

El fitoplancton de la ría de Vigo de enero de 1953 a marzo de 1954

por

R. MARGALEF, M. DURÁN y F. SAIZ

I. INTRODUCCIÓN

En una publicación anterior (MARGALEF & DURÁN, 1953) se estudió el microplancton de la Ría desde septiembre de 1951 al mismo mes de 1952. Dicho trabajo es bastante completo desde el punto de vista taxonómico; pero resulta insuficiente para formarse una idea del dinamismo de la comunidad planctónica. Las investigaciones que ahora presentamos, aunque no ofrecen descripciones definitivas, permiten ya reconocer los rasgos fundamentales del ciclo anual, a la vez que plantean una serie de nuevos problemas de un elevado interés general. Puede ser útil comentar algunos de estos problemas, ahora que la entrada en servicio de una embarcación adscrita al laboratorio de Vigo permite trazar para el futuro un programa más ambicioso.

En las páginas siguientes se exponen en primer lugar los datos obtenidos, luego se intenta sistematizar las oscilaciones de cuya integración resulta el ciclo anual y, finalmente, se consideran de manera muy parcial diferentes aspectos de la dinámica de las poblaciones planctónicas, cuyo detallado examen podrá ser objeto de estudios ulteriores. Es verosímil que un esquema semejante al presente resulte aplicable a otras rías gallegas, con las variaciones de detalle impuestas principalmente por la diversa relación entre longitud y anchura en la boca, profundidad media y extensión de la cuenca de recepción pluvial.

II. MÉTODOS USADOS Y DATOS OBTENIDOS

El plancton de la Ría de Vigo presenta unas características tales, que su estudio requiere una gran asiduidad. Como regla general, las muestras se obtuvieron diariamente en las aguas superficiales del puerto

de Vigo, en la localidad señalada por una aspa en el mapa de la figura 11. Observaciones ocasionales en otros puntos de la Ría han puesto de manifiesto que la serie de muestras ofrece una primera representación cualitativa de lo que acontece en la Ría; pero no autorizan una valoración entusiasta de dicha serie, ya que la distribución del fitoplancton muestra una notable heterogeneidad local, cualitativa y cuantitativa, a propósito de la cual se hablará más adelante. Para el estudio del fitoplancton se tomaban diaria y simultáneamente volúmenes de cuatro litros de agua.

a) *Pigmentos*. — Se filtraban cuatro litros de agua superficial sobre papel «Albet» número 242. Sobre la distribución vertical del fitoplancton

TABLA I
Fitoplancton de las aguas superficiales del puerto de Vigo
Diciembre de 1952 a marzo de 1954

FECHA	UPH/m ³	FECHA	UPH/m ³	FECHA	UPH/m ³
Dicbre. 11	6 000	28	50 750	24	19 050
22	5 250	Marzo 2	35 750	25	7 600
31	7 900	3	49 000	27	9 500
Enero 18	40 000	4	57 500	29	6 500
19	13 500	5	23 800	30	10 500
20	24 300	6	27 000	Mayo 1	13 100
21	58 000	7	25 000	2	16 900
21	71 000	9	10 000	4	5 500
22	82 500	10	10 000	5	13 200
23	47 500	11	13 500	6	11 800
24	32 500	12	9 025	7	9 250
26	16 000	13	92 600	8	12 375
27	15 625	14	33 000	9	18 000
28	5 500	16	25 500	10	11 500
29	9 450	17	22 000	11	12 250
30	16 150	18	19 125	12	9 350
31	12 750	20	10 850	13	14 000
Febrero 2	4 855	23	7 800	15	15 750
3	3 375	24	17 500	16	6 000
4	3 750	25	9 500	18	15 625
5	5 625	26	2 000	19	17 900
6	3 412	27	2 000	21	4 600
9	7 250	28	3 000	23	10 000
10	9 800	30	4 800	25	13 650
11	21 250	Abril 8	5 500	26	10 450
12	13 300	9	8 700	27	7 250
13	7 187	10	7 500	Junio 1	7 660
16	12 750	13	6 250	2	9 750
17	9 250	14	6 700	3	20 000
18	12 500	15	6 300	5	58 500
19	12 750	16	3 750	6	91 250
20	10 125	17	3 000	8	36 700
23	20 125	20	27 150	9	52 500
24	25 000	21	33 750	10	30 000
25	21 000	22	19 125	11	30 625
27	31 500	23	23 100	12	13 500

FECHA	UPH/m ³	FECHA	UPH/m ³	FECHA	UPH/m ³
13	11 150	22	431 000	9	8 000
15	18 375	23	140 000	10	5 300
16	20 000	24	100 000	11	6 000
18	12 800	25	127 000	12	6 000
19	8 500	26	70 000	14	10 800
20	8 000	28	54 000	15	9 750
22	12 000	29	28 500	16	6 500
23	3 750	30	33 000	17	7 200
24	5 125	Octubre 1	20 250	18	6 250
25	3 000	2	10 725	19	5 250
26	5 625	3	11 750	22	5 500
Julio 1	9 900	5	48 750	23	5 000
3	3 800	6	70 000	28	7 000
4	4 000	7	123 750	29	4 500
7	10 450	8	112 500	30	5 800
9	18 550	9	62 500	31	5 000
10	8 500	10	75 000	Enero 2	7 500
11	14 250	13	63 000	4	7 750
13	12 600	14	47 500	5	7 500
14	13 000	15	32 625	7	6 000
15	19 375	16	26 250	8	6 000
16	39 375	17	15 000	9	6 000
17	68 750	19	14 850	11	11 500
20	54 000	20	26 625	12	10 800
21	50 250	22	57 750	13	16 250
22	41 250	24	87 500	14	16 000
23	45 000	26	41 875	16	14 000
24	26 500	27	30 000	19	36 500
27	19 200	28	30 000	22	27 000
28	21 000	29	18 200	25	22 275
29	11 000	30	17 800	26	23 000
30	12 750	31	18 000	28	17 500
Agosto 4	13 200	Novbre. 3	9 000	Febrero 2	11 000
5	36 000	4	22 000	5	13 000
6	27 000	5	22 500	6	11 000
7	36 000	6	24 000	17	8 000
10	36 200	7	27 500	18	8 800
11	57 750	9	15 000	19	8 000
12	48 800	11	5 000	22	7 000
13	28 400	12	13 750	23	5 500
14	46 000	13	11 250	25	6 750
18	50 600	16	11 000	26	10 000
19	66 080	17	8 700	27	12 000
21	87 400	18	10 250	Marzo 1	13 250
22	80 280	19	29 000	2	25 375
24	114 200	20	11 900	3	25 000
25	118 600	23	13 500	4	25 500
26	125 000	24	9 750	8	49 000
27	96 200	26	9 000	9	28 000
30	66 200	27	8 000	10	26 250
31	129 925	28	10 625	11	18 000
Septbre. 1	62 325	30	13 500	12	18 500
2	40 700	Dicbre. 1	15 400	13	18 000
3	47 300	2	15 000	15	24 000
4	50 600	4	11 500	16	26 250
7	71 900	5	9 000	17	28 500
21	2 625 000	6	9 000	29	33 750

