTIVIDAD HETEROTROFA DE LAS BACTERIAS

3.2.1 VELOCIDAD MAXIMA DE INCORPORACION DE SUSTRATO, V_{max}

3.2.1.1 VARIACION ESPACIAL DE LA V_{max}

La velocidad máxima de incorporación de sustrato presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 4).

Tabla 4. Variación horizontal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	V_{max} (μg glucosa/l.h)
Superficie	0.034 - 2.294
5	0.012 - 0.719
10	0.013 - 0.538
15	0.009 - 0.339

La V_{max} varió en el agua de superficie desde un valor de 0.034 μg glucosa/l.h hasta un valor de 2.294 μg glucosa/l.h.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 0.012 a 0.719 μg glucosa/l.h.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 0.013 a 0.538 μg glucosa/l.h.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 0.009 y 0.339 μg glucosa/l.h.

La velocidad máxima de incorporación de sustrato también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio anual fue de 0.200 μg glucosa/l.h en el agua de superficie y de 0.129, 0.081 y 0.040 μg glucosa/l.h en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 5).

Tabla 5. Variación vertical de las medias anuales de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	V_{max} (μg glucosa/l.h)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	0.200	0.552
5	0.129	0.324
10	0.081	0.197
15	0.040	0.131

El valor medio anual de la V_{max} fue de 0.552 μg glucosa/l.h en el agua de superficie y de 0.324, 0.197 y 0.131 μg glucosa/l.h en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 5).

3.2.1.2 VARIACION TEMPORAL DE LA V_{max}

3.2.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

La V_{max} de incorporación de sustrato en el agua de superficie presentó su valor mínimo (0.034 μg glucosa/l.h) en Diciembre y fluctuó bastante durante el período comprendido entre Enero y Abril. A partir de este mes el parámetro aumentó gradualmente hasta alcanzar el valor máximo (0.471 μg glucosa/l.h) en Junio. Después, tuvo lugar una disminución progresiva hasta el final del estudio (Tabla 6).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la V_{max} presentó valores pequeños durante el período de Diciembre a Febrero, obteniéndose el valor mínimo (0.012 μg glucosa/l.h) en Enero. La actividad aumentó en Marzo, pero volvió a disminuir ligeramente en Abril y Mayo. El valor máximo (0.349 μg glucosa/l.h) se alcanzó en Junio, igual que en superficie. Seguidamente, descendió de forma continua hasta el término del estudio (Tabla 6).

A 10 metros de profundidad, el valor mínimo de la V_{max} (0.013 μg glucosa/l.h) se registró en Enero. A partir de este mes la actividad aumentó, alcanzándose el valor máximo (0.138 μg glucosa/l.h) en Marzo. La V_{max} permaneció bastante estable durante el resto del año, con la excepción de un pequeño aumento en Junio (Tabla 6).

La V_{max} en el agua de los 15 metros de profundidad fue similar a lo largo de todo el ciclo estudiado. El valor mínimo (0.009 μg glucosa/l.h) tuvo lugar en Enero, mientras que el máximo (0.073 μg glucosa/l.h) se dió en Marzo (Tabla 6).

3.2.1.2.2 Variación temporal en la estación Batea

La V_{max} de incorporación de sustrato en el agua de superficie presentó su valor mínimo (0.209 μg glucosa/l.h) en Enero. Después se observó un aumento de este parámetro, registrándose valores similares desde Febrero hasta Julio. A partir de este mes tuvo lugar un aumento continuo de la actividad, que alcanzó su valor máximo (2.294 μg glucosa/l.h) en Octubre (Tabla 6).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la V_{max} presentó una disminución gradual desde Diciembre hasta Febrero, mes en el que se registró el valor mínimo de todo el ciclo (0.066 μg glucosa/l.h). En Marzo tuvo lugar un

aumento de este parámetro, que permaneció bastante estable durante el período comprendido entre Abril y Junio. A partir de este mes la actividad aumentó gradualmente hasta alcanzar el valor máximo (0.719 μg glucosa/l.h) en Septiembre, disminuyendo luego de forma rápida (Tabla 6).

A 10 metros de profundidad, la V_{max} presentó valores pequeños entre Diciembre y Febrero, observándose el mínimo (0.025 μg glucosa/l.h) en Enero. En Marzo se produjo un aumento de este parámetro, que disminuyó en Abril y también en Mayo. A partir de este mes aumentó hasta alcanzar el valor máximo (0.538 μg glucosa/l.h) en Julio, disminuyendo después de forma rápida. En Octubre se registró un incremento pequeño de la actividad (Tabla 6).

Los valores de la V_{max} en el agua de los 15 metros de profundidad fueron, en general, estables a lo largo de todo el ciclo estudiado, con la excepción del mes de Octubre. El valor mínimo (0.038 μg glucosa/l.h) tuvo lugar en Enero, y el máximo (0.339 μg glucosa/l.h) en el citado mes de Octubre (Tabla 6).

Tabla 6. Variación temporal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Diciembre 1981	0.034	0.058	0.040	0.035	0.230	0.125	0.045	0.069
Enero 1982	0.155	0.012	0.013	0.009	0.209	0.074	0.025	0.038
Febrero 1982	0.055	0.029	0.021	0.011	0.336	0.066	0.035	0.060
Marzo 1982	0.240	0.183	0.138	0.073	0.279	0.305	0.233	0.112
Abril 1982	0.149	0.122	0.122	0.033	0.399	0.293	0.174	0.120
Mayo 1982	0.203	0.114	0.094	0.047	0.345	0.333	0.109	0.119
Junio 1982	0.471	0.349	0.124	0.051	0.306	0.322	0.277	0.190
Julio 1982	0.343	0.192	0.086	0.038	0.307	0.367	0.538	0.185
Agosto 1982	0.279	0.146	0.092	0.049	0.417	0.546	0.199	0.159
Septiembre 1982	0.181	0.104	0.083	0.034	0.892	0.719	0.242	0.092
Octubre 1982	0.137	0.105	0.067	0.039	2.294	0.490	0.311	0.339
Noviembre 1982	0.153	0.130	0.093	0.061	0.605	0.244	0.177	0.089

3.2.2 TIEMPO DE INCORPORACION DE SUSTRATO, T_t

3.2.2.1 VARIACION ESPACIAL DEL T_t

El tiempo de incorporación de sustrato presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 7).

Tabla 7. Variación horizontal del T_t (horas) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	TIEMPO DE INCORPORACION (horas)
Superficie	4.17 - 86.88
5	3.46 - 284.04
10	4.05 - 364.81
15	6.49 - 503.33

El T_t varió en el agua de superficie desde un valor de 4.17 horas hasta un valor de 86.88 horas.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 3.46 a 284.04 horas.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 4.05 a 364.81 horas.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 6.49 y 503.33 horas.

El tiempo de incorporación de sustrato también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio anual fue de 23.75 horas en el agua de superficie y de 56.33, 66.02 y 145.60 horas en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 8).

El valor medio anual del T_t fue de 16.23 horas en el agua de superficie y de 20.89, 41.04 y 53.13 horas en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 8).

Tabla 8. Variación vertical de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	TIEMPO DE INCORPORACION (horas)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	23.75	16.23
5	56.33	20.89
10	66.02	41.04
15	145.60	53.13

3.2.2.2 VARIACION TEMPORAL DEL T_t

3.2.2.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

El tiempo de incorporación de sustrato en el agua de superficie alcanzó su valor máximo (86.88 horas) en Diciembre. A continuación presentó una serie de fluctuaciones pequeñas durante el período comprendido entre Enero y Mayo. El parámetro registró su valor mínimo (6.15 horas) en Junio, y fue bastante estable durante el resto del ciclo estudiado (Tabla 9).

En el agua de los 5 metros de profundidad, el T_t también alcanzó su valor máximo (284.04 horas) en Diciembre. A partir de este máximo, el parámetro disminuyó de forma rápida, aumentó ligeramente en Febrero para luego disminuir hasta Abril. Tras otro pequeño aumento en Mayo, el T_t descendió gradualmente hasta llegar a su valor mínimo (6.75 horas) en Julio, observándose desde Septiembre un incremento gradual hasta el término del estudio (Tabla 9).

A 10 metros de profundidad, el valor máximo (364.81 horas) se produjo en Enero; a partir de ahí disminuyó rápidamente hasta Abril. Después de un pequeño aumento en Mayo, los valores del T_t se mantuvieron pequeños hasta el final del ciclo, con excepción de un pequeño incremento en Agosto. El valor mínimo (12.19 horas) se obtuvo en Octubre (Tabla 9).

El T_t en el agua de los 15 metros de profundidad aumentó gradualmente desde Diciembre hasta Febrero, mes en el que alcanzó el valor máximo (503.33 horas). A continuación, tuvo lugar una disminución rápida que se prolongó hasta Abril. Desde este mes hasta Octubre, el T_t presentó muy poca variación, con la excepción de un aumento en Junio. El valor mínimo (19.84 horas) se registró en Noviembre (Tabla 9).

3.2.2.2 Variación temporal en la estación Batea

El tiempo de incorporación de sustrato en el agua de superficie aumentó gradualmente desde Diciembre hasta Marzo, a partir de aquí tuvo lugar una disminución del mismo. Los valores del T_t fueron bastante estables entre Abril y Octubre, registrándose el mínimo (4.17 horas) en este último mes. El valor máximo se alcanzó al final del estudio, en Noviembre (38.12 horas) (Tabla 9).

En el agua de los 5 metros de profundidad, el T_t aumentó desde Diciembre hasta Febrero, donde se alcanzó el valor máximo (74.37 horas). Después tuvo lugar una disminución, seguida de una serie de fluctuaciones durante el período comprendido entre Marzo y Octubre, observándose el valor mínimo (3.46 horas) en Septiembre. Por último, se registró un aumento del T_t en Noviembre (Tabla 9).

A 10 metros de profundidad, el T_t aumentó gradualmente desde Diciembre hasta Febrero, en el que alcanzó el valor máximo (222.93 horas). A continuación tuvo lugar una disminución, llegando al valor mínimo (4.05 horas) en Julio. A partir de este mes, el parámetro inició un aumento que continuó hasta el final del estudio (Tabla 9).

El T_t en el agua de los 15 metros de profundidad aumentó rápidamente durante el mes de Diciembre, y alcanzó su valor máximo (273.87 horas) en Enero. A partir de aquí disminuyó gradualmente hasta Julio, con la excepción de Mayo en el que el parámetro experimentó un pequeño aumento. Desde Agosto hasta el final del estudio, el T_t aumentó, con la excepción del valor de Octubre que fue el mínimo (6.49 horas) de todo el ciclo (Tabla 9).

Tabla 9. Variación temporal del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Diciembre 1981	86.882	284.044	107.554	185.823	15.168	22.696	28.945	68.16
Enero 1982	23.898	78.677	364.810	412.342	29.835	26.885	129.890	273.86
Febrero 1982	36.593	91.733	89.062	503.330	29.411	74.375	222.929	59.11
Marzo 1982	32.830	23.807	48.059	90.471	32.840	18.367	19.705	53.23
Abril 1982	13.032	19.072	14.940	59.817	5.996	9.802	13.471	19.72
Mayo 1982	35.565	34.716	34.797	69.202	9.158	15.415	8.347	34.23
Junio 1982	6.154	13.594	27.971	138.618	8.237	7.739	9.165	15.46
Julio 1982	7.229	6.755	12.960	60.483	6.389	39.188	4.046	7.39
Agosto 1982	9.878	50.222	41.685	72.174	9.989	10.229	9.044	13.86
Septiembre 1982	12.811	13.191	22.256	57.711	5.477	3.463	11.320	49.39
Octubre 1982	10.135	22.852	12.199	77.353	4.172	5.299	14.549	6.49
Noviembre 1982	10.011	37.251	16.010	19.849	38.121	17.202	21.038	36.66

3.2.3 SUMA DE LA CONSTANTE DE TRANSPORTE Y DE LA CONCENTRACION NATURAL DE SUSTRATO, (K_t+S_n)

3.2.3.1 VARIACION ESPACIAL DE (K_t+S_n)

El parámetro (K_t+S_n) presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 10).

Tabla 10. Variación horizontal de (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	(K_t+S_n) (μg glucosa/l)
Superficie	1.39 - 23.07
5	0.97 - 14.40
10	0.81 - 7.82
15	1.21 - 10.41

(K_t+S_n) varió en el agua de superficie desde un valor de 1.39 μg glucosa/l hasta un valor de 23.07 μg glucosa/l.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 0.97 a 14.40 μg glucosa/l.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 0.81 a 7.82 μg glucosa/l.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 1.21 y 10.41 μg glucosa/l.

El parámetro (K_t+S_n) también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio anual fue de 3.25 μg glucosa/l en el agua de superficie y de 4.39, 2.94 y 3.88 μg glucosa/l en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 11).

El valor medio anual del parámetro (K_t+S_n) fue de 6.71 μg glucosa/l en el agua de superficie y de 4.59, 3.15 y 3.97 μg glucosa/l para las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 11).

Tabla 11. Variación vertical de las medias anuales de (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	(K_t+S_n) (μg glucosa/l)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	3.25	6.71
5	4.39	4.59
10	2.94	3.15
15	3.88	3.97

3.2.3.2 VARIACION TEMPORAL DE (K_t+S_n)

3.2.3.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

El parámetro (K_t+S_n) en el agua de superficie presentó a lo largo de este estudio dos máximos bien definidos, en Marzo (7.87 μg glucosa/l) y otro, algo inferior, en Mayo. A partir de este mes (K_t+S_n) disminuyó gradualmente hasta el término del estudio, obteniéndose el valor mínimo (1.39 μg glucosa/l) en Octubre (Tabla 12).

En el agua de los 5 metros de profundidad, (K_t+S_n) alcanzó su valor máximo (16.46 μg glucosa/l) en Diciembre, disminuyendo rápidamente hasta llegar a su valor mínimo (0.96 μg glucosa/l) en Enero. A partir de este mes presentó una serie de fluctuaciones hasta el término del período estudiado (Tabla 12).

A 10 metros de profundidad, (K_t+S_n) alcanzó su valor máximo (6.63 μg glucosa/l) en Marzo. El parámetro presentó varias fluctuaciones durante el período comprendido entre Abril y Agosto. A partir de este mes disminuyó, llegando a su valor mínimo (0.81 μg glucosa/l) en Octubre (Tabla 12).

El parámetro (K_t+S_n) en el agua de los 15 metros de profundidad presentó durante el período estudiado dos máximos, muy similares, en Marzo y Junio (7.03 μg glucosa/l). El

valor mínimo (1.21 μg glucosa/l) ocurrió en Noviembre (Tabla 12).

3.2.3.2.2 Variación temporal en la estación Batea

El parámetro (K_t+S_n) en el agua de superficie inició en Diciembre un aumento que se prolongó hasta Febrero. Después disminuyó, lentamente primero y luego de forma rápida, hasta llegar a su valor mínimo (1.96 μg glucosa/l) en Julio. A partir de este mes (K_t+S_n) comenzó de nuevo a aumentar, alcanzando su valor máximo (23.07 μg glucosa/l) en Noviembre (Tabla 12).

En el agua de los 5 metros de profundidad, (K_t+S_n) presentó su valor mínimo (1.99 μg glucosa/l) en Enero. El período comprendido entre Febrero y Julio se caracterizó por presentar varias fluctuaciones de (K_t+S_n), que alcanzó el valor máximo (14.39 μg glucosa/l) en Julio (Tabla 12).

A 10 metros de profundidad, (K_t+S_n) aumentó desde Diciembre hasta Febrero, en el que alcanzó el valor máximo (7.82 μg glucosa/l). A partir de este mes disminuyó gradualmente, hasta llegar a su valor mínimo (0.91 μg glucosa/l) en Mayo. El parámetro presentó unos valores muy similares durante el período comprendido entre Junio y Septiembre, aumentando de nuevo a partir de este último mes (Tabla 12).

El parámetro (K_t+S_n) en el agua de los 15 metros de profundidad fluctuó entre un valor máximo (10.40 μg glucosa/l) en Enero, y un valor mínimo (1.36 μg glucosa/l) en Julio (Tabla 12).

Tabla 12. Variación temporal de $(K_t + S_p)$ (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Diciembre 1981	2.921	16.468	4.341	6.450	3.493	2.829	1.310	4.702
Enero 1982	3.712	0.967	4.848	3.908	6.229	1.995	3.311	10.408
Febrero 1982	2.013	2.636	1.841	5.286	9.888	4.921	7.824	3.522
Marzo 1982	7.871	4.368	6.629	6.635	9.155	5.611	4.589	5.977
Abril 1982	1.943	2.318	1.825	1.981	2.390	2.868	2.347	2.375
Mayo 1982	7.211	3.945	3.266	3.223	3.162	5.127	0.910	4.081
Junio 1982	2.900	4.742	3.479	7.039	2.520	2.489	2.536	2.941
Julio 1982	2.480	1.299	1.108	2.288	1.961	14.396	2.177	1.366
Agosto 1982	2.754	7.310	3.821	3.572	4.166	5.584	1.797	2.206
Septiembre 1982	2.315	1.378	1.841	1.952	4.888	2.489	2.737	4.559
Octubre 1982	1.393	2.407	0.814	3.029	9.570	2.596	4.529	2.197
Noviembre 1982	1.537	4.840	1.482	1.215	23.071	4.199	3.729	3.252

3.3 PARAMETROS FISICOS Y QUIMICOS

3.3.1 SALINIDAD

3.3.1.1 VARIACION ESPACIAL DE LA SALINIDAD

La salinidad presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 13).

Tabla 13. Variación horizontal de la salinidad ($^{\circ}/_{\infty}$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	SALINIDAD ($^{\circ}/_{\infty}$)
Superficie	28.000 - 36.150
5	32.385 - 36.410
10	33.705 - 36.840
15	34.635 - 36.030

La salinidad varió en el agua de superficie desde un valor de $28.000^{\circ}/_{\infty}$ hasta un valor de $36.150^{\circ}/_{\infty}$.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 32.385 a $36.410^{\circ}/_{\infty}$.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 33.705 a 36.840‰.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 34.635 y 36.030‰.

La salinidad también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio anual fue de 34.404‰ en el agua de superficie y de 35.080, 35.180 y 35.448‰ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 14).

Tabla 14. Variación vertical de las medias anuales de la salinidad (‰) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	SALINIDAD (‰)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	34.404	33.688
5	35.080	34.632
10	35.180	35.199
15	35.448	35.437

El valor medio anual de la salinidad fue de 33.688‰ en el agua de superficie y de 34.632, 35.199 y 35.437‰ en

las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 14).

La salinidad en el área estudiada de la ría de Arosa siguió la norma general - observada en otros ecosistemas - de aumentar al alejarse de la costa y también con la profundidad.

3.3.1.2 VARIACION TEMPORAL DE LA SALINIDAD

3.3.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

La salinidad en el agua de superficie presentó su valor mínimo ($29.040^{\circ}/_{\infty}$) en Enero. A partir de Marzo aumentó alcanzando su valor máximo ($36.150^{\circ}/_{\infty}$) en Septiembre (Tabla 15).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la salinidad disminuyó desde Noviembre hasta Enero, mes en el que se registró el valor mínimo ($32.535^{\circ}/_{\infty}$). A partir de éste aumentó hasta llegar al valor máximo ($36.410^{\circ}/_{\infty}$) en Septiembre (Tabla 15).

A 10 metros de profundidad, igual que en superficie y en 5 metros, se observó de nuevo la disminución de la salinidad hasta Enero, donde se volvió a obtener el valor mínimo ($33.705^{\circ}/_{\infty}$). Seguidamente se inició un aumento gradual del

parámetro, que también alcanzó su valor máximo ($35.985^{\circ}/_{\infty}$) en Septiembre (Tabla 15).

Igualmente, la salinidad en el agua de los 15 metros de profundidad presentó su valor mínimo ($34.635^{\circ}/_{\infty}$) en Enero. A partir de este mes se observó un aumento gradual registrándose su valor máximo ($36.700^{\circ}/_{\infty}$) en Agosto, a partir del cual el parámetro disminuyó hasta el final del estudio (Tabla 15).

Por consiguiente, la variación temporal de la salinidad fue muy semejante en las cuatro profundidades estudiadas, observándose valores más elevados en los meses cálidos y más pequeños durante los meses fríos.

3.3.1.2.2 Variación temporal en la estación Batea

La salinidad en el agua de superficie disminuyó desde Noviembre hasta Enero, en el que se obtuvo el valor mínimo ($28.000^{\circ}/_{\infty}$). A partir de este mes aumentó rápidamente hasta Mayo y después se produjo una disminución de este parámetro, que volvió a aumentar alcanzando su valor máximo ($36.145^{\circ}/_{\infty}$) en Agosto (Tabla 15).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la salinidad también disminuyó durante Noviembre y Diciembre, presentó una serie de fluctuaciones desde Enero hasta Marzo, y se

mantuvo bastante estable durante el período comprendido entre Abril y Julio. El valor máximo ($36.355^{\circ}/_{\infty}$) se alcanzó en Agosto, a partir del cual disminuyó hasta el término del estudio, llegándose al valor mínimo ($32.385^{\circ}/_{\infty}$) en Noviembre (Tabla 15).

A 10 metros de profundidad se observó una disminución de la salinidad desde Diciembre hasta Marzo, en que se registró su valor mínimo ($34.220^{\circ}/_{\infty}$). A partir de este mes aumentó hasta alcanzar el valor máximo ($36.840^{\circ}/_{\infty}$) en Agosto, observándose después una disminución continua hasta el final del estudio (Tabla 15).

La salinidad en el agua de los 15 metros de profundidad presentó su valor mínimo ($34.680^{\circ}/_{\infty}$) en Noviembre, mientras que el máximo ($36.030^{\circ}/_{\infty}$) tuvo lugar en Agosto (Tabla 15).

La variación temporal de la salinidad de las cuatro profundidades muestreadas en la estación Batea no presentó el paralelismo observado en la estación No Batea, aunque los valores elevados ocurrieron también en los meses cálidos, y los valores menores, en general, durante los meses fríos.

Tabla 15. Variación temporal de la salinidad (‰) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Noviembre 1981	34.965	35.400	35.170	35.310	34.690	35.210	34.650	34.680
Diciembre 1981	35.280	35.320	35.370	35.370	34.520	34.765	35.235	35.370
Enero 1982	29.040	32.535	33.705	34.635	28.000	33.180	34.685	35.320
Febrero 1982	33.890	34.450	34.750	35.015	31.090	33.950	34.610	35.010
Marzo 1982	32.650	34.435	34.710	34.920	33.965	33.480	34.220	35.220
Abril 1982	34.710	35.090	34.600	34.680	32.835	34.670	34.980	35.510
Mayo 1982	35.540	35.545	35.705	35.555	35.470	35.485	35.550	35.760
Junio 1982	35.010	35.545	35.640	35.735	35.010	35.445	35.745	35.505
Julio 1982	34.605	35.220	35.690	35.690	34.505	35.215	35.335	35.790
Agosto 1982	35.380	36.095	35.710	36.700	36.145	36.355	36.840	35.820
Septiembre 1982	36.150	36.410	35.985	36.320	36.140	35.685	36.280	36.030
Octubre 1982	35.330	35.050	35.200	35.570	31.455	34.385	34.785	35.085
Noviembre 1982	34.705	34.945	35.110	35.320	34.115	32.385	34.675	35.575

3.3.2 SOLIDOS EN SUSPENSION

3.3.2.1 VARIACION ESPACIAL DE LOS SOLIDOS EN SUSPENSION

La concentración de sólidos en suspensión presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 16)

Tabla 16. Variación horizontal de la concentración de sólidos en suspensión (mg/l) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Enero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	SOLIDOS EN SUSPENSION (mg/l)
Superficie	11.70 - 22.85
5	14.70 - 21.60
10	14.40 - 22.20
15	16.45 - 23.15

La cantidad de sólidos en suspensión varió en el agua de superficie desde un valor de 11.70 mg/l hasta un valor de 22.85 mg/l.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 14.70 a 21.60 mg/l.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 14.40 a 22.20 mg/l.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 16.45 y 23.15 mg/l.

La concentración de sólidos en suspensión también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio anual fue de 17.68 mg/l en el agua de superficie y de 18.52, 18.75 y 19.39 mg/l en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 17).

Tabla 17. Variación vertical de las medias anuales de la concentración de sólidos en suspensión (mg/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Enero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	SOLIDOS EN SUSPENSION (mg/l)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	17.686	16.441
5	18.527	17.282
10	18.759	18.136
15	19.391	20.327

El valor medio anual de los sólidos en suspensión fue de 16.44 mg/l en el agua de superficie y de 17.28, 18.13 y 20.32 mg/l en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 17).

Los valores del parámetro aumentaron gradualmente con la profundidad en ambas estaciones. El aumento fue más ostensible en la estación Batea, debido a los procesos de sedimentación de las partículas presentes en la columna de agua y a los procesos de resuspensión del material ya sedimentado.

3.3.2.2 VARIACION TEMPORAL DE LOS SOLIDOS EN SUSPENSION

3.3.2.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

La concentración de sólidos en suspensión en el agua de superficie presentó su valor mínimo (12.60 mg/l) en Enero y tuvo varias fluctuaciones entre Enero y Mayo. A partir de este mes, el parámetro aumentó hasta alcanzar el valor máximo (22.85 mg/l) en Noviembre (Tabla 18).

En el agua de los 5 metros de profundidad, los sólidos en suspensión también presentaron su valor mínimo (15.10 mg/l) en Enero, y variaron muy poco durante el período comprendido entre Enero y Marzo. A partir de este mes y hasta el término del estudio, cada aumento del parámetro fue

seguido por una disminución de menor magnitud, por lo que la cantidad de sólidos en suspensión mantuvo una tendencia a aumentar. El valor máximo (21.60 mg/l) se alcanzó también en Noviembre (Tabla 18).

A 10 metros de profundidad, los sólidos en suspensión disminuyeron desde Enero a Marzo, en que se observó el valor mínimo (16.00 mg/l). A partir de este mes, el comportamiento fue similar al citado en los 5 metros de profundidad, ya que a cada aumento del parámetro le sucedía una disminución. El valor máximo (22.20 mg/l) se alcanzó en Noviembre (Tabla 18).

La cantidad de sólidos en suspensión presentó, en el agua de los 15 metros de profundidad, su valor mínimo (16.45 mg/l) en Marzo. A partir de este mes aumentó hasta el término del estudio, con dos disminuciones en Julio y Octubre. El valor máximo (22.80 mg/l) se alcanzó en Noviembre (Tabla 18).

Es interesante destacar el paralelismo existente en la variación temporal de los sólidos en suspensión de las cuatro profundidades estudiadas en la estación No Batea. Las concentraciones mayores se obtuvieron siempre en Noviembre, mientras que las menores ocurrieron en Enero y Marzo.

3.3.2.2.2 Variación temporal en la estación Batea

La concentración de sólidos en suspensión en el agua de superficie presentó su valor mínimo (11.70 mg/l) en Enero. A partir de este mes aumentó hasta el término del estudio, con dos disminuciones en Julio y Octubre. El valor máximo (20.55 mg/l) se alcanzó en Noviembre (Tabla 18).

En el agua de los 5 metros de profundidad, los sólidos en suspensión también presentaron su valor mínimo (14.70 mg/l) en Enero. A partir de este mes, el parámetro aumentó hasta el término del estudio, aunque se observaron también las disminuciones de Julio y Octubre. El valor máximo (20.30 mg/l) se obtuvo, de nuevo, en Noviembre (Tabla 18).

A 10 metros de profundidad, los sólidos en suspensión disminuyeron desde Enero hasta Marzo, en que se registró su valor mínimo (14.40 mg/l). A partir de este mes, el parámetro aumentó hasta alcanzar el valor máximo (21.45 mg/l) en Septiembre, observándose después una disminución en Octubre (Tabla 18).

La cantidad de sólidos en suspensión en el agua de los 15 metros de profundidad presentó una serie de fluctuaciones a lo largo de todo el estudio. El valor mínimo (18.35 mg/l) tuvo lugar en Julio y el máximo (23.15 mg/l) en Septiembre (Tabla 18).

La variación temporal del parámetro, en las cuatro profundidades estudiadas en la estación Batea, no alcanzó el paralelismo observado en la estación No Batea, a pesar de que la evolución de la cantidad de sólidos en suspensión en el agua de superficie fue bastante similar a la de los 10 metros de profundidad.

Tabla 18. Variación temporal de la concentración de sólidos en suspensión (mg/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Enero 1982 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Enero 1982	12.60	15.10	16.70	17.05	11.70	14.70	15.20	19.55
Febrero 1982	14.00	15.65	16.45	17.55	13.00	14.80	15.25	20.55
Marzo 1982	13.25	15.30	16.00	16.45	13.05	14.90	14.40	19.05
Abril 1982	18.00	17.40	18.10	17.65	13.40	15.70	18.05	20.40
Mayo 1982	15.85	16.55	16.05	17.70	15.85	17.05	17.40	19.15
Junio 1982	18.55	20.40	20.25	20.25	18.50	18.75	18.80	20.75
Julio 1982	18.85	19.25	18.60	19.65	17.20	16.50	18.80	18.35
Agosto 1982	19.45	21.55	20.80	21.40	19.75	19.60	19.75	21.30
Septiembre 1982	21.35	20.85	21.65	22.60	19.85	19.20	21.45	23.15
Octubre 1982	19.80	20.15	19.55	20.20	18.00	18.60	19.70	21.20
Noviembre 1982	22.85	21.60	22.20	22.80	20.55	20.30	20.70	20.15

3.3.3 SALES NUTRITIVAS

3.3.3.1 VARIACION ESPACIAL DE LOS NITRATOS

La concentración de nitratos presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 19).

Tabla 19. Variación horizontal de la concentración de nitratos ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	$[\text{NO}_3^-]$ ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$)
Superficie	0.025 - 5.345
5	0.040 - 4.215
10	0.040 - 3.800
15	0.310 - 5.615

La cantidad de nitratos varió en el agua de superficie desde un valor de $0.025 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$ hasta un valor de $5.345 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 0.040 a $4.215 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 0.040 a 3.800 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 0.310 y 5.615 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$.

La concentración de nitratos también varió verticalmente en la ría de Arosa, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio fue de 1.382 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$ en el agua de superficie, y de 1.710, 2.457 y 3.319 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 20).

Tabla 20. Variación vertical de las medias de la concentración de nitratos ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	[NO ₃ ⁻] ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	1.382	0.858
5	1.710	0.642
10	2.457	1.568
15	3.319	2.959

El valor medio de la concentración de nitratos fue de 0.858 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$ en el agua de superficie y de 0.642, 1.568 y 2.959 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 20).

La concentración de nitratos aumentó en el área estudiada de la ría de Arosa al alejarse de la costa y con la profundidad.

3.3.3.2 VARIACION TEMPORAL DE LOS NITRATOS

3.3.3.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

La concentración de nitratos en el agua de superficie presentó su valor máximo (4.905 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Febrero. Durante este mes se produjo una disminución rápida del parámetro, que volvió a aumentar en Marzo y Abril. A partir de Mayo disminuyó de nuevo hasta llegar a su valor mínimo (0.025 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Agosto. En Septiembre se alcanzó otro máximo, aunque fue algo menor que el de Febrero (Tabla 21).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de nitratos presentó un valor elevado en Febrero, disminuyendo rápidamente durante este mes. A partir de Marzo aumentó hasta Junio, disminuyó en Julio y Agosto y alcanzó el valor máximo (4.215 $\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Septiembre.

Inmediatamente, el parámetro disminuyó de forma rápida, llegando al valor mínimo ($0.385 \mu\text{g at N-NO}_3^-/1$) en Octubre (Tabla 21).

A 10 metros de profundidad se observó la misma situación anterior, es decir, una concentración máxima de nitratos ($3.800 \mu\text{g at N-NO}_3^-/1$) en Febrero, que disminuyó de forma rápida hasta Abril. A partir de este mes aumentó de manera continua hasta Agosto, en el que alcanzó un segundo máximo de igual magnitud que el anterior. Después, el parámetro disminuyó, rápidamente, hasta llegar al valor mínimo ($0.330 \mu\text{g at N-NO}_3^-/1$) en Octubre (Tabla 21).

La concentración de nitratos en el agua de los 15 metros de profundidad disminuyó desde Febrero hasta Abril. A partir de este mes aumentó hasta alcanzar el valor máximo ($5.740 \mu\text{g at N-NO}_3^-/1$) en Junio. Posteriormente, el parámetro disminuyó, lentamente al principio y a partir de Septiembre de manera rápida, hasta llegar al valor mínimo ($0.310 \mu\text{g at N-NO}_3^-/1$) en Octubre (Tabla 21).

La variación temporal de los nitratos de las cuatro profundidades estudiadas en la estación No Batea, presentó varios rasgos comunes. Uno de ellos, fue la elevada concentración de nitratos durante el invierno. Otro, fue su disminución rápida al final del invierno, relacionada con el siguiente desarrollo primaveral del fitoplancton.

Otra característica común fue la baja concentración de nitratos del mes de Octubre, posiblemente causada por el proceso de "marea roja" que tuvo lugar en la ría durante ese mes.

3.3.3.2.2 Variación temporal en la estación Batea

La concentración de nitratos en el agua de superficie presentó su valor máximo ($5.345 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Febrero. Inmediatamente disminuyó de forma rápida, llegando al valor mínimo ($0.030 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Marzo. Los nitratos volvieron a aumentar en Abril y luego disminuyeron hasta Agosto en forma gradual. A partir de este mes, el parámetro fluctuó hasta el término del estudio (Tabla 21).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de nitratos alcanzó también su valor máximo ($3.605 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Febrero y disminuyó también rápidamente. El parámetro aumentó durante Abril y después volvió a disminuir hasta llegar al valor mínimo ($0.040 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Julio. A partir de este mes, los nitratos aumentaron hasta el término del estudio (Tabla 21).

A 10 metros, igual que ocurrió en las dos profundidades anteriores, la concentración máxima de nitratos ($3.690 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) se obtuvo en Febrero. El parámetro disminuyó rápidamente durante este mes y también en Marzo, aumentó en

Abril y de nuevo disminuyó hasta llegar al valor mínimo ($0.040 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Julio. A partir de este mes los nitratos aumentaron hasta Septiembre y después volvieron a descender (Tabla 21).

La concentración de nitratos en el agua de los 15 metros de profundidad disminuyó desde Febrero hasta Abril, mes en el que tuvo lugar el valor mínimo ($0.735 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$). Durante el mismo, el parámetro aumentó considerablemente y después disminuyó otra vez en Mayo y Junio. A partir de Julio se produjo otro aumento, alcanzando el valor máximo ($5.615 \mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en Septiembre (Tabla 21).

Esta variación temporal presentó, en toda la columna de agua, concentraciones elevadas de nitratos durante el invierno, que igual que en la estación No Batea, disminuyeron rápidamente al final del mismo, a causa del desarrollo primaveral del fitoplancton.