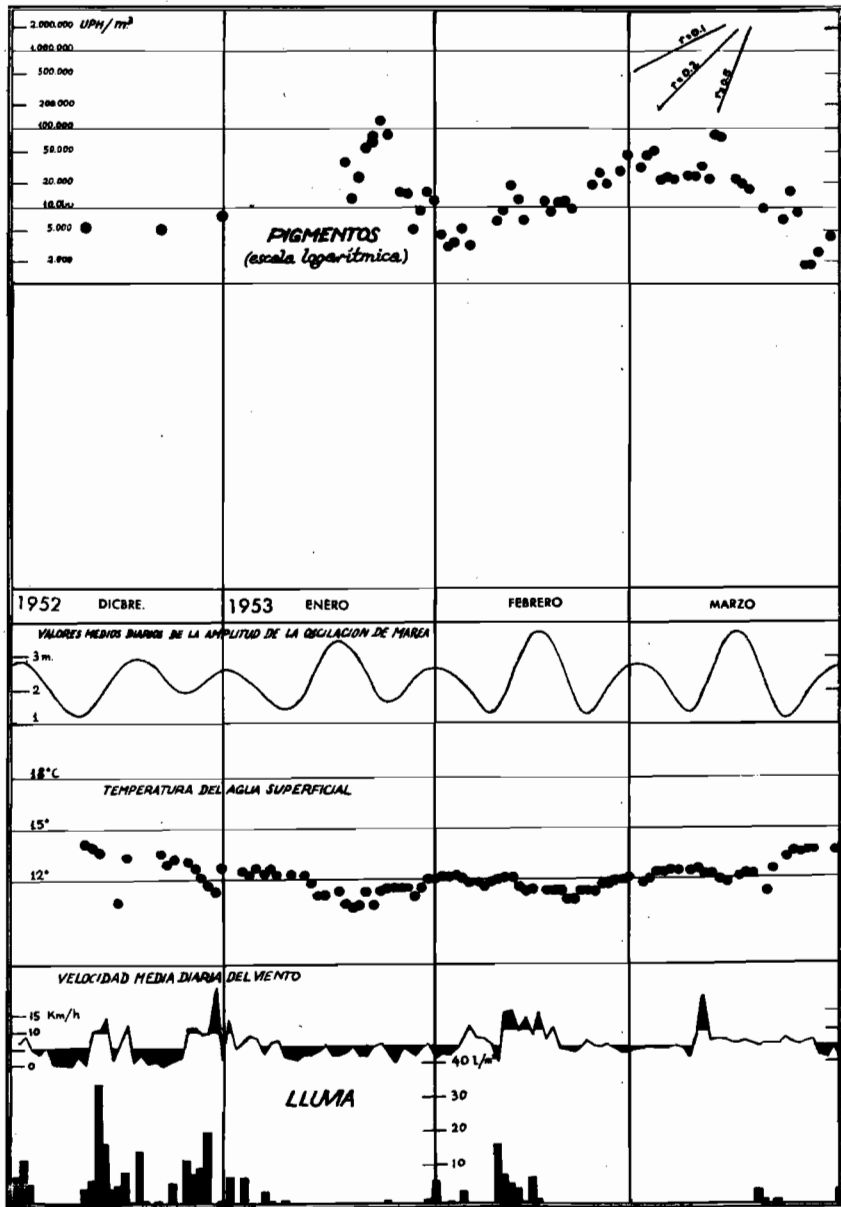


FIG. 1.— Fitoplancton (parte superior del gráfico) y algunas condiciones ambientales en la ría de Vigo, de diciembre de 1952 a marzo de 1953.

véase capítulo V, apartado *d*). El filtro con el residuo se extraía por 12 o más horas con acetona fría. Para ciertos estudios sobre la heterogeneidad de la distribución se empezó a usar un dispositivo de aspiración y filtración, que será descrito en otro lugar, instalado a bordo de la «Lampaderna», lancha del laboratorio; en este caso se filtraban volúmenes próximos a 10 litros. El pigmento se valoraba en unidades según HARVEY (UPH), comparando visualmente con una serie de patrones, o bien con un colorímetro, y los resultados se refieren habitualmente a un metro cúbico. En la tabla I figuran los datos obtenidos; su error experimental puede deducirse de los resultados de determinaciones duplicadas —ignorando el observador su procedencia— que figuran en la tabla IX, y generalmente queda por debajo del 10 %. El matiz del extracto acetónico es generalmente comparable con el patrón Harvey, excepto cuando existen muchas dinoflageladas, en cuyo caso es algo más rojizo, color que también se presenta en el plancton de cierta profundidad (10 a 20 m, marzo 1954), y en este caso es debido a una notable proporción de células muertas y detritos, en los que las clorofilas se destruyen con mayor rapidez que los carotenos.

Si deseamos reducir las unidades de pigmento a peso total de fitoplancton, debemos tener presentes las siguientes circunstancias. La relación entre pigmento y peso seco es del orden de $1 \text{ UPH} = 0,013 \text{ mg}$, aunque oscilando ampliamente según las condiciones en que se desarrollan las algas (MARGALEF, 1954 *a*). Las dinoflageladas son ciertamente más pobres en pigmentos; una determinación en el plancton recogido el 22 de septiembre de 1953 (*Ceratium furca* dominante, véase tabla II) dio $1 \text{ UPH} = 0,037 \text{ mg}$ (SAIZ). Según GILLBRICHT (1952), las diatomeas contienen 2,9 veces más de clorofila por unidad de peso seco sin cenizas que las dinoflageladas, relación que coincide con la hallada por nosotros. Así pues, al considerar el cuadro I o las figuras 1 a 4, si queremos representarnos el peso de plancton que corresponde a los valores tabulados, debemos tener presente que el factor de conversión global sería mayor en los momentos de predominio de dinoflageladas. En la tabla III se ha tenido en cuenta esta diferencia al calcular cifras de producción actual. Aun adoptando esta precaución, los máximos de pigmento dan una idea exagerada del peso, tanto porque las células que se multiplican rápidamente contienen una mayor cantidad relativa de clorofila, como por el error que representa la clorofila contenida en detritos suspendidos en el agua, más abundantes en las mismas épocas de máxima agitación. En algunos momentos, especialmente en los mínimos invernales de plancton, los detritos, aun no siendo cuantitativamente muy abundantes, forman quizá la mayor proporción del seston. La influencia de la luz y de la temperatura sobre la relación entre unidades de pigmento y peso seco probablemente se compensan.