Tabla 21. Variación temporal de la concentración de nitratos ($\mu\text{g at N-NO}_3^-/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Febrero 1982	4.905	4.135	3.800	3.660	5.345	3.605	3.690	3.600
Marzo 1982	0.290	0.520	0.990	1.525	0.030	0.090	1.140	2.250
Abril 1982	0.595	0.730	0.490	1.285	1.175	0.080	0.375	0.735
Mayo 1982	1.100	1.270	1.305	1.945	0.190	0.440	1.735	3.260
Junio 1982	0.130	1.525	3.220	5.740	0.090	0.365	0.900	2.700
Julio 1982	0.030	1.125	3.620	5.140	0.110	0.040	0.040	1.745
Agosto 1982	0.025	1.165	3.795	4.490	0.045	0.045	1.975	4.615
Septiembre 1982	4.160	4.215	3.675	4.855	0.570	0.390	2.820	5.615
Octubre 1982	0.695	0.385	0.330	0.310	0.255	0.395	0.620	0.840
Noviembre 1982	1.890	2.030	3.345	4.235	0.765	0.970	2.380	4.225

3.3.3.3 VARIACION ESPACIAL DE LOS NITRITOS

La concentración de nitritos presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 22).

Tabla 22. Variación horizontal de la concentración de nitritos ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/\text{l}$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	$[\text{NO}_2^-]$ ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/\text{l}$)
Superficie	0.015 - 0.725
5	0.035 - 0.705
10	0.060 - 0.720
15	0.075 - 1.005

La cantidad de nitritos varió en el agua de superficie desde un valor de $0.015 \mu\text{g at N-NO}_2^-/\text{l}$ hasta un valor de $0.725 \mu\text{g at N-NO}_2^-/\text{l}$.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 0.035 a $0.705 \mu\text{g at N-NO}_2^-/\text{l}$.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 0.060 a $0.720 \mu\text{g at N-NO}_2^-/\text{l}$.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 0.075 y 1.005 $\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$.

La concentración de nitritos también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio fue de 0.119 $\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$ en el agua de superficie y de 0.248, 0.211 y 0.265 $\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 23).

Tabla 23. Variación vertical de las medias de la concentración de nitritos ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	[NO ₂ ⁻] ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	0.119	0.146
5	0.248	0.109
10	0.211	0.235
15	0.265	0.403

El valor medio de la concentración de nitritos fue de 0.146 $\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$ en el agua de superficie y de 0.109, 0.235 y 0.403 $\mu\text{g at N-NO}_2^-/1$ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 23).

Las concentraciones de nitritos en el área estudiada de la ría de Arosa fueron pequeñas. Los valores disminuyeron al alejarse de la costa y aumentaron con la profundidad.

3.3.3.4 VARIACION TEMPORAL DE LOS NITRITOS

3.3.3.4.1 Variación temporal en la estación No Batea

La concentración de nitritos en el agua de superficie presentó su valor máximo ($0.315 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Febrero. En este mes se produjo una disminución rápida del parámetro, que volvió a aumentar en Marzo. A partir de Abril disminuyó de nuevo hasta llegar a su valor mínimo ($0.015 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Agosto. En Septiembre se alcanzó otro máximo, aunque fue algo inferior al de Febrero (Tabla 24).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de nitritos presentó un aumento desde Marzo hasta Mayo, mes en que se alcanzó el valor máximo ($0.705 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) para luego disminuir rápidamente. En Septiembre tuvo lugar un pequeño incremento del parámetro, que disminuyó de nuevo hasta llegar a su valor mínimo ($0.070 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Octubre (Tabla 24).

A 10 metros de profundidad, la concentración de nitritos disminuyó desde Febrero hasta Abril, en que llegó al valor mínimo ($0.060 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$). A partir de este mes

aumentó hasta alcanzar el valor máximo ($0.365 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Junio. Después el parámetro disminuyó registrándose otro valor mínimo, de la misma magnitud que el anterior, en Octubre (Tabla 24).

La concentración de nitritos en el agua de los 15 metros de profundidad disminuyó desde Febrero hasta Abril, donde se obtuvo el valor mínimo ($0.075 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$). A partir de este mes aumentó hasta alcanzar su valor máximo ($0.570 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Junio. Después el parámetro volvió a disminuir hasta Octubre, con la excepción de un ligero aumento observado en Agosto (Tabla 24).

Por lo tanto, la variación temporal de los nitritos de las cuatro profundidades estudiadas en la estación No Batea presentó algunos rasgos comunes, como la presencia de valores elevados durante el invierno y su rápida disminución al final de éste.

3.3.3.4.2 Variación temporal en la estación Batea.

La concentración de nitritos en el agua de superficie presentó su valor máximo ($0.725 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Abril, para disminuir después rápidamente. Los valores obtenidos entre Mayo y Agosto fueron similares, observándose dos mínimos de igual magnitud ($0.035 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$), en Junio y

en Agosto. A partir de este mes, el parámetro aumentó hasta el final del estudio (Tabla 24).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de nitritos presentó su valor máximo ($0.335 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Febrero, disminuyendo rápidamente durante este mes y también en Marzo. El parámetro aumentó en Abril pero disminuyó de nuevo a partir de Mayo, llegándose al valor mínimo ($0.035 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Agosto para después aumentar hasta el final del estudio (Tabla 24).

A 10 metros de profundidad, la concentración de nitritos también presentó su valor máximo ($0.720 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Febrero. A partir de este mes disminuyó hasta llegar al valor mínimo ($0.070 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) en Julio. Después el parámetro aumentó hasta el término del estudio, excepto en una disminución observada en el mes de Octubre (Tabla 24).

La concentración de nitritos en el agua de los 15 metros de profundidad presentó una serie de fluctuaciones a lo largo de todo el estudio. El valor máximo ($1.005 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) se alcanzó en Febrero, mientras que el mínimo ($0.110 \mu\text{g at N-NO}_2^-/1$) tuvo lugar en Abril (Tabla 24).

La concentración de nitritos en la estación Batea fue alta en el invierno y presentó valores bajos durante el verano.

Tabla 24. Variación temporal de la concentración de nitritos ($\mu\text{g at N-NO}_2^-/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Febrero 1982	0.315	0.305	0.255	0.230	0.285	0.335	0.720	1.005
Marzo 1982	0.035	0.095	0.180	0.220	0.060	0.080	0.260	0.500
Abril 1982	0.120	0.500	0.060	0.075	0.725	0.065	0.145	0.110
Mayo 1982	0.070	0.705	0.150	0.195	0.045	0.125	0.175	0.365
Junio 1982	0.040	0.120	0.365	0.570	0.035	0.115	0.105	0.210
Julio 1982	0.050	0.135	0.265	0.295	0.040	0.040	0.070	0.195
Agosto 1982	0.015	0.095	0.255	0.395	0.035	0.035	0.190	0.465
Septiembre 1982	0.240	0.220	0.210	0.225	0.045	0.050	0.190	0.345
Octubre 1982	0.085	0.070	0.060	0.080	0.080	0.075	0.095	0.135
Noviembre 1982	0.215	0.235	0.310	0.360	0.110	0.165	0.400	0.695

3.3.3.5 VARIACION ESPACIAL DE AMONIO

La concentración de amonio presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 25).

Tabla 25. Variación horizontal de la concentración de amonio ($\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	$[\text{NH}_4^+]$ ($\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$)
Superficie	0.780 - 4.980
5	1.110 - 5.340
10	1.030 - 6.470
15	1.045 - 11.765

La cantidad de amonio varió en el agua de superficie desde un valor de $0.780 \mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$ hasta un valor de $4.980 \mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 1.110 a $5.340 \mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 1.030 a $6.470 \mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 1.045 y 11.765 $\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$.

La concentración de amonio también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio fue de 1.805 $\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$ en el agua de superficie y de 1.813, 2.217 y 2.464 $\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 26).

Tabla 26. Variación vertical de las medias de la concentración de amonio ($\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	[NH ₄ ⁺] ($\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	1.805	2.540
5	1.813	2.932
10	2.217	3.711
15	2.464	5.048

El valor medio de la concentración de amonio fue de 2.540 $\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$ en el agua de superficie y de 2.932, 3.711 y 5.048 $\mu\text{g at N-NH}_4^+/\text{l}$ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 26).

La concentración de amonio en el área estudiada de la ría de Arosa, disminuyó al alejarse de la costa y aumentó con la profundidad. El contenido en amonio de la estación Batea fue claramente mayor que el de No Batea debido a los aportes terrestres, a la gran producción de biomasa de la batea de mejillón - el amonio es un producto de excreción de éste - y también al flujo del nutriente desde los sedimentos a la columna de agua.

3.3.3.6 VARIACION TEMPORAL DE AMONIO

3.3.3.6.1 Variación temporal en la estación No Batea

La concentración de amonio en el agua de superficie aumentó desde Febrero hasta Junio, mes en que alcanzó el valor máximo ($3.695 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$). Después disminuyó, llegando al valor mínimo ($0.780 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Agosto. A partir de este mes, el parámetro volvió a aumentar hasta Octubre y disminuyó en Noviembre (Tabla 27).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de amonio presentó su valor mínimo ($1.110 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Marzo. A partir de este mes aumentó hasta alcanzar el valor máximo ($2.340 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Julio. En Agosto tuvo lugar una disminución del parámetro, que de nuevo aumentó hasta Octubre y disminuyó en Noviembre (Tabla 27).

A 10 metros de profundidad, la concentración de amonio presentó su valor mínimo ($1.030 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Febrero, y luego aumentó gradualmente hasta Junio. A partir de este mes presentó una serie de fluctuaciones, alcanzando su valor máximo ($3.620 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Octubre (Tabla 27).

La concentración de amonio en el agua de los 15 metros de profundidad presentó su valor mínimo ($1.045 \mu\text{g-at N-NH}_4^+/1$) en Marzo, aumentó gradualmente hasta alcanzar el máximo ($5.025 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Junio y disminuyó hasta Septiembre. En Octubre se observó otro aumento del parámetro que volvió a disminuir en Noviembre (Tabla 27).

Por consiguiente, la variación temporal de amonio de las cuatro profundidades estudiadas en la estación No Batea presentó concentraciones elevadas al final de la primavera y pequeñas durante el invierno.

3.3.3.6.2 Variación temporal en la estación Batea

La concentración de amonio en el agua de superficie aumentó gradualmente desde Marzo hasta Junio y luego disminuyó, al principio lentamente y luego de forma rápida durante Julio. A partir de Agosto volvió a aumentar, hasta alcanzar su valor máximo ($4.980 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Octubre. El parámetro disminuyó con gran rapidez hasta llegar a su valor mínimo ($1.135 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Noviembre (Tabla 27).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de amonio presentó una serie de fluctuaciones durante el período comprendido entre Febrero y Junio, disminuyó desde Junio hasta Agosto, en el que llegó a su valor mínimo ($1.310 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$), y luego aumentó rápidamente hasta alcanzar el valor máximo ($5.340 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Octubre (Tabla 27).

A 10 metros de profundidad, la concentración de amonio presentó una serie de fluctuaciones a lo largo de todo el estudio. El valor mínimo ($1.900 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) tuvo lugar en Noviembre, mientras que el máximo ($6.470 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) lo hizo en Octubre (Tabla 27).

La concentración de amonio en el agua de los 15 metros de profundidad disminuyó desde Abril hasta Junio. A partir de este mes aumentó gradualmente hasta alcanzar el valor máximo ($11.765 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Octubre. Finalmente, el parámetro disminuyó muy rápidamente hasta llegar al mínimo ($2.830 \mu\text{g at N-NH}_4^+/1$) en Noviembre (Tabla 27).

La concentración de amonio en la estación Batea presentó valores elevados en primavera y, sobre todo, en Octubre. Los valores más pequeños del ciclo ocurrieron en verano y en Noviembre.

Tabla 27. Variación temporal de la concentración de amonio ($\mu\text{g at N-NH}_4^+ / \text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Febrero 1982	0.850	1.175	1.030	1.350	1.740	3.905	3.655	4.400
Marzo 1982	1.180	1.110	1.630	1.045	1.155	2.130	2.285	4.070
Abril 1982	1.130	1.540	1.810	2.350	2.260	2.720	4.255	5.975
Mayo 1982	2.530	2.260	2.715	3.190	2.785	2.330	5.430	5.545
Junio 1982	3.695	2.255	3.215	5.025	3.175	3.515	2.470	3.375
Julio 1982	2.045	2.340	1.955	2.060	3.075	2.095	3.535	3.375
Agosto 1982	0.780	1.455	2.415	2.130	1.385	1.310	2.695	4.190
Septiembre 1982	1.720	2.035	1.560	1.675	3.710	3.620	4.410	4.955
Octubre 1982	3.170	2.195	3.620	4.050	4.980	5.340	6.470	11.765
Noviembre 1982	1.315	1.765	2.220	1.765	1.135	2.355	1.900	2.830

3.3.3.7 VARIACION ESPACIAL DE LOS FOSFATOS

La concentración de fosfatos presentó variaciones horizontales en el área estudiada de la ría de Arosa (Tabla 28).

Tabla 28. Variación horizontal de la concentración de fosfatos ($\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en el área estudiada de la ría de Arosa durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	$[\text{PO}_4^{3-}]$ ($\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$)
Superficie	0.260 - 0.550
5	0.285 - 1.025
10	0.305 - 0.720
15	0.295 - 0.960

La cantidad de fosfatos varió en el agua de superficie desde un valor de $0.260 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$ hasta un valor de $0.550 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$.

En el agua de los 5 metros de profundidad fluctuó desde 0.285 a $1.025 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$.

A 10 metros de profundidad la variación fue de 0.305 a $0.720 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$.

Por último, a los 15 metros de profundidad, el parámetro osciló entre 0.295 y 0.960 $\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$.

La concentración de fosfatos también varió verticalmente, teniendo en cuenta la estación de muestreo. El valor medio fue de 0.386 $\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$ en el agua de superficie y de 0.398, 0.466 y 0.510 $\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$ en las profundidades de 5, 10 y 15 metros, respectivamente, de la estación No Batea (Tabla 29).

Tabla 29. Variación vertical de las medias de la concentración de fosfatos ($\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	[PO_4^{3-}] ($\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$)	
	NO BATEA	BATEA
Superficie	0.386	0.406
5	0.398	0.508
10	0.466	0.511
15	0.510	0.666

El valor medio de la concentración de fosfatos fue de 0.406 $\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$ en el agua de superficie y de 0.508, 0.511 y 0.666 $\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$ en las profundidades de 5, 10

y 15 metros, respectivamente, de la estación Batea (Tabla 29).

La concentración de fosfatos en el área estudiada de la ría de Arosa disminuyó al alejarse de la costa y aumentó con la profundidad. El mayor contenido en fosfatos de la estación Batea se debió a su mayor proximidad a tierra, dado el origen terrestre de los mismos, y también al flujo de este ión desde los sedimentos a la columna de agua.

3.3.3.8 VARIACION TEMPORAL DE LOS FOSFATOS

3.3.3.8.1 Variación temporal en la estación No Batea

La concentración de fosfatos en el agua de superficie disminuyó durante Febrero hasta llegar al valor mínimo ($0.285 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Marzo. Después aumentó y durante el período comprendido entre Abril y Agosto presentó, en general, unos valores muy similares. A partir de este mes, el parámetro aumentó de nuevo, hasta alcanzar el valor máximo ($0.550 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Septiembre, disminuyendo después hasta el final del estudio (Tabla 30).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de fosfatos disminuyó en Febrero hasta llegar al valor mínimo ($0.285 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Marzo, aumentando después hasta Junio. El parámetro disminuyó durante este mes

y a partir de Julio volvió a aumentar, alcanzando el valor máximo ($0.550 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Septiembre (Tabla 30).

A 10 metros de profundidad se observó un aumento de la concentración de fosfatos durante Febrero. A partir de Marzo se inició una disminución, llegando a su valor mínimo ($0.320 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Abril. Este valor se mantuvo invariable hasta Mayo, en que el parámetro inició un aumento rápido hasta alcanzar el valor máximo ($0.720 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Agosto. A partir de este mes se produjo otra disminución hasta Octubre (Tabla 30).

La concentración de fosfatos en el agua de los 15 metros de profundidad presentó fluctuaciones a lo largo de todo el período estudiado. El valor mínimo ($0.295 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) tuvo lugar en Marzo y el máximo ($0.840 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Junio (Tabla 30).

La variación temporal de la concentración de los fosfatos de las cuatro profundidades muestreadas en la estación No Batea fluctuó considerablemente a lo largo del período estudiado. Los valores más pequeños se obtuvieron, en general, en primavera.

3.3.3.8.2 Variación temporal en la estación Batea

La concentración de fosfatos en el agua de superficie presentó su valor máximo ($0.560 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Febrero y disminuyó rápidamente hasta llegar al valor mínimo ($0.260 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Marzo. El parámetro aumentó durante el período comprendido entre Marzo y Agosto, y a partir de este mes disminuyó hasta el final del estudio (Tabla 30).

En el agua de los 5 metros de profundidad, la concentración de fosfatos aumentó durante Febrero hasta alcanzar el valor máximo ($1.025 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Marzo. Después disminuyó rápidamente hasta llegar al valor mínimo ($0.330 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Abril. A partir de este mes fluctuó hasta el término del estudio (Tabla 30).

A 10 metros de profundidad, la concentración de fosfatos disminuyó durante Febrero hasta llegar al valor mínimo ($0.305 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Marzo. A partir de este mes el parámetro inició un aumento que culminó con el valor máximo ($0.740 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Agosto y luego fluctuó hasta el final del estudio (Tabla 30).

La concentración de fosfatos en el agua de los 15 metros de profundidad disminuyó durante Febrero, llegando al valor mínimo ($0.450 \mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Marzo. A partir de este mes aumentó hasta Mayo, disminuyó durante Junio y volvió a aumentar en Julio, alcanzando su valor máximo

(0.960 μg at $\text{P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en Agosto. Después el parámetro fluctuó hasta el término del estudio (Tabla 30).

La conclusión fue similar a la obtenida en el caso de la estación No Batea. La concentración de fosfatos en la estación Batea también fluctuó bastante a lo largo del período estudiado y los valores más pequeños se observaron asimismo en primavera.

Tabla 30. Variación temporal de la concentración de fosfatos ($\mu\text{g at P-PO}_4^{3-}/\text{l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Febrero 1982 - Noviembre 1982.

ESTACION	NO BATEA				BATEA			
	Sup	5 m	10 m	15 m	Sup	5 m	10 m	15 m
Febrero 1982	0.460	0.460	0.440	0.480	0.560	0.500	0.460	0.520
Marzo 1982	0.285	0.285	0.505	0.295	0.260	1.025	0.305	0.450
Abril 1982	0.350	0.320	0.320	0.420	0.380	0.330	0.395	0.475
Mayo 1982	0.340	0.330	0.320	0.360	0.360	0.450	0.515	0.725
Junio 1982	0.340	0.460	0.490	0.840	0.460	0.480	0.460	0.540
Julio 1982	0.320	0.320	0.490	0.580	0.440	0.340	0.520	0.640
Agosto 1982	0.330	0.440	0.720	0.640	0.505	0.540	0.740	0.960
Septiembre 1982	0.550	0.550	0.420	0.530	0.390	0.420	0.530	0.725
Octubre 1982	0.440	0.400	0.420	0.410	0.340	0.550	0.645	0.910
Noviembre 1982	0.440	0.410	0.535	0.540	0.360	0.445	0.535	0.710

4. DISCUSSION

4.1 NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

4.1.1 VARIACIÓN ESPACIAL DEL NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

4.1.1.1 Variación horizontal en la ría de Arosa

La variación horizontal del parámetro en las cuatro profundidades estudiadas siguió la norma de disminuir a medida que se alejaba de la costa (Tabla 31).

Tabla 31. Variación horizontal de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	NUM. BACT. TOT. ($\times 10^8$ células/l)	
	BATEA	NO BATEA
Superficie	13.44	11.37
5	10.89	9.74
10	9.46	8.04
15	9.93	7.24

La disminución del número de bacterias totales hacia el exterior de la ría es paralela al grado de eutroficación, que también disminuye en la misma dirección, como consecuen-

cia de la reducción de los aportes orgánicos de los ríos y de los aportes antropogénicos.

La variación horizontal de la abundancia bacteriana también se debe a la disminución, hacia el exterior de la ría, de las partículas orgánicas resultantes de la actividad biológica del mejillón en las bateas. Las bacterias planctónicas colonizan estos residuos orgánicos, donde encuentran soporte y alimento para el desarrollo de sus poblaciones.

Nuestras observaciones son similares a las observadas en el fiordo de Kiel, Alemania (Zimmermann, 1977; Meyer-Reil, 1978), en la zona costera de Los Angeles, EE UU (Sullivan et al., 1978), en el estuario del río Essex, EE UU (Wright, 1978), en la zona costera de Long Island, EE UU (Ferguson y Palumbo, 1979), en la bahía del Sur de California (Fuhrman et al., 1980), en la bahía de Tokio (Kogure et al., 1980), en el golfo de Finlandia (Väätänen, 1980), en el estuario del río Fraser, Canadá (Bell y Albright, 1981), en la zona costera de Georgia, EE UU (Newell y Fallon, 1982), en varios perfiles perpendiculares a la costa en el Mar de los Sargazos y en el Mar Caribe (Sieburth y Davis, 1982), en la desembocadura del río Hudson, EE UU (Ducklow y Kirchman, 1983), en la zona costera de Portugal (Rheinheimer y Schmaljohann, 1983), en el estuario de La Gironde, Francia (Prieur et al., 1984), en el fiordo de Schlei, Alemania (Gast, 1985) y en el estuario de St. Lawrence, Canadá (Painchaud et al., 1987).

4.1.1.2 Variación vertical en la estación No Batea

Los números de bacterias totales/l presentaron una variación vertical apreciable en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea (Figura 13).

La población bacteriana mayor se observó en el agua de superficie y fue disminuyendo gradualmente a medida que aumentaba la profundidad. Esta disminución se debe al descenso de la temperatura, un hecho que no favorece los procesos de división celular.

Otras variaciones verticales similares a ésta fueron las observadas en el estuario del río Newport, EE UU (Palumbo y Ferguson, 1978), en el golfo de Maine, EE UU (Wright, 1978), en el estrecho de Davis, Canadá (Bunch, 1979), en la zona costera de Long Island, EE UU (Ferguson y Palumbo, 1979), en la marisma de Palo Alto, EE UU (Harvey y Young, 1980), en la zona costera del Adriático Central (Krstulovic y Sobot, 1982), en el canal de la Mancha (Linley et al., 1983), en la zona costera de Portugal (Rheinheimer y Schmaljohann, 1983), en la rada de Brest, Francia (Jacq y Prieur, 1986), en el área del Georges Bank, EE UU (Hobbie et al., 1987), en el estuario de St. Lawrence, Canadá (Painchaud et al., 1987) y en la bahía de Chesapeake, EE UU (Malone et al., 1986; Malone y Ducklow, 1990).

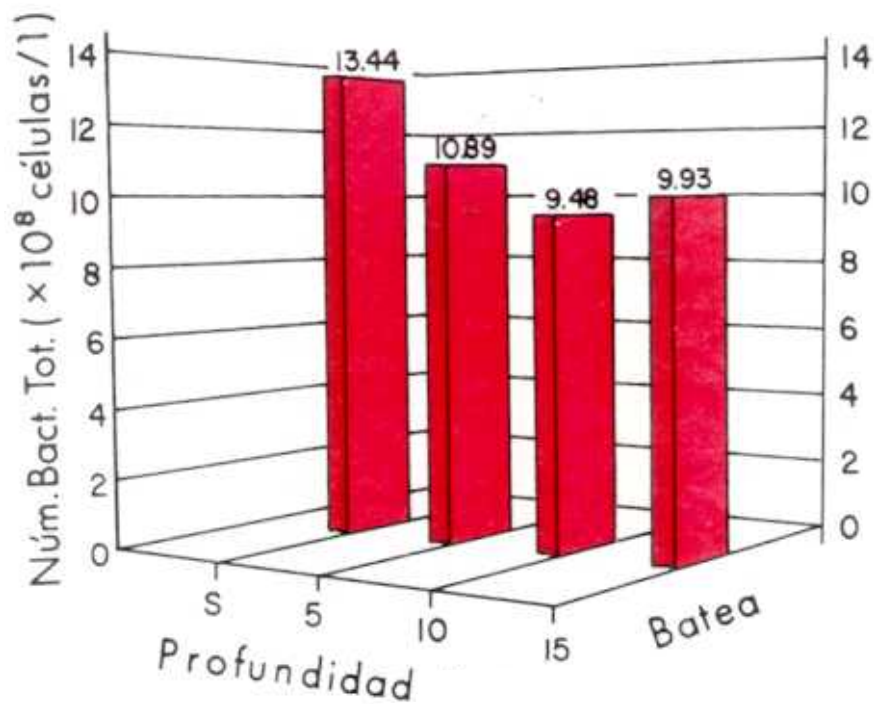
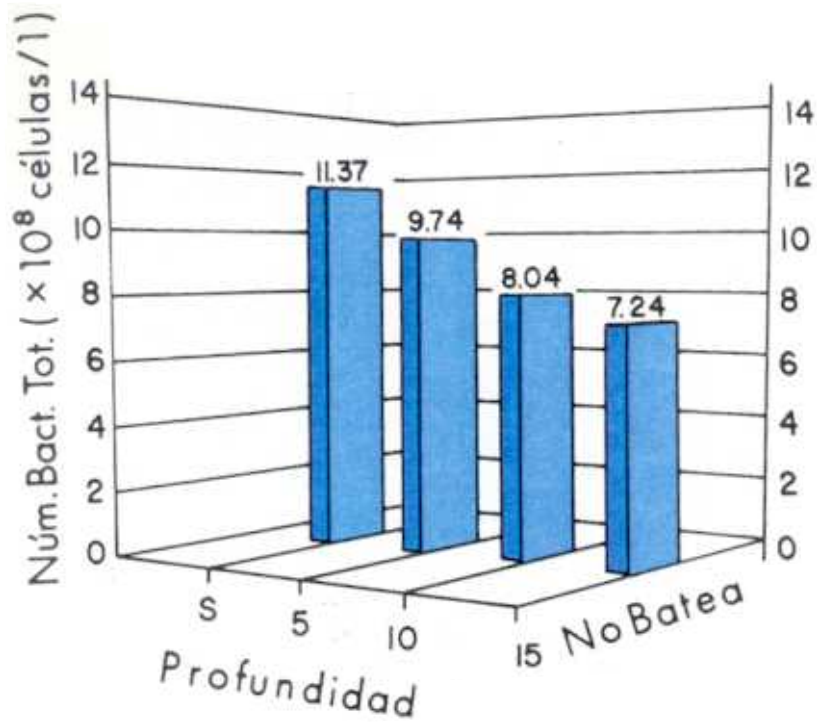


Figura 13. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

4.1.1.3 Variación vertical en la estación Batea

Los números de bacterias totales/l también presentaron una variación vertical apreciable en la columna de agua de la estación Batea (Figura 13).

La población bacteriana mayor se observó en el agua de superficie y disminuyó hasta los 10 metros. Sin embargo, a partir de esta profundidad, el número de bacterias inició un aumento.

El aumento de la población bacteriana observado en la profundidad de 15 metros, bastante próxima al fondo en esta estación, es el resultado de la actuación de varios procesos.

En primer lugar, el mejillón es un organismo que filtra volúmenes considerables de agua y que retiene las partículas suspendidas en ella. Una gran parte de estas partículas incorporadas por el mejillón son expulsadas como heces o pseudoheces, y terminan por sedimentarse (Tenore et al., 1982). Cabanas et al. (1979), dan una producción de sedimento seco en forma de biodepósitos de mejillón de 190 Kg/día por batea, de los que 31.6 Kg son de materia orgánica. Los biodepósitos son partículas con un elevado contenido energético y de nitrógeno, y durante su recorrido hasta llegar a depositarse en el fondo resultan colonizadas por bacterias planctónicas, las cuales encuentran en ellas

soporte y alimento que favorecen el aumento de sus poblaciones.

Los procesos de sedimentación citados son de gran importancia en la ría de Arosa, en cuyo fondo - sobre todo en la zona de bateas - se acumulan cantidades considerables de materia orgánica. Starikova (1970) cita que en los sedimentos suficientemente ricos en materia orgánica en que se llegan a dar condiciones anaeróbicas - como es el caso de los sedimentos de la estación Batea -, se producen acumulaciones de materia orgánica disuelta como resultado del metabolismo anaeróbico. Filios y Molof (1972) observaron que los depósitos bénticos liberan material orgánico al agua que está en contacto con ellos. Wood y Chua (1973) comprobaron que los niveles de glucosa en el agua se mantenían mediante aportes del sedimento.

Algunos de los productos orgánicos liberados son ácidos como el acético, el láctico y el propiónico, y otros, son compuestos como el etanol, la acetona, el isopropanol y la glucosa. Estos productos orgánicos pueden pasar a la columna de agua, donde constituyen una fuente importante de carbono y energía para las bacterias (Doetsch y Cook, 1973; Jorgensen, 1982 y Wainright, 1990).

Una liberación de materia orgánica disuelta de los sedimentos, similar a ésta, afecta al número de bacterias

presentes en el agua más próxima al fondo de la estación Batea.

Un tercer hecho que contribuye al aumento de la población bacteriana a 15 metros de profundidad es el proceso de resuspensión de los sedimentos del fondo, muy próximos a la citada profundidad en el caso de la estación Batea.

Hay que tener presente que los sedimentos, en general, presentan poblaciones de bacterias hasta mil veces mayores que las de la columna de agua (Hobbie, 1979; Meyer-Reil, 1984) y que al ser resuspendidos, aumentan considerablemente la cantidad de bacterias presentes en las capas de agua inmediatas.

La resuspensión de los sedimentos se produce como consecuencia de la actuación de diferentes factores, unos de tipo biológico, como la actividad de algunos organismos bentónicos (Gray, 1974; Rhoads, 1974 y Aller, 1978) y, otros, de naturaleza no biológica, como la erosión causada por corrientes de fondo, de marea, por oleaje, etc..., (Steele et al., 1970; Riedl et al., 1972; Webb y Theodor, 1972; Rhoads et al., 1978 y Grant et al., 1982).

Finalmente, la resuspensión está favorecida en la ría de Arosa por el rozamiento contra el fondo de las cadenas que constituyen el sistema de anclaje de las bateas.

El efecto de la resuspensión de los sedimentos en el número de bacterias ya había sido observado en la bahía de Kiel, Alemania (Zimmermann, 1977), en la zona costera de Long Island, EE UU (Ferguson y Palumbo, 1979), en el estuario del río Newport, EE UU (Palumbo, 1980), en una marisma próxima al Cabo Cod, EE UU (Kirchman et al., 1984), en aguas costeras de Georgia, EE UU (Wainright, 1985) y en la bahía de Nueva York, EE UU (Ferguson et al., 1987).

4.1.2 VARIACION TEMPORAL DEL NUMERO DE BACTERIAS TOTALES

4.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

Los números de bacterias totales/l variaron temporalmente en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea (Figura 14). Esta variación temporal presentó un período de homogeneidad de los valores del número de bacterias en Noviembre, probablemente como consecuencia de los procesos de mezcla vertical que tienen lugar en esa época en la columna de agua y que determinan su homogeneidad.

Las poblaciones bacterianas fueron menores durante los meses de invierno debido a la baja temperatura del agua, la cual no favorece los procesos de división celular. Es importante resaltar que los valores mínimos de las cuatro

NO BATEA

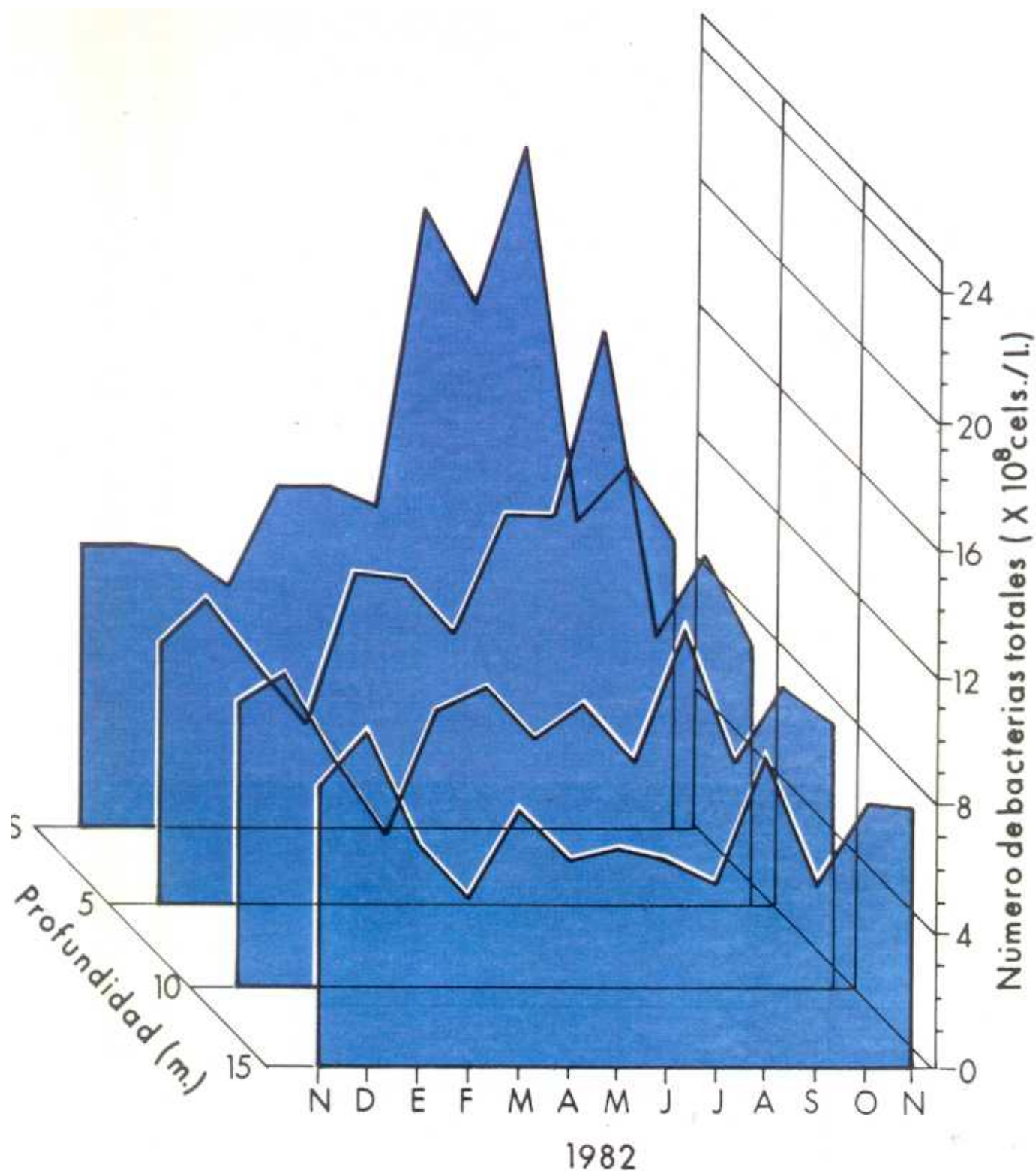


Figura 14. Variación temporal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en la estación No Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

profundidades estudiadas coincidieron todos en el mes de Febrero.

En primavera, las poblaciones de bacterias iniciaron un aumento, que fue mucho más acusado durante los meses de verano. Este aumento fue debido a la elevación de la temperatura del agua, que favorece el desarrollo de estas poblaciones.

Sin embargo, la temperatura no es el único factor responsable de las variaciones del número de bacterias totales, y una prueba de ello fue el aumento observado en Marzo, cuando la temperatura del agua de la ría es todavía baja. En este mes tiene lugar la floración primaveral del fitoplancton, produciéndose una gran abundancia de células fitoplanctónicas (Campos y Mariño, 1984). Estas liberan una cantidad considerable de sustratos orgánicos, como lo indican los datos del parámetro (K_t+S_n) (Tabla 12), que son utilizados por las bacterias heterótrofas. Este aumento de los niveles de sustrato es otro factor que estimula el desarrollo de las poblaciones bacterianas (Bell et al., 1974; Larsson y Hagström, 1979; Fuhrman et al., 1980; Azam et al., 1983; Chrost y Faust, 1983; Ducklow, 1983; Fenchel, 1984; Ducklow y Hill, 1985; Eberlein y Brockmann, 1986; Bratbak, 1987 y Cole et al., 1988).

Los números de bacterias fueron mayores durante los meses de verano, época en la que concurren los dos hechos

favorables antes señalados: temperatura elevada y floraciones fitoplanctónicas rápidas de carácter esporádico (Campos y Mariño, 1984). Los valores máximos de superficie, 5 y 10 metros, coincidieron en el mes de Agosto. Los valores máximos del verano presentaron importantes diferencias entre sí, debido a que la elevación de la temperatura determinó la estratificación de la columna de agua y las poblaciones bacterianas se desarrollaron en función de la temperatura y la cantidad de nutrientes que existían en la profundidad a la que se encontraban.

A principios del mes de Octubre tuvo lugar en la ría de Arosa un proceso de "marea roja", que obligó a una prohibición temporal de la extracción de mejillón. Durante ese período de tiempo se observó un aumento del número de bacterias totales en toda la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea, sobre todo a 10 y 15 metros de profundidad. Este aumento se debió, a la estimulación producida por la mayor disponibilidad de sustratos orgánicos excretados por la proliferación de células fitoplanctónicas (Bell et al., 1974; Laanbroek et al., 1985; Romalde et al., 1990).

La relación entre abundancia bacteriana y temperatura del agua también fue bastante clara durante el otoño, época en la que tuvo lugar una disminución simultánea de ambos parámetros en las cuatro profundidades.

En resumen, las poblaciones de bacterias totales de la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea, fueron menores en invierno y mayores en verano. Esta misma situación se observó en la marisma de Georgetown, EE UU (Wilson y Stevenson, 1980), en la bahía de Fundy, Canadá (Cammen y Walker, 1982), en el estuario del río Essex, EE UU (Wright y Coffin, 1983), en una marisma de Cape Cod, EE UU (Kirchman et al., 1984), en el fiordo de Schlei, Alemania (Gast, 1985), en el área del Georges Bank, EE UU (Hobbie et al., 1987) y en la zona costera de Bilbao (Iriberry et al., 1987).

4.1.2.2 Variación temporal en la estación Batea

Los números de bacterias totales/l también variaron temporalmente en la columna de agua de la estación Batea (Figura 15). Esta variación temporal no presentó un período de homogeneidad a lo largo de todo el ciclo anual.

Las poblaciones bacterianas fueron menores en invierno, debido a la baja temperatura del agua durante esa época, pero los valores mínimos de las cuatro profundidades estudiadas no coincidieron en el mismo mes.

Desde Junio hasta Agosto, se apreció una tendencia, común a las cuatro profundidades, de aumento del número de bacterias totales. Los valores altos de cada profundidad,

BATEA

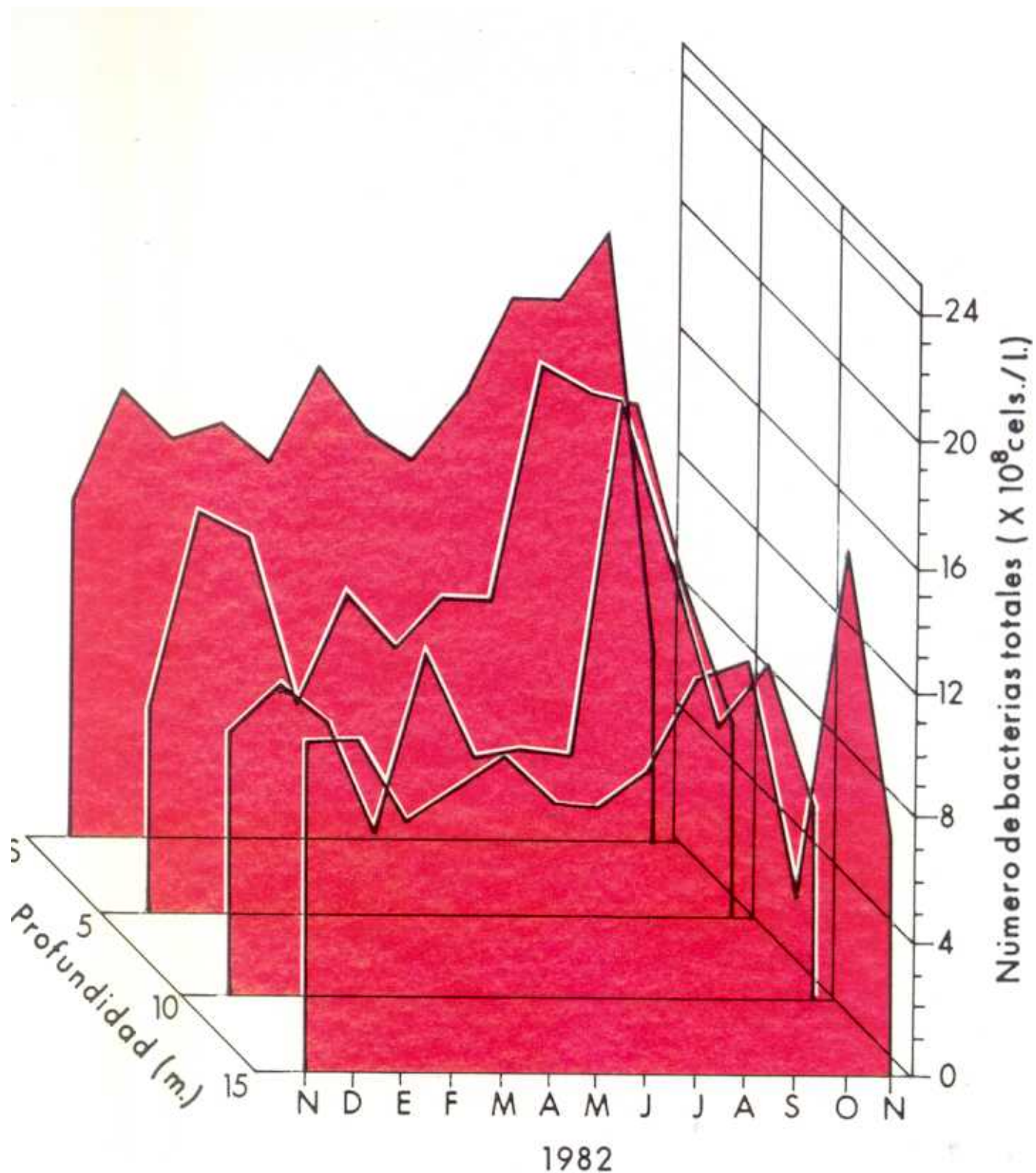


Figura 15. Variación temporal del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en la estación Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982.

tampoco coincidieron en el mismo mes. Después de Agosto, se observó otra tendencia también común, puesto que disminuyeron las poblaciones bacterianas en toda la columna de agua.

A principios del mes de Octubre, como consecuencia del proceso de "marea roja" que tuvo lugar en la ría de Arosa, se observó un aumento de los números de bacterias totales en la columna de agua. Este aumento se manifestó claramente en superficie, donde el parámetro alcanzó el valor máximo del ciclo, pero, sobre todo, fue más importante a 15 metros de profundidad, cuyo valor se triplicó en relación al del mes anterior. Las causas de este aumento fueron las mencionadas en la variación temporal de la estación No Batea.

4.1.3 ESTUDIO COMPARATIVO DE LOS NUMEROS DE BACTERIAS TOTALES DE LAS ESTACIONES NO BATEA Y BATEA

4.1.3.1 Estudio comparativo de la variación espacial (vertical)

Al comparar las variaciones verticales de los números de bacterias de las dos estaciones, debemos tener en cuenta que en la estación Batea se producen pérdidas de la abundancia bacteriana por varias causas.

Por una parte, están las pérdidas debidas a la propia actividad filtradora del mejillón, capaz de filtrar volu-

menes considerables de agua y de retener las partículas suspendidas en ella. Dado que estas partículas tienen numerosas bacterias adheridas a su superficie, se producirán disminuciones del número de bacterias presentes en la columna de agua. Unas pérdidas semejantes, debidas a la filtración de partículas por moluscos bivalvos, ya habían sido citadas previamente (Dame et al., 1980; Prieur, 1981; Birkbeck y McHenery, 1982; Wright et al., 1982; Seiderer et al., 1984; Bernard, 1989 y Kemp et al., 1990).

Por otra parte, también es necesario considerar en esta estación que las partículas expulsadas por el mejillón en forma de heces o pseudoheces - que son colonizadas por bacterias planctónicas - sedimentan y terminan depositándose en el fondo, como lo prueban los datos de la concentración de sólidos en suspensión (Tabla 17). Este hecho también representa otra disminución de bacterias para la columna de agua de la batea. Unas pérdidas similares, producidas en este caso por sedimentación de partículas, pseudoheces y microorganismos, ya habían sido citadas con anterioridad (Honjo y Roman, 1978; Walsby y Reynolds, 1980; Honjo, 1982; Reynolds, 1984 y Pedrós-Alió et al., 1989).

Sin embargo, y a pesar de todas estas pérdidas, la primera diferencia que se observa al comparar las variaciones verticales, es que la estación Batea presentó una mayor abundancia bacteriana en toda la columna de agua, que la estación No Batea (Figura 16). Las medias anuales de los

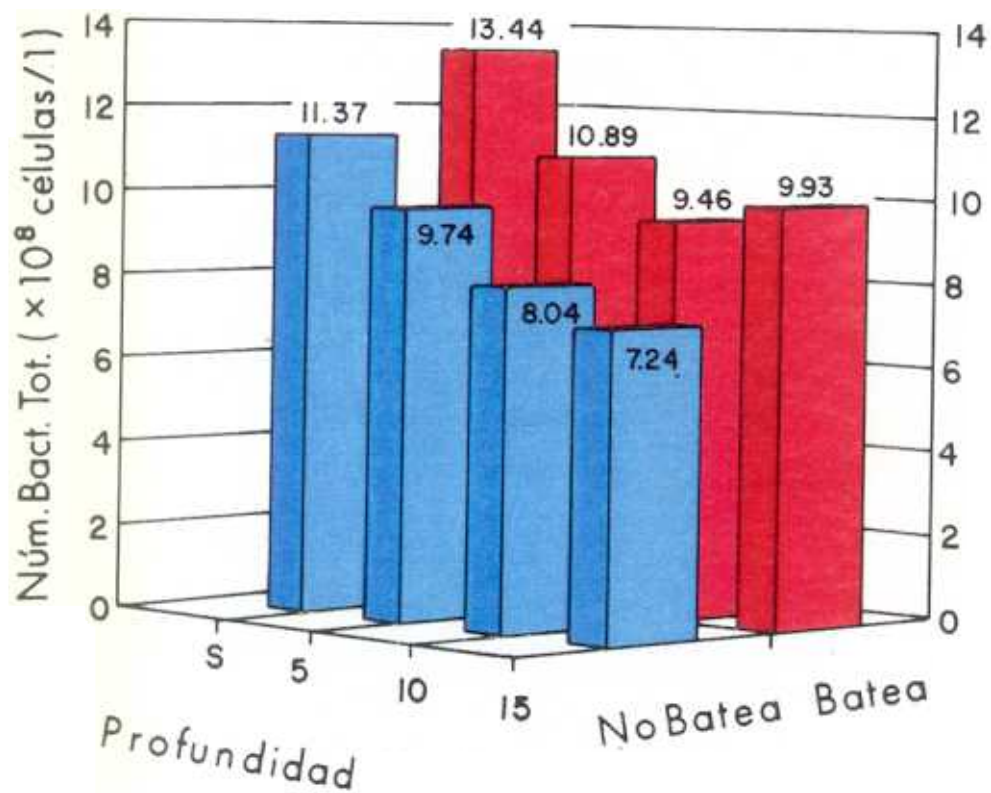


Figura 16. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Noviembre 1981 - Noviembre 1982

números de bacterias totales/l de la estación Batea fueron de 1.1 a 1.4 veces mayores que las correspondientes de la estación No Batea.

Un factor decisivo que contribuye a aumentar la población bacteriana de la estación Batea, y a reducir en parte las pérdidas anteriores, es la distancia a la costa. El número de bacterias en el medio marino aumenta a medida que se aproxima a la costa, por lo que la mayor abundancia bacteriana de la estación Batea podría deberse a su mayor proximidad a tierra y a los aportes que recibe de ella. Sin embargo, esta proximidad a tierra no es el único factor que influye en el número de bacterias presentes en la batea, como lo prueba el que todos los recuentos directos de bacterias que realizamos en estaciones más internas y costeras de la ría de Arosa, fueran siempre inferiores a los obtenidos en la estación Batea (Hanson et al., 1986a).

Otro factor importante es que gran parte de las partículas resultantes de la actividad biológica que tiene lugar en la batea, son colonizadas por bacterias, con lo cual aumenta su número a lo largo de toda la columna de agua.

Otra diferencia observada al comparar las variaciones verticales del número de bacterias totales/l de las estaciones No Batea y Batea es que, en ambas, las poblaciones disminuyeron a medida que aumentó la profundidad, con la excepción de la profundidad de 15 metros de la estación

Batea, en la que se observó un aumento de este parámetro (Figura 16). La razón de este aumento es su proximidad al fondo, por lo que está sometida a la influencia de varios factores, ya citados anteriormente, como el transporte vertical de las partículas colonizadas por bacterias, la resuspensión de sedimentos, la acción de rozamiento de la cadena de la misma batea,...etc. Todos estos factores contribuyen al aumento de la población bacteriana a lo largo de toda la columna de agua de la batea, aunque dicho aumento es más ostensible en la profundidad de los 15 metros.

Las poblaciones de bacterias de esta misma profundidad, en la estación No Batea, son bastantes menores porque no están afectadas por partículas derivadas de la actividad del mejillón, ni por los procesos de resuspensión de sedimentos, y porque, además, se trata de una zona con una fuerte corriente.

4.1.3.2 Estudio comparativo de la variación temporal

Las variaciones mensuales de los números de bacterias totales/l de las estaciones No Batea y Batea fueron muy distintas. La evolución temporal del parámetro resultó bastante similar en las cuatro profundidades estudiadas de la estación No Batea, mientras que esta semejanza no existió en la estación Batea (Figuras 14 y 15).

En el ciclo anual de la estación No Batea, todos los valores mínimos del parámetro coincidieron en el mismo mes (Febrero), así como también lo hicieron los valores máximos (Agosto). Estas coincidencias no se produjeron nunca en el ciclo anual de la estación Batea.

Otra diferencia observada es que, en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea, el número de bacterias presentó un período de homogeneidad en Noviembre, mientras que la estación Batea no manifestó esta característica en ningún momento a lo largo del ciclo anual.

Por otra parte, el aumento de las poblaciones bacterianas en la época cálida, se inició antes en la estación No Batea (Junio), que en la estación Batea (Julio). Este aumento fue mayor en el agua de superficie de la estación No Batea que en la estación Batea, al contrario que en el resto de las profundidades, en las que el incremento fue mayor en la estación Batea.

El proceso de "marea roja", que ocurrió a principios de Octubre, determinó un aumento del número de bacterias totales/l en las dos estaciones. Sin embargo, comparativamente, este aumento fue más intenso en la columna de agua de la estación Batea, sobre todo en superficie y a 15 metros de profundidad, cuyos números de bacterias totales fueron el doble de los correspondientes valores de la estación No Batea (Figura 17).

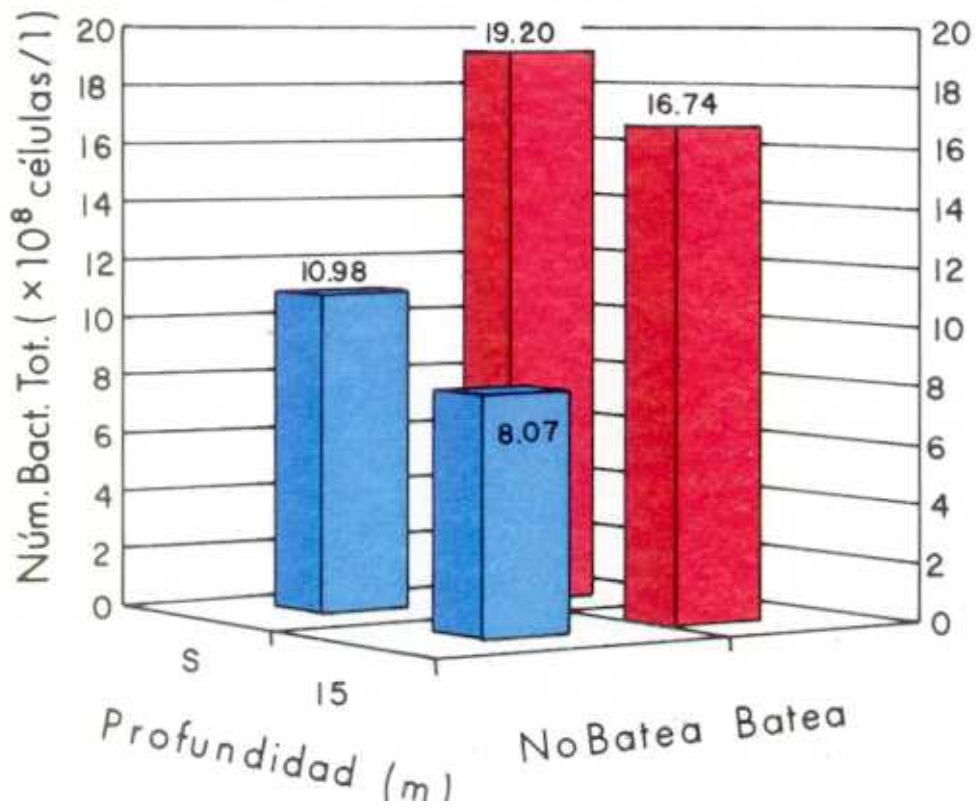


Figura 17. Efecto de la "marea roja" en el número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) de las estaciones No Batea y Batea

4.1.3.3 Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos

Se ha elaborado una tabla general con los números de bacterias totales obtenidos por varios autores en diferentes ecosistemas marinos. Esta tabla, debido a sus fines comparativos, sólo incluye los valores que se obtuvieron en el rango de profundidades estudiadas en este trabajo, utilizándose el método del recuento directo (filtro de membrana del mismo poro, idéntico colorante, etc...) (Tabla 32). Algunos de los datos incluidos en esta tabla son sólo aspectos momentáneos, que no reflejan variaciones de tipo temporal.

El rango de variación del número de bacterias totales en esta tabla oscila entre un valor mínimo de 0.28×10^8 células/litro en el Mar de los Sargazos (Liebezeit et al., 1980) y un máximo de 6000×10^8 células/litro en la rada de Brest, Francia (Jacq y Prieur, 1986).

Todos los números de bacterias totales de la estación No Batea de la ría de Arosa, están comprendidos dentro del rango de valores de esta tabla. La estación Batea presentó mayor número de bacterias totales en toda la columna de agua, pero no superó el rango de distribución de este parámetro.

La tabla pone de manifiesto que, en general, los números de bacterias totales de los diferentes ecosistemas mari-

nos varían poco, con la excepción de los estuarios pequeños (rada de Brest, estuario del río Newport, bahía de Concepción, marisma de Georgetown, etc...), los cuales presentan números de bacterias mayores que los obtenidos en estuarios más abiertos. Esto es debido a la mayor influencia de la materia orgánica alóctona en los estuarios pequeños, o bien a una producción primaria superior, resultante de los aportes de nutrientes procedentes de tierra.

Tabla 32. Número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	NUMERO BACTERIAS TOTALES ($\times 10^8$ céls/l)	REFERENCIA
Estuario del río Newport, (EE UU)	Superficie	27-50.3	Bowden, 1977
Aguas costeras ricas del Sur de Africa	Superficie	63	Hobbie et al., 1977
Aguas oceánicas profundas de Africa	Superficie	16	Hobbie et al., 1977
Mar Báltico	Superficie	4-17	Gocke, 1977a
Bahía de Kiel, (Alemania)	2	6.1-22.2 (\bar{x} =14.6)	Zimmermann, 1977
Fiordo de Kiel, (Alemania)	2	15.1-53.4 (\bar{x} =30.9)	Zimmermann, 1977
" " "	10	12.9-41.9 (\bar{x} =24.7)	" "
Región central Pacífico Norte	Superficie	1.4	Carlucci y Williams, 1978
Mar de Beaufort, (Canadá)	Superficie	1.5-4.5	Griffiths et al., 1978
Zona costera de Los Angeles, (EE UU)	Superficie	1.2-64	Sullivan et al., 1978
Estuario del río Essex, (EE UU)	Superficie	40.5-82.9	Wright, 1978
Golfo de Maine, (EE UU)	Superficie	18.7	Wright, 1978
" " "	5	15.9	" "
" " "	10	17.5	" "
" " "	15	6.6	" "
Estrecho de Davis, (Canadá)	Superficie	0.83-12.9	Bunch, 1979
" " "	5	0.48-9.12	" "
Zona costera de Long Island, (EE UU)	Superficie	10-40	Ferguson y Palumbo, 1979
Zona de Askö, (Suecia)	Superficie	2-23	Hagström et al., 1979
" " "	5	2-23	" "
" " "	10	2-23	" "
" " "	15	2-17	" "
Mar de Los Sargazos	5	4.2	Johnson y Sieburth, 1979
Bahía de Narragansett, (EE UU)	5	18	Johnson y Sieburth, 1979
Mar Báltico	Superficie	12-31	Meyer-Reil et al., 1979
Fiordo de Kiel, (Alemania)	Superficie	3-13	Meyer-Reil et al., 1979
Arrecife de Lizard Island, (Australia)	Superficie	1-6	Horiarty, 1979
Costa Oeste de Sudáfrica	Superficie	0.7-36.2	Field et al., 1980

Tabla 32 (Cont.). Número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	NUMERO BACTERIAS TOTALES ($\times 10^8$ céls/l)	REFERENCIA
Bahía del Sur de California, (EE UU)	Superficie	4-16	Fuhrman et al., 1980
" " "	10	4-19	" "
Estuario del río Humber, (Inglaterra)	Superficie	5.3-521.5	Goulter et al., 1980
Marisma de Palo Alto, (EE UU)	Superficie	83-104 (\bar{x} =92)	Harvey y Young, 1980
Marisma de Sippewissett, (EE UU)	Superficie	134-285 (\bar{x} =199)	Harvey y Young, 1980
Bahía de Tokio, (Japón)	Superficie	15-78	Kogure et al., 1980
" " "	5	14-84	" "
" " "	10	39-58	" "
" " "	15	13	" "
Bahía de Sagami, (Japón)	Superficie	3.1-25.1	Kogure et al., 1980
" " "	10	2.5-19.9	" "
Corriente de Kurosiwo	Superficie	12.6	Kogure et al., 1980
" " "	10	11.2	" "
Mar de Los Sargazos	3	0.28	Liebezeit et al., 1980
Estuario del río Newport, (EE UU)	Superficie	18.7-209 (\bar{x} =55.4)	Palumbo, 1980
Pacífico Norte	Superficie	10	Williams et al., 1980
Marisma de Georgetown, (EE UU)	Superficie	10-190	Wilson y Stevenson, 1980
Estuario del río Fraser, (Canadá)	Superficie	64-120	Bell y Albright, 1981
Estuario del río Humber, (Inglaterra)	Superficie	18-454	Bent y Goulter, 1981
Estrecho de Mc.Murdo, (Antártida)	Superficie	0.61-9.6	Hodson et al., 1981a
Isla de Sapelo, (EE UU)	Superficie	37-174	Newell y Christian, 1981
Mar Negro	capa eufótica	1-2	Sorokin, 1981
Zona del afloramiento de Perú	capa eufótica	10-50	Sorokin, 1981
Costa Sur de Finlandia	Superficie	5.5-47	Väätänen, 1981
Marisma de Georgetown, (EE UU)	Superficie	21.9-82.8	Wilson et al., 1981
Mar Caribe	15	4-10	Burney et al., 1982
Bahía de Fundy, (Canadá)	Superficie	2-40	Cammen y Walker, 1982
Océano Artico	2	1.7-3.6	Dahlbäck et al., 1982

Tabla 32 (Cont.). Número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	NUMERO BACTERIAS TOTALES ($\times 10^8$ céls/L)	REFERENCIA
Bahía de Chesapeake, (EE UU)	Superficie	48-64	Ducklow, 1982
" " "	5	62.5-76	" "
" " "	10	12.5-71	" "
" " "	15	24-61	" "
Bahía de Nueva York, (EE UU)	Superficie	7.5-15	Ducklow et al., 1982
Limfjord, (Dinamarca)	Superficie	15-35	Fenchel, 1982
" " "	5	15-35	" "
Fiordo de Kysing, (Dinamarca)	Superficie	7-40	Jorgensen, 1982
Zona costera Adriático Central	Superficie	3.3-30.2	Krstulovic y Sobot, 1982
" " " "	10	2.3-7.9	" " "
Zona costera de Georgia, (EE UU)	Superficie	26-92	Newell y Fallon, 1982
" " " "	5	75	" " "
" " " "	10	31	" " "
" " " "	15	30	" " "
Desembocadura del río Hudson, (EE UU)	Superficie	10-14	Ducklow y Kirchman, 1983
Bahía de Sagami, (Japón)	Superficie	2-12.9	Fukami et al., 1983
Mar Céltico	Superficie	5.2	Joint y Pomroy, 1983
" " "	10	4.6	" " "
Afloramiento de Benguela, (Sudáfrica)	Superficie	3.9-26.8	Linley et al., 1983
" " " "	10	6.7-25.9	" "
Mar Céltico	2	2.9	Linley et al., 1983
" " "	10	3.5	" " "
Canal de la Mancha	4	18.8	Linley et al., 1983
" " "	12	17.1	" " "
" " "	14	17.7	" " "
Hamelin Pool, (Australia)	Superficie	3.8-15	Moriarty, 1983
Costa de Portugal	2	8.2-39.7	Rheinheimer et al., 1983
Estuario del río Essex, (EE UU)	Superficie	15-31.2	Wright y Coffin, 1983

Tabla 32 (Cont.). Número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	NUMERO BACTERIAS TOTALES ($\times 10^8$ céls/l)	REFERENCIA
Costa de EE UU del golfo de Méjico	5	9.5-13.8	Ferguson y Sunda, 1984
Canal de la Mancha	2-12	2.8-16.5	Holligan et al., 1984
Marisma de Sippewissett, (EE UU)	Superficie	1.2-38	Kirchman et al., 1984
Bahía de Chesapeake, (EE UU)	Superficie	37	Paul y Carlson, 1984
Bajos de Nantucket, (EE UU)	7	16.9	" " "
Corriente del Golfo	7	7.9	" " "
Estuario de La Gironde, (Francia)	Superficie	0.1-5	Prieur et al., 1984
Limfjord (Dinamarca)	Superficie	7-32	Riemann et al., 1984
Estuario del río Rhode, (EE UU)	Superficie	3-539	Rublee et al., 1984
Bahía de Arcachon, (Francia)	Superficie	36	Van Wambeke et al., 1984
Bahía de Resurrección, (Alaska)	Superficie	0.5-6.8	Button y Robertson, 1985
Fiordo de Schlei, (Alemania)	Superficie	50-500	Gast, 1985
Mar Báltico	2	26-55	Gast, 1985
" "	10	4-64	" "
Mar de Irlanda	4	10	Turley y Lochte, 1985
Aguas de playa de Barcelona	Superficie	0.4-215	Vives-Rego y Vaqué, 1985
Aguas costeras Sur California, (EE UU)	7-15	1.8-2.4	Alldredge et al., 1986
Plataforma continental Atlántico Norte	7-15	5.5	" " "
Corriente del Golfo	7-15	5.3-10.4	" " "
Giro caliente 82B (Atlántico Norte)	7-15	2.9-9.1	" " "
Ría de Arosa	Superficie	2.5-13	Hanson et al., 1986a
" "	5	3.1-8.2	" "
" "	10	4.4-6.3	" "
" "	15	3.3-3.7	" "
Giro frío P (Corriente del Golfo)	5	3.6-6.3	Hanson et al., 1986b
Mar de los Sargazos	5	4-7	" " "
Talud costero de Virginia, (EE UU)	10	4.4	" " "
Rada de Brest, (Francia)	Superficie	1-6000	Jacq y Prieur, 1986

Tabla 32 (Cont.). Número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	NUMERO BACTERIAS TOTALES ($\times 10^8$ céls/l)	REFERENCIA
Bahía de Chesapeake, (EE UU)	Superficie	60-120	Malone et al., 1986.
" "	5	30-120	" " "
" "	10	30-90	" " "
" "	15	30-60	" " "
Plataforma continental de Galicia	5	2.6-11.3	Santiago, 1986 (no publ.)
" " "	10	2.7-13.7	" "
Estuario de Delaware, (EE UU)	Superficie	10-80	Coffin y Sharp, 1987
Georges Bank, (EE UU)	Superficie	1.9-27	Hobbie et al., 1987
Zona costera de Bilbao	Superficie	3.7-13.3	Iriberry et al., 1987
Estuario de St Lawrence, (Canadá)	Superficie	5-30	Painchaud et al., 1987
Costa SE de EE UU	10	11.3-42.3	Hanson y Robertson, 1988
" " "	15	7.9-21.3	" " "
Bahía de Concepción, (Chile)	Superficie	23.2-225	Pantoja et al., 1989
Zona costera bahía de Chesapeake, (EE UU)	Superficie	4-60	Malone y Ducklow, 1990
Mar del Norte	Superficie	3-30	Van Duyl et al., 1990
Mares de Banda y Arafura, (Indonesia)	Superficie	2-9.7	Vosjan et al., 1990
Ría de Arosa: Estación No Batea	Superficie	7-20.8 (\bar{x} =11.4)	Este estudio
" " "	5	5.5-17.6 (\bar{x} =9.7)	" "
" " "	10	4.5-10.8 (\bar{x} =8)	" "
" " "	15	5-10.2 (\bar{x} =7.2)	" "
Ría de Arosa: Estación Batea	Superficie	6-19.2 (\bar{x} =13.5)	Este estudio
" " "	5	6-17.2 (\bar{x} =10.9)	" "
" " "	10	5-18.6 (\bar{x} =9.5)	" "
" " "	15	5.5-16.7 (\bar{x} =9.9)	" "

4.2 ACTIVIDAD HETEROTROFA DE LAS BACTERIAS

4.2.1 VELOCIDAD MAXIMA DE INCORPORACION DE SUSTRATO, V_{max}

4.2.1.1 VARIACION ESPACIAL DE LA V_{max}

4.2.1.1.1 Variación horizontal en la ría de Arosa

La variación horizontal de la V_{max} en las cuatro profundidades estudiadas siguió la norma de ir disminuyendo según se alejaba de la costa (Tabla 33).

Tabla 33. Variación horizontal de las medias anuales de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	V_{max} (μg glucosa/l.h)	
	BATEA	NO BATEA
Superficie	0.552	0.200
5	0.324	0.129
10	0.197	0.081
15	0.131	0.040

La disminución del parámetro hacia el exterior de la ría es paralela al descenso del número de bacterias (Tabla 31) y del grado de eutroficación, el cual disminuye en la misma dirección, a consecuencia de la reducción de los aportes orgánicos de los ríos y de los aportes antropogénicos. Las relaciones de la V_{max} con respecto a estos dos parámetros ya habían sido observadas previamente (Hamilton y Morgan, 1966; Wright y Hobbie, 1966; Hobbie y Wright, 1968; Hobbie, 1969; Thompson y Hamilton, 1973; Gocke, 1977b; Ramsay, 1978; Ferguson y Palumbo, 1979; Bent y Goulder, 1981; Wright y Coffin, 1983).

La variación horizontal de la V_{max} también se debe a la disminución, hacia el exterior de la ría, de las partículas orgánicas resultantes de la actividad biológica del mejillón en las bateas. Las bacterias planctónicas colonizan estas partículas orgánicas, en las que encuentran soporte y alimento para el desarrollo de su actividad heterótrofa.

Otras variaciones horizontales similares a ésta fueron las observadas en la bahía de Tokio, Japón (Seki et al., 1975), en el fiordo de Kiel, Alemania (Gocke, 1977b), en el estuario del río Newport, EE UU (Palumbo y Ferguson, 1978), en el canal de Bristol, Inglaterra (Joint y Pomroy, 1982) y en el estuario del río Essex, EE UU (Wright y Coffin, 1983).

4.2.1.1.2 Variación vertical en la estación No Batea

Las velocidades máximas de incorporación de sustrato presentaron una variación vertical apreciable en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea (Figura 18).

Los valores mayores de la V_{max} se obtuvieron siempre en el agua de superficie, a pesar de que en ella concurrían varios factores desfavorables para el desarrollo de su población bacteriana, tales como la radiación solar, las fluctuaciones de la temperatura y de la salinidad, el potencial redox y también la acumulación de lípidos y sustratos hidrófobos, con lo cual, el sustrato al que los microorganismos de superficie estaban mejor adaptados, no era precisamente el de la glucosa, que fue el que se empleó en este estudio para determinar su actividad.

La V_{max} fue disminuyendo gradualmente a medida que aumentaba la profundidad, debido a la disminución del número de bacterias (Tabla 2), y también al descenso de la temperatura del agua, ya que la actividad bacteriana es muy sensible a los cambios de este último parámetro (Hobbie, 1969).

El valor medio anual de la V_{max} de la población bacteriana de superficie representó un 44% de la actividad heterótrofa total de los 15 primeros metros de la columna de agua (Figura 18).