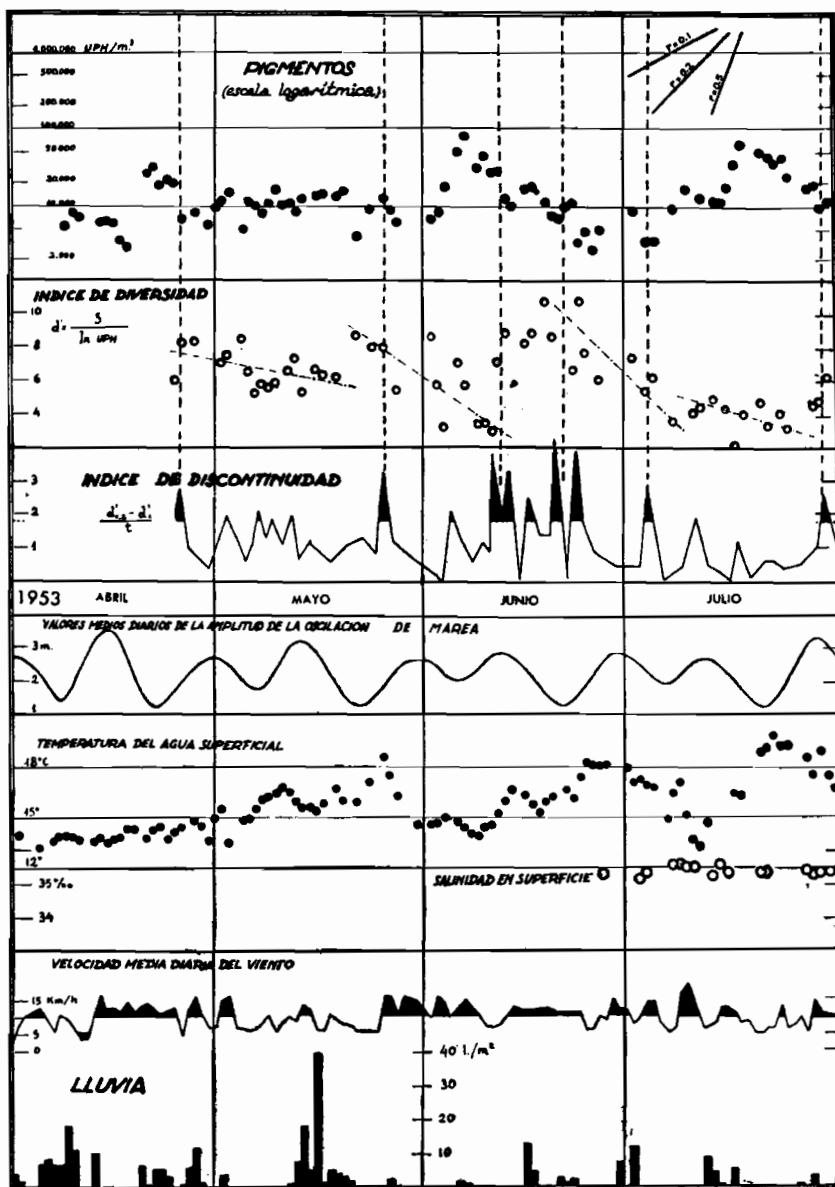


FIG. 2.— Fitoplancton (parte superior del gráfico) y algunas condiciones ambientales en la ría de Vigo, de abril a julio de 1953. Las líneas verticales de trazos indican los momentos de mayor discontinuidad florística.

b) *Estudio cualitativo e índices de diversidad.*—Otra muestra de agua superficial, también de cuatro litros, se filtraba análogamente sobre papel y, al quedar poco líquido, se agitaba con el residuo, fijándolo inmediatamente con formol neutralizado, para el estudio cualitativo. Esta técnica garantiza la conservación de los elementos más diminutos del plancton. Su estudio ha consistido en el examen de pocas preparaciones de cada tubo, de manera que han podido pasar inadvertidas algunas de las especies escasamente representadas. En determinados casos se llevaron a cabo recuentos de las células, para conocer la representación numérica exacta de las diversas especies; pero habitualmente nos hemos contentado con emplear la escala empírica constituida por los símbolos 5, 4, 3, 2, 1 y +, proporcionales, respectivamente, a 100 (o más), 60, 30, 10, 1 y ejemplar aislado. En cualquier caso, las indicaciones de la tabla II se refieren al número de células y no al de colonias. Se ha prescindido, forzosamente, de los flagelados pequeños y desnudos; tampoco se ha indicado en las correspondientes tablas la abundancia de detritos, que a veces aparecen en cantidad considerable, siendo relativamente más aparentes cuando el plancton es escaso. Se han registrado los tintínidos; pero no otros animales del microplancton.

En las figuras 1-4 se dan calculados, para cada muestra, los índices de diversidad según la fórmula

$$d' = \frac{\text{número de especies}}{\log_{10} \text{ de UPH por m}^3}$$

Esta expresión está sujeta a críticas, porque no se vieron ciertamente todas las especies presentes en un metro cúbico de agua, a cuyo número total de individuos es proporcional el contenido de pigmentos; pero las cifras obtenidas por su medio guardan proporcionalidad con la diversidad real de los colectivos, porque se dedicó un esfuerzo parecido al estudio de cada muestra. A fin de asegurarlo, para una serie de muestras de mayo a junio de 1953 se calcularon simultáneamente dos índices de diversidad, el indicado (d') y el empleado otras veces y aparentemente más correcto

$$d = \frac{\text{número de especies menos una}}{\log_e \text{ del número de individuos}}$$

hallándose una correspondencia muy buena entre los distintos pares de valores con el factor de conversión

$$d' = 2,14 d$$

Los valores límites del coeficiente fueron 1,74 y 2,73. Esta fórmula puede permitir la comparación de colectivos en los que se usen diferentes índices de diversidad (d y d').

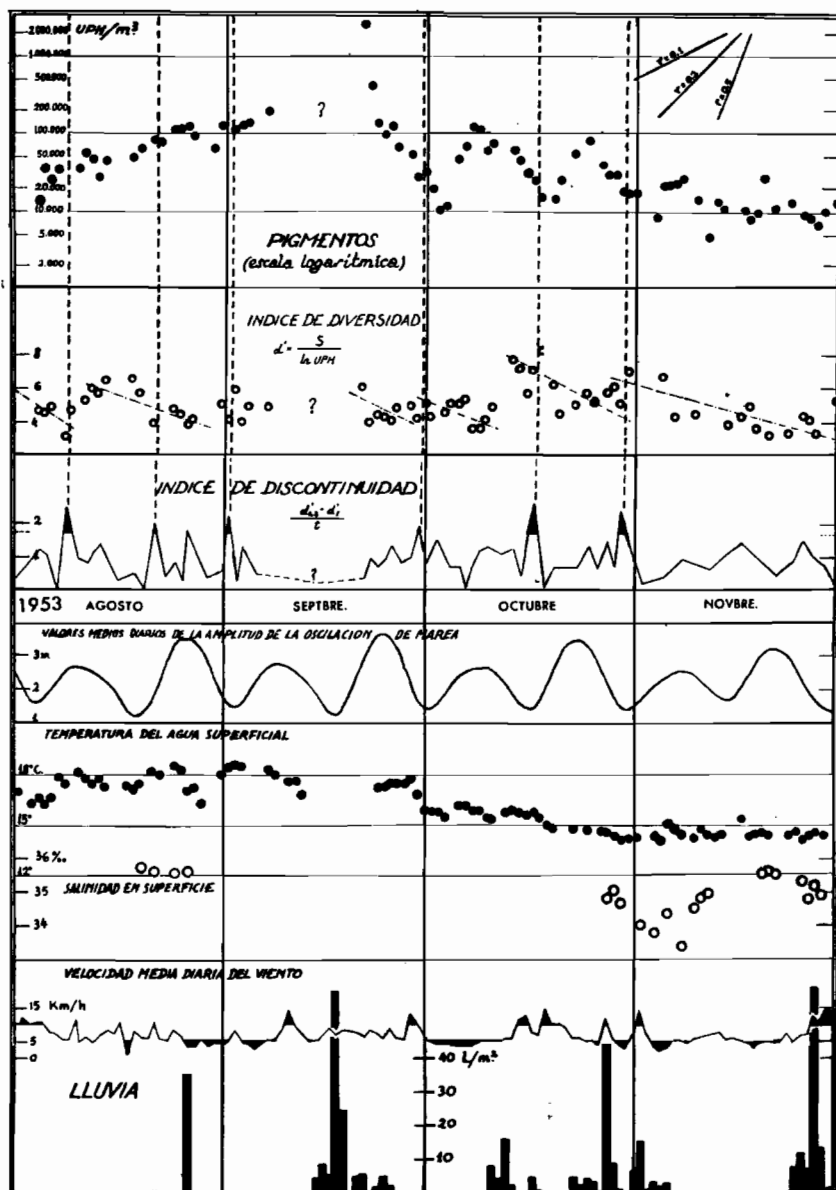


FIG. 3. — Fitoplancton (parte superior del gráfico) y algunas condiciones ambientales en la ría de Vigo, de agosto a noviembre de 1953.

La heterogeneidad entre muestras sucesivas se ha apreciado por medio de otro índice llamado de discontinuidad, obtenido dividiendo por el número de días transcurridos entre las tomas del par de muestras que se comparan (las más veces uno), la diferencia entre el índice de diversidad del colectivo ampliado —formado por la unión de las dos muestras sucesivas— y el índice de diversidad de la muestra primera, según un método para analizar la dinámica de las poblaciones introducido en un trabajo reciente (MARGALEF, 1954 b). La equivalencia entre nuestro índice V' y el V usado en dicho trabajo (con referencia a los tintínidos del plancton de Castellón) viene a ser

$$V' = \frac{d'_{1,2} - d'_1}{t} \quad V = \frac{d_{1,2} - d_1}{t/5}$$

$$\text{si } d' = 2,14 d, \quad V' = 0,428 V$$

Una limitación del índice de discontinuidad V' es que se basa en la presencia o ausencia de las especies, y no refleja sus relaciones de dominancia. Los valores máximos de dicho índice, que superan cierto valor arbitrariamente fijado, se han empleado como límites para descomponer el ciclo en una serie de períodos, a fin de facilitar su análisis. El examen de la sucesión, tal como se deduce de la tabla II, nos lleva a reconocer los mismos límites y además, quizás, otros dos que el índice de diversidad no nos señala claramente, a mediados de septiembre y de noviembre, respectivamente. Se cree que es mucho más natural emplear esta subdivisión que la artificiosa en meses.

Si d' y V' se calculan, no sobre simples muestras, sino sobre grupos de dos, tres, etc., muestras consecutivas, se amortiguan simplemente todas las oscilaciones, sin conseguir una eliminación de oscilaciones presumiblemente «parásitas» o estadísticas.

c) *Otros datos.* — Los referentes a temperaturas y salinidades fueron obtenidos en las aguas superficiales de donde se cogió el plancton, de las 8 a las 10 de la mañana. Algunas observaciones realizadas en marzo de 1954 con un «Thermistor» prueban que las oscilaciones de la temperatura superficial pueden ser considerables bajo la influencia de la insolación, de los vientos y quizá de otros factores. La amplitud de oscilación de la marea se ha calculado sobre las tablas del Instituto Hidrográfico, que tienen en cuenta un mareógrafo instalado precisamente en el mismo puerto de Vigo. Los datos meteorológicos los debemos al observatorio de Vigo del Servicio Meteorológico Nacional, a cuyo personal expresamos nuestra gratitud.

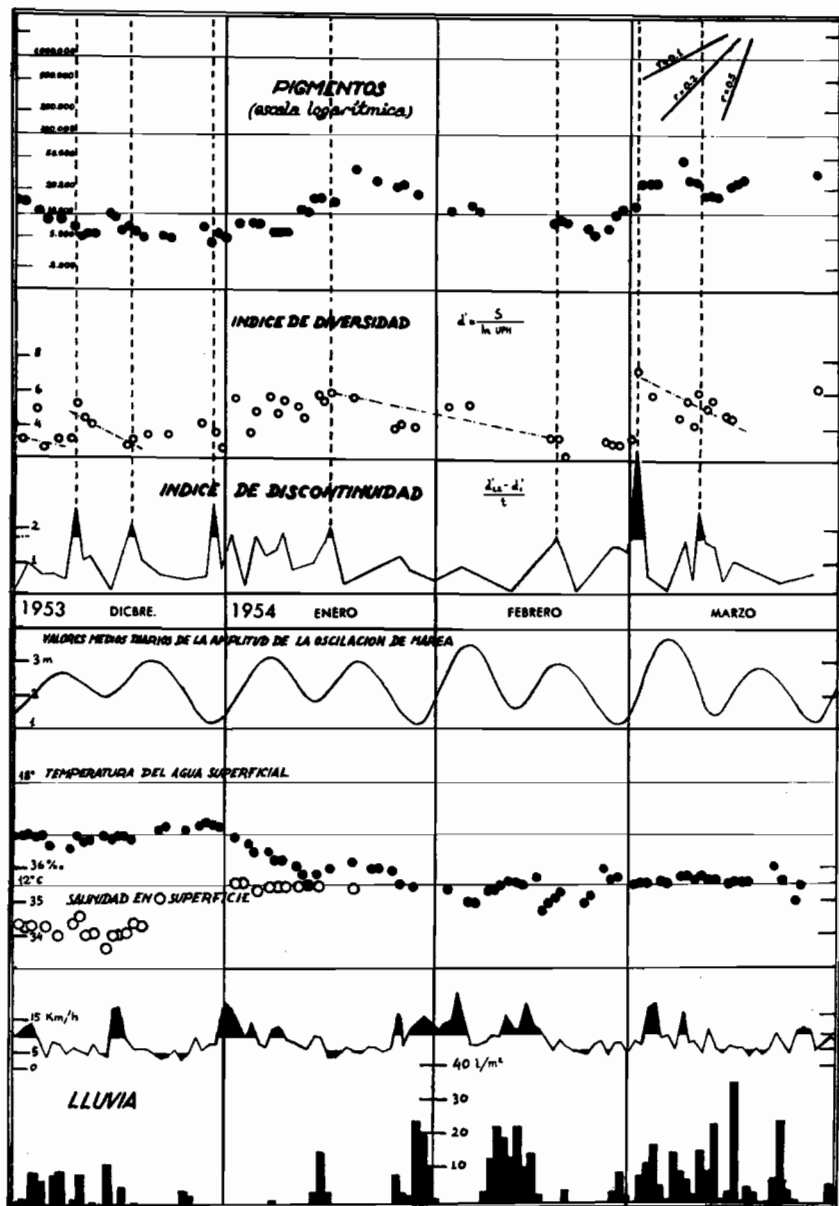


FIG. 4. — Fitoplancton (parte superior del gráfico) y algunas condiciones ambientales en la ría de Vigo, de diciembre de 1953 a marzo de 1954.