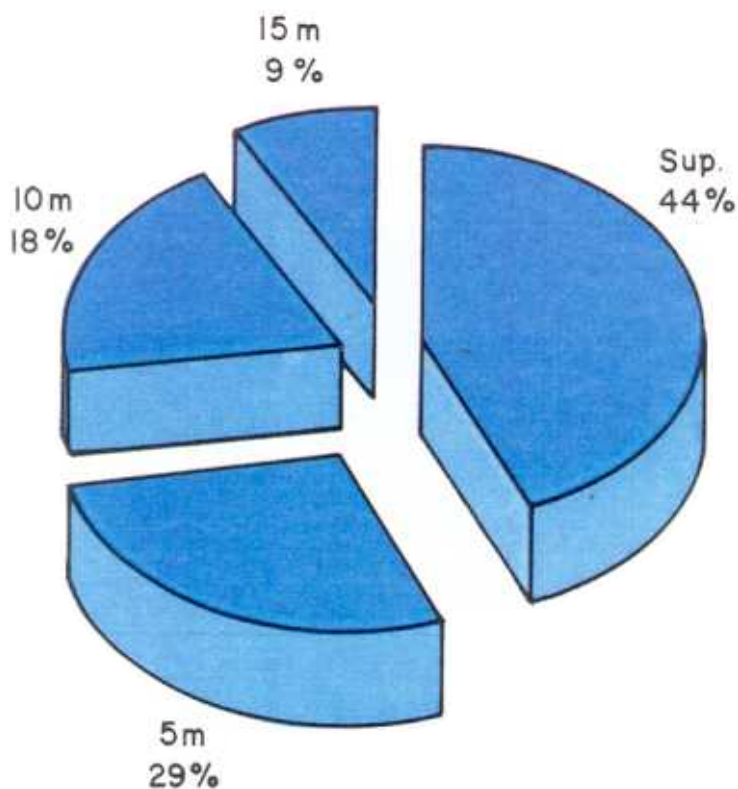
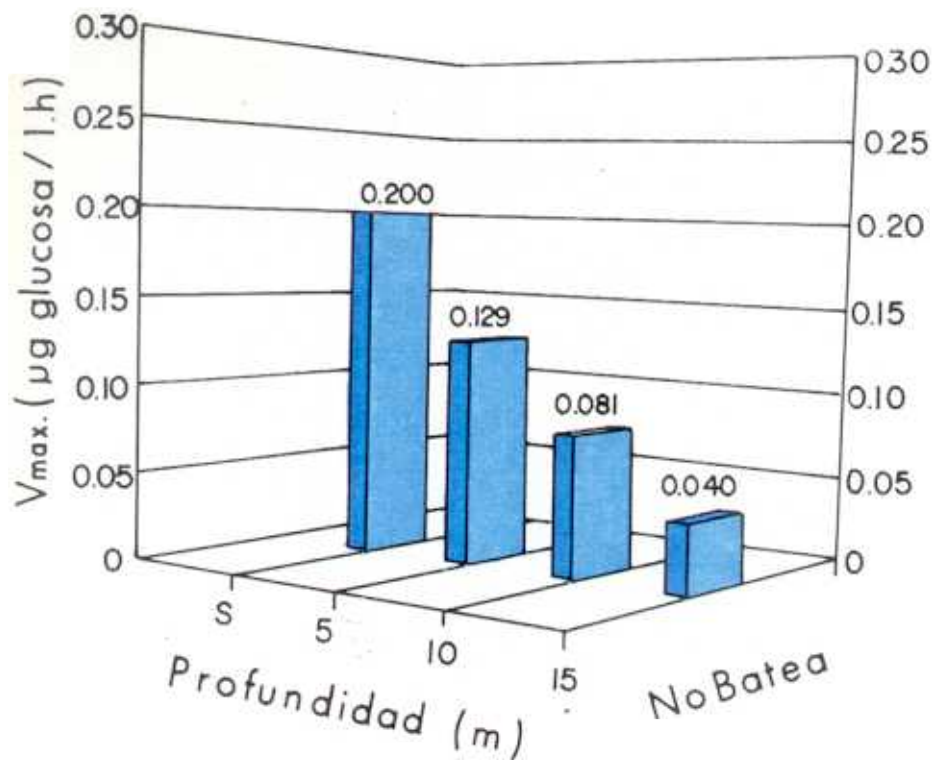


Figura 18. Variación vertical de las medias anuales de la V_{max} ($\mu\text{g glucosa/l.h.}$) y de la actividad heterótrofa (%) de las bacterias en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de la estación No Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

Otras variaciones verticales similares a ésta fueron las observadas en la región central del Océano Atlántico, (Vaccaro et al., 1968), en las aguas costeras del golfo de Maine, EE UU (Wright y Shah, 1975), en el fiordo de Kiel, Alemania (Gocke, 1977b), en la zona costera de Long Island, EE UU (Ferguson y Palumbo, 1979), en la zona costera de Portugal (Gocke et al., 1983) y en la rada de Brest, Francia (Jacq y Prieur, 1986).

4.2.1.1.3 Variación vertical en la estación Batea

Las V_{max} también presentaron una variación vertical apreciable en la columna de agua de la estación Batea (Figura 19). --

En general, la V_{max} mayor se observó en el agua de superficie, y tendía a disminuir a medida que aumentaba la profundidad. Ello se debió al descenso de la temperatura y a la disminución del número de bacterias totales (Tabla 2).

El valor medio anual de la V_{max} de la población bacteriana de superficie, representó un 46% de la actividad heterótrofa total de los 15 primeros metros de la columna de agua (Figura 19).

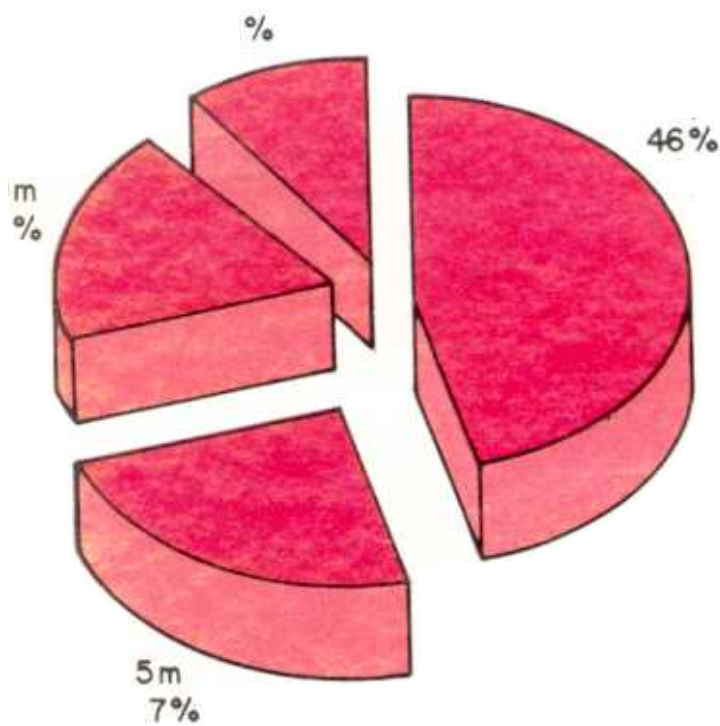
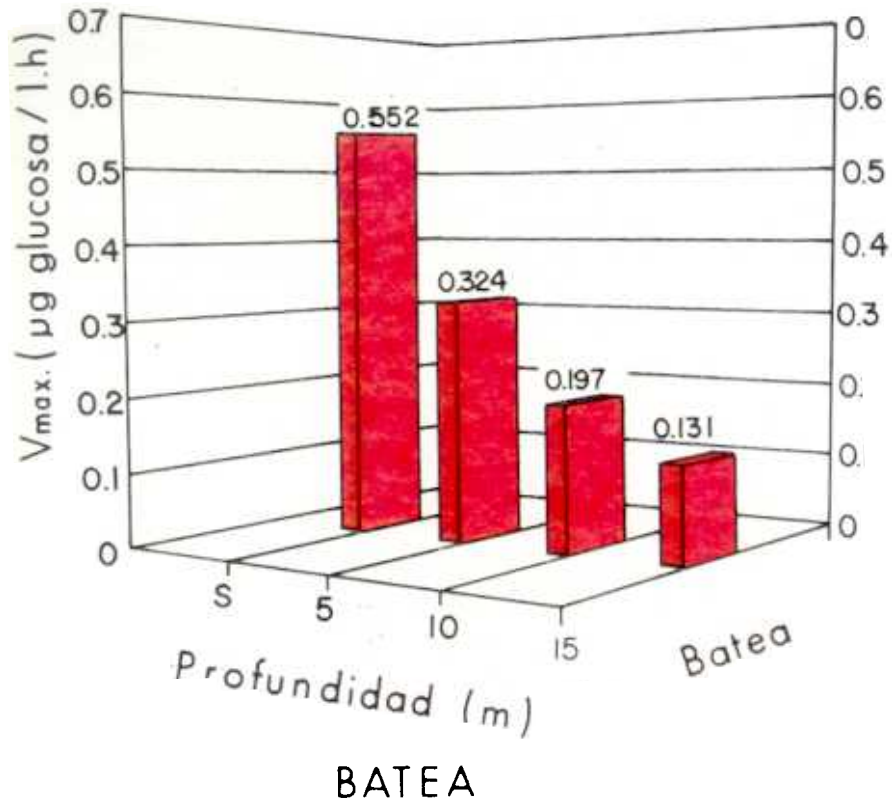


Figura 19. Variación vertical de las medias anuales de la V_{max} ($\mu\text{g glucosa/l.h}$) y de la actividad heterótrofa (%) de las bacterias en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de la estación Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

Un hecho interesante fue que el aumento del número de bacterias totales que se observó en los 15 metros de profundidad no se correspondió con un aumento de la V_{max} (Tabla 34), a pesar de que ésta se encontraba influenciada de un modo directo por el tamaño de la población bacteriana, hasta el punto de ser una medida eficaz para comparar poblaciones de bacterias (Wright y Hobbie, 1966).

Tabla 34. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en la estación Batea.

ESTACION	PROFUNDIDAD (m)	NUM. BACT. TOT. ($\times 10^8$ céls/l)	V_{max} (μg glucosa/l.h)
BATEA	Superficie	13.44	0.552
	5	10.89	0.324
	10	9.46	0.197
	15	9.93	0.131

Este hecho podría ser debido a que el método utilizado para realizar el recuento de bacterias, contabilizaba tanto las células activas como las inactivas, pudiendo así suceder que la cantidad de bacterias activas, del total de la población existente en los 15 metros de profundidad, fuese inferior a la correspondiente cantidad de los 10 metros,

resultando de ello una actividad bacteriana menor en aquella profundidad.

También pudiera ser que la población bacteriana de los 15 metros de profundidad de la estación Batea, debido a su proximidad al fondo, estuviese adaptada a unos sustratos (productos de descomposición, detritos) de distinta naturaleza que el sustrato utilizado en este estudio, mientras que, las bacterias de superficie y profundidades intermedias estarían adaptadas a sustratos liberados por las células fitoplanctónicas, entre los que sí se encuentra la glucosa.

Otra posibilidad sería, que los factores físicos y químicos que existen a 15 metros de profundidad en la estación Batea fuesen muy diferentes y afectaran al metabolismo de la población bacteriana.

Otro de los objetivos de este trabajo fue aportar alguna idea sobre la velocidad de descomposición de los detritos orgánicos, que es un dato de interés si se considera las grandes acumulaciones de materia orgánica que tienen lugar en el fondo de la ría de Arosa.

La velocidad promedio con que las bacterias planctónicas incorporaron el sustrato orgánico en la columna de agua de la estación Batea (el promedio se calculó por una integración de los diferentes valores de la V_{max} obtenidos

entre la superficie y los 15 metros de profundidad) fue de 0.288 μg glucosa/l.h, equivalentes a 2.765 μg C/l.día.

Si el volumen de agua que pasa a través de una batea es de 760320 $\text{m}^3/\text{día}$ (Cabanas et al., 1979), las bacterias planctónicas de la batea metabolizaron 2.102 Kg C/día, equivalentes a 767 Kg C/año.

En términos de materia orgánica (M.O.), y considerando que la relación M.O./C tanto del agua como de los biodepósitos producidos en una batea es de 2.21 (Cabanas et al., 1979), la velocidad de descomposición de la materia orgánica por las bacterias planctónicas en la columna de agua de la batea fue de 4.6 Kg de M.O./día, equivalentes a 1695 Kg de M.O./año.

4.2.1.2 VARIACION TEMPORAL DE LA V_{max}

4.2.1.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

Las V_{max} variaron temporalmente en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea (Figura 20). Esta variación temporal presentó un período de homogeneidad de los valores de la V_{max} en Diciembre, probablemente como consecuencia de los procesos de mezcla vertical que tienen lugar a partir de Noviembre en la columna de agua y que determinan su homogeneidad.

NO BATEA

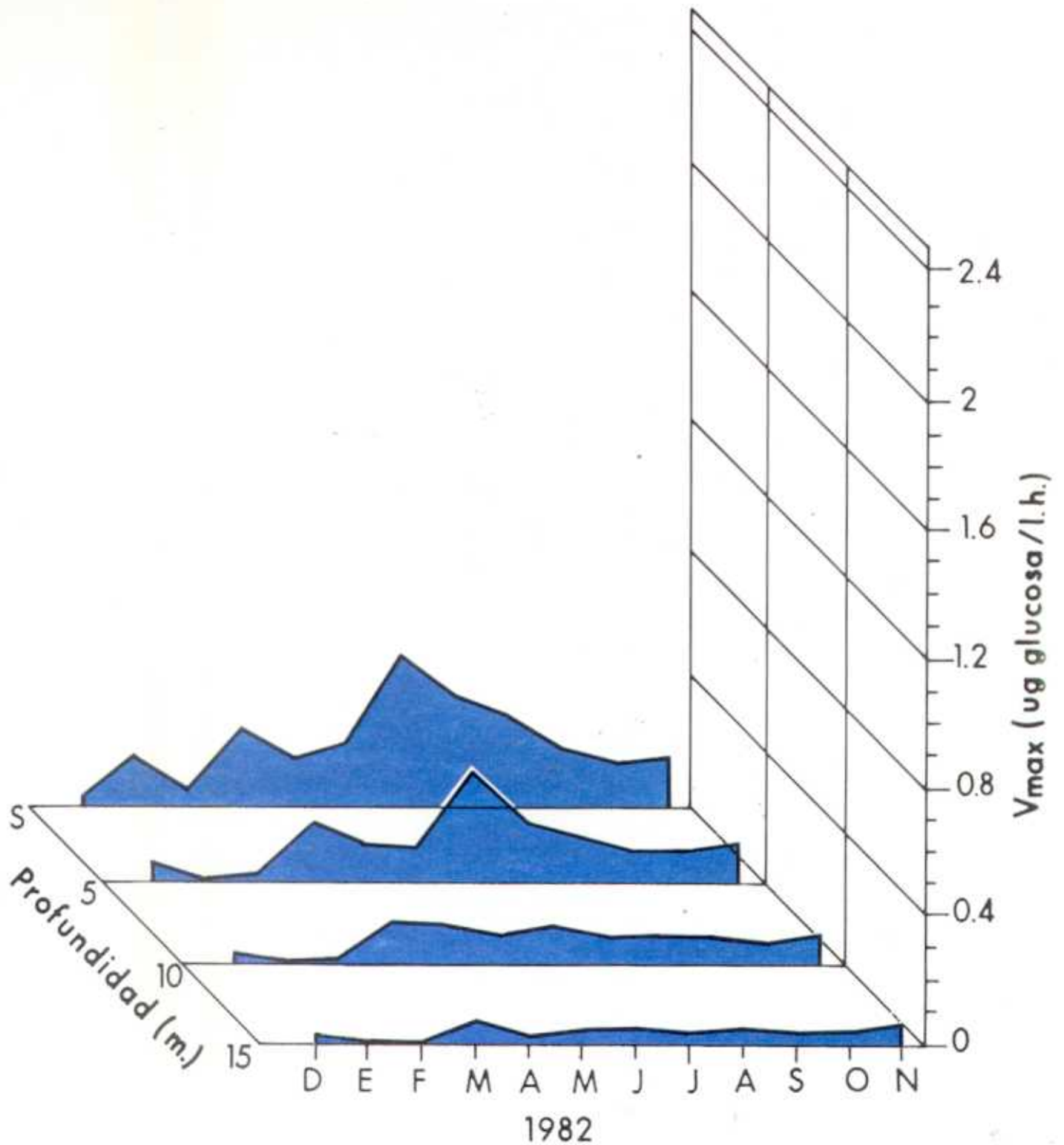


Figura 20. Variación temporal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en la estación No Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

Las actividades bacterianas fueron menores durante los meses de invierno, debido a la baja temperatura del agua y al menor número de bacterias presentes en esa época. El valor mínimo de superficie tuvo lugar en Diciembre, y los de las profundidades de 5, 10 y 15 metros, coincidieron en el mes de Enero.

En primavera, las V_{max} aumentaron por la elevación de la temperatura del agua, que incrementó el número de bacterias y su actividad heterótrofa. Este aumento ya había sido citado por varios autores (Wright y Hobbie, 1965; Hobbie, 1969; Takahashi e Ichimura, 1971; Wright y Shah, 1977; Delattre et al., 1979; Bölter, 1982). Sin embargo, la temperatura no es el único factor responsable de estas variaciones de la actividad, como lo prueban dos hechos observados en el ciclo anual de la V_{max} .

El primero es el aumento de la actividad bacteriana ocurrido en Marzo, época en que la temperatura del agua es todavía baja. Este aumento es consecuencia de la floración primaveral del fitoplancton, que tiene lugar en ese mes y que origina gran abundancia de células fitoplanctónicas (Campos y Mariño, 1984). Estas liberan una cantidad considerable de sustratos orgánicos, como lo indican los datos obtenidos del parámetro (K_t+S_n) (Tabla 12), que estimulan la actividad heterótrofa de las poblaciones bacterianas a pesar de que la temperatura del agua es todavía baja. Nuestros resultados son concordantes con los obtenidos por otros

autores (Williams, 1970; Bell et al., 1974; Tanaka et al., 1974; Larsson y Hagström, 1979; Bell, 1980; Fuhrman et al., 1980; Iturriaga y Zsolnay, 1983; Jensen, 1983; Bauerfiend, 1985; Bratbak y Thingstad, 1985).

A partir de Marzo, la disponibilidad de sustratos orgánicos, la elevación gradual de la temperatura del agua de mar y el mayor número de bacterias presentes, permiten alcanzar los valores máximos de la actividad en Junio. Estos valores, al contrario que en el invierno, no fueron homogéneos. La elevación de la temperatura determina la estratificación de la columna de agua en capas, con lo que los valores de la V_{max} se diferenciaron en función de la temperatura y de la cantidad de nutrientes orgánicos disponibles en cada profundidad.

El segundo hecho, aún más llamativo, que probaba que la temperatura no era el único parámetro que controlaba la actividad bacteriana es que las V_{max} de las cuatro profundidades iniciaron su disminución a partir de Junio, precisamente el período del año en que la temperatura del agua es más cálida. Esto es debido a una menor disponibilidad de sustratos orgánicos, como también lo indican los datos de (K_t+S_n) (Tabla 12).

En otoño, la relación entre la V_{max} , la temperatura del agua y el número de bacterias también fue bastante clara, al ser simultánea la disminución de estos parámetros.

BATEA

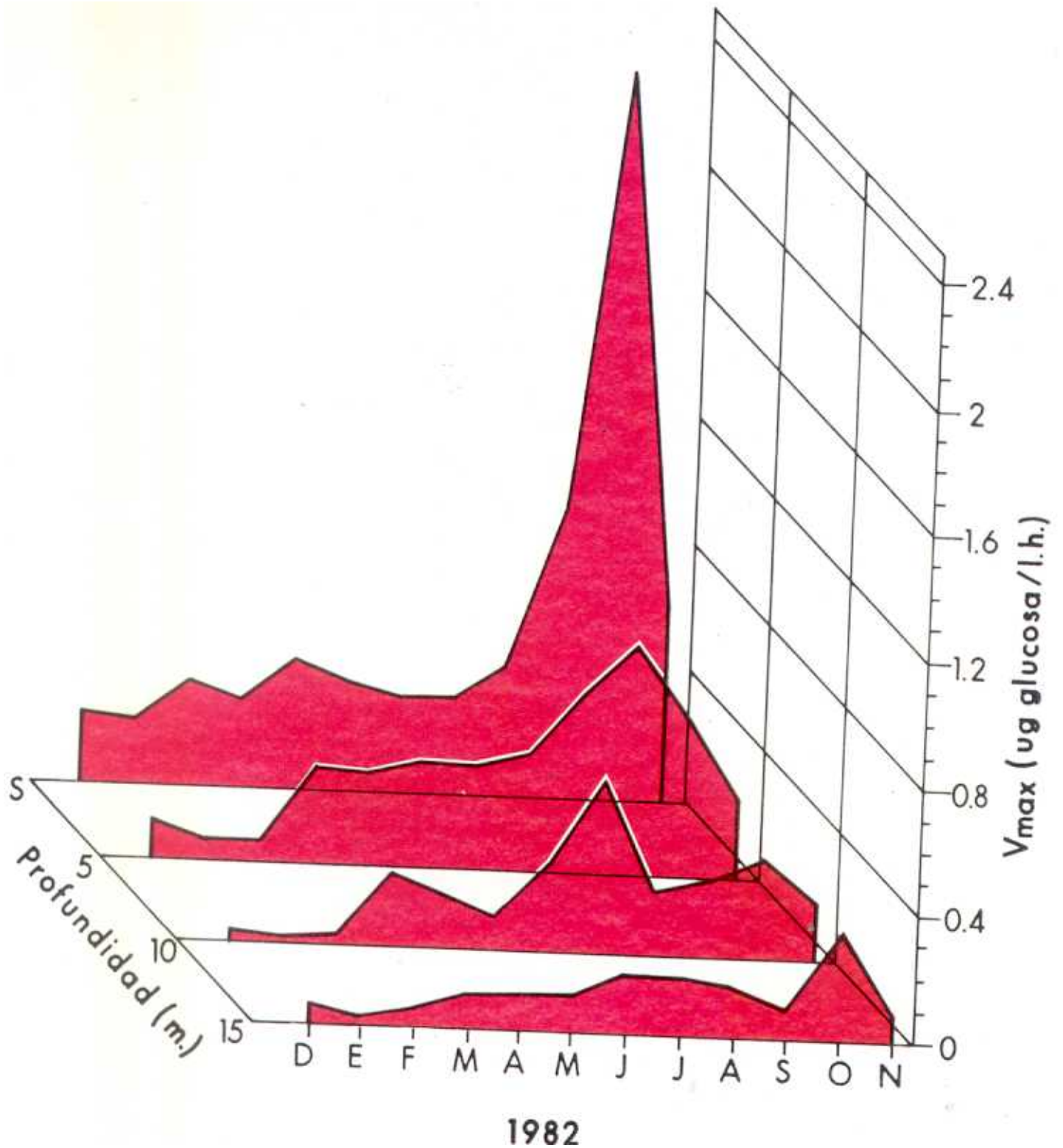


Figura 21. Variación temporal de la V_{max} (μg glucosa/l.h) en la estación Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

rados durante la floración primaveral fitoplanctónica, como puede comprobarse con los datos obtenidos de (K_t+S_n) (Tabla 12).

A partir de Junio, el aumento de la actividad heterótrofa se hizo más ostensible en toda la columna de agua, al coincidir la elevación de la temperatura del agua de mar, la disponibilidad de sustratos orgánicos y el mayor número de bacterias presentes.

A principios del mes de Octubre, el proceso de "marea roja" determinó otra considerable elevación de los niveles de sustratos orgánicos disueltos, liberados por las células fitoplanctónicas. Este hecho provocó un aumento de la actividad heterótrofa, como consecuencia de la multiplicación del número de bacterias que se produce como respuesta al incremento de los sustratos (Wright, 1973). El aumento de las V_{max} fue muy importante en superficie y a 15 metros, exactamente las mismas profundidades en las que tuvo lugar el mayor aumento de la población bacteriana, cuyas actividades se triplicaron con relación a las del mes anterior.

En resumen, los valores de las V_{max} fueron menores durante los meses de invierno y mayores en los de verano, si bien los valores máximos se registraron en Octubre.

4.2.1.3 ESTUDIO COMPARATIVO DE LAS VELOCIDADES MAXIMAS DE INCORPORACION DE SUSTRATO DE LAS ESTACIONES NO BATEA Y BATEA

4.2.1.3.1 Estudio comparativo de la variación espacial (vertical)

La primera diferencia que se observa es que la estación Batea presentó mayor actividad bacteriana en toda la columna de agua (Figura 22). Las medias anuales de las V_{max} de la estación Batea fueron de 2.5 a 3.3 veces mayores que las correspondientes a la estación No Batea.

Esta mayor actividad de la estación Batea se produce a pesar de que en ella ocurran dos hechos, ya citados en la discusión del número de bacterias, que reducen su población bacteriana.

El primero es una disminución de la actividad bacteriana en toda la columna de agua de la estación Batea, como consecuencia de la filtración ejercida por el mejillón. Unas pérdidas semejantes ya habían sido citadas previamente (Hollibaugh et al., 1980).

El segundo hecho es la pérdida de la actividad bacteriana que ocurre en toda la columna de agua de la batea, causada por la sedimentación y el depósito de las partículas (heces, pseudoheces) expulsadas por el mejillón, que estaban colonizadas por bacterias.

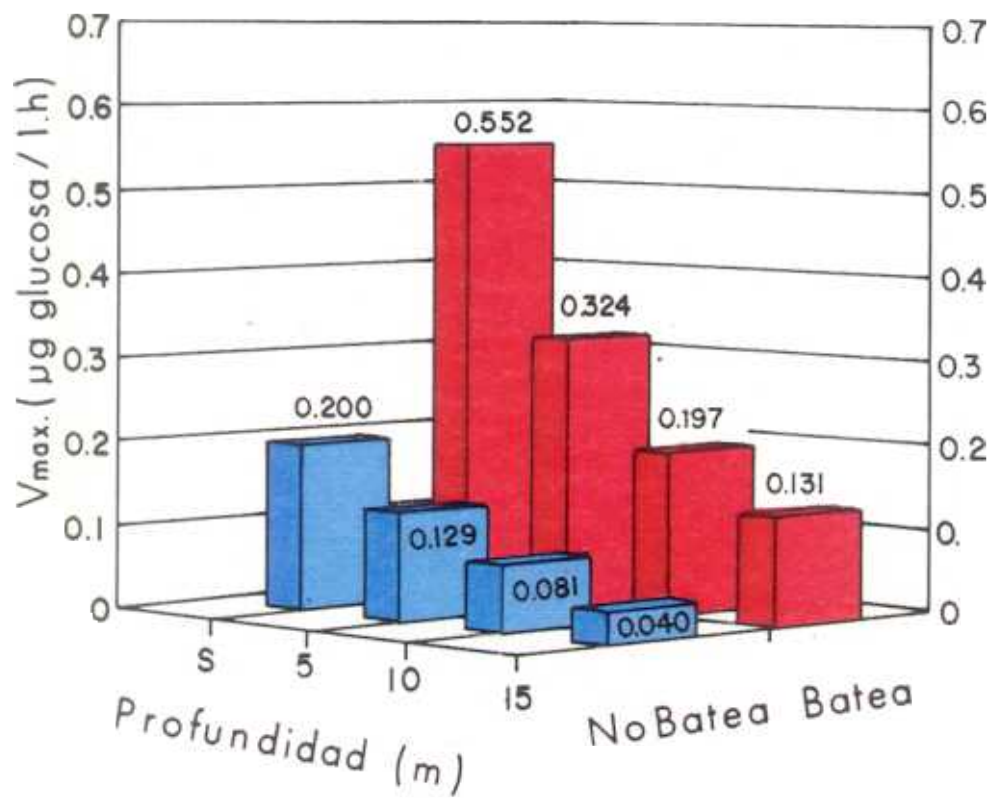


Figura 22. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales de la V_{max} ($\mu\text{g glucosa/l.h}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

Estas disminuciones de la actividad bacteriana de la estación Batea resultan compensadas por varios factores que aumentan los valores de este parámetro, reduciendo así parcialmente las pérdidas anteriores.

Uno de estos factores es la distancia con respecto a la costa. La actividad bacteriana en el medio marino aumenta a medida que se acerca a la costa, y la estación Batea se encuentra mucho más próxima a tierra que la estación No Batea.

Otro factor importante es que gran parte de las partículas derivadas de la actividad biológica que tiene lugar en la batea, resultan colonizadas por bacterias, con lo cual aumenta su número y por consiguiente su actividad en toda la columna de agua.

Un hecho interesante es que los valores medios anuales de las V_{\max} de la estación Batea fueron de 2.5 a 3.3 veces mayores que los correspondientes a la estación No Batea. Sin embargo, los valores medios anuales de los números de bacterias totales de la estación Batea fueron sólo de 1.1 a 1.4 veces mayores que los de la estación No Batea (Figura 23). Por consiguiente, el aumento de las V_{\max} de la estación Batea, fue mayor que el acusado exclusivamente por el incremento de la población bacteriana.

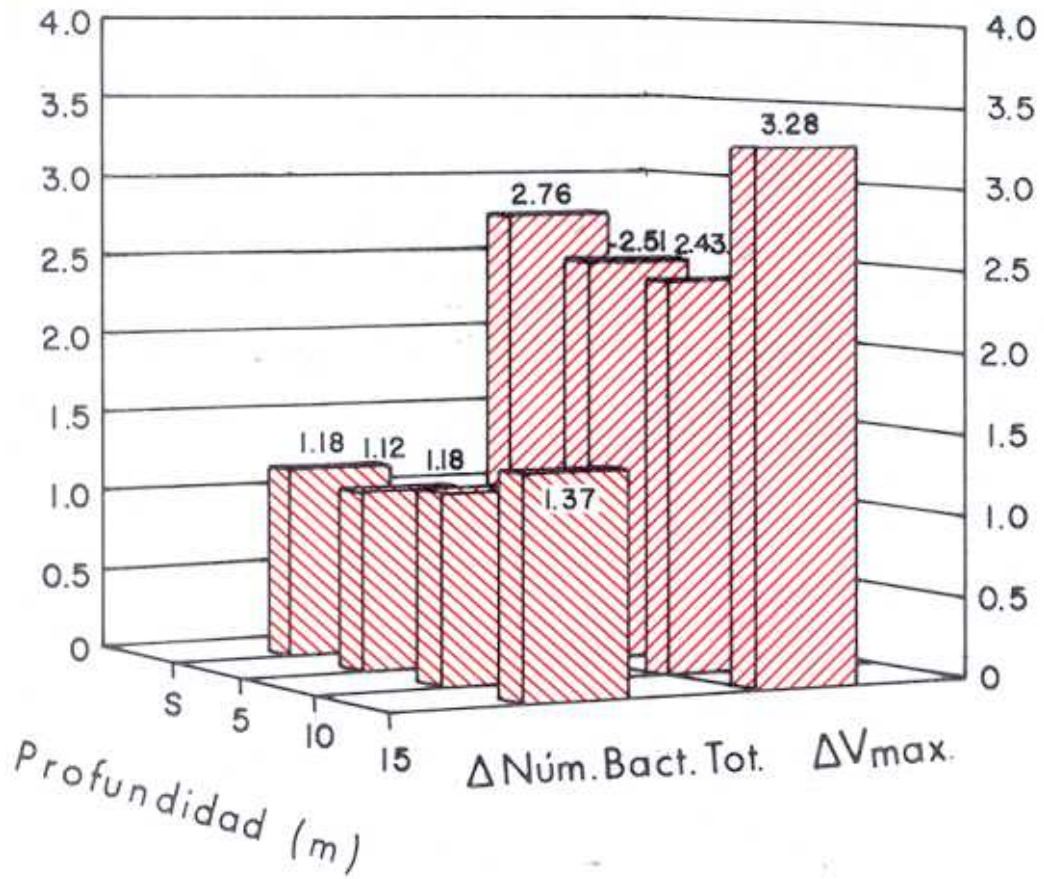


Figura 23. Comparación de los efectos producidos por la batea en el número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y en la V_{\max} (μg glucosa/l.h)

Gocke (1977b) había observado en el fiordo de Kiel una situación similar, en la que tampoco existía proporción entre las diferencias (pequeñas) de los números de bacterias totales y las diferencias (grandes) de las actividades bacterianas de dos estaciones, interna y externa, del fiordo. Gocke consideró que al ser pequeñas las diferencias cuantitativas de los números de bacterias, las grandes discrepancias existentes entre los valores de las V_{max} de las estaciones interna y externa sólo eran debidas a la distinta composición cualitativa de las poblaciones de bacterias y a las diferencias entre los factores físicos y químicos de ambas estaciones.

Las diferencias cuantitativas de las poblaciones de bacterias de las estaciones No Batea y Batea, obtenidas en este estudio de la ría de Arosa, fueron menores incluso que las obtenidas por Gocke. Si nos atenemos a lo considerado por este autor, también sería razonable considerar que las diferencias de las V_{max} sólo eran consecuencia de la distinta composición cualitativa de las poblaciones bacterianas y de los distintos valores de los factores físicos y químicos de las dos estaciones, quedando así excluidas las diferencias cuantitativas.

Sin embargo, la exclusión de estas diferencias tal vez no sea tan sencilla de realizar. Como ya se mencionó anteriormente, el método utilizado en la ría de Arosa, y también en el fiordo de Kiel, para realizar el recuento

directo de bacterias, contabiliza tanto las activas como las inactivas, pudiendo suceder que las poblaciones totales de las dos estaciones fueran similares, pero sin embargo, las cantidades de bacterias activas respectivas de estas poblaciones fueron diferentes, dando como resultado actividades bacterianas distintas.

Por lo tanto, no parece del todo viable el criterio de excluir la composición cuantitativa, de las causas que determinan las discrepancias de la actividad bacteriana de las dos estaciones, tan sólo por el hecho de tratarse de poblaciones con unos números de bacterias totales similares.

Con relación a la distinta composición cualitativa, la estación Batea, más próxima a tierra, tiene una población bacteriana diferente que, además, está adaptada para incorporar sustratos orgánicos distintos de los que utiliza la población bacteriana de la estación No Batea, por lo que hay una disparidad entre los valores de los potenciales heterótrofos.

Por último, las discrepancias que existen entre los valores de las V_{max} , también pueden deberse a los distintos factores físicos y químicos. La temperatura, la salinidad, la cantidad de materia orgánica disponible, los aportes procedentes de tierra, el grado de eutroficación ...etc., a los que están sometidos las poblaciones bacterianas, afectan

a sus actividades metabólicas, sobre todo en ecosistemas del tipo de estuarios, rías y fiordos.

En este estudio, las salinidades de las estaciones No Batea y Batea, en general, no presentan grandes diferencias. Con respecto a los factores químicos, la cantidad de compuestos orgánicos es uno de los que más estimulan la actividad de las bacterias heterótrofas. Este factor es más importante en la estación Batea, debido a los aportes que recibe de tierra (muy próxima a ella), a los resultantes de la actividad biológica que se desarrolla en la propia batea, y a los procedentes de los procesos de resuspensión de los sedimentos.

ZoBell (1943), Seki (1972), Shanks y Trent (1979), Fukami et al. (1983), señalaron que en ambientes marinos con una gran producción de materia particulada - como es el caso de la estación Batea -, una parte de las bacterias libres de la columna de agua se adhiere a las partículas orgánicas, donde crece y desarrolla su actividad metabólica. Hodson et al. (1981b) y Fukami et al. (1983) indicaron que estas bacterias adheridas poseen actividades que son un orden de magnitud mayor que las bacterias libres. Esta podría ser otra de las causas responsables de la mayor actividad bacteriana que existe en la estación Batea.

4.2.1.3.2 Estudio comparativo de la variación temporal

Las variaciones mensuales de las actividades bacterianas de las estaciones No Batea y Batea fueron bastante distintas. La evolución temporal de las V_{max} resultó similar en la cuatro profundidades estudiadas de la estación No Batea, al contrario que en la estación Batea, donde no existió esta semejanza (Figuras 20 y 21).

Una diferencia que se observa es que la estación No Batea presentó un período de homogeneidad (Febrero) de los valores de la V_{max} , circunstancia que no se produjo nunca en la estación Batea durante el ciclo anual estudiado.

Otra diferencia que se dió en el ciclo anual fue que, en la estación No Batea, la actividad bacteriana mayor siempre tuvo lugar en el agua de superficie, mientras que en la estación Batea no ocurrió siempre así, puesto que en algunas ocasiones, las actividades de las profundidades de 5 y 10 metros fueron mayores que las de superficie.

El proceso de "marea roja" que tuvo lugar a comienzos de Octubre no influyó en la actividad bacteriana de la estación No Batea. Sin embargo, la influencia fue muy intensa en la estación Batea, sobre todo en superficie y a 15 metros de profundidad, siendo sus actividades, respectivamente, 16 y 8 veces mayores que los correspondientes valores de la estación No Batea (Figura 24).

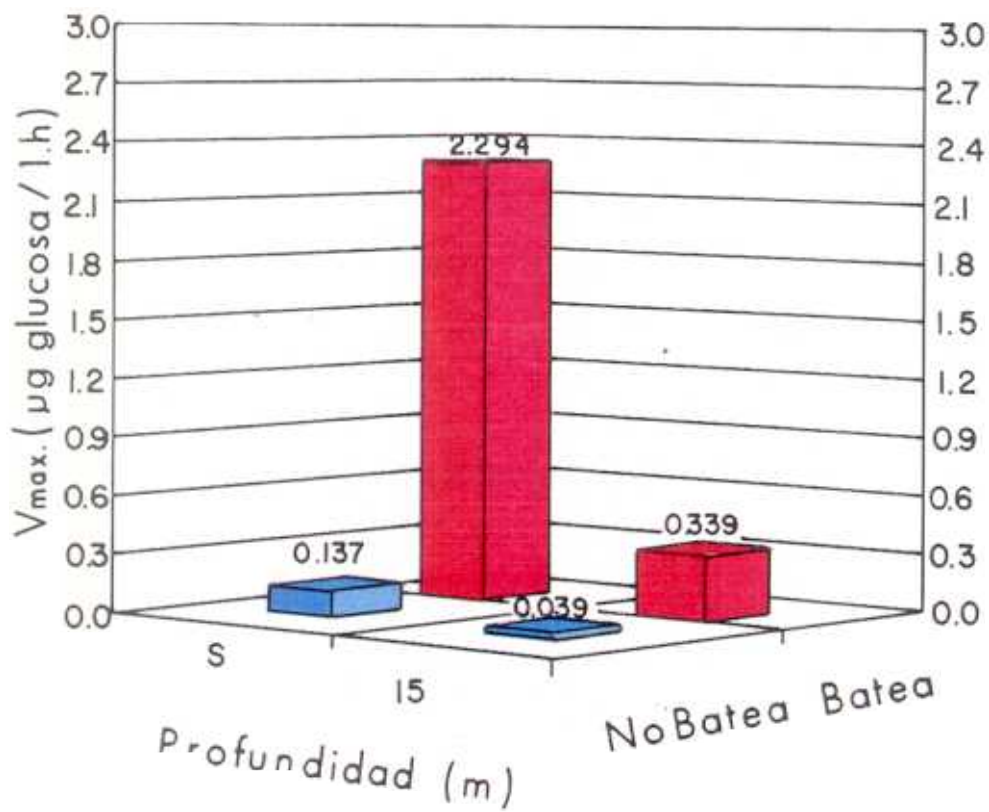


Figura 24. Efecto de la "marea roja" en la V_{max} ($\mu\text{g glucosa/l.h}$) de las estaciones No Batea y Batea

4.2.1.3.3 Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos

Se ha elaborado una tabla general con los valores de las V_{max} obtenidos por varios autores en diferentes ecosistemas marinos. Esta tabla, debido a sus fines comparativos, sólo incluye las velocidades que se obtuvieron en el rango de profundidades estudiadas en este trabajo, utilizando el mismo método y el mismo sustrato (Tabla 35). Algunos de los datos incluidos en esta tabla sólo son aspectos momentáneos, que no reflejan variaciones de tipo temporal.

El rango de variación de la V_{max} que se observa en esta tabla oscila entre un valor mínimo de 0.0001 μg glucosa/l.h en el Mediterráneo Noroccidental (Cahet y Jacques, 1976) y un máximo de 24.1 μg glucosa/l.h en el estuario del río Pamlico, EE UU (Crawford et al., 1974).

Todas las V_{max} de la estación No Batea de la ría de Arosa están comprendidas dentro del rango de valores de esta tabla. La estación Batea presentó V_{max} mayores en toda la columna de agua, aunque no superó el rango de distribución de este parámetro.

La tabla pone de manifiesto que las actividades bacterianas de los diferentes ecosistemas marinos varían considerablemente, al contrario de lo observado en la tabla comparativa de los números de bacterias totales, cuyas fluctuaciones son mucho menores.

Tabla 35. V_{max} (μg glucosa/l.h) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	V_{max} (μg glucosa/l .h)	REFERENCIA
Puerto de Woods Hole, (EE UU)	Superficie	0.1-0.275	Vaccaro y Jannasch, 1966
Atlántico Tropical (a 800 Km NE Sudamérica)	10	0.175	Vaccaro y Jannasch, 1966
Atlántico Tropical (Plat. NE Sudamérica)	10	0.05	Vaccaro y Jannasch, 1966
Estuario del río Pamlico, (EE UU)	Superficie	0.5-3.9	Hobbie y Crawford, 1969b
Pacífico Tropical Oriental	Capa eufótica	0.0014-0.134	Hamilton y Preslan, 1970
Pacífico Noroccidental	Superficie	0.0185-0.154	Takahashi e Ichimura, 1971
Pacífico Noroccidental	10	0.023-0.029	Takahashi e Ichimura, 1971
Atlántico Noroccidental	10	0.006	Hobbie et al., 1972
Mar de Los Sargazos	13	0.003	Hobbie et al., 1972
Estuario del río Fraser, (Canadá)	Superficie	0.086	Albright y Wentworth, 1973
Atlántico Noroccidental	-	0.0005-0.003	Crawford et al., 1973
Estuario del río Pamlico, (EE UU)	Superficie	0.15-24.1 (\bar{x} =5.325)	Crawford et al., 1974
Bahía de Tokio, (Japón)	Superficie	4.5-18	Seki et al., 1975
" " "	10	2.2	" " "
Bahía de Shimoda, (Japón)	Superficie	23	Seki et al., 1975
Corriente de Kurosiwo	Superficie	0.071	Seki et al., 1975
Mar Mediterráneo Noroccidental	10	0.0001-0.0007	Cahet y Jacques, 1976
Estrecho de Georgia, (Canadá)	Superficie	0.00036-0.088	Dietz et al., 1976
Océano Pacífico Norte	Superficie	0.015	Dietz et al., 1976
Océano Antártico	10	0.0028-0.018	Gillespie et al., 1976
Estrecho de Georgia, (Canadá)	Superficie	0.003-0.087	Albright, 1977
Estuario del río Fraser, (Canadá)	Superficie	0.002-6.5	Albright, 1977
Mar Báltico	Superficie	0.025-0.15	Gocke, 1977a
Fiordo de Kiel, (Alemania)	2	0.06-1.658 (\bar{x} =0.513)	Gocke, 1977b
" " "	10	0.04-0.785 (\bar{x} =0.238)	" "

Tabla 35 (Cont.). V_{\max} (μg glucosa/l.h) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	V_{\max} (μg glucosa/l .h)	REFERENCIA
Bahía de Kiel, (Alemania)	2	0.01-0.138 (\bar{x} =0.070)	Gocke, 1977b
" " "	10	0.01-0.123 (\bar{x} =0.063)	" "
Bahía de Chesapeake, (EE UU)	Superficie	0.1-1.7	Zubkoff y Warinner, 1977
Estuario del río Elba, (Alemania)	Superficie	0.033-0.113	Hoppe, 1978
Estuario del río Essex, (EE UU)	Superficie	0.81-1.31	Wright, 1978
Golfo de Maine, (EE UU)	Superficie	0.053	Wright, 1978
" " "	5	0.018	" "
" " "	10	0.006	" "
" " "	15	0.0038	" "
Gravelines, (Francia)	Superficie	0.0015-1.04	Delattre et al., 1979
Estuario de la isla de Sapelo, (EE UU)	Superficie	0.204-6.55	Hanson y Snyder, 1979
Desembocadura del río Fraser, (Canadá)	Superficie	0.17-7.8	Valdés y Albright, 1981
Estrecho de Georgia, (Canadá)	Superficie	0.22	Valdés y Albright, 1981
Aguas Subárticas	Superficie	0.0011-1.01	Griffiths et al., 1982
Canal de Bristol, (Inglaterra)	2	0.00023-0.0732	Joint y Pomroy, 1982
Costa de Portugal	4	0.0025-0.325	Gocke et al., 1983
Arrecife costero de Durban, (Sudáfrica)	Superficie	0.12-1.24	Schleyer, 1984
Costa de Marsella, (Francia)	Superficie	0.0537-0.192	Souza y Chrétiennot, 1984
Playa de La Salvaje, (Vizcaya)	Superficie	0.0825-2.577	Iriberry et al., 1985
Ría de Arosa: Estación No Batea	Superficie	0.034-0.471 (\bar{x} =0.200)	Este estudio
" " "	5	0.012-0.349 (\bar{x} =0.129)	" "
" " "	10	0.013-0.138 (\bar{x} =0.081)	" "
" " "	15	0.009-0.073 (\bar{x} =0.040)	" "
Ría de Arosa: Estación Batea	Superficie	0.209-2.294 (\bar{x} =0.552)	Este estudio
" " "	5	0.066-0.719 (\bar{x} =0.324)	" "
" " "	10	0.025-0.538 (\bar{x} =0.197)	" "
" " "	15	0.038-0.339 (\bar{x} =0.131)	" "

4.2.2 TIEMPO DE INCORPORACION DEL SUSTRATO, T_t

4.2.2.1 VARIACION ESPACIAL DEL T_t

4.2.2.1.1 Variación horizontal en la ría de Arosa

Dado que el tiempo de incorporación, T_t , es el que necesita la población bacteriana para metabolizar todo el sustrato natural disponible, es evidente que se trata también de otro parámetro indicador de la actividad que desarrollan las bacterias en el medio marino. Cuanto menor sea el valor del T_t , más rápidamente la población bacteriana está utilizando el sustrato, es decir, mayor es la actividad de dicha población.

La variación horizontal del T_t en las cuatro profundidades estudiadas siguió la norma de ir aumentando a medida que se alejaba de la costa (Tabla 36).

Este aumento del parámetro hacia el exterior de la ría es paralelo a la disminución que se observó en el número de bacterias (Tabla 31), en la velocidad máxima de incorporación del sustrato (Tabla 33), en los aportes derivados de la actividad biológica del mejillón en las bateas y en el grado de eutroficación, ya que, cuanto más eutroficado es el ecosistema, más pequeño es su T_t (Albright y Wentworth, 1973).

Tabla 36. Variación horizontal de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	Tiempo de incorporación (h)	
	BATEA	NO BATEA
Superficie	16.23	23.75
5	20.89	56.33
10	41.04	66.02
15	53.13	145.60

Otras variaciones horizontales del T_t similares a ésta fueron las observadas en la bahía de Tokio, Japón (Seki et al., 1975), en el fiordo de Kiel, Alemania (Gocke, 1977b), en el canal de Bristol, Inglaterra (Joint y Pomroy, 1982) y en una parte de la costa de Portugal (Gocke et al., 1983).

4.2.2.1.2 Variación vertical en la estación No Batea

Los valores del T_t presentaron una variación vertical apreciable en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea (Figura 25).

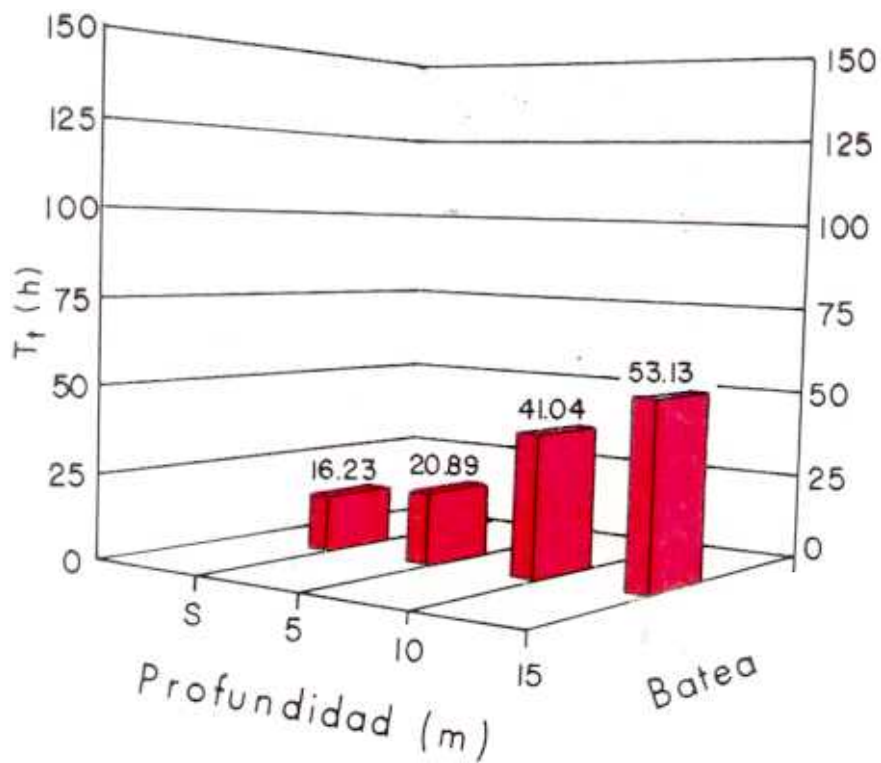
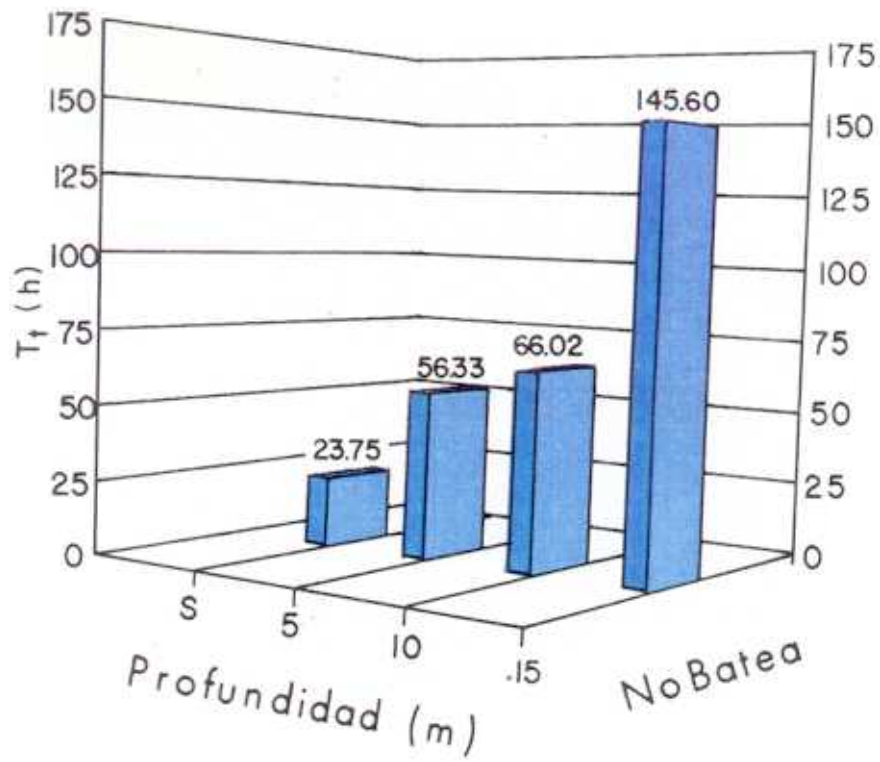


Figura 25. Variación vertical de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

En general, los T_t menores se obtuvieron en el agua de superficie y fueron aumentando a medida que lo hacía la profundidad. La media anual de la incorporación de sustrato de la población bacteriana de superficie fue 2, 3 y 6 veces más rápida que la de las poblaciones de 5, 10 y 15 metros de profundidad, respectivamente.

Esta variación vertical del T_t se debe a la disminución del número de bacterias (Tabla 2), y también al descenso de la temperatura, otro de los factores que afecta considerablemente a la actividad heterótrofa.

Una variación vertical del T_t similar a ésta, fue la observada por Gocke (1977b), en el fiordo de Kiel, Alemania.

4.2.2.1.3 Variación vertical en la estación Batea

Los valores del T_t también presentaron una variación vertical apreciable en la columna de agua de la estación Batea (Figura 25).

En general, la incorporación de sustrato fue más rápida en el agua de superficie y cada vez más lenta a medida que aumentaba la profundidad. La variación vertical del T_t se debió al descenso de la temperatura y del número de bacterias (Tabla 2).

Sin embargo, igual que sucedió con el parámetro V_{max} , el aumento del número de bacterias que se observó en los 15 metros de profundidad, tampoco se correspondió con una variación, en este caso una disminución, del tiempo de incorporación de sustrato (Tabla 37).

Tabla 37. Variación vertical de las medias anuales del número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y del T_t (horas) en la estación Batea.

ESTACION	PROFUNDIDAD (m)	NUM. BACT.TOT. ($\times 10^8$ células/l)	T_t (h)
BATEA	Superficie	13.44	16.23
	5	10.89	20.89
	10	9.46	41.04
	15	9.93	53.13

Las causas son las ya indicadas en la discusión de la V_{max} , es decir, el método utilizado para el recuento de la población bacteriana, la naturaleza del sustrato empleado para determinar la actividad de las bacterias y las diferencias en los factores físicos y químicos.

4.2.2.2 VARIACION TEMPORAL DEL T_t

4.2.2.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

Los T_t variaron temporalmente en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea (Figura 26).

El parámetro alcanzó valores elevados durante los meses de invierno, debido a la baja temperatura del agua y también al menor número de bacterias presentes en esa época. Los valores máximos de las cuatro profundidades muestreadas no coincidieron en el mismo mes.

En primavera, se observó una importante disminución de todos los valores del T_t , coincidiendo con la elevación de la temperatura del agua y con el aumento del número de bacterias que se produce como consecuencia de la liberación fitoplanctónica de sustratos orgánicos, reflejada en los datos del parámetro (K_t+S_n) (Tabla 12).

La disminución del parámetro se hizo particularmente ostensible durante los meses de verano, debido a las causas ya citadas en primavera. Los tiempos de incorporación de sustrato de las cuatro profundidades fueron pequeños, sobre todo los de Julio, aunque los valores mínimos tampoco coincidieron en el mismo mes.

NO BATEA

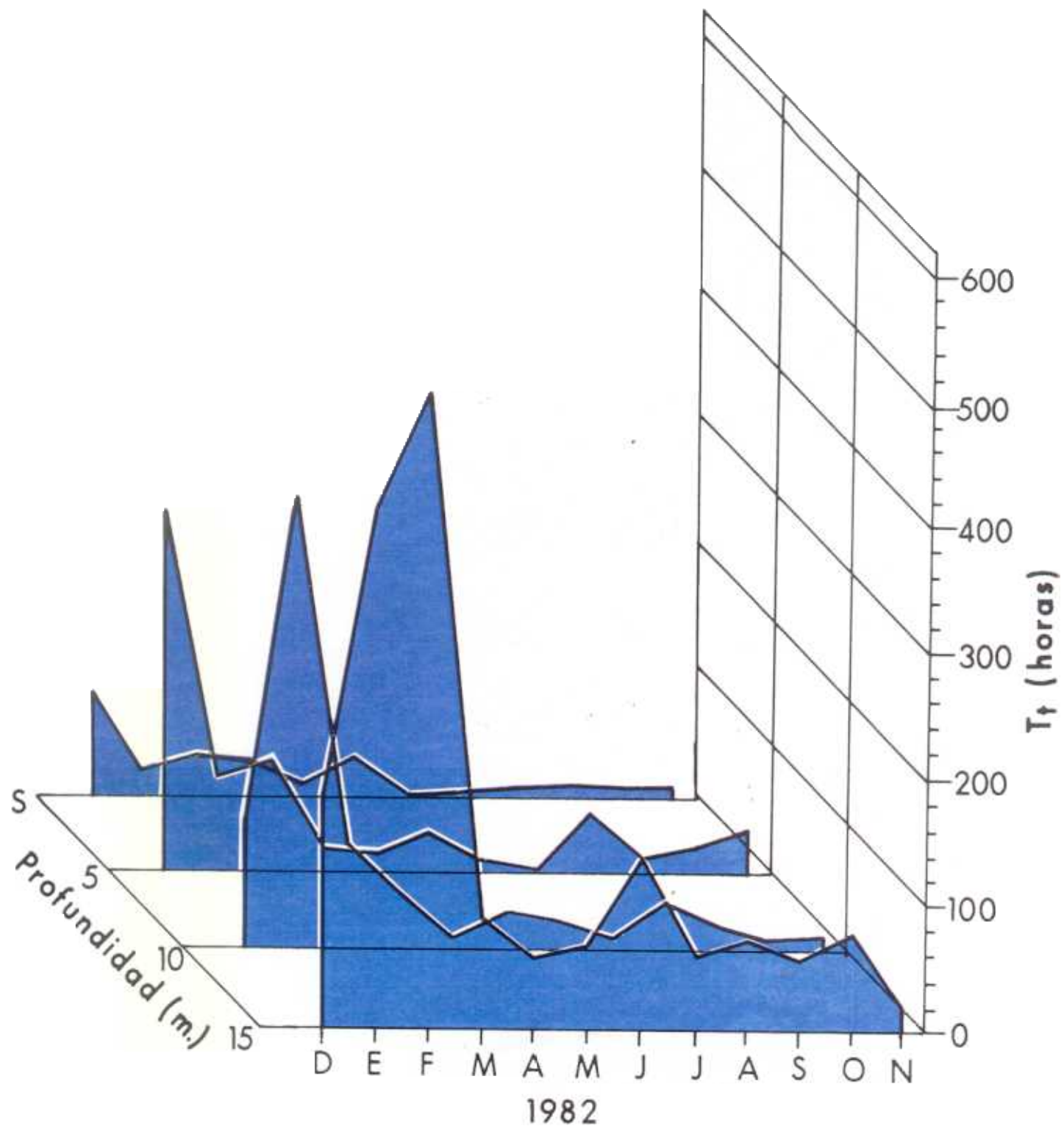


Figura 26. Variación temporal del T_r (horas) en la estación No Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

Finalmente, también se observaron valores pequeños del T_t durante el mes de Noviembre.

Otras variaciones estacionales similares del T_t fueron las observadas en el estuario del río Pamlico, EE UU (Crawford et al., 1974), en el estuario del río Fraser, Canadá (Albright, 1977), en el fiordo de Kiel, Alemania (Gocke, 1977b), en el estuario de la isla de Sapelo, EE UU (Hanson y Snyder, 1979) y en la playa de La Salvaje, Vizcaya (Iriberry et al., 1985).

4.2.2.2.2 Variación temporal en la estación Batea

Los T_t también variaron temporalmente en la columna de agua de la estación Batea (Figura 27).

Los valores del parámetro fueron mayores durante los meses de invierno, debido a la baja temperatura del agua y al menor número de bacterias en esa época.

En primavera tuvo lugar una importante disminución de los tiempos de incorporación de sustrato de la columna de agua, cuyos valores se mantuvieron pequeños durante los meses de verano, como consecuencia de los aumentos de la temperatura del agua y de la abundancia bacteriana.

BATEA

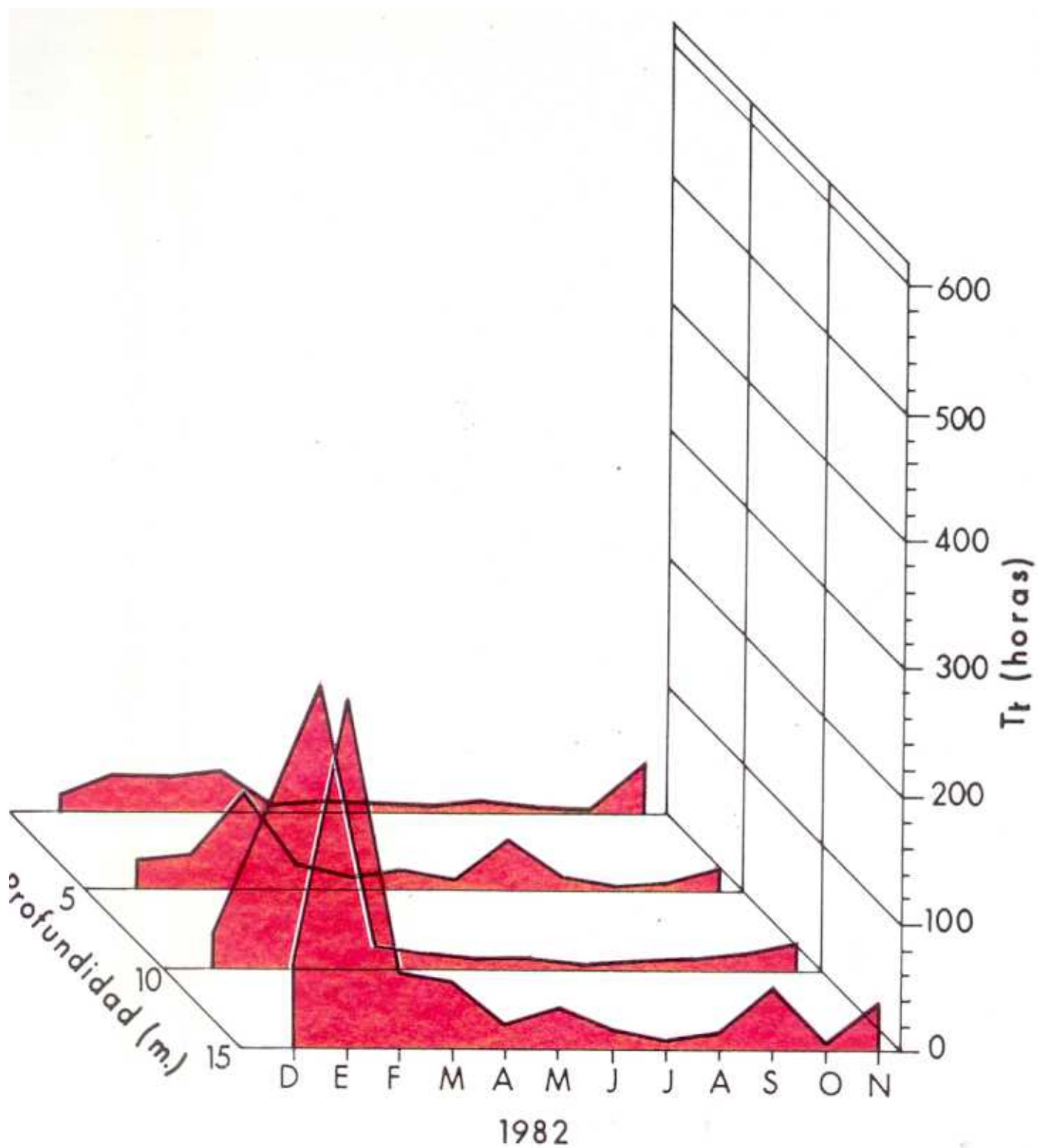


Figura 27. Variación temporal del T_t (horas) en la estación Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

Sin embargo, los tiempos de incorporación más pequeños de todo el ciclo se obtuvieron en Octubre, durante la "marea roja" que tuvo lugar en la ría de Arosa. Estos valores mínimos del T_t coincidieron con los aumentos observados en el número de bacterias y en la V_{max} , ocurridos también durante esa época, como respuesta a la liberación de sustratos orgánicos por las células fitoplanctónicas. Particularmente, destaca la disminución del tiempo de incorporación de sustrato a 15 metros de profundidad, cuyo valor fue ocho veces menor con relación al del mes anterior.

4.2.2.3 ESTUDIO COMPARATIVO DE LOS TIEMPOS DE INCORPORACION DE SUSTRATO DE LAS ESTACIONES NO BATEA Y BATEA

4.2.2.3.1 Estudio comparativo de la variación espacial (vertical)

La primera diferencia que se observa es que la incorporación de sustrato en toda la columna de agua de la estación Batea fue más rápida que en la estación No Batea (Figura 28). Las medias anuales de los T_t de la estación Batea fueron de 1.5 a 2.8 veces más pequeños, que los correspondientes de la estación No Batea, por las razones ya citadas en la discusión de la V_{max} .

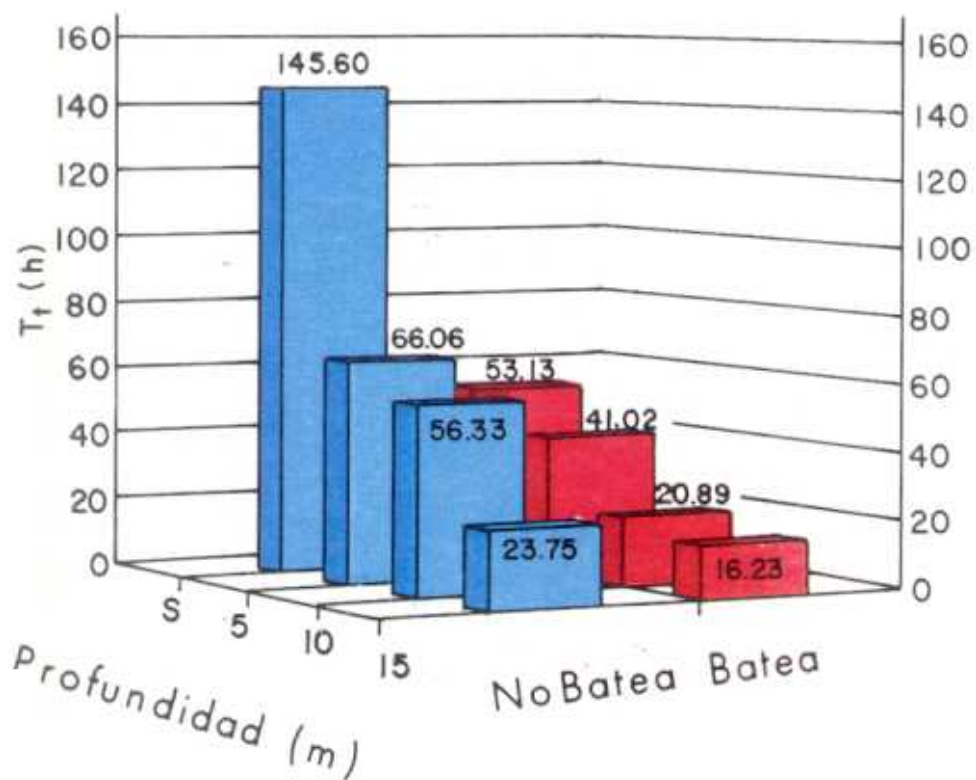


Figura 28. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales del T_t (horas) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

Otra diferencia interesante es que la variación vertical del parámetro fue bastante más acusada en la estación No Batea, en la que la media anual del T_t de superficie fue 6 veces más rápida que la de 15 metros, mientras que en la estación Batea, sólo fue 3 veces más rápida.

Es de destacar que los valores medios anuales de los T_t de la estación Batea fueron de 1.5 a 2.8 veces menores que los correspondientes de la estación No Batea. Sin embargo, los valores medios anuales de los números de bacterias totales de la estación Batea, sólo fueron de 1.1 a 1.4 veces mayores que los de la estación No Batea (Figura 29). Por consiguiente, la disminución del tiempo de incorporación de sustrato en la estación Batea, fue mayor que la debida exclusivamente al aumento de la población bacteriana.

Por tanto, estas diferencias de los T_t de las dos estaciones no sólo se deben a causas de tipo microbiológico, sino también a las distintas condiciones físicas y químicas de ambas estaciones.

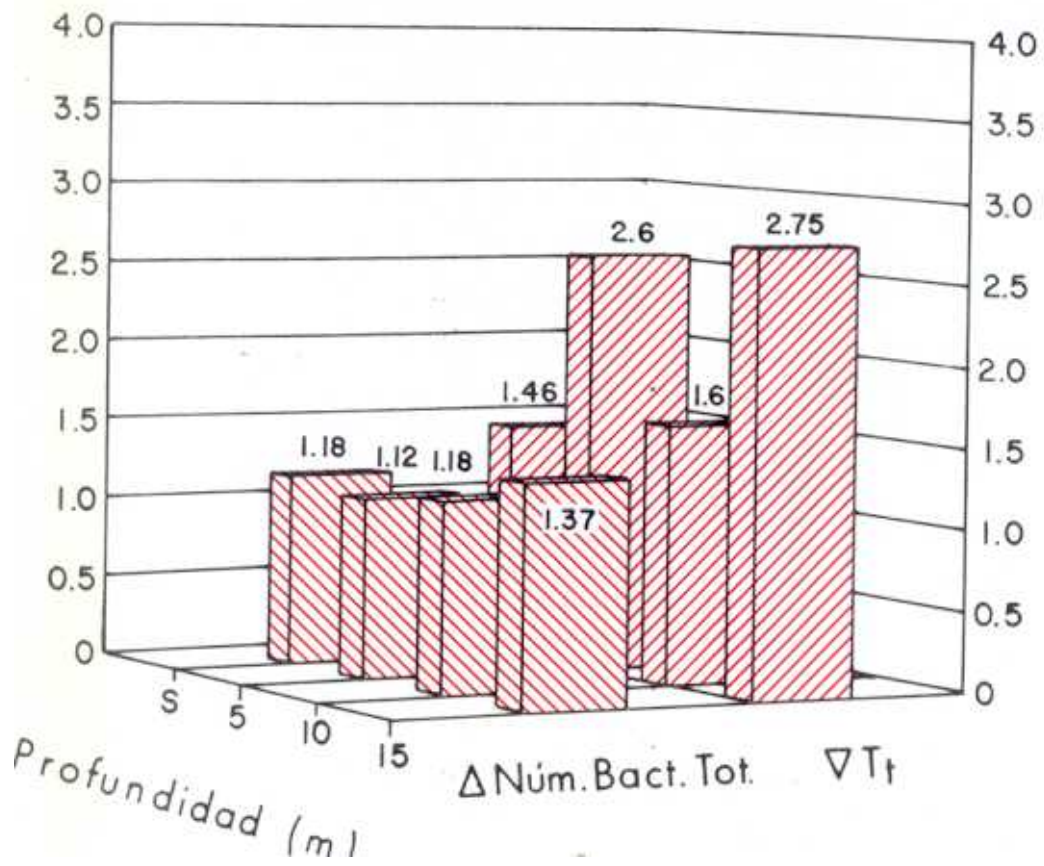


Figura 29. Comparación de los efectos producidos por la batea en el número de bacterias totales ($\times 10^8$ células/l) y en el T_t (horas)

4.2.2.3.2 Estudio comparativo de la variación temporal

Las variaciones mensuales de los tiempos de incorporación de sustrato de las estaciones No Batea y Batea fueron bastante diferentes.

La evolución temporal de los T_t resultó más similar en las cuatro profundidades estudiadas de la estación No Batea que en la estación Batea (Figuras 26 y 27).

La influencia de la "marea roja" de Octubre, fue mucho más intensa en la estación Batea, sobre todo a 5 y 15 metros de profundidad, cuyos tiempos de incorporación de sustrato fueron respectivamente 4 y 12 veces más rápidos que los correspondientes valores de la estación No Batea (Figura 30).