III. NOTAS SOBRE ALGUNAS ESPECIES

Schyzophyta, Flagellatae, etc.

Beggiatoa sp. — Filamentos de 5,8 μ de diámetro (4 marzo 1954).

¿*Torula?* sp. — Una cadenita de células, aparentemente de una levadura, sobre una *Noctiluca* (22 junio 1953).

Chrysophyceae indet. — (Fig. 5, a). Células con cromatóforos y simetría bilateral, dentro de cubiertas rígidas de 37-45 \times 13,5 μ .

Rhodomonas sp. — (Fig. 5, b). Una especie de 18 \times 10 μ , muy comprimida y asimétrica; con cromatóforos.

Células aciculares. — (Fig. 6, q). Aspecto de *Ankistrodesmus*, membrana aparentemente sin estructura; con cromatóforos. Dimensiones: 68-146 \times 1,5-3,5 μ .

Dinoflagellatae

Dinophysis hastata Stein. — (Fig. 5, c). Dimensión longitudinal, 66 μ ; dimensión sagital, 49 μ ; espina antiapical, 12 μ .

Noctiluca scintillans (Macar.) Kof. & Swezy. — (Fig. 5, d). Organismos ingeridos: *Chaetoceros curvisetus*, *Thalassiosira rotula*, *Ceratium fusus*, *Helicostomella*, *Favella*, un metanauplius de 220 μ , fragmentos de apendicularia (observados dos veces, figura de la derecha).

Peridinium americanum (?) Gran & Braarud. — (Fig. 5, e). Células de 37 \times 37 \times 35 μ , poco deprimido. Membrana gruesa, aunque no se deslindan las placas, de manera que la determinación es insegura.

P. brevipes Paulsen. — (Fig. 5, f). 27 \times 27 μ .

P. cerasus Paulsen, *quarnerense* (Br. Schr.) Broch. — (Fig. 5, g). Algunas células de forma intermedia entre las de ambas especies indicadas, long. 45-51 + 4-6 μ ; diám. trans. 48-51 μ . Se ha discutido (PAULSEN, SCHILLER, etc.) la identidad de *cerasus* y de *quarnerense*; la presencia de tipos intermedios no es argumento suficiente para creer que son la misma cosa, aunque sí para hacer deseable un estudio cuidadoso del grupo entero.

P. (Minuscula) minusculum Pavillard. — Long. 19-27 + 6-7 μ ; diámetro trans. 11,7-19,5 μ .

P. minutum Kofoid (= *P. monospinum* Paulsen). — (Fig. 5, i y j). Diámetro transversal, 37-46 μ ; long., 39-50 μ .

P. nudum Meunier. — Tabulación como *P. trochoideum*, pero de tamaño medio menor (17,5-19 \times 17,5-19 μ) y de forma más corta, con la epitoca más redondeada.

P. cf. Paulseni (?) Pavill. — (Fig. 5, k). Diám. trans., 44-57 μ ; longitud total, 62,5-78 μ . Es un *Peridinium* incompletamente estudiado que aproximamos a *Paulseni* simplemente porque así se hizo en el trabajo

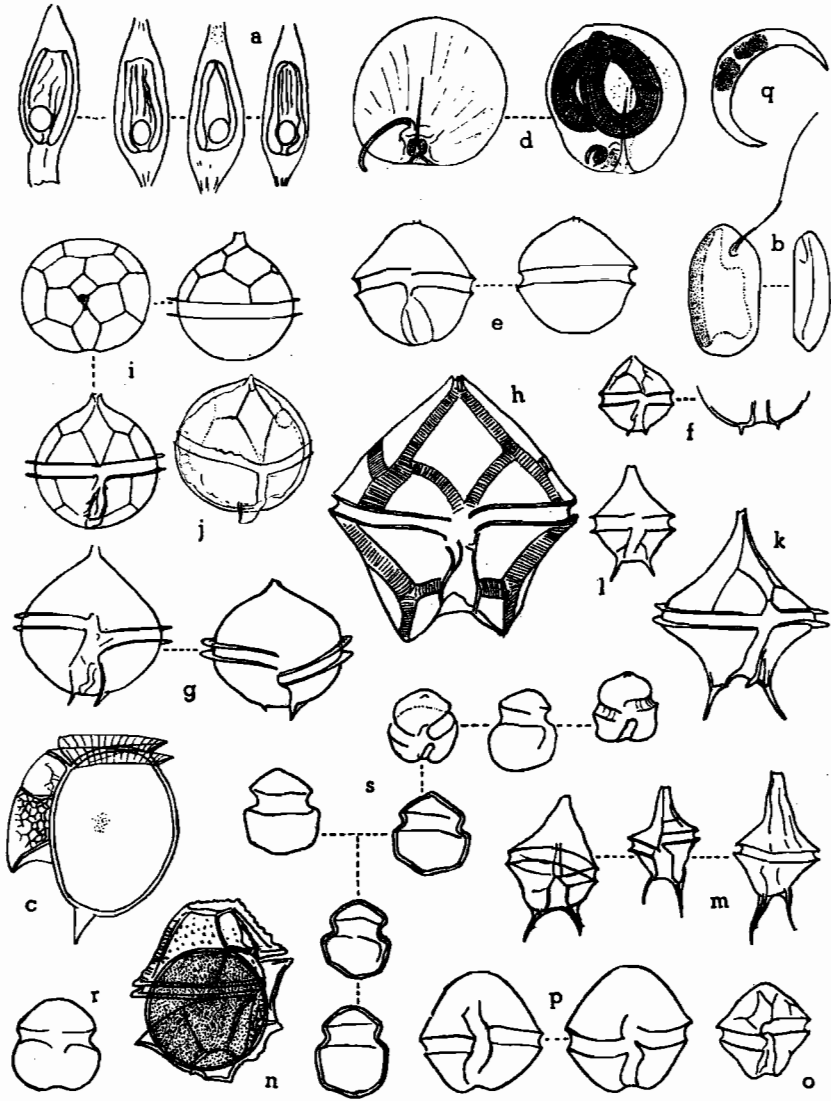


FIG. 5. — a, *Crisoficea indeterminada*; b, *Rhodomonas* sp.; c, *Dinophysis hastata*; d, *Noctiluca scintillans*, el ejemplar de la derecha con una cola de apendicularia; e, *Peridinium americanum* ?; f, *Peridinium brevipes*; g, *Peridinium cerasus/quarnerense*; h, *Peridinium conicum*; i, j, *Peridinium minutum*; k, *Peridinium* cf. *Paulseni* ?; l, *Peridinium styliferum* ?; m, *Goniaulax diacantha*; n, *Goniaulax polyedra*, con ciste; o, *Goniaulax tamarensis*, de Vigo; p, *Goniaulax tamarensis*, de la bahía de Fundy; q, *Pyrocystis lunula*; r, Dinoflagelada indeterminada (a); s, Dinoflagelada indeterminada (b).

de 1953; tiene cierto parecido con *P. solidicorne*, aunque es meta, y no para, como aquél.

P. styliferum (?) Schiller. — (Fig. 5, l). Long., 35+6,5 μ ; diámetro transversal, 27 μ . Un ejemplar, 20 junio 1953.

Goniaulax diacantha (Meunier) Schiller. — (Fig. 5, m). Diámetro transversal, 23,3-29,5 μ ; longitud, 43-46,5+11-19,5 μ .

G. polyedra Stein. — (Fig. 5, n). Cistes esféricos de 48-59 μ de diámetro, con la membrana poco gruesa y lisa (a diferencia de lo observado por NORDLI, 1951, que describe cistes de membrana espinosa en una población de esta especie procedente de un fiordo noruego). Estos cistes eran abundantes, sueltos, en septiembre. En los momentos de la purga de mar, ésta y otras especies de peridíneas muestran membranas muy gruesas. Este hecho puede ponerse en relación con una observación realizada en aguas de Castellón; determinada muestra (núm. 640, 24 de marzo de 1953) ofrecía un predominio de dinoflageladas, y éstas se caracterizaban por un desarrollo excepcional de las membranas en todas las especies de *Ceratia*. En ambos casos van asociadas la dominancia del grupo y el particular desarrollo de las envolturas de las células.

G. tamarensis Lebour. — (Fig. 5, o). Diám. transv., 28,5-29 μ ; longitud, 33-38 μ . Al fijarlos se abren por el cíngulo, y el protoplasto se hace globoso; resultan muy característicos los dos mamelones de la hipoteca. Se ha comparado con ejemplares procedentes de las costas canadienses (Bahía de Fundy, 15 julio 1949, debidos a la cortesía del doctor WILLIAM R. MARTIN), comprobándose su identidad (fig. 5, p; 35-38 por 35-38 μ). La presencia de esta especie en la Ría de Vigo tiene cierto interés, porque se le han atribuido propiedades tóxicas (NEEDLER, 1949). En la parte occidental de la bahía de Fundy se desarrolla abundantemente en verano (máximo agosto, T=12-15° C.), algo más tarde que en Vigo (junio-agosto, T=15-18° C.), donde todavía no se ha dejado ver en cantidad. La toxicidad de los moluscos se conserva hasta casi un mes después de haber desaparecido las dinoflageladas del plancton. En Portugal se han dado intoxicaciones del tipo de las producidas por *Goniaulax* a través de moluscos (PINTO, 1953). La especie peor parece ser *G. catenella*; quizás el mismo *G. polyedra* es también algo tóxico. Es un tema cuyo estudio merece atención.

Goniaulax sp. — Células muy pequeñas, de 18 μ de longitud, con la hipoteca característicamente angulosa por la presencia de tres quillas aproximadamente paralelas al plano sagital (18 agosto 1953).

Pyrocystis lunula Schütt. — (Fig. 5, q). Máxima dimensión, unas 100 μ . Forma de la célula bastante variable, más o menos curvada.

Dinoflagellata (a). — (Fig. 5, r). Long., 19-21,5 μ ; diámetro transversal, 13-15 μ ; diámetro mayor, 15-21 μ .

Dinoflagellata (b). — (Fig. 5, s). Long. 33-35 μ ; diám. trans., 20 μ

diámetro máximo, 25 μ . Membrana gruesa como en la anterior especie; forma mayor, más alta y con el polo apical más agudo.

Bacillariophyta

Skeletonema costatum (Grev.) Cleve. — Diám., 1,5-11,7 μ ; eje perivalvar, 6-20 μ .

Thalassiosira hispanica Paulsen. — (Fig. 6, a). Diámetro, 12,5-17 μ . Las células están unidas por un filamento central. Puede considerarse como una forma débilmente silicificada de *Th. Nordenskiöldi* y con las almohadillas mucilaginosas más aparentes.

Th. rotula Meunier. — (Fig. 6, b). Auxósporas en 25 octubre 1953, 4, 11 y 14 enero 1954. El diámetro de las células pasa de 35-39 μ a 56-59 μ .

Coscinodiscus Granii Gough. — El diámetro alcanza hasta 300 μ .

Corethron criophilum Castracane. — (Fig. 6, d). Diám., 13-13,5 μ ; eje perivalvar, 57-82 μ . Corresponde a la fase *criophilum*, o típica, de HENDEY. Aprovechamos esta ocasión para indicar la presencia, todavía inédita, de esta especie en el plancton de las costas de Castellón; muestra número 350, 28 diciembre 1950, fase *pelagicum*, de 73 μ de diámetro.

Leptocylindrus. — (Fig. 6, e y f). Los ejemplares observados en Vigo, donde el género es vulgar, permiten reconocer dos tipos principales, sin que sea posible establecer un límite claro de separación. La forma más típica, registrada en la tabla II con el nombre de *L. danicus*, mide de 2 a 9 μ de diámetro, y sus células poseen cromatóforos de forma alargada y en número relativamente escaso (fig. 6, e). El otro tipo figura inscrito en la tabla II bajo la denominación *L. adriaticus* (?) Schroeder, su diámetro es similar (2-8 μ), y se caracteriza por poseer un número mayor de cromatóforos, que son de forma más redondeada (fig. 6, f) y se hallan más dispersos por la célula. El carácter constituido por la forma de los cromatóforos es inseguro, pues puede ser debido a la fijación, ya que no se compararon células vivas de ambos tipos; otro carácter que se manifiesta después de la fijación es cierta torsión en los protoplastos de la forma «*adriaticus*», que en los extremos de las células fijadas se muestran contraídos según un plano helicoidal (fig. 6, f). *Leptocylindrus adriaticus* Schröder es una especie insuficientemente descrita que diferiría de la especie vulgar *L. danicus* por tener muchos cromatóforos pequeños (15-25 según la figura de SCHRÖDER) y cuyas células serían, por término medio, más estrechas y largas que en aquella, lo cual no es el caso en las poblaciones de Vigo (la fig. 6, f, izquierda, representa células *anormalmente* cortas; por lo general no difieren en su alargamiento de *L. danicus* típico).

Rhizosolenia fragilissima Bergon. — (Fig. 6, g y h). Diám. 9,8-29 μ .

Chaetoceros compressus Laudes. — Eje apical de 11,5-29 μ ; 6-9 cromatóforos.