4.2.2.3.3 Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos

Se ha elaborado una tabla general con los valores de los tiempos de incorporación de sustrato obtenidos por varios autores en diferentes ecosistemas marinos. Esta tabla, debido a sus fines comparativos, sólo incluye los T_t que se obtuvieron en el rango de profundidades estudiadas en este trabajo, utilizando para ello el mismo método y el mismo sustrato (Tabla 38). Algunos de los datos incluidos en

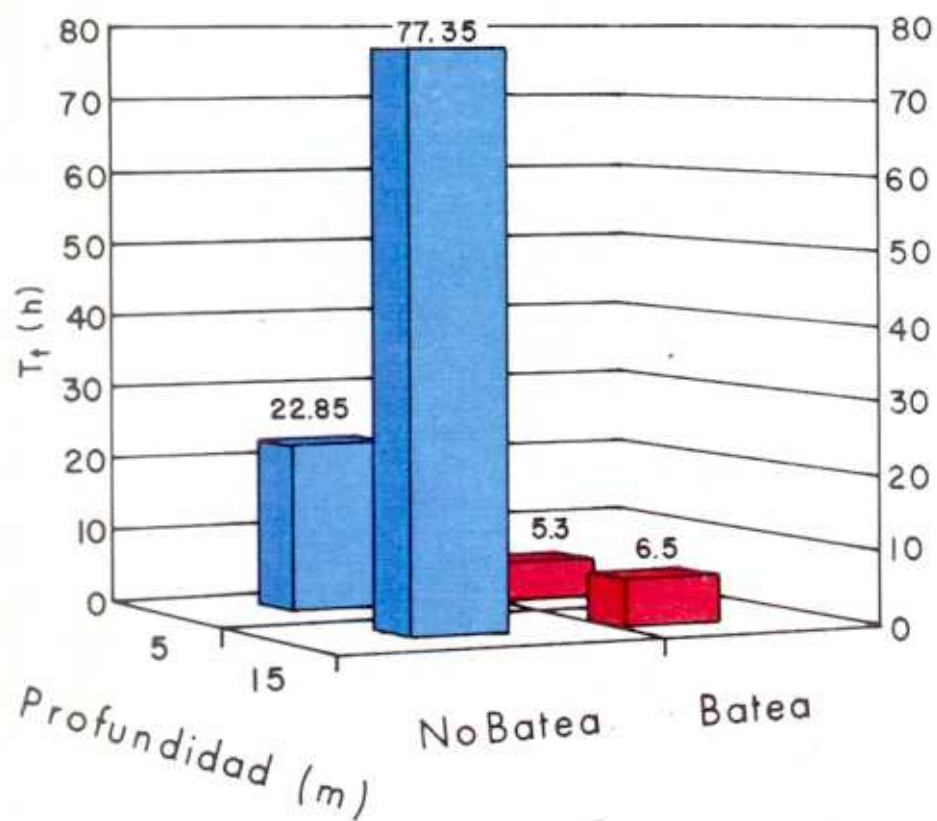


Figura 30. Efecto de la "marea roja" en el T_t (horas) de las estaciones No Batea y Batea

esta tabla sólo son aspectos momentáneos que no reflejan variaciones de tipo temporal.

El rango de variación del T_t que se observa en esta tabla oscila entre un valor mínimo de 0.16 horas en el estuario de la isla de Sapelo, EE UU (Hanson y Snyder, 1979) y un máximo de 15220 horas en el Mediterráneo Noroccidental (Cahet y Jacques, 1976).

Todos los T_t de la estación No Batea de la ría de Arosa están comprendidos dentro del rango de valores de esta tabla. La estación Batea presentó T_t más pequeños en toda la columna de agua, aunque no superó el rango de distribución de este parámetro.

La tabla pone de manifiesto que los T_t de los diferentes ecosistemas marinos varían considerablemente, al contrario de lo observado en la tabla comparativa de los números de bacterias totales, cuyas fluctuaciones son mucho menores.

Tabla 38. T_t (horas) en el agua (desde la superficie hasta los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	T_t (horas)	REFERENCIA
Estuario del río Fraser, (Canadá)	Superficie	18.6	Albright y Wentworth, 1973
Estuario del río Pamlico, (EE UU)	Superficie	0.24-22.38 (\bar{x} =5.2)	Crawford et al., 1974
Bahía de Tokio, (Japón)	Superficie	8.7-11	Seki et al., 1975
" " "	10	23	" " "
Bahía de Shimoda, (Japón)	Superficie	31	Seki et al., 1975
Corriente de Kurosiwo	Superficie	510	Seki et al., 1975
Mar Mediterráneo Noroccidental	10	2590-15220	Cahet y Jacques, 1976
Estrecho de Georgia, (Canadá)	Superficie	50-9600	Dietz et al., 1976
Océano Pacífico Norte	Superficie	120	" " "
Océano Antártico	10	570-4800	Gillespie et al., 1976
Estrecho de Georgia, (Canadá)	Superficie	15-1750	Albrigh, 1977
Estuario del río Fraser, (Canadá)	Superficie	10-1750	" "
Fiordo de Kiel, (Alemania)	2	2.8-35.7 (\bar{x} =15.93)	Gocke, 1977b
" " "	10	3-63.4 (\bar{x} =19.01)	" "
Bahía de Kiel, (Alemania)	2	10.3-395 (\bar{x} =83.5)	Gocke, 1977b
" " "	10	12.4-295 (\bar{x} =78.3)	" "
Estuario del río Elba, (Alemania)	Superficie	16-37	Hoppe, 1978
Estuario de la isla de Sapelo, (EE UU)	Superficie	0.16-16.8	Hanson y Snyder, 1979
Aguas subárticas	Superficie	2.6-4590	Griffiths et al., 1982
Canal de Bristol, (Inglaterra)	2	2.34-108.25	Joint y Pomroy, 1982
Costa de Portugal	4	4.6-1200	Gocke et al., 1983
Arrecife costero de Durban, (Sudáfrica)	Superficie	4.6-44.5	Schleyer, 1984
Costa de Marsella, (Francia)	Superficie	47-92	Souza y Chrétiennot, 1984
Playa de La Salvaje, (Vizcaya)	Superficie	34.7-269.5	Iriberry et al., 1985
Ría de Arosa: Estación No Batea	Superficie	6.15-86.88 (\bar{x} =23.75)	Este estudio
" " " "	5	6.75-284.04 (\bar{x} =56.33)	" "
" " " "	10	12.19-364.81 (\bar{x} =66.02)	" "
" " " "	15	19.85-503.33 (\bar{x} =145.6)	" "
Ría de Arosa: Estación Batea	Superficie	4.17-38.12 (\bar{x} =16.23)	Este estudio
" " " "	5	3.46-74.37 (\bar{x} =20.9)	" "
" " " "	10	4.05-222.93 (\bar{x} =41.04)	" "
" " " "	15	6.49-273.87 (\bar{x} =53.13)	" "

4.2.3 SUMA DE LA CONSTANTE DE TRANSPORTE Y DE LA CONCENTRACION NATURAL DE SUSTRATO, (K_t+S_n)

4.2.3.1 VARIACION ESPACIAL DE (K_t+S_n)

4.2.3.1.1 Variación horizontal en la ría de Arosa

Los (K_t+S_n) de las cuatro profundidades estudiadas disminuyeron a medida que aumentaba la distancia a la costa (Tabla 39).

Tabla 39. Variación horizontal de las medias anuales de (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982.

PROFUNDIDAD (m)	(K_t+S_n) (μg glucosa/l)	
	BATEA	NO BATEA
Superficie	6.71	3.25
5	4.59	4.39
10	3.15	2.94
15	3.97	3.88

Esta variación es una consecuencia de la disminución, hacia el exterior de la ría, de los aportes orgánicos proce-

dentes de tierra y de los resultantes de la actividad biológica del mejillón en las bateas.

La variación horizontal se manifestó sobre todo en el agua de superficie, ya que de los dos aportes citados, los procedentes de tierra, por su menor densidad, afectan principalmente a esa profundidad.

Otras variaciones horizontales similares fueron las observadas en la bahía de Tokio, Japón (Seki et al., 1975), en el estuario del río Fraser, Canadá (Albright, 1977), en el fiordo de Kiel, Alemania (Gocke, 1977b) y en la costa de Portugal, (Gocke et al., 1983).

4.2.3.1.2 Variación vertical en la estación No Batea

La variación vertical de (K_t+S_n) en la estación No Batea (Figura 31), no siguió la norma - observada en todos los restantes parámetros microbiológicos - de disminuir a medida que aumentaba la profundidad, sino que presentó una serie de fluctuaciones, de tal manera que el valor de (K_t+S_n) de los 15 metros fue generalmente mayor que el de superficie.

Las diferencias entre los valores de (K_t+S_n) son debidas a variaciones de la constante de transporte K_t , a variaciones de la concentración natural de sustrato S_n , o a variaciones

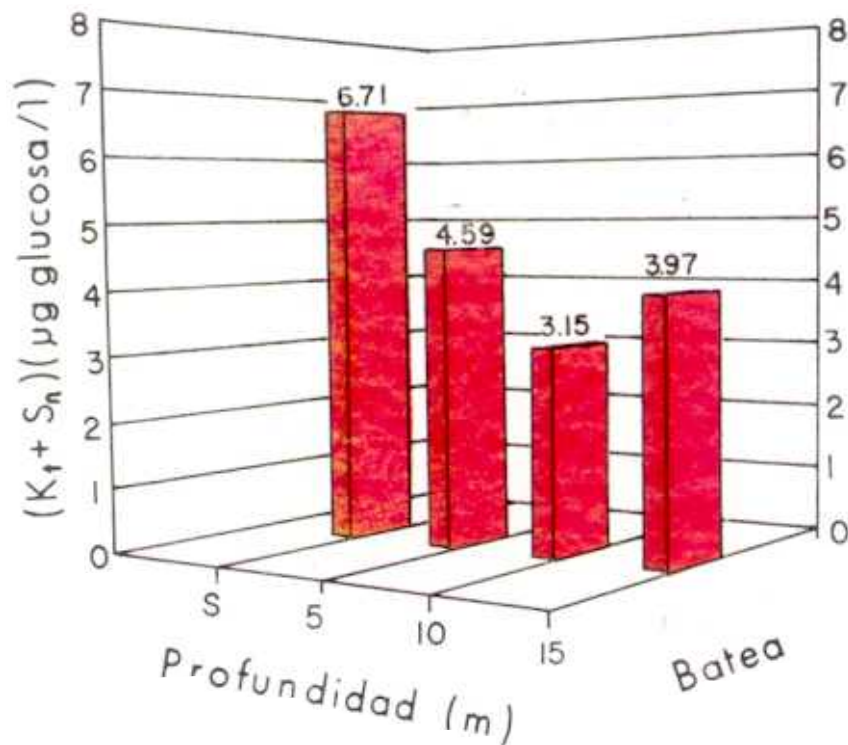
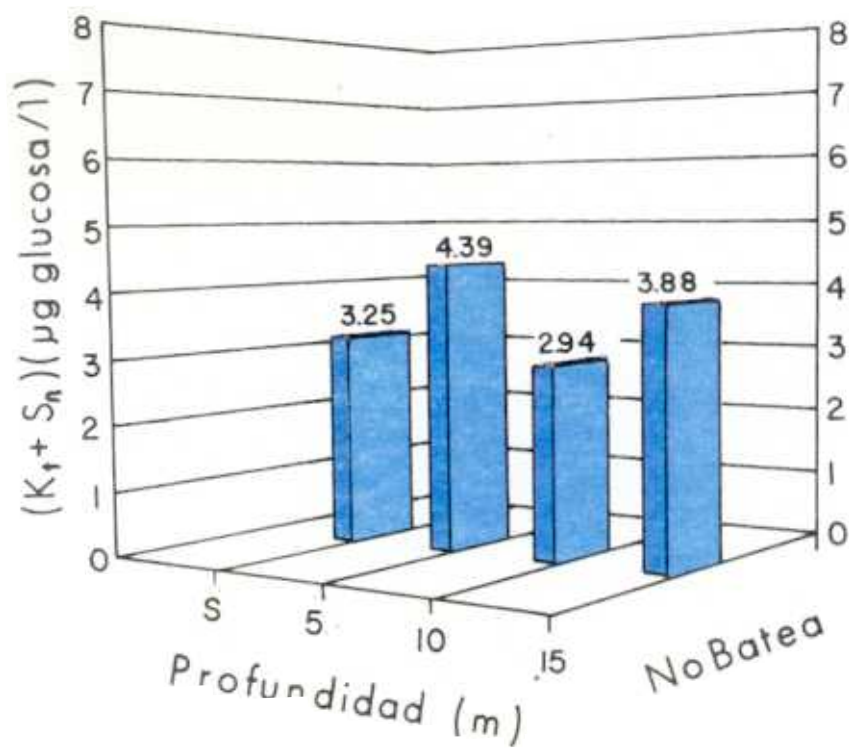


Figura 31. Variación vertical de las medias anuales del ($K_t + S_n$) ($\mu\text{g glucosa/l}$) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

de las dos variables. Esta última posibilidad es la que ocurre en la estación No Batea.

Las variaciones de la variable K_t se deben a que las poblaciones bacterianas de cada profundidad son distintas, y por tanto, sus constantes de transporte específicas son diferentes.

Las variaciones de la variable S_n , en el caso de la estación No Batea, se deben fundamentalmente a la liberación de sustratos orgánicos por parte de las células fitoplanctónicas y a los procesos de descomposición y autólisis de las mismas. La distribución vertical del fitoplancton da lugar a estas variaciones de la concentración natural de sustrato.

Los valores medios de (K_t+S_n) obtenidos en esta estación son similares a los del fiordo de Kiel, Alemania (Gocke, 1977b).

4.2.3.1.3 Variación vertical en la estación Batea

Los valores de (K_t+S_n) también variaron verticalmente en la columna de agua de la estación Batea (Figura 31).

En general el (K_t+S_n) mayor se obtuvo en el agua de superficie, disminuyó hasta llegar a los 10 metros, y aumentó a partir de esta profundidad.

Las diferencias entre los valores de los (K_t+S_n) se deben también a variaciones de las dos variables, K_t y S_n .

En el agua de superficie, la variable S_n está muy influenciada por los aportes orgánicos procedentes de tierra - muy cercana a esta estación - los cuales, por su menor densidad, afectan fundamentalmente a la citada agua. Sin embargo está menos afectada que el resto de las profundidades, tanto por la materia orgánica que sedimenta - resultante de la actividad de la propia batea -, como por la materia orgánica liberada en los procesos de resuspensión de los sedimentos.

Además, la población bacteriana incorporada con el primer tipo de aportes, es distinta de la población específica de la estación Batea, y posee una afinidad diferente (K_t) por el sustrato, por lo que resultan modificados los dos términos del parámetro (K_t+S_n) .

Las profundidades de 5, 10 y 15 metros están menos influenciadas por los aportes orgánicos procedentes de tierra. Las variaciones que se producen en la variable S_n en estas profundidades, se deben principalmente a la excreción de sustratos orgánicos por parte de las células fitoplanctónicas, a los procesos de descomposición y autólisis

de las mismas, a la sedimentación del material resultante de la actividad biológica de la batea y a la materia orgánica liberada por los procesos de resuspensión de los sedimentos. Los dos primeros tipos de aportes influyen fundamentalmente entre los 5 y los 10 metros, mientras que el último tipo afecta principalmente a la profundidad de 15 metros.

Las poblaciones bacterianas de las distintas profundidades tienen sus constantes de transporte específicas, diferentes entre sí, que contribuyen también a diferenciar los valores de (K_t+S_n) .

4.2.3.2 VARIACION TEMPORAL DE (K_t+S_n)

4.2.3.2.1 Variación temporal en la estación No Batea

Los (K_t+S_n) variaron temporalmente en la parte estudiada de la columna de agua de la estación No Batea, caracterizándose por presentar numerosas fluctuaciones a lo largo del ciclo (Figura 32).

En Marzo, se observó un aumento importante del parámetro en las cuatro profundidades estudiadas, como consecuencia de la floración primaveral del fitoplancton, que causó la liberación de sustratos orgánicos al medio.

NO BATEA

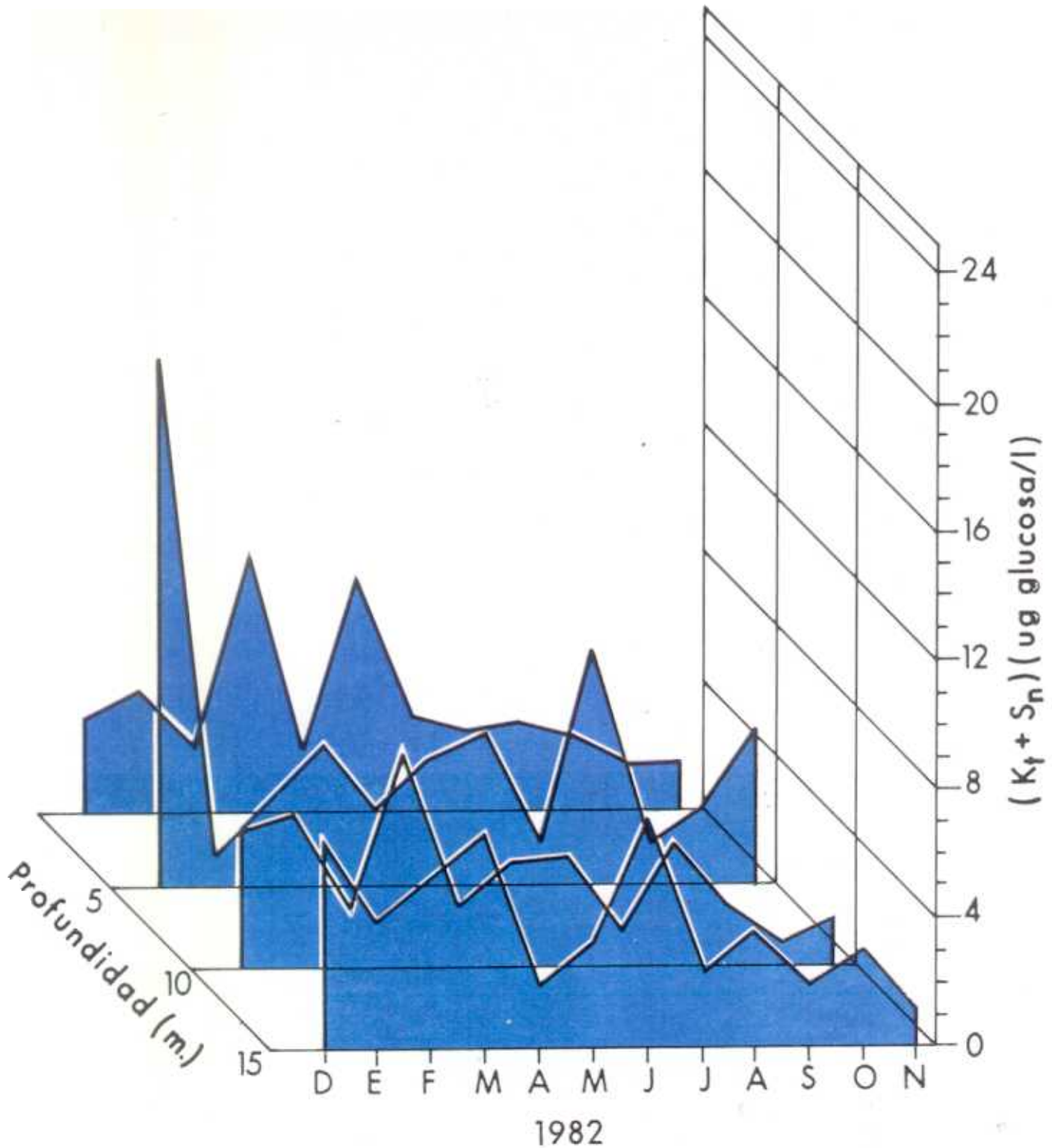


Figura 32. Variación temporal del $(K_t + S_n)$ ($\mu\text{g glucosa/l}$) en la estación No Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

Los valores máximos del ciclo anual de (K_t+S_n) de superficie y 10 metros de profundidad coincidieron en este mes, siendo los valores de 5 y 15 metros también muy elevados.

En Mayo y Agosto, se apreciaron de nuevo aumentos del parámetro, aunque no de la magnitud de los de Marzo, y fueron debidos a las floraciones fitoplanctónicas esporádicas que tienen lugar en la ría de Arosa durante esos meses (Campos y Mariño, 1984). En Septiembre, se inició una disminución de (K_t+S_n) en la parte estudiada de la columna de agua, alcanzándose los valores mínimos de superficie y los 10 metros de profundidad en el mes de Octubre.

Variaciones estacionales similares de (K_t+S_n) fueron las observadas en el estuario del río Pamlico, EE UU (Crawford et al., 1974) y en el arrecife costero de Durban, Sudáfrica (Schleyer, 1984).

4.2.3.2.2 Variación temporal en la estación Batea

Los (K_t+S_n) también variaron temporalmente en la columna de agua de la estación Batea (Figura 33).

BATEA

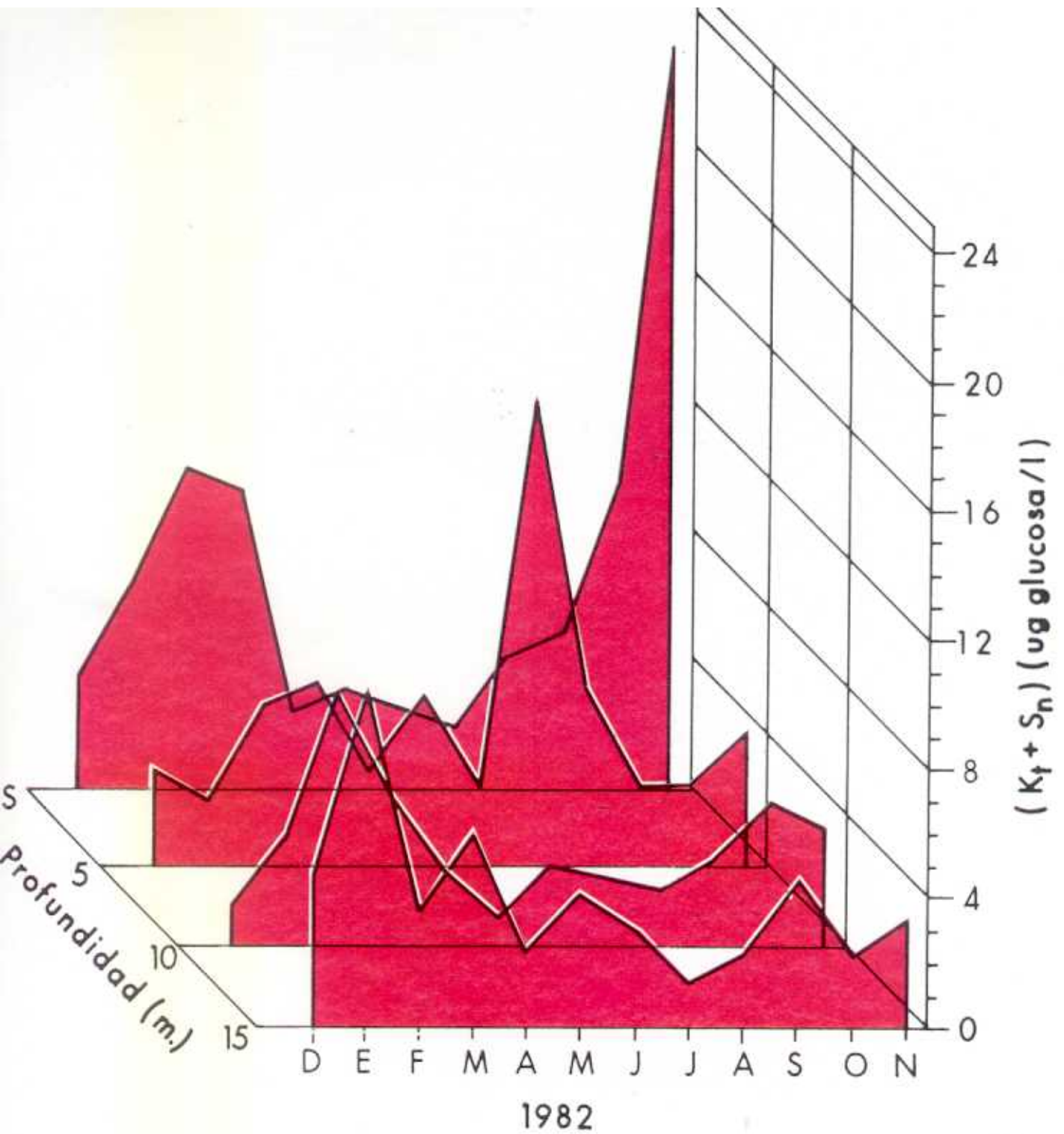


Figura 33. Variación temporal del $(K_t + S_n)$ (μg glucosa/l) estación Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

La variación temporal del parámetro presentó fluctuaciones muy diversas, con escasos rasgos comunes a las cuatro profundidades.

Esta complejidad del ciclo anual de (K_t+S_n) tal vez sea debida a la variedad de los aportes orgánicos que recibe esta estación como son, los aportes terrígenos, la excreción de sustratos por el fitoplancton, las partículas derivadas de la actividad de la propia batea y los aportes procedentes de la resuspensión de sedimentos, algunos de los cuales no se manifiestan con un carácter temporal.

La "marea roja" de Octubre aumentó los valores de (K_t+S_n) , por las razones ya explicadas anteriormente. Este aumento se observó en las tres primeras profundidades, pero sobre todo en el agua de superficie y en la de 10 metros, cuyos valores fueron aproximadamente dobles a los del mes anterior.

A pesar de todo este conjunto de aportes orgánicos, es interesante señalar que los valores de (K_t+S_n) de la estación Batea fueron, en general, pequeños y constantes. Esta variación limitada del parámetro indica una buena adaptación de las poblaciones bacterianas, que logran mantener bajas las concentraciones de sustratos orgánicos en toda la columna de agua.

4.2.3.3 ESTUDIO COMPARATIVO DE LOS PARAMETROS (K_t+S_n) DE LAS ESTACIONES NO BATEA Y BATEA

4.2.3.3.1 Estudio comparativo de la variación espacial (vertical)

El primer hecho que se observa, es que, a pesar de que era posible esperar que las concentraciones de compuestos orgánicos fuesen bastante mayores en la estación Batea que en la No Batea por su mayor proximidad a tierra, por la gran actividad biológica que se desarrolla en la propia batea, y por los procesos de resuspensión de los sedimentos de la batea, sin embargo, y en contra de lo previsible, las diferencias de los (K_t+S_n) de las dos estaciones fueron pequeñas (Figura 34).

Dado que la actividad heterótrofa de las bacterias marinas depende mucho de la cantidad de materia orgánica disponible, que es bastante mayor en la batea, es evidente que para lograr que los valores de (K_t+S_n) de las dos estaciones sean similares, la actividad heterótrofa de las poblaciones de bacterias de la estación Batea, tiene que ser mayor que la actividad de las poblaciones de bacterias de la estación No Batea. Efectivamente, las medias anuales de las velocidades máximas y los tiempos de incorporación de sustrato en la estación Batea fueron, respectivamente, de 2.5 a 3.2 veces mayores y de 1.6 a 2.8 veces más rápidos que los de la estación No Batea (Tabla 40). Una prueba de este

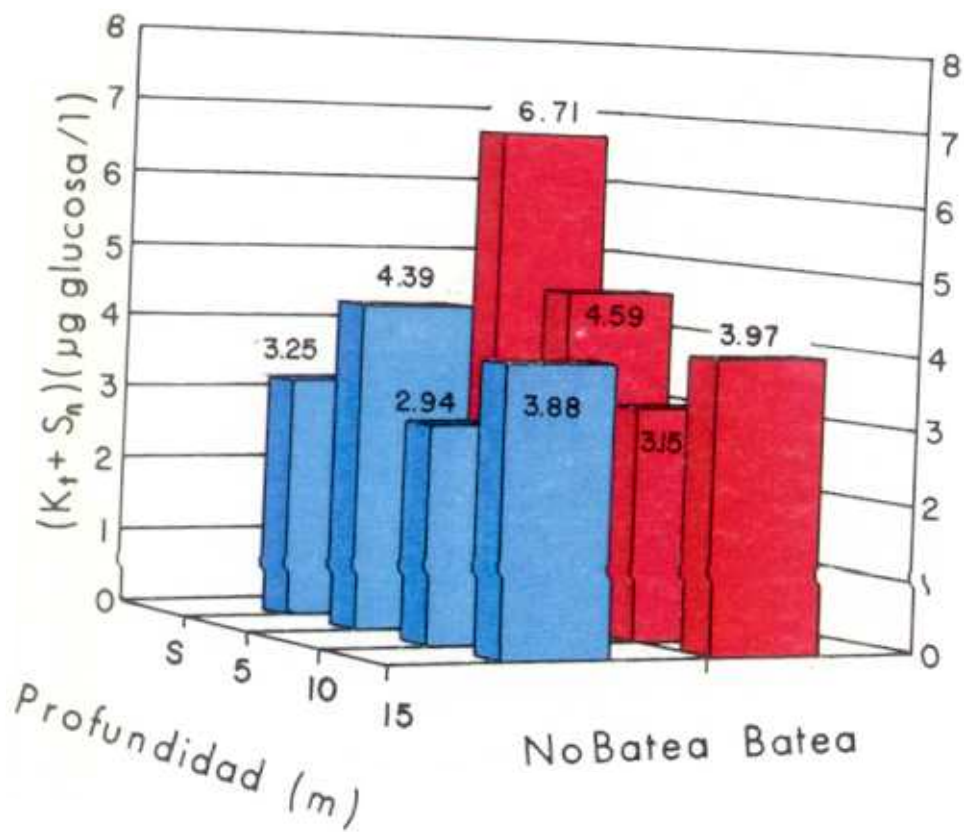


Figura 34. Estudio comparativo de la variación vertical de las medias anuales del $(K_t + S_n)$ (μg glucosa/l) en las estaciones No Batea y Batea durante el período Diciembre 1981 - Noviembre 1982

hecho se obtiene al comparar ambas estaciones y observar que el mayor aumento de la actividad bacteriana se produce en la estación Batea a 15 metros de profundidad (Tabla 40), que es precisamente el lugar que recibe mayor cantidad de aportes orgánicos.

Este aumento de la actividad bacteriana, inducido por la mayor cantidad de materia orgánica disponible, consigue mantener bajas las concentraciones de ésta en la columna de agua de la batea.

Tabla 40. Relaciones de las medias anuales de la V_{max} y de las de rapidez de utilización de sustrato de la estación Batea con respecto a las correspondientes medias anuales de la estación No Batea.

PROFUNDIDAD (m)	RELACIONES VELOCIDAD	RELACIONES RAPIDEZ
Superficie	2.7	1.5
5	2.5	2.6
10	2.4	1.6
15	3.2	2.8

Otra diferencia que se observa es que en la estación Batea, los valores de (K_t+S_n) tienden, en general, a disminuir hasta los 10 metros, aumentando a partir de esta

profundidad. Sin embargo, los valores de (K_t+S_n) en la estación No Batea presentaron fluctuaciones diferentes en cada profundidad estudiada.

4.2.3.3.2 Estudio comparativo de la variación temporal

Las variaciones mensuales de los (K_t+S_n) de las estaciones No Batea y Batea fueron bastante diferentes (Figuras 32 y 33). La evolución temporal del parámetro en la estación No Batea presentó unas fluctuaciones comunes a las cuatro profundidades muestreadas, como fueron los aumentos del parámetro en Marzo y en la época cálida comprendida entre Mayo y Agosto, debidos a las floraciones fitoplanctónicas, y una disminución en Septiembre. Por el contrario, el ciclo anual de la estación Batea no presentó en ningún momento características comunes a las cuatro profundidades estudiadas.

El proceso de "marea roja", igual que sucedió con los anteriores parámetros, fue más intenso en la estación Batea, en la que determinó un fuerte incremento de los valores de (K_t+S_n) , sobre todo en el agua de superficie y a 10 metros de profundidad, donde los valores fueron 6 y 5 veces mayores que los correspondientes de la estación No Batea (Figura 35).

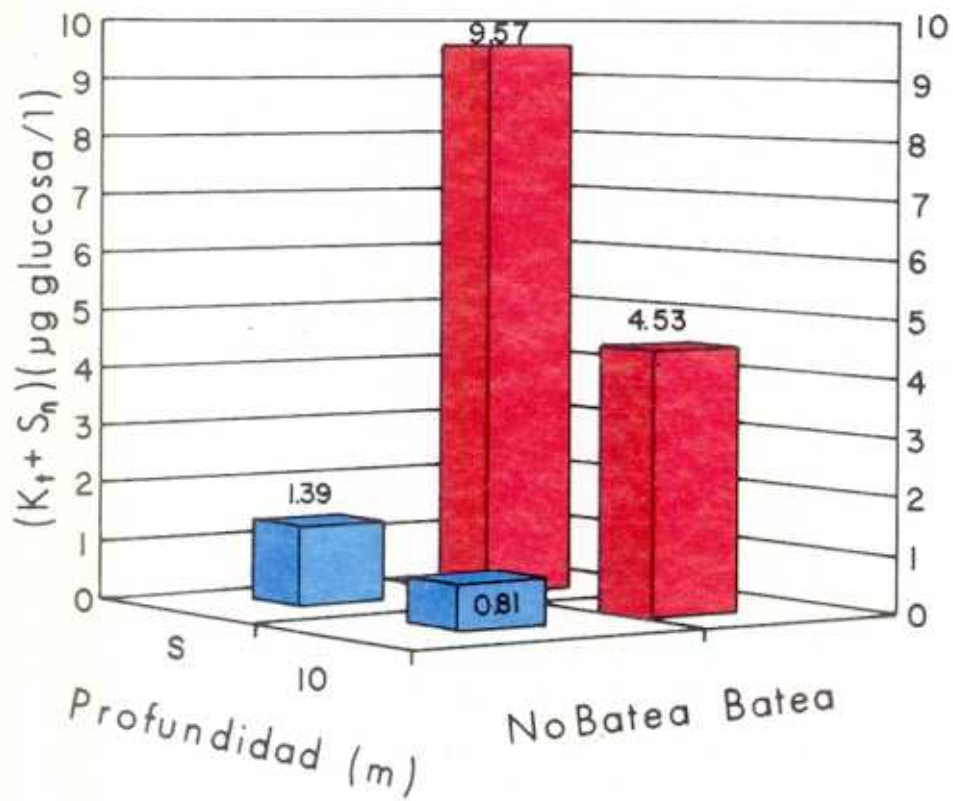


Figura 35. Efecto de la "marea roja" en el parámetro $(K_t + S_n)$ ($\mu\text{g glucosa/l}$ de las estaciones No Batea y Batea

4.2.3.3.3 Estudio comparativo con otros ecosistemas marinos

Se ha elaborado una tabla general con los valores de los (K_t+S_n) obtenidos por varios autores en diferentes ecosistemas marinos. Esta tabla, debido a sus fines comparativos, sólo incluye los valores que se obtuvieron en el rango de profundidades estudiadas en este trabajo, utilizando para ello el mismo método y el mismo sustrato (Tabla 41). Algunos de los datos incluidos en esta tabla sólo son aspectos momentáneos que no reflejan variaciones de tipo temporal.

El rango de variación de (K_t+S_n) que se observa en esta tabla oscila entre un valor mínimo de 0.0007 μg glucosa/l en el mar Mediterráneo Noroccidental (Cahet y Jacques, 1976) y un máximo de 710 μg glucosa/l en la bahía de Shimoda, Japón (Seki et al., 1975).