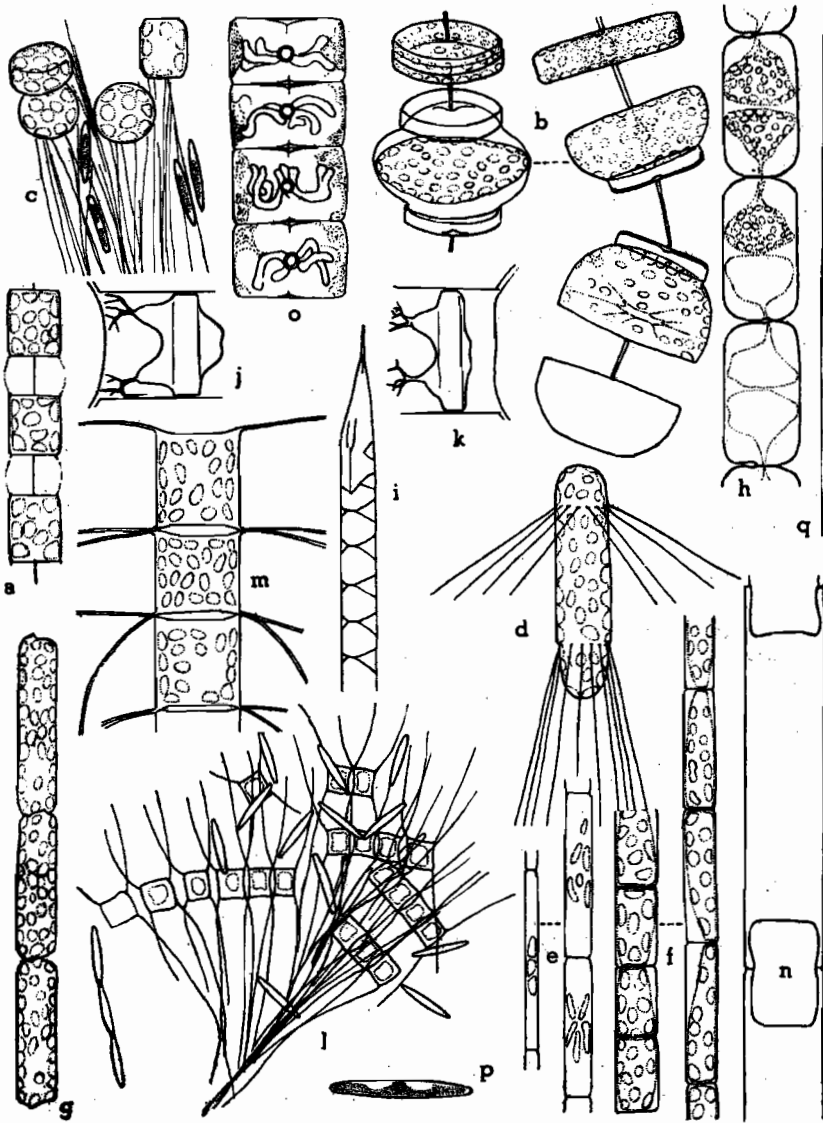


FIG. 6.— a, *Thalassiosira hispanica*; b, *Thalassiosira rotula*, con auxósporas; c, *Thalassiosira subtilis*, con *Nitzschia* ? epífita; d, *Corethron criophilum*; e, *Leptocylindrus danicus*; f, *Leptocylindrus*, forma de clasificación dudosa, referible quizás a *L. adriaticus*; g, h, *Rhizosolenia fragilissima*; i, *Rhizosolenia styliformis*; j, k, *Chaetoceros Lorenzianus*, con endósporas; l, *Chaetoceros socialis*, con *Nitzschia* ? epífita; m, *Chaetoceros teres*; n, *Hemiaulus* sp.; o, *Navicula membranacea*; p, *Nitzschia* ?; q, células aciculares indeterminadas.

Ch. cf. fragilis Meunier. — Eje apical de 6-12 μ , valvas redondeadas, un cromatóforo. Cadenas a veces retorcidas y con frecuencia curvadas, frágiles e irregulares, envueltas en masas mucilaginosas.

Ch. Lorenzianus Grun. — (Fig. 6, j y k). Endocistes en 25 y 28 de enero de 1954.

Ch. teres Cleve. — (Fig. 6, m). Eje apical de 25 μ . Es posible que la cita dudosa de *Ch. Lauder* en MARGALEF & DURÁN, 1953, p. 48, deba referirse, en realidad, a esta especie.

Ch. socialis Lauder. — (Fig. 6, l). No es posible separar esta especie de *Ch. radians*, aunque sospechamos que la mayor parte de los ejemplares, si no todos, que se desarrollan en la Ría de Vigo deben designarse con el primer nombre. Las pocas esporas observadas eran de valvas lisas, como corresponde a *socialis*.

Hemiaulus sp. — (Fig. 6, n). Eje apical de 19,5 μ ; valvas poco convexas, sin estructura visible; eje perivalvar largo y apéndices cortos. Una sola cadena que por sus caracteres resulta de clasificación dudosa, pues si bien se aproxima a *H. Hauckii* por la escultura, no resulta nada típico si se atiende a otros caracteres.

Fragilaria sp. — Eje apical de 29 μ . Estriás muy finas. Bandas largas.

Navicula membranacea Cleve. — (Fig. 6, o). Eje apical, 35-43 μ .

Nitzschia delicatissima Cleve. — Células determinadas a veces como *N. seriata* deben de ser *N. delicatissima* u otra especie todavía no identificada, pues se ha visto que en ciertas cadenas, células del tamaño de *N. seriata* tienen una escultura que, por su finura, es más bien de *N. delicatissima*. La distinción entre las dos especies, en la tabla II, se ha hecho habitualmente atendiendo sólo al tamaño de las valvas, de manera que se ha podido incurrir en confusiones.

Nitzschia (?) sp. — (Fig. 6, a, l y p). Células de 17,5-23 μ de largo, aisladas, reunidas dos por un extremo o en series escalonadas como las de *N. seriata*, y siempre en el mucílago o entre los filamentos de *Chaetoceros socialis*, *Thalassiosira subtilis* y *Thalassiosira rotula*.

Heterocontae

Pelagocystis (?) sp. — Células de unas 10 \times 20 μ , solitarias, a pares o en grupos de cuatro, en pequeños nidos de mucílago. 18-24 agosto 1953. Es muy semejante a una especie que se presenta con cierta frecuencia en aguas de Castellón, si bien las dimensiones de las células son, por término medio, menores.

Tintinnoinea

Tintinnopsis karajacensis Brandt. — (Fig. 7, b). Los ejemplares citados habitualmente de la Ría de Vigo pertenecen a la var. *rotundata*

Joerg. ; pero el de la figura ($49 \times 33,5 \mu$) nos parece referible a la forma típica, dado el espesor de las paredes de la loriga, que son espiraladas hacia la parte oral, a pesar de que el extremo aboral sea un poco acuminado.