Todos los valores obtenidos en este estudio de la ría de Arosa, tanto en la estación No Batea como en Batea, están comprendidos dentro del rango de valores de esta tabla.

La tabla pone de manifiesto que, en general, los (K_t+S_n) de los diferentes ecosistemas marinos presentan una variación pequeña.

Tabla 41. (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en el agua (desde la superficie a los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	(K_t+S_n) (μg glucosa/l)	REFERENCIA
Puerto de Woods Hole, (EE UU)	Superficie	4	Vaccaro y Jannasch, 1966
Atlántico Tropical (800 km NE América del Sur)	10	37.5	" " "
Atlántico Tropical (Plat. cont. NE América Sur)	10	150	" " "
Pacífico Tropical Oriental	Capa eufótica	38.2-687.5	Hamilton y Preslan, 1970
Pacífico Noroccidental	Superficie	5-50	Takahashi e Ichimura, 1971
" " "	10	5-50	" " "
Estuario del río Fraser, (Canadá)	Superficie	1.6	Albright y Wentworth, 1973
Estuario del río Pamlico, (EE UU)	Superficie	0.82-49.9 ($\bar{x}=12.65$)	Crawford et al., 1974
Bahía de Tokio, (Japón)	Superficie	49-156	SeKi et al., 1975
" " "	10	51	" " "
Bahía de Shimoda, (Japón)	Superficie	710	Seki et al., 1975
Corriente de Kurosiwo	Superficie	36	Seki et al., 1975
Mar Mediterráneo Noroccidental	10	0.0007-0.005	Cahet y Jacques, 1976
Estrecho de Georgia, (Canadá)	Superficie	0.25-19	Dietz et al., 1976
Océano Pacífico Norte	Superficie	1.9	" " "
Océano Antártico	10	3-11.8	Gillespie et al., 1976
Estrecho de Georgia, (Canadá)	Superficie	10-190	Albright, 1977
Estuario del río Fraser, (Canadá)	Superficie	15-65	Albright, 1977

Tabla 41 (Cont.). (K_t+S_n) (μg glucosa/l) en el agua (desde la superficie a los 15 metros de profundidad) de diferentes ecosistemas marinos.

LUGAR DEL ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	(K_t+S_n) (μg glucosa/l)	REFERENCIA
Fiordo de Kiel, (Alemania)	2	1.85-11.75 (\bar{x} =3.71)	Gocke, 1977b
" " "	10	1.45-4.30 (\bar{x} =2.53)	" "
Bahía de Kiel, (Alemania)	2	1-6.9 (\bar{x} =3.04)	Gocke, 1977b
" " "	10	1-3.48 (\bar{x} =2.33)	" "
Estuario del río Elba, (Alemania)	Superficie	0.94-1.98	Hoppe, 1978
Estuario de la Isla de Sapelo, (EE UU)	Superficie	0.25-21.2	Hanson y Snyder, 1979
Aguas subárticas	Superficie	0.1-9.8	Griffiths et al., 1982
Costa de Portugal	4	1.25-3.48	Gocke et al., 1983
Arrecife costero de Durban, (Sudáfrica)	Superficie	0.7-4.8	Schleyer, 1984
Costa de Marsella, (Francia)	Superficie	2.45-17.5	Souza y Chrétiennot, 1984
Playa de La Salvaje, (Vizcaya)	Superficie	19.5-90	Iriberry et al., 1985
Ría de Arosa: Estación No Batea	Superficie	1.39-7.87 (\bar{x} =3.25)	Este estudio
" " " " "	5	0.97-16.47 (\bar{x} =4.39)	" "
" " " " "	10	0.81-6.63 (\bar{x} =2.94)	" "
" " " " "	15	1.21-7.04 (\bar{x} =3.88)	" "
Ría de Arosa: Estación Batea	Superficie	1.96-23.07 (\bar{x} =6.71)	Este estudio
" " " "	5	1.99-14.4 (\bar{x} =4.59)	" "
" " " "	10	0.91-7.82 (\bar{x} =3.15)	" "
" " " "	15	1.37-10.41 (\bar{x} =3.97)	" "

4.3 RELACIONES DE LOS PARAMETROS OBTENIDOS

Los objetivos de este trabajo fueron los de determinar las variaciones espaciales y temporales del número y de la actividad heterótrofa de las bacterias planctónicas de la ría de Arosa, así como los de revelar algunos de los efectos que las bateas de mejillón ocasionan en las poblaciones bacterianas.

Otro de los objetivos fue el tratar de revelar la existencia de relaciones de los parámetros microbiológicos entre sí y también con los parámetros físicos y químicos que pudieran controlar el número y la actividad de las bacterias; para ello se calcularon los coeficientes de correlación entre todas estas variables y se utilizó el test t para averiguar el nivel de significación de los citados coeficientes (Sokal y Rohlf, 1979).

4.3.1 RELACIONES ENTRE LOS PARAMETROS MICROBIOLÓGICOS

La relación que existe entre el número de bacterias totales y la actividad heterótrofa es muy variable en los distintos ecosistemas estudiados.

Gocke (1977b) observó en dos estaciones del fiordo de Kiel, que las densidades de bacterias eran similares, y sin embargo, las actividades eran muy diferentes. Ramsay (1978)

obtuvo correlaciones significativas entre el número de bacterias totales y la V_{max} en la zona costera de Nelson (Nueva Zelanda). Ferguson y Palumbo (1979) compararon los recuentos bacterianos con la actividad heterótrofa de la zona costera de Long Island (EE UU), comprobando que no existía correlación. Bent y Goulder (1981) observaron en una estación del estuario del río Humber (Inglaterra) que los valores elevados del número de bacterias totales coincidían con valores elevados de la V_{max} , obteniendo correlaciones significativas entre ambos parámetros. Wright y Coffin (1983), también obtuvieron correlaciones bastante fuertes entre número de bacterias totales y actividad heterótrofa, en el estuario del río Essex (EE UU).

A lo largo de este estudio se obtuvieron coeficientes de correlación significativos entre el número de bacterias totales y la V_{max} de incorporación del sustrato, en el agua de superficie de la estación No Batea ($r=0.818$, $n=12$, $P<0.005$) y en las profundidades de 10 y 15 metros de la estación Batea ($r=0.721$, $n=12$, $P<0.01$ y $r=0.807$, $n=12$, $P<0.005$, respectivamente). Esto indica que las poblaciones bacterianas no son uniformemente activas y que existen otros factores, además del número de bacterias, que también controlan la actividad de las mismas.

La relación entre el número de bacterias totales y el tiempo de incorporación de sustrato T_t , también fue variable. Palumbo (1980) obtuvo correlaciones significativas y no

significativas de estos dos parámetros en el estuario del río Newport (EE UU). Esta situación es similar a la que se dió en la ría de Arosa, donde el número de bacterias totales no presentó correlaciones significativas con el T_t , excepto una, de carácter negativo, en el agua de superficie de la estación Batea ($r=-0.744$, $n=12$, $P<0.05$).

Tampoco se observaron correlaciones significativas entre el número de bacterias totales y el parámetro (K_t+S_n), en las estaciones No Batea y Batea.

4.3.2 RELACIONES DE LOS PARAMETROS MICROBIOLÓGICOS CON LOS PARAMETROS FÍSICOS Y QUÍMICOS

4.3.2.1 Relaciones con la salinidad

Bell y Albright (1981) citaron una relación inversa, entre la salinidad y el número de bacterias totales en el estuario del río Fraser (Canadá). Kirchman et al., (1984) observaron una relación similar en la marisma de Sippewissett (EE UU). Prieur et al., (1984) obtuvieron una relación inversa entre ambos parámetros en invierno, en el estuario de La Gironde (Francia), aunque esta relación desaparecía en verano.

Palumbo (1980) observó, en el estuario del río Newport (EE UU), que la salinidad ejercía un efecto significativo

sobre el número y la actividad de las bacterias. Para este autor, los máximos de actividad heterótrofa indicaban las preferencias salinas de las bacterias en el estuario, observando que dicha actividad se reducía considerablemente a medida que aumentaba la salinidad.

En la ría de Arosa, el número de bacterias totales no presentó una correlación significativa con la salinidad, ni tampoco lo hicieron la actividad y el (K_t+S_n) , aunque, en general, todos los valores disminuyeron al aumentar la salinidad.

4.3.2.2 Relaciones con la profundidad

El número de bacterias disminuyó a medida que aumentó la profundidad en la estación No Batea, observándose una correlación negativa fuertemente significativa ($r=-0.508$, $n=52$, $P<0.001$). Una correlación similar, también significativa, aunque no tan fuerte, se obtuvo en la estación Batea, ($r=-0.331$, $n=52$, $P<0.05$).

La V_{max} también disminuyó al aumentar la profundidad, dándose correlaciones negativas significativas en la estación No Batea ($r=-0.617$, $n=48$, $P<0.001$) y también, aunque en menor grado, en la estación Batea ($r=-0.453$, $n=48$, $P<0.005$).

El parámetro T_t , al contrario que los dos anteriores, aumentó al mismo tiempo que la profundidad, registrándose correlaciones positivas y significativas en ambas estaciones, aunque de mayor importancia en No Batea que en Batea ($r=0.399$, $n=48$, $P<0.005$ y $r=0.288$, $n=48$, $P<0.05$, respectivamente).

Por último, el parámetro (K_t+S_n) no presentó ninguna correlación significativa con respecto a la profundidad.

4.3.2.3 Relaciones con los sólidos en suspensión

Durante bastante tiempo, concretamente desde Zobell (1943), se consideró que las partículas en suspensión constituían el hábitat típico de las bacterias marinas. Estas se fijaban a las partículas para aprovechar la materia orgánica existente en su superficie.

Esta creencia se modificó a partir de las observaciones realizadas por Wiebe y Pomeroy (1972), que demostraron que la cantidad de bacterias marinas adheridas a partículas era relativamente pequeña, comparada con la cantidad de bacterias libres.

La situación actual muestra que en las aguas marinas, tanto costeras como pelágicas, la mayor parte de las bacterias son libres (Wiebe y Pomeroy, 1972; Azam y Hodson, 1977;

Palumbo et al., 1984; Alldredge et al., 1986; Andersson et al., 1986). Sin embargo, en aguas de estuarios, bahías, fiordos, rías, ...etc., la situación es bastante variable según los distintos ecosistemas estudiados. Así, en el fiordo de Kiel, el número de bacterias unidas a partículas representa un 3% del total de bacterias en el agua de 2 metros de profundidad, y un 5% en el agua del fondo (Zimmerman, 1977). Clarke y Joint (1986) también observaron en el estuario de Tamar (Inglaterra), que la mayor parte de las bacterias eran libres. Por el contrario, Harvey y Young (1980), en la marisma de Palo Alto (EE UU), y Bent y Goulder (1981), en el estuario del río Humber (Inglaterra), encontraron que la mayor parte de las bacterias estaban ligadas a partículas. Estos últimos autores observaron correlaciones significativas entre la abundancia bacteriana y los sólidos en suspensión. Mazure y Branch (1979) también habían obtenido una fuerte correlación entre estos dos parámetros en la costa occidental de Sudáfrica.

Con respecto a la actividad de las bacterias libres y de las adheridas a partículas, también existe una gran variabilidad dependiendo del ecosistema estudiado.

Goulder (1977) y Kirchman y Mitchell (1982), observaron que las bacterias ligadas desarrollan una actividad mayor que las bacterias libres. En cambio, Azam y Hodson (1977), Ducklow et al. (1982) y Palumbo et al. (1984), citaron la situación contraria.

En este estudio, no se obtuvieron correlaciones significativas entre los parámetros microbiológicos medidos (número de bacterias, actividad), y los sólidos en suspensión de las estaciones Batea y No Batea.

4.3.2.4 Relaciones con las sales nutritivas

Otro de los factores ambientales, que puede tener alguna relación con el número y la actividad de las bacterias marinas, son las sales nutritivas.

Castellví (1977) obtuvo una relación inversa, entre la concentración de nitratos y la V_{max} , en una región occidental de Africa, observando que los máximos de la actividad bacteriana coincidían con valores muy pequeños de nitratos. Sin embargo, Fuhrman et al. (1980) no obtuvieron correlaciones significativas entre los nutrientes y los parámetros microbiológicos, en una zona situada al sur de California (EE UU).

Los coeficientes de correlación entre las sales nutritivas y los parámetros microbiológicos de las cuatro profundidades estudiadas en las estaciones No Batea y Batea, fueron inferiores a los valores necesarios para ser significativos.

5. CONCLUSIONES

A lo largo de esta investigación de las bacterias planctónicas de la ría de Arosa, en la que se estudió mensualmente y durante un año completo, entre Noviembre de 1981 y Noviembre de 1982, su número y actividad, sus variaciones espaciales y temporales, algunos de los efectos que ocasiona el cultivo del mejillón en las poblaciones de bacterias, y las influencias de varios factores físicos y químicos, se pueden establecer las siguientes conclusiones:

- La abundancia bacteriana disminuye al alejarse de la costa y al aumentar la profundidad, excepto en la zona más próxima al fondo de la estación Batea, donde existe un mayor número de bacterias.

- Las poblaciones bacterianas son menores durante los meses fríos y alcanzan los valores máximos en los meses cálidos.

- La batea introduce un aumento de la abundancia bacteriana en toda la columna de agua, aunque no se trata de un incremento considerable.

- La actividad bacteriana disminuye al alejarse de la costa y al aumentar la profundidad.

- La actividad de las bacterias es menor durante los meses fríos y alcanza los valores máximos en los meses cálidos.

- La batea determina un aumento importante de la actividad heterótrofa en toda la columna de agua, mucho mayor que el debido exclusivamente al incremento de la población bacteriana que origina la propia batea. Este hecho indica que la actividad bacteriana no está exclusivamente controlada por el número de bacterias, sino que también lo está por los factores físicos y químicos, sobre todo la temperatura y la cantidad de materia orgánica disponible.

- La concentración de sustratos orgánicos disminuye al alejarse de la costa y presenta diferentes fluctuaciones al aumentar la profundidad.

- En contra de lo previsible, la batea no da lugar a valores elevados de sustratos orgánicos disueltos, lo que indica una buena adaptación de sus poblaciones bacterianas, las cuales, a pesar del gran aporte de materia orgánica existente, consiguen mantener bajas las concentraciones de los sustratos orgánicos en la columna de agua.

- La influencia de la "marea roja" es mucho más ostensible en la estación Batea, en la que ocasiona aumentos importantes del número de bacterias, de la concentración de

sustratos orgánicos disueltos y, sobre todo, de la actividad heterótrofa.

- Todos los valores de los parámetros microbiológicos estudiados, número de bacterias, V_{max} , T_t y (K_t+S_n) de las estaciones No Batea y Batea, están dentro del rango de valores obtenidos por otros autores en diferentes ecosistemas marinos.

6. BIBLIOGRAFIA

- ALBRIGHT L. J. y J. W. WENTWORTH. 1973. Use of the heterotrophic activity technique as a measure of eutrophication. Environmental Pollution, 5(1):59-72.
- ALBRIGHT L. J. 1977. Heterotrophic bacterial dynamics in the lower Fraser River, its estuary and Georgia Strait, British Columbia, Canada. Marine Biology, 39:203-211.
- ALLDREDGE, A. L., J. J. COLE y D. A. CARON. 1986. Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic organic aggregates (marine snow) from surface waters. Limnology and Oceanography, 31(1):68-78.
- ALLER, R. C. 1978. Experimental studies of changes produced by deposit feeders on pore water, sediment, and overlying water chemistry. American Journal of Science, 217:1185-1234.
- ANDERSON, G. C. y R. P. ZEUTSCHEL. 1970. Release of DOM by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the Northeast Pacific Ocean. Limnology and Oceanography, 15:402-407.
- ANDERSSON, A., U. LARSSON y A. HAGSTRÖM. 1986. Size - selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria. Marine Ecology-Progress Series, 33:51-57.
- ANDREU, B. 1968. Pesquería y cultivo de mejillones y ostras en España. Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca, 7:303-320.
- AZAM, F. y R. HODSON. 1977. Size distribution and activity of marine microheterotrophs. Limnology and Oceanography, 22:492-501.

- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER - REIL y F. THINGSTAD. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Marine Ecology-Progress Series, 10:257-263.
- BARDACH, J. E., J. H. RYTHER y W. O. McLARNEY. 1972. Aquaculture. Wiley Interscience, 868pp.
- BAUERFEIND, S. 1985. Degradation of phytoplankton detritus by bacteria: estimation of bacterial consumption and respiration in an oxygen chamber. Marine Ecology-Progress Series, 21:27-36.
- BEERS, J. R.. 1986. Organisms and the food web. En: Plankton Dynamics of the Southern California Bight. Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies, 15. Ed. R. W. Eppley. Springer-Verlag.
- BELL, C. R. y L. J. ALBRIGTH. 1981. Attached and free-floating bacteria in the Fraser River Estuary, British Columbia, Canada. Marine Ecology-Progress Series, 6:317-327.
- BELL, W. H., J. M. LANG y R. MITCHELL. 1974. Selective stimulation of marine bacteria by algal extracellular products. Limnology and Oceanography, 19(5):833-839.
- BELL, W. H. 1980. Bacterial utilization of algal extracellular products. I. The kinetic approach. Limnology and Oceanography, 25:1007-1020.
- BELL, W. H. y E. SAKSHAUG. 1980. Bacterial utilization of algal extracellular products. II. A kinetic study of natural populations. Limnology and Oceanography, 25:1021-1033.

- BENT, E. J. y R. GOULDER. 1981. Planktonic bacteria in the Humber Estuary; seasonal variation in population density and heterotrophic activity. Marine Biology, 62:35-45.
- BERNARD, F. R. 1989. Uptake and elimination of coliform bacteria by four marine bivalve mollusks. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 46:1592-1599.
- BIRKBECK, T. H. y J. G. MCHENERY. 1982. Degradation of bacteria by *Mytilus edulis*. Marine Biology, 72:7-15.
- BLESS, M. J. M. 1973. Note on the ecology of recent ostracods in the ría de Arosa, NW Spain. Zoologische Meded., 46(10):123-147.
- BOLTER, M. 1982. Submodels of a brackish water environment. I. Temperature and microbial activity. Ecological Modelling, 17:311-318.
- BOWDEN, W. B. 1977. Comparison of two direct-count techniques for enumerating aquatic bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 33(5):1229-1232.
- BRATBAK, G. y T. F. THINGSTAD. 1985. Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox ? Analysis of a model system with both competition and commensalism. Marine Ecology-Progress Series, 25:23-30.
- BRATBAK, G. 1987. Carbon flow in an experimental microbial ecosystem. Marine Ecology-Progress Series, 36:267-276.
- BUEN, O. de. 1919. Campañas del "Hernán Cortés" en 1917 y 1918. Registro general de operaciones. Memorias del Instituto Español de Oceanografía, XII.

- BUNCH, J. N. 1979. Microbiological observations in South Davis Strait. Fisheries & Marine Service Manuscript Report, 1515:1-92.
- BURNEY, C. M., P. G. DAVIS, K. M. JOHNSON y J. M. SIEBURTH. 1982. Diel relationships of microbial trophic groups and in situ dissolved carbohydrate dynamics in the Caribbean Sea. Marine Biology, 67:311-322.
- BUTTON, D. K. y B. R. ROBERTSON. 1985. Effect of toluene exposure time and concentration on induction of high affinity values for toluene oxidation by bacteria of estuarine seawater samples. Marine Ecology-Progress Series, 26:187-193.
- CABANAS, J. M., J. J. GONZALEZ, J. MARIÑO, A. PEREZ y G. ROMAN. 1979. Estudio del mejillón y de su epifauna en los cultivos flotantes de la Ría de Arosa. III. Observaciones previas sobre la retención de partículas y la biodeposición de una batea. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, V(1):43-50.
- CABANAS, J. M., N. GONZALEZ, J.J. GONZALEZ y C. GARCIA FERNANDEZ. 1983. Nutrientes en la Ría de Arosa: distribución e interrelación. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 1(1):72-84.
- CAHET, G. y G. JACQUES. 1976. Assimilation de glucose dans la zone de divergence de Méditerranée Nord-Occidentale. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie, 61(5):649-658.

- CALPENA, V. 1983. Influencia de la marea en la circulación en la ría de Arosa. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Madrid.
- CAMMEN, L. M. y J. A. WALKER. 1982. Distribution and activity of attached and free-living suspended bacteria in the Bay of Fundy. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 39:1655-1663.
- CAMPOS, M. J. y N. GONZALEZ. 1975. Phytoplankton in relation with nutrient concentrations in the Ría de Arosa. 10th European Symposium on Marine Biology. Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 2:111-125.
- CAMPOS, M.J. y J. MARIÑO. 1982. Comparison of phytoplankton species composition and abundance in the Rías Arosa and Muros (NW Spain). Marine Ecology, 3(1):1-12.
- CAMPOS, M. J. y J. MARIÑO. 1984. El ciclo anual del fitoplancton en la Ría de Arosa (1978-1979). Boletín Instituto Español de Oceanografía, 1(2):20-30.
- CARLUCCI, A. F. y P. M. WILLIAMS. 1978. Simulated in situ growth rates of pelagic marine bacteria. Naturwissenschaften, 65:541-542.
- CASTELLVI, J. 1975. Procesos autótrofos y heterotróficos debidos a la actividad de bacterias marinas. Investigación Pesquera, 39(1):119-144.
- CASTELLVI, J. 1976. Estudio de la actividad bacteriana en las costas africanas. Investigación Pesquera, 40(1):125-136.
- CASTELLVI, J. 1977. Actividad bacteriana en la zona de afloramiento del NW de Africa. Campaña "Atlor II".

- Resultados Expediciones Científicas B/O Cornide, 6:177-203.
- CLARKE, K. R. y I. R. JOINT. 1986. Methodology for estimating numbers of free-living and attached bacteria in estuarine water. Applied and Environmental Microbiology, 51(5):1110-1120.
- COFFIN, R. B. y J. H. SHARP. 1987. Microbial trophodynamics in the Delaware Estuary. Marine Ecology-Progress Series, 41:253-266.
- COLE, J. J., S. FINDLAY y M. L. PACE. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. Marine Ecology-Progress Series, 43:1-10.
- CORRAL, J. 1972. Diaixis durani, nueva especie de Copépodo Calanoide procedente de la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 150:51-59.
- CORRAL, J. y M. T. ALVAREZ-OSSORIO. 1978. El zooplancton de la Ría de Arosa (NW de España). I. Composición y distribución de las comunidades en un ciclo anual. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, IV(4):131-163.
- CORRAL, J., C. MASSO y M. T. ALVAREZ-OSSORIO. 1981. Un estudio comparado preliminar de la biomasa seca, materia orgánica, carbono, nitrógeno, relación C/N, y del contenido energético del zooplancton de las rías de Arosa y Muros. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, VI(4):221-240.

- COSTELLOE, J. 1988. Reproductive cycle, development and recruitment of two geographically separated populations of the dendrochirote holothurian Aslia lefevrei. Marine Biology, 99:535-545.
- CRAWFORD, C. C., J. E. HOBBIE y K. L. WEBB. 1973. Utilization of dissolved organic compounds by microorganisms in an estuary. En: Estuarine Microbial Ecology. Ed. Stevenson L. H. y R. R. Colwell. University of South Carolina Press, pp 169-180.
- CRAWFORD, C. C., J. E. HOBBIE y K. L. WEBB. 1974. The utilization of dissolved free aminoacids by estuarine microorganisms. Ecology 55:551-563.
- CHASE, J. 1975. Wind-driven circulation in a Spanish estuary. Estuarine and Coastal Marine Science, 3:303-310.
- CHESNEY, E. J. y J. IGLESIAS. 1979. Seasonal distribution, abundance and diversity of demersal fishes in the inner Ría de Arosa, Northwest Spain. Estuarine and Coastal Marine Science, 8:227-239.
- CHROST, R. H. y M. A. FAUST. 1983. Organic carbon release by phytoplankton: its composition and utilization by bacterioplankton. Journal of Plankton Research 5(4):477-493.
- DAHLBÄCK, B., L. A. H. GUNNARSSON, M. HERMANSSON y S. KJELLEBERG. 1982. Microbial investigations of surface microlayers, water column, ice and sediment in the Arctic Ocean. Marine Ecology-Progress Series, 9:101-109.

- DALEY, R. J. y J. E. HOBBIE. 1975. Direct counts of aquatic bacteria by a modified epifluorescent technique. Limnology and Oceanography, 20(5):875-882.
- DALEY, R. J. 1979. Direct epifluorescence enumeration of native aquatic bacteria: Uses, limitations, and comparative accuracy. En: Native aquatic bacteria: enumeration, activity and ecology. ASTM STP 695. Eds. Costerton, J. W. y R. R. Colwell. American Society for Testing and Materials, pp 29-45.
- DAME, R., R. ZINGMARK, L. H. STEVENSON y D. NELSON. 1980. Filter feeder coupling between the estuarine water column and benthic subsystems. En: Estuarine perspectives. Kennedy, V. S. (ed.). Academic Press, New York, pp. 521-527.
- DELATTRE, J. M., R. DELESMONT, M. CLABAUX, C. OGER y H. LECLERC. 1979. Bacterial biomass, production and heterotrophic activity of the coastal seawater at Gravelines (France). Oceanologica Acta, 2(3):317-324.
- DIETZ, A. S., L. J. ALBRIGHT y T. TUOMINEN. 1976. Heterotrophic activities of bacterioneuston and bacterioplankton. Canadian Journal of Microbiology, 22:1699-1709.
- DOETSCH, R. N. y T. M. COOK. 1973. Introduction to bacteria and their ecobiology. University Park Press, Baltimore, 371 pp.
- DONZE, M. 1968. The algae vegetation of the ría de Arosa (NW Spain). Blumea, 16:159-192.

- DUCKLOW, H. W. 1982. Chesapeake Bay and plankton dynamics. 1. Bacterial biomass and production during spring tidal destratification in the York River, Virginia, estuary. Limnology and Oceanography, 27(4):651-659.
- DUCKLOW, H. W., D. L. KIRCHMAN y G. T. ROWE. 1982. Production and vertical flux of attached bacteria in the Hudson River Plume of the New York Bight as studied with floating sediment traps. Applied and Environmental Microbiology, 43(4):769-776.
- DUCKLOW, H. W. 1983. Production and fate of bacteria in the oceans. Bioscience, 33:494-501.
- DUCKLOW, H. W. y D. L. KIRCHMAN. 1983. Bacterial dynamics and distribution during a spring diatom bloom in the Hudson River plume, USA. Journal of Plankton Research, 5(2):333-355.
- DUCKLOW, H. W. y S. M. HILL. 1985. The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings. Limnology and Oceanography, 20(2):239-259.
- van DUYL, F. C., R. P. M. BAK, A. J. KOP y G. NIEUWLAND. 1990. Bacteria, auto- and heterotrophic nanoflagellates, and their relations in mixed, frontal and stratified waters of the North Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 26(1):97-109.
- EBERLEIN, K. y U. H. BROCKMANN. 1986. Development of particulate and dissolved carbohydrates in parallel enclosure experiments with monocultures of Thalassiosira rotula. Marine Ecology-Progress Series, 32:133-138.

- FENCHEL, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. Marine Ecology-Progress Series, 9:35-42.
- FENCHEL, T. 1984. Suspended marine bacteria as a food source. En: Flows of energy and material in marine ecosystems. M.J. R. Fasham (ed.). Plenum Press.
- FERGUSON, R. L. y A. V. PALUMBO. 1979. Distribution of suspended bacteria in neritic waters south of Long Island during stratified conditions. Limnology and Oceanography, 24(4):697-705.
- FERGUSON, R. L. y W. G. SUNDA. 1984. Utilization of amino acids by planktonic marine bacteria: Importance of clean technique and low substrate additions. Limnology and Oceanography, 29(2):258-274.
- FERGUSON, R. L., W. R. DAVIS, A. F. G. DRAXLER y T. R. JACOBSEN. 1987. Erodibility of benthic bacteria in wastewater sludge enriched coastal sediments. Eos, 68(50):1775.
- FERNANDEZ DE CASTILLEJO, F., J. BLANTON y A. LAVIN. 1982a. Medidas de corrientes, temperaturas y salinidades en la ría de Arosa. Informe Técnico, IT5/Física pp 1-48.
- FERNANDEZ DE CASTILLEJO, F. y A. LAVIN. 1982b. Contribución al estudio del flujo de agua entrante y saliente en la ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):163-180.
- FIELD, J. G., C. L. GRIFFITHS, E. A. LINLEY, R. A. CARTER y P. ZOUTENDYK. 1980. Upwelling in a nearshore marine

- ecosystem and its biological implications. Estuarine and Coastal Marine Science, 11:133-150.
- FILLOS, J. y A. H. MOLOF. 1972. Effect of benthal deposits on oxygen and nutrient economy of flowing waters. Journal WPCF, 44:644-662.
- FRANCISCO, D. E., R. A. MAH y A. C. RABIN. 1973. Acridine orange-epifluorescence technique for counting bacteria in natural waters. Transactions of the American Microscopy Society, 92(3):416-421.
- FUHRMAN J. A., J. W. AMMERMAN y F. AZAM. 1980. Bacterioplankton in the coastal euphotic zone: Distribution, activity and possible relationships with phytoplankton. Marine Biology, 60:201-207.
- FUKAMI, K., U. SIMIDU y N. TAGA. 1983. Distribution of heterotrophic bacteria in relation to the concentration of particulate organic matter in seawater. Canadian Journal of Microbiology, 29(5):570-575.
- GARCIA FERNANDEZ, C. y M. L. IGLESIAS. 1984. Geoquímica de los sedimentos marinos situados debajo de un polígono de bateas: tasa de sulfato-reducción. Cuadernos da Area de Ciencias Mariñas, Seminario de Estudos Galegos, 1:67-77.
- GAST, V. 1985. Bacteria as a food source for microzooplankton in the Schlei Fjord and Baltic Sea with special reference to ciliates. Marine Ecology-Progress Series, 22:107-120.

- GILLESPIE, P. A., R. Y. MORITA y L. P. JONES. 1976. The heterotrophic activity for amino acids, glucose and acetate in Antarctic waters. Journal of the Oceanographical Society of Japan, 32:74-82.
- GOCKE, K. 1977a. Untersuchungen über die heterotrophe aktivität in der zentralen Ostsee. Marine Biology, 40:87-94.
- GOCKE, K. 1977b. Heterotrophic activity. En: Microbial ecology of a brackish water environment. Ed. G. Rheinheimer. Springer Verlag, pp 198-222.
- GOCKE, K., H. G. HOPPE y S. BAUERFEIND. 1983. Investigations on the influence of coastal upwelling and polluted rivers on the microflora of the Northeastern Atlantic off Portugal. Botanica Marina, XXVI:189-199.
- GOMEZ GALLEGO, J. 1971. Estudio de las condiciones oceanográficas en la Ría de Arosa, en verano. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 147:1-39.
- GOMEZ GALLEGO, J. 1975. Estudio de las condiciones oceanográficas en la Ría de Arosa, en invierno. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 185:1-53.
- GONZALEZ, N., J. J. GONZALEZ, C. GARCIA y J. M. CABANAS. 1979. Dinámica de nutrientes en las rías de Arosa y Muros (NW España). Boletín del Instituto Español de Oceanografía, V(1):51-79.
- GONZALEZ, N., J. M. CABANAS, C. GARCIA FERNANDEZ y J. J. GONZALEZ. 1983. Influencia de las mareas sobre los

- parámetros oceanográficos en la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 1(1):65-71.
- GONZALEZ GURRIARAN, E. 1978a. Introducción al estudio de una población de Macropipus puber (L.) (Decapoda-Brachyura), en la ría de Arosa (Galicia-España). Boletín del Instituto Español de Oceanografía, IV(1):71-80.
- GONZALEZ GURRIARAN, E. 1978b. Introducción al estudio de la alimentación en la nécora, Macropipus puber L. (Decapoda-Brachyura). Boletín del Instituto Español de Oceanografía, IV(1):81-93.
- GONZALEZ GURRIARAN, E. 1981a. Primeros datos sobre el crecimiento en la ecdisis y pruebas de sistemas de marcado de la nécora, Macropipus puber (L.) (Decapoda-Brachyura), en el laboratorio. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, VI(2):115-136.
- GONZALEZ GURRIARAN, E. 1981b. La nécora Macropipus puber, (Linnaeus, 1767) (Decapoda, Portunidae), en los polígonos de bateas de la Ría de Arousa: contribución al estudio de su biología. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Universidad de Santiago.
- GONZALEZ GURRIARAN, E. 1982. Estudio de la comunidad de crustáceos decápodos (Brachyura) en la Ría de Arousa (Galicia-NW España), y su relación con el cultivo de mejillón en batea. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):223-254.
- GONZALEZ GURRIARAN, E. 1985a. Reproducción de la nécora Macropipus puber (L.) (Decapoda, Brachyura), y ciclo

- reproductivo en la Ría de Arousa (Galicia, NW España). Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 2(1):10-32.
- GONZALEZ GURRIARAN, E. 1985b. Crecimiento de la nécora Macropipus puber (L.) (Decapoda, Brachyura) en la Ría de Arousa (Galicia, NW España), y primeros datos sobre la dinámica de la población. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 2(1):33-51.
- GONZALEZ SANJURJO, R. 1982. Estudio de la epifauna de la semilla de mejillón en la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, VII(1):49-71.
- GONZALO, J. L. 1983. Registro anual de la temperatura, salinidad y parámetros meteorológicos de la Ría de Arosa. Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía, 9:1-31.
- GOULDER, R. 1977. Attached and free bacteria in an estuary with abundant suspended solids. Journal of Applied Bacteriology, 43:399-405.
- GOULDER, R., A. S. BLANCHARD, P. L. SANDERSON y B. WRIGHT. 1980. Relationships between heterotrophic bacteria and pollution in an industrialized estuary. Water Research, 14:591-601.
- GRANT, W. D., L. F. BOYER y L. P. SANFORD. 1982. The effects of bioturbation on the initiation of motion of intertidal sands. Journal of Marine Research, 40:659-677.

- GRAY, J. S. 1974. Animal-sediment relationships. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, 12:233-261.
- GRIFFITHS, R. P., S. S. HAYASAKA, T. M. McNAMARA y R. Y. MORITA. 1978. Relative microbial activity and bacterial concentrations in water and sediment samples taken in the Beaufort Sea. Canadian Journal of Microbiology, 24:1217-1226.
- GRIFFITHS, R. P., B. A. CALDWELL y R. Y. MORITA. 1982. Seasonal changes in microbial heterotrophic activity in Subarctic marine waters as related to phytoplankton primary productivity. Marine Biology, 71:121-127.
- HAGSTROM, A., U. LARSSON, P. HORSTEDT y S. NORWARK. 1979. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. Applied and Environmental Microbiology, 37(5):805-812.
- HAMILTON, R. D., K. M. MORGAN y J. D. H. STRICKLAND. 1966. The glucose uptake kinetics of some marine bacteria. Canadian Journal of Microbiology, 12:995-1003.
- HAMILTON, R. D. y K. AUSTIN. 1967. Assay of relative heterotrophic potential in the sea: the use of specifically labelled glucose. Canadian Journal of Microbiology, 13:1165-1173.
- HAMILTON, R. D. y J. E. PRESLAN. 1970. Observations on heterotrophic activity in the Eastern Tropical Pacific. Limnology and Oceanography, 15:395-401.

- HANSON, R. B. y J. SNYDER. 1979. Microheterotrophic activity in a salt-marsh estuary, Sapelo Island, Georgia. Ecology, 60(1):99-107.
- HANSON, R. B., M. T. ALVAREZ-OSSORIO, R. CAL, M.J. CAMPOS, M. ROMAN, G. SANTIAGO, M. VARELA y J. A. YODER. 1986a. Plankton response following a spring upwelling event in the Ria de Arosa, Spain. Marine Ecology-Progress Series, 32:101-113.
- HANSON, R. B., L. R. POMEROY y R. E. MURRAY. 1986b. Microbial growth rates in a cold-core Gulf Stream eddy of the northwestern Sargasso Sea. Deep Sea Research, 33(4):427-446.
- HANSON, R. B. y C. Y. ROBERTSON. 1988. Spring recycling rates of ammonium in turbid continental shelf waters off the south-eastern United States. Continental Shelf Research, 8(1):49-68.
- HARVEY, R. W. y L. Y. YOUNG. 1980. Enrichment and association of bacteria and particulates in salt marsh surface waters. Applied and Environmental Microbiology, 39(4):894-899.
- HERBLAND A. y J. F. BOIS. 1974. Assimilation et minéralisation de la matière organique dissoute dans la mer: méthode par comptage en scintillation liquide. Marine Biology, 24:203-212.
- HERRANZ, P. y J. L. SANZ. 1974. Estudio geológico-geofísico del área de Punta Sina (Ría de Arosa) Pontevedra. Intecsa.

- HOBBIE, J. E. y R. T. WRIGHT. 1965. Competition between planktonic bacteria and algae for organic solutes. Memorie Istituto Italiano Idrobiologia, 18(Supp.):175-185.
- HOBBIE, J. E. y R. T. WRIGHT. 1968. A new method for the study of bacteria in lakes: description and results. Mitteilungen. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie, 14:64-71.
- HOBBIE, J. E. 1969. A method for studying heterotrophic bacteria. En: A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. R. A. Vollenweider (ed.). Blackwell Scientific Publications No.12, 224 pp.
- HOBBIE, J. E. y C. C. CRAWFORD. 1969a. Respiration corrections for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. Limnology and Oceanography, 14(4):528-532.
- HOBBIE, J. E. y C. C. CRAWFORD. 1969b. Bacterial uptake of organic substrate: New methods of study and application to eutrophication. Verhandlungen. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie, 17:725-730.
- HOBBIE, J. E., O. HOLM-HANSEN, T. T. PACKARD, L. R. POMEROY, R. W. SHELDON, J. P. THOMAS y W. J. WIEBE. 1972. A study of the distribution and activity of microorganisms in ocean water. Limnology and Oceanography, 17(4):544-555.

- HOBBIE, J. E., R. J. DALEY y S. JASPER. 1977. Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Applied and Environmental Microbiology, 33(5): 1225-1228.
- HOBBIE, J. E. y P. RUBLEE. 1977. Radioisotope studies of heterotrophic bacteria in aquatic ecosystems. En: Aquatic Microbial Communities. J. Cairns, jr. Ed. Garland Publishing Inc. pp 441-478.
- HOBBIE, J. E. 1979. Activity and bacterial biomass. Arch. Hydrobiol. Beih. 12:59-63.
- HOBBIE, J. E., T. J. NOVITSKY, P. A. RUBLEE, R. E. FERGUSON y A. V. PALUMBO. 1987. Microbiology. En: Georges Bank. R. H. Backus y D. W. Bourne, Massachusetts Institute of Technology, pp 247-251.
- HODSON, R. E., F. AZAM, A. F. CARLUCCI, J. A. FUHRMAN, D. M. KARL y O. HOLM-HANSON. 1981a. Microbial uptake of DOM in McMurdo Sound, Antarctica. Marine Biology, 61:89-94.
- HODSON, R. E., A. E. MACCUBIN y L. R. POMEROY. 1981b. Dissolved adenosine triphosphate utilization by free-living and attached bacteria. Marine Biology, 64:43-51.
- HOLLIBAUGH, J. T., J. A. FUHRMAN y F. AZAM. 1980. Radioactively labeling of natural assemblages of bacterioplankton for use in trophic studies. Limnology and Oceanography, 25(1):172-181.
- HOLLIGAN, P. M., R. P. HARRIS, R. C. NEWELL, D. S. HARBOUR, R. N. HEAD, E. A. S. LINLEY, M. I. LUCAS, P. R. G.

- TRANTER y C. M. WEEKLEY. 1984. Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel. Marine Ecology-Progress Series, 14:111-127.
- HONJO, S. 1982. Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. Science, 218:883-884.
- HONJO, S. y M. R. ROMAN. 1978. Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. Journal of Marine Research, 36:45-57.
- HOPPE, H. G. 1978. Relations between active bacteria and heterotrophic potential in the sea. Netherlands Journal of Sea Research, 12(1):78-98.
- IGLESIAS, J. 1981. Spatial and temporal changes in the demersal fish community of the Ría de Arosa (NW Spain). Marine Biology, 65:199-208.
- IGLESIAS, J. 1982. Ecología de la comunidad de peces demersales de la ría de Arosa, con especial referencia a la familia Gobiidae. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Universidad de Santiago, pp 1-236.
- IGLESIAS, M. L. y M. T. NUNES. 1982. Variación anual de algunos parámetros fisico-químicos en la ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):181-190.
- IRIBERRI, J., A. UNDURRAGA, A. MUELA y L. EGEA. 1985. Heterotrophic bacterial activity in coastal waters: Functional relationship of temperature and

- phytoplankton population. Ecological Modelling, 28:113-120.
- IRIBERRI, J., M. UNANUE, I. BARCINA y L. EGEA. 1987. Seasonal variation in population density and heterotrophic activity of attached and free-living bacteria in coastal waters. Applied and Environmental Microbiology, 53(10):2308-2314.
- ITURRIAGA, R. y A. ZSOLNAY. 1983. Heterotrophic uptake and transformation of phytoplankton extracellular products. Botanica Marina, XXVI:375-381.
- JACQ, E. y D. PRIEUR. 1986. Les associations bactérie: matière particulaire en milieu pélagique côtier: exemples de variations spatiales et temporelles. Actes de Colloques (IFREMER), 3:229-236.
- JANNASCH, H. W. y G. E. JONES. 1959. Bacterial populations in sea water as determined by different methods of enumeration. Limnology and Oceanography. 4:129-139.
- JENSEN, L. M. 1983. Phytoplankton release of extracellular organic carbon, molecular weight composition, and bacterial assimilation. Marine Ecology-Progress Series, 11:39-48
- JOHNSON, P.W. y J. McN. SIEBURTH. 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. Limnology and Oceanography, 24(5):928-935.
- JOINT, I. R. y A. J. POMROY. 1982. Aspects of microbial heterotrophic production in a highly turbid estuary.

- Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 58:33-46.
- JOINT, I. R. y A. J. POMEROY. 1983. Production of picoplankton and small nanoplankton in the Celtic Sea. Marine Biology, 77:19-27.
- JORGENSEN, N. O. G. 1982. Heterotrophic assimilation and occurrence of dissolved free amino acids in a shallow estuary. Marine Ecology-Progress Series, 8:145-159.
- KADOTA, H., Y. HATA y H. MIYOSHI. 1966. A new method for estimating the mineralization activity of lake water and sediment. Memoirs of the Research Institute for Food Science. Kyoto University, 27:28-30.
- KEMP, P. F. , S. Y. NEWELL y C. KRAMBECK. 1990. Effects of filter-feeding by the ribbed mussel Geukensia demissa on the water-column microbiota of a Spartina alterniflora saltmarsh. Marine Ecology-Progress Series, 59:119-131.
- KIRCHMAN, D. L. y R. MITCHELL. 1982. Contribution of particule-bound bacteria to total microheterotrophic activity in five pounds and two marshes. Applied and Environmental Microbiology, 43(1):200-209
- KIRCHMAN, D. L., B. PETERSON y D. JUERS. 1984. Bacterial growth and tidal variation in bacterial abundance in the Great Sippewissett Salt Marsh. Marine Ecology-Progress Series, 19:247-259.
- KOGURE, K., U. SIMIDU y N. TAGA. 1980. Distribution of viable marine bacteria in neritic seawater around Japan. Canadian Journal of Microbiology, 26:318-323.

- KOLDIJK, W. S. 1968. Bottom sediments of the Ría de Arosa (Galicia, NW Spain). Leids. Geol. Meded., 37:77-134.
- KOROLEFF, F. 1970. Revised version of "Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. International Council for the Exploration of the Sea, Council Meeting 1969/C:9". ICES, Information on techniques and methods for sea water analysis. Interlab. Rep., 3:19-22.
- KORRINGA, P. 1967. Estuarine fisheries in Europe as affected by man's multiple activities. En: Estuaries. Ed: G. H. Lauff. American Association for the Advancement of Science, 83, 757 pp.
- KRSTULOVIC, N. y S. SOBOT. 1982. Proportion of bacteria in total plankton of the Central Adriatic. Acta Adriatica, 23(1/2):47-52.
- LAANBROEK, H. J., J. C. VERPLANKE, P. R. M. de VISSCHER y R. de VUYST. 1985. Distribution of phyto- and bacterioplankton growth and biomass parameters, dissolved inorganic nutrients and free amino acids during a spring bloom in the Oosterschelde basin, The Netherlands. Marine Ecology-Progress Series, 25:1-11.
- LANDIN, A. 1981. Biología y ecología del mejillón. Cuadernos Marisqueros, 4.
- LAPOINTE B. E., F. X. NIELL y J. M. FUENTES. 1981. Community structure, succession, and production of seaweeds associated with mussel-rafts in the Ría de Arosa, NW. Spain. Marine Ecology-Progress Series, 5:243-253.

- LARSSON, U. y A. HAGSTROM. 1979. Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. Marine Biology, 52:199-206.
- LENS, S. 1986. Alimentación del pejerrey, Atherina presbyter Cuvier, en la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 3(2):11-36.
- LIEBEZEIT, G., M. BÖLTER, I. F. BROWN y R. DAWSON. 1980. Dissolved free amino acids and carbohydrates at pycnocline boundaries in the Sargasso Sea and related microbial activity. Oceanologica Acta, 3(3):357-362.
- LINLEY, E. A. S., R. C. NEWELL y M. I. LUCAS. 1983. Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters. Marine Ecology-Progress Series, 12:77-89.
- LOPEZ-JAMAR, E. 1977. Estudio preliminar del ictioplancton de la ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, II:41-74.
- LOPEZ-JAMAR, E. 1982a. Distribución espacial de las comunidades bentónicas infaunales de la ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):255-268.
- LOPEZ-JAMAR, E. 1982b. Estudio comparativo de las comunidades infaunales de la zona submareal de las rías de Arosa y Muros (NW de España). Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 181 pp.
- LOPEZ-JAMAR, E. 1985. Distribución espacial del poliqueto Spiochaetopterus costarum en las Rías Bajas de Galicia

- y su posible utilización como indicador de contaminación orgánica en el sedimento. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 2(1):68-76.
- LOPEZ-JAMAR, E. y J. MEJUTO. 1986. Evolución temporal de cuatro comunidades infaunales submareales de las Rías de Arosa y Muros. Resultados preliminares. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 3(1):95-110.
- LUCAS, M. I., R. C. NEWELL y B. VELIMIROV. 1981. Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*) II. Differential utilisation of dissolved organic components from kelp mucilage. Marine Ecology-Progress Series, 4:43-55.
- LYNCH, J. M. y J. E. HOBBIE. 1989. Micro-organisms in action: Concepts and applications in microbial ecology. Blackwell Scientific Publications, 363 pp.
- MALONE, T. C., W. M. KEMP, H. W. DUCKLOW, W. R. BOYNTON, J. H. TUTTLE y R. B. JONAS. 1986. Lateral variation in the production and fate of phytoplankton in a partially stratified estuary. Marine Ecology-Progress Series 32:149-160.
- MALONE, T. C. y H. W. DUCKLOW. 1990. Microbial biomass in the coastal plume of Chesapeake Bay: Phytoplankton-bacterioplankton relationships. Limnology and Oceanography, 35(2):296-312.
- MARIÑO, J. y M. J. CAMPOS. 1981. Influencia de las corrientes de marea sobre la comunidad de fitoplancton

- en la ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, VI(2):95-104.
- MARIÑO, J., A. PEREZ y G. ROMAN. 1982. El cultivo del mejillón (Mytilus edulis L.) en la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):297-308.
- MARTINEZ TAPIA, C. 1979. Los quetognatos de la Ría de Arosa. Datos preliminares y ensayos de cultivo. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, V(1):129-141.
- MAZURE, H. G. F. y G. M. BRANCH. 1979. A preliminary analysis of bacterial numbers and biomass in Langebaan lagoon. Transactions of the Royal Society of South Africa, 44(1):43-54.
- MEYER-REIL, L. A. 1978. Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for the determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters. Applied and Environmental Microbiology, 36(3):506-512.
- MEYER-REIL, L. A., M. BÖLTER, G. LIEBEZEIT y W. SCHRAMM. 1979. Short-term variations in microbiological and chemical parameters. Marine Ecology-Progress Series, 1:1-6.
- MEYER-REIL, L. A. 1984. Bacterial biomass and heterotrophic activity in sediments and overlying waters. En: Heterotrophic activity in the sea. J. E. Hobbie y P. J. LeB Williams (eds.). NATO Conference Series IV: Marine Sciences. Plenum Press, pp. 532-546.

- MILLER, A. R., J. GOMEZ GALLEGO, K. R. TENORE y G. PARRILLA. 1974. Possible dependency of intensive culture of Galician mussels on the mediterranean outfall. Proceeding of the II^o colloque Inter. sur l'exploit. des Oceans, 2(108):1-9.
- MILLER, A. R., J. GOMEZ GALLEGO, K. R. TENORE y G. PARRILLA. 1975. Posible dependencia de la salida de agua mediterránea sobre el intenso cultivo del mejillón gallego. Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca, 11:345-352.
- MOLINA, R. 1972. Contribución al estudio del "upwelling" frente a la costa noroccidental de la Península Ibérica. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 152:1-39.
- MORA, J. 1980. Poblaciones bentónicas de la Ría de Arosa. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Universidad de Santiago.
- MORIARTY, D. J. W. 1979. Biomass of suspended bacteria over coral reefs. Marine Biology, 53:193-200.
- MORIARTY, D. J. W. 1983. Bacterial biomass and productivity in sediments, stromatolites, and water of Hamelin Pool, Shark Bay, Western Australia. Geomicrobiology Journal, 3(2):121-133.
- NEWELL, S. Y. y R. R. CHRISTIAN. 1981. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity. Applied and Environmental Microbiology, 42(1):23-31.
- NEWELL, S. Y. y R. D. FALLON. 1982. Bacterial productivity in the water column and sediments of the Georgia (USA)

- coastal zone: estimates via direct counting and parallel measurement of thymidine incorporation. Microbial Ecology, 8:33-46.
- NIELL, F. X. 1977. Distribución y zonación de las algas bentónicas en la facies rocosa del sistema intermareal de las Rías Bajas Gallegas. Investigación Pesquera, 41(2):219-237.
- NIELL, F. X., W. F. FARNHAM y J. M. FUENTES. 1980. Sobre el límite meridional en las costas europeas de Isthmoploea sphaerophora (Carm.) Kjellman. Características de los ejemplares de la ría de Arosa. Investigación Pesquera, 44(1):211-216.
- NUNES, M. T. , J. MARIÑO, M. L. IGLESIAS, N. GONZALEZ, M. J. CAMPOS y J. M. CABANAS. 1984. Condiciones ambientales, producción primaria y sucesión de especies fitoplanctónicas en la Ría de Arosa (NW España). Cuadernos da Area de Ciencias Mariñas, Seminario de Estudos Galegos, 1:163-172.
- OLASO, I. 1979. Biología de los Equinodermos de la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, V(1):81-127
- OLASO, I. 1982. Ecología de los Equinodermos de la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, VII(1):3-29.
- OTTO, L. 1975. Oceanography of the Ría de Arosa (NW of Spain). Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut Mededelingen en Verhandelingen, 96:1-210.

- PAINCHAUD, J., D. LEFAIVRE y J. C. THERRIAULT. 1987. Box model analysis of bacterial fluxes in the St. Lawrence Estuary. Marine Ecology-Progress Series, 41:241-252.
- PALLARES, P. 1976. Un estudio de la distribución en el plancton de la ría de Arosa, en mayo de 1974, de las larvas de peces y "Zoe" y "Megalopa" del decápodo Pisidia longicornis. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 225:21-37.
- PALUMBO, A. V. y R. L. FERGUSON. 1978. Distribution of suspended bacteria in the Newport River estuary, North Carolina. Estuarine and Coastal Marine Science, 7:521-529.
- PALUMBO, A. V. 1980. Dynamics of bacterioplankton in the Newport River Estuary. PhD dissertation, North Caroline State University, III pp.
- PALUMBO, A. V., R. FERGUSON y P. RUBLEE. 1984. Size of suspended bacterial cells and association of heterotrophic activity with size fractions of particules in estuarine and coastal waters. Applied and Environmental Microbiology, 48(1):157-164.
- PANNEKOEK, A. J. 1966. The geomorphology of the surroundings of the Ría de Arosa (Galicia, NW Spain). Leidse. Geolog. Meded., 37:7-32.
- PANTOJA, S., H. GONZALEZ y P. BERNAL. 1989. Bacterial biomass and production in a shallow bay. Journal of Plankton Research, 11(3):599-604.
- PARSONS, T. R. y J. D. H. STRICKLAND. 1962. On the production of particulate organic carbon by

- heterotrophic processes in the water. Deep Sea Research, 8:211-222
- PARSONS, T. R., M. TAKAHASHI y B. HARGRAVE. 1984. Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press, 332 pp.
- PASCUAL, J. R. y V. CALPENA. 1985. La corriente de marea en la ría de Arosa (Galicia, España). Revista de Geofísica, 41:149-158.
- PASCUAL, J. R. 1986. Un modelo numérico de circulación horizontal producida por el viento y la marea en la ría de Arosa (Galicia, NW de España). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Físicas, Universidad Complutense de Madrid, 156 pp.
- PASCUAL, J. R. 1987a. Un modelo de circulación inducida por el viento en la Ría de Arosa. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 4(1):107-120.
- PASCUAL, J. R. 1987b. La marea vertical y horizontal M_2 en la ría de Arosa (Galicia, NW de España). Revista de Geofísica, 43:57-64.
- PAUL, J. H. y D. J. CARLSON. 1984. Genetic material in the marine environment: Implication for bacterial DNA. Limnology and Oceanography, 29(5):1091-1097.
- PEDROS-ALIO, C., J. MAS, J. M. GASOL y R. GUERRERO. 1989. Sinking speeds of free-living phototrophic bacteria determined with covered and uncovered traps. Journal of Plankton Research, 11(5):887-905.
- PENAS, E., y E. GONZALEZ GURRIARAN. 1982. Aplicación del análisis multivariante en el estudio de la comunidad de Crustáceos Decápodos Braquiuros de la ría de

- Arousa, NW España. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):269-278.
- PENAS, E. y G. GONZALEZ. 1983. Relationships between benthic infauna and environmental factors in three beaches of the ría de Arosa embayment (Spain) using canonical correlation analysis. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 68:245-256.
- PENAS, E. 1984. Modelos de simulación de ecosistemas: el caso de la ría de Arosa. Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía, 10:1-43.
- PEREZ CAMACHO, A. y G. ROMAN. 1979. Estudio del mejillón y de su epifauna en los cultivos flotantes de la ría de Arosa. II. Crecimiento, mortalidad y producción del mejillón. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, V(1):21-41.
- PEREZ NIETO, T. y J.L. BARJA. 1976. Aislamiento y estudio de las bacterias marinas. IIIª Reunión científica de la Sección Regional del Noroeste de la Sociedad Española de Microbiología. Universidad de Oviedo, 4-5 Junio de 1976.
- POMEROY, L. 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. Bioscience, 24:499-504.
- PRIEUR, D. 1981. Experimental studies of trophic relationships between marine bacteria and bivalve molluscs. Kieler Meeresforschungen, 5:376-383.
- PRIEUR, D., M. TROUSSELIER, A. ROMANA, S. CHAMROUX, G. MEVEL y B. BALEUX. 1984. Evolution des peuplements

- bactériens selon un gradient de salinité en zone estuarienne. Oceanis, 10(4):329-345.
- RAMSAY, A. J. 1978. Direct counts of bacteria by a modified acridine orange method in relation to their heterotrophic activity. N. Z. Journal of Marine and Freshwater Research, 12(3):265-269.
- REY, J., M. ALONSO, T. BIANCHI, R.M. CAL, G. SANTIAGO, V. DIAZ DEL RIO, M.A. FERNANDEZ, C. GARCIA, M.G. GONZALEZ, E. LOPEZ-JAMAR, A. MIRANDA y D. RICE. 1989. Características y resultados preliminares de la campaña Breogán 485 en la Plataforma Continental de Galicia. Geología. Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía, 71:1-39.
- REYNOLDS, C. S. 1984. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.
- RHEINHEIMER, G. 1977. Microbial ecology of a brackish water environment. Ecological Studies 25. Springer-Verlag, Nueva York, 288 pp.
- RHEINHEIMER, G. y R. SCHMALJOHANN. 1983. Investigations on the influence of coastal upwelling and polluted rivers on the microflora of the Northeastern Atlantic off Portugal. I. Size and composition of the bacterial population. Botanica Marina, XXVI:137-152.
- RHOADS, D. C. 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, 12:263-300.
- RHOADS, D. C., J. Y. YINGST y W. J. ULLMAN. 1978. Seafloor

- stability in central Long Island Sound: Part I. Temporal changes in erodibility of fine-grained sediments. En: Estuarine Interactions. M. L. Wiley (ed.). Academic Press, pp. 221-244.
- RIEDL, R. J., N. HUANG y R. MACHAN. 1972. The subtidal pump: a mechanism of interstitial water exchange by wave action. Marine Biology, 13:210-221.
- RIEMANN, B., P. NIELSEN, M. JEPPESEN, B. MARCUSSEN y J. A. FUHRMAN. 1984. Diel changes in bacterial biomass and growth rates in coastal environments, determined by means of thymidine incorporation into DNA, frequency of dividing cells (FDC), and microautoradiography. Marine Ecology-Progress Series, 17:227-235.
- ROMALDE , J. L., A. E. TORANZO y J. L. BARJA. 1990. Changes in bacterial populations during red tides caused by Mesodinium rubrum and Gymnodinium catenatum in North West coast of Spain. Journal of Applied Bacteriology, 68:123-132.
- ROMAN, G. y A. PEREZ. 1979. Estudio del mejillón y de su epifauna en los cultivos flotantes de la ría de Arosa. I. Estudios preliminares. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, V(1):7-19.
- ROMAN, G. y A. PEREZ. 1982. Estudio del mejillón y de su epifauna en los cultivos flotantes de la ría de Arosa. IV. Evolución de la comunidad. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):279-296.
- ROMERO, P., E. GONZALEZ GURRIARAN y E. PENAS. 1982. Influence of mussel rafts on spatial and seasonal

- abundance of crabs in the ría de Arousa, North West Spain. Marine Biology, 72:201-210.
- RUBLEE, P. A., S. M. MERKEL, M. A. FAUST y J. MIKLAS. 1984. Distribution and activity of bacteria in the headwaters of the Rhode River Estuary, Maryland, USA. Microbial Ecology, 10:243-255.
- SACCHI, C. F. 1984. Recherches sur l'écologie comparée de Littorina obtusata (L.) et de L.mariae Sacchi et Rast dans la Ría de Arosa, Espagne Nord-Occidentale.I. Caractères des peuplements, polychromatisme, rapport des sexes. Atti Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale, 125(3-4):209-232.
- SCHLEYER, M. H. 1984. Heterotrophic utilisation of a labelled algal extract in water samples from a subtidal reef. Marine Ecology-Progress Series, 16:39-44.
- SEIDERER, L. J., C. L. DAVIS, F. T. ROBB y R. C. NEWELL. 1984. Utilisation of bacteria as nitrogen resource by kelp-bed mussel Choromytilus meridionalis. Marine Ecology-Progress Series, 15:109-116.
- SEKI, H. 1972. The role of microorganisms in the marine food chain with reference to organic aggregate. Memorie Istituto Italiano Idrobiologia, 29 (Suppl):245-259.
- SEKI, H., Y. YAMAGUCHI y S. ICHIMURA. 1975. Turnover rate of dissolved organic materials in a coastal region of Japan at summer stagnation period of 1974. Archiv fuer Hydrobiologie, 75(3):297-305.

- SIEBURTH, J. McN. 1976. Bacterial substrates and productivity in marine ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics, 7:259-285.
- SIEBURTH, J. McN. y P. G. DAVIS. 1982. The role of heterotrophic nanoplankton in the grazing and nurturing of planktonic bacteria in the Sargasso Sea and Caribbean Seas. Annales de l'Institut Océanographique, 58(S): 285-296.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones, 832 pp.
- SOLORZANO, L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. Limnology and Oceanography, 14:799-801.
- SOROKIN, Y. I. 1981. Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. En: Analysis of Marine Ecosystems. A. L. Longhurst, ed. Academic Press, pp 293-342.
- SOUZA LIMA, Y. y M. J. CHRETIENNOT-DINET. 1984. Measurements of biomass and activity of neustonic microorganisms. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 19:167-180.
- STARIKOVA, N. D. 1970. Vertical distribution patterns of dissolved organic carbon in sea water and interstitial solutions. Oceanologia, 10:796-807.
- STEELE, J. H., A. L. S. MUNRO y G. S. GIESE. 1970. Environmental factors controlling the epipsamic flora on beach and sublittoral sands. Journal Marine Biological Association U. K., 50:907-918.
- STEMMANN NIELSEN, E. 1952. The use of radio-active carbon

- (C¹⁴) for measuring organic production in the sea. Journal du Conseil, 18:117-140.
- STRICKLAND, J. D. H. y T. R. PARSONS. 1968. A Practical Handbook of Seawater Analysis. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 167:1-311.
- SULLIVAN, C. W., A. PALMISANO, S. McGRATH, D. KEMPIN y G. TAYLOR. 1978. Microbial standing stocks and metabolic activities of microheterotrophs in Southern California coastal waters. En: Marine Studies of San Pedro Bay, Allan Hancock Foundation, Part 14, pp 1-23.
- TAKAHASHI, M. y S. ICHIMURA. 1971. Glucose uptake in ocean profiles with special reference to temperature. Marine Biology, 11:206-213.
- TANAKA, N., M. NAKANISHI y H. KADOTA. 1974. Nutritional interrelation between bacteria and phytoplankton in a pelagic ecosystem. En: Effect of the ocean environment on microbial activities. R. R. Colwell y R. Y. Morita (eds). University Park Press, pp. 495-509.
- TENORE, K. R., y W. M. DUNSTAN. 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. Marine Biology, 21:190-195.
- TENORE, K. R., J. C. GOLDMAN y J. P. CLARNER. 1973. Food chain dynamics of the oyster, clam and mussel. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 12:157-165.
- TENORE, K. R. y N. GONZALEZ. 1975. Food chain patterns in the Ría de Arosa, Spain: an area of intense mussel

- aquaculture. 10th European Symposium on Marine Biology. Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 2:601-619.
- TENORE, K. R., L. F. BOYER, R. M. CAL, J. CORRAL, C. GARCIA FERNANDEZ, N. GONZALEZ, E. GONZALEZ GURRIARAN, R. B. HANSON, J. IGLESIAS, M. KROM, E. LOPEZ-JAMAR, J. McCLAIN, M.M. PAMATMAT, A. PEREZ, D. C. RHOADS, G. SANTIAGO, J. TIETJEN, J. WESTRICH y H. L. WINDOM. 1982. Coastal upwelling in the Rias Bajas, NW Spain: Contrasting the benthic regimes of the Rias de Arosa and de Muros. Journal of Marine Research, 40(3):701-772.
- THOMPSON B. M. y R. D. HAMILTON. 1973. Heterotrophic utilization of sucrose in an artificially enriched lake. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 30:1547-1552.
- TURLEY, C. M. y K. LOCHTE. 1985. Direct measurement of bacterial productivity in stratified waters close to a front in the Irish Sea. Marine Ecology-Progress Series, 23:209-219.
- VAATANEN, P. 1980. Microbiological parameters for differentiating between coastal and open waters in the Northern Baltic Proper and the Gulf of Finland. Journal of Applied Bacteriology, 49:455-462.
- VAATANEN, P. 1981. Microbial ecology of brackish waters off the Southern Coast of Finland. Walter and Andreeé de Nottback Foundation, Scientific Report, 3:22 pp.
- VACCARO, R. F. y H. W. JANNASCH. 1966. Studies on heterotrophic activity in seawater based on glucose

- assimilation. Limnology and Oceanography, 11(4):596-607.
- VACCARO, R. F. y H. W. JANNASCH. 1967. Variation in uptake kinetics for glucose by natural populations in seawater. Limnology and Oceanography, 12(3):540-542.
- VACCARO, R. F., S. HICKS, H. JANNASCH y F. CAREY. 1968. The occurrence and role of glucose in seawater. Limnology and Oceanography, 13(2):356-360.
- VACCARO, R. 1969. The response of natural microbial populations in seawater to organic enrichment. Limnology and Oceanography, 14(5):726-735.
- VALDES, M. y L. J. ALBRIGHT. 1981. Survival and heterotrophic activities of Fraser River and Strait of Georgia bacterioplankton within the Fraser River plume. Marine Biology, 64:231-241.
- VARELA, M. 1982. Composición y distribución del fitoplancton de las Rías de Muros, Arosa y Plataforma Continental próxima en septiembre de 1978. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7(2):191-222.
- VARELA, M. y E. PENAS. 1985. Primary production of benthic micro-algae in an intertidal sand flat of the Ría de Arosa , NW Spain. Marine Ecology-Progress Series, 25:111-119.
- VIVES-REGO, J. y M. D. VAQUE. 1985. Incorporación de timidina y actividad exoproteolítica de la población bacteriana de las aguas de playa de Barcelona. Investigación Pesquera, 49(3):365-378.

- VOSJAN, J. H., G. NIEUWLAND y RUYITNO. 1990. Monsoonal differences in microbial biomass, respiratory activity and bacterial numbers in the Banda Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 25(4):501-511.
- WAINRIGHT, S. C. 1985. Fluxes of particulate material and associated bacteria from sediments to the water column in the nearshore zone: laboratory estimates. EOS, 66(51):1315-1316 (Abstract).
- WAINRIGHT, S. C. 1990. Sediment-to-water fluxes of particulate material and microbes by resuspension and their contribution to the planktonic food web. Marine Ecology-Progress Series, 62:271-281.
- WALSBY, A. E. y C. S. REYNOLDS. 1980. Sinking and floating. En: The Physiological Ecology of Phytoplankton. I. Morris (ed.). Blackwell Scientific Publications, pp 371-412.
- van WAMBEKE, F., M. A. BIANCHI y G. CAHET. 1984. Short-term bacterial reactivity of nitrogen-enriched seawater of a eutrophic lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 19:291-301.
- WEBB J. E. y J. L. THEODOR. 1972. Wave induced circulation in submerged sands. Journal Marine Biological Association U.K., 52:903-914.
- WIEBE, W. J. y L. R. POMEROY. 1972. Microorganisms and their associations with aggregates and detritus in the sea: a microscopic study. Memorie Istituto Italiano Idrobiologia, 29(Suppl):325-352.

- WILLIAMS, P. J. leB. y C. ASKEW. 1968. A method of measuring the mineralization by microorganisms of organic compounds in sea water. Deep Sea Research, 15:365-375.
- WILLIAMS, P. J. leB. 1970. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationships between respiration and incorporation of growth rates. Journal Marine Biological Association U.K., 50:859-870.
- WILLIAMS, P. J. leB. 1981. Incorporation of micro-heterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. Kieler Meeresforschungen, 5:1-28.
- WILLIAMS, P. M., A. F. CARLUCCI y R. OLSON. 1980. A deep profile of some biologically important properties in the Central-North Pacific gyre. Oceanologica Acta, 3(4):471-476.
- WILSON C. A. y L. H. STEVENSON. 1980. The dynamics of the bacterial population associated with a salt marsh. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 48: 123-138.
- WILSON, C. A., L. H. STEVENSON y T. H. CHRZANOWSKI. 1981. The contribution of bacteria to the total adenosine triphosphate extracted from the microbiota in the water of a salt-marsh creek. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 50:183-195.
- WOLTER, K. 1982. Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton

- populations. Marine Ecology-Progress Series, 7:287-295.
- WOOD, L. W. y K. E. CHUA. 1973. Glucose flux at the sediment-water interface of Toronto Harbour, Lake Ontario with reference to pollution stress. Canadian Journal of Microbiology, 19:413-420.
- WRIGHT, R. T. y J. E. HOBBIE. 1965. The uptake of organic solutes in lake water. Limnology and Oceanography, 10:22-28.
- WRIGHT, R. T. y J. E. HOBBIE. 1966. Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. Ecology, 47(3):447-464.
- WRIGHT, R. T. 1973. Some difficulties in using ^{14}C -organic solutes to measure heterotrophic bacterial activity. En: Estuarine Microbial Ecology. L. H. Stevenson y R. R. Colwell (eds.). University of South Carolina Press, pp. 199-217.
- WRIGHT, R. T. y N. M. SHAH. 1975. The trophic role of glycolic acid in coastal seawater: I. Heterotrophic metabolism in sea water and bacterial cultures. Marine Biology, 33:175-183.
- WRIGHT, R. T. y N. M. SHAH. 1977. The trophic role of glycolic acid in coastal seawater: II. Seasonal changes in concentration and heterotrophic use in Ipswich Bay, Massachusetts, USA. Marine Biology, 43:257-263.
- WRIGHT, R. T. 1978. Measurement and significance of specific activity in the heterotrophic bacteria of natural

- waters. Applied and Environmental Microbiology, 36(2):297-305.
- WRIGHT, R. T., R. B. COFFIN, C. P. ERSING y D. PEARSON. 1982. Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. Limnology and Oceanography, 27(1):91-98.
- WRIGHT, R. T. y R. B. COFFIN. 1983. Planktonic bacteria in estuaries and coastal waters of northern Massachusetts: spatial and temporal distribution. Marine Ecology-Progress Series, 11:205-216.
- ZIMMERMANN, R. y L. A. MEYER-REIL. 1974. A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters. Kieler Meeresforschungen, 30:24-27.
- ZIMMERMANN, R. 1977. Estimation of bacterial number and biomass by epifluorescence microscopy and SEM. En: Microbial Ecology of a Brackish water environment. G. Rheinheimer (ed.). Springer Verlag, pp. 103-120.
- ZOBELL, C. E. 1943. The effect of solid surfaces upon bacterial activity. Journal of Bacteriology, 46:39-46.
- ZUBKOFF, P. L. y J. E. WARINNER. 1977. The heterotrophic potential assay as an indicator of environmental quality. En: Physiological Responses of Marine Biota to Pollutants. Ed. J. Vernberg, A. Calabrese, F. Thurberg y W. Vernberg. Academic Press, pp 425-435.