T. nana Lohmann. — (Fig. 7, a). $37 \times 21 \mu$; extremo aboral hemisférico.

Tintinnopsis sp. — (Fig. 7, c). En 11 de junio de 1953, una loriga cilíndrica acabada en un apéndice aboral abierto, de 99μ de longitud y 34μ de diámetro oral, que, por su forma y por tener abierto el extremo aboral, recuerda a *T. kofoidi* Hada, aunque es demasiado corta para que se pueda atribuir con seguridad a esta especie. En la figura 16 del trabajo de DURÁN (1953), se representa un ejemplar de Castellón, con

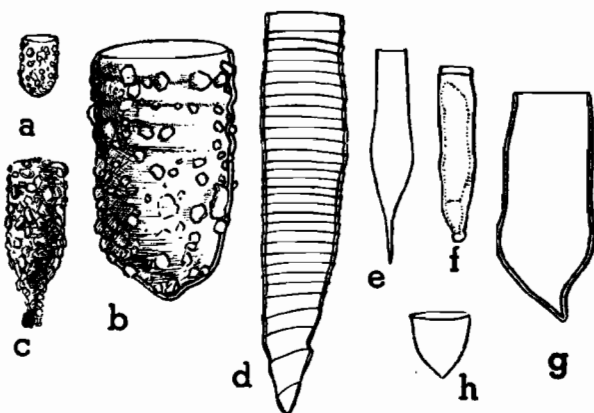


FIG. 7. — a, *Tintinnopsis nana*; b, *Tintinnopsis karajacensis*; c, *Tintinnopsis* sp.; d, *Helicostomella longa*; e, *Helicostomella fusiformis*; f, g, formas de *Helicostomella*; h, *Proto-rhabdonella* ? sp.

evidentes señales de estar fragmento, que probablemente pertenece al citado *T. kofoidi*.

Helicostomella longa Brandt. — (Fig. 7, d). En un trabajo anterior (MARGALEF & DURÁN, 1953) se mencionaban lorigas referibles a esta especie con la espira extendida sobre la totalidad de la loriga, lo que nos llevó, en unión con otras consideraciones, a poner en duda la validez de los caracteres sistemáticos que se consideran en este género. La figura 7, d, presenta otro ejemplar del mismo tipo: long., 99μ ; diámetro oral, 28μ ; 8 junio 1953.

H. fusiformis (Meunier) Joerg. — (Fig. 7, e). Una sola loriga, sin espira visible. Long., 127μ ; diámetro oral, 19μ ; diámetro máximo, 25μ .

Helicostomella sp. — (Fig. 7, f y g). Estas formas aberrantes pro-

bablemente se podrán referir a *H. subulata*. Incluso sospechamos que el ejemplar citado como *H. fusiformis* sea una simple forma anormal de *H. subulata*. Véase discusión del género en MARGALEF & DURÁN, 1953, p. 62.

Favella ehrenbergii (Clap. & Lachm.) Joerg. — En 25 abril 1953, un individuo que había ingerido cistes de *Peridinium* cf. *diabolus*.

F. serrata (Moebius) Joerg. — Se observaron individuos parasitados por una dinoflagelada, probablemente *Duboscquella tintinnicola*.

Protorhabdonella (?) sp. — (Fig. 7, h). Referimos con reservas a este género una loriga en forma de campanilla, con extremo aboral cónico, quizás un poco aplastada, de paredes muy finas y sin ninguna estructura aparente. 25 mayo 1953. Long., 29 μ .

IV. LA SUCESIÓN PLANCTÓNICA

a) *Generalidades*. — La investigación del ciclo planctónico en aguas del Levante español (Castellón) ha puesto de manifiesto que la sucesión anual está allí regida por el afloramiento («upwelling»), en determinados meses del año, de aguas profundas y verosíblemente ricas en sales nutritivas, cuando las temperaturas se igualan verticalmente y el viento y las corrientes establecen condiciones adecuadas. Este tipo de ciclo se caracteriza por una época invernal de producción relativamente elevada, descompuesta con frecuencia en una serie de pulsaciones consecutivas, y un período de estabilización estival, durante el cual el fitoplancton es pobre y contiene elevada proporción de organismos total o parcialmente heterótrofos.

La imagen que ofrece la Ría de Vigo es completamente distinta. Además de las diferencias cualitativas, que pueden reconocerse comparando las tablas publicadas sobre el plancton de ambos mares (ejemplos: *Thalassiothrix frauenfeldi*, *Asterionella japonica*, *A. mediterranea*, típicas de Castellón; *Stephanopyxis*, *Thalassiosira*, *Chaetoceros socialis*, de Vigo, y diferencias aún mayores en las dinoflageladas), las cuantitativas son enormes. En Vigo, todo el año existe gran cantidad de fitoplancton, aunque entre las cifras máximas y mínimas (en UPH) puede llegarse a un cociente de cerca de un millar, superando a los máximos desniveles en aguas de Castellón. En las oscilaciones que muestra el plancton de Vigo no existe la regularidad que se observa en el del Levante español; sus fluctuaciones son de período mucho más breve, hasta el punto que fue preciso recurrir a determinaciones diarias para conseguir una visión aproximada de cómo ocurren las cosas, algo confusa, no obstante, por la fuerte heterogeneidad de la distribución. Es elemental imaginar que el ritmo general de la producción de fitoplancton en la Ría ha de venir regido por otros factores.

La cantidad de sales nutritivas jamás debe ser factor limitante serio, pues el plancton nunca es escaso, tal como manifiesta la siguiente comparación.

	VALORES MÍNIMOS UPH/m ³	VALORES MEDIOS UPH/m ³	VALORES MÁXIMOS UPH/m ³
Castellón	250 - 300	1 500 - 3 000	5 000 - 15 000
Ría de Vigo	2 000	30 000	400 000

No es de extrañar que así ocurra, porque la escasa profundidad de la Ría (máxima unos 50 metros) permite que las corrientes de marea y la acción del viento basten para la frecuente agitación vertical de sus aguas. La cuenca de la Ría de Vigo es muy pequeña, del orden de unas seis veces el área de la propia ría, de manera que los aportes de agua dulce revisten una importancia moderada, como atestiguan los mismos valores de salinidad, que sólo en ocasión de lluvias intensas descienden por debajo de lo normal (figs. 3 y 4, meses de octubre a diciembre de 1953).

No conocemos ningún estudio que describa un ciclo planctónico del mismo tipo que el de la Ría. Nuestra primera idea fue compararla con los fiordos noruegos; pero ya desde un principio éstos ofrecen dos diferencias considerables: 1) la mayor profundidad y existencia de un umbral, consecuencias de su origen glacial y con influencia sobre el estancamiento de las aguas profundas; y 2) un aporte mucho mayor de agua dulce. La gran abundancia de cocolitoforales en los fiordos noruegos, en contraste con la escasez de los mismos en las rías gallegas, podría tener su origen en un diferente contenido en calcio de las aguas, que precisa comprobar.

La consideración atenta de la sucesión de comunidades planctónicas en la Ría de Vigo permite descubrir una ligera tendencia a valores de fitoplancton más elevados bajo una iluminación más intensa y una temperatura más elevada. Aparte de esta onda anual (fig. 8), se reconocen otros dos tipos de regularidades de ciclo más corto. Por una parte, es manifiesta una rápida sucesión de oscilaciones, cuyos mínimos vienen a coincidir, en sus líneas generales, con los momentos de máxima discontinuidad en la evolución cuantitativa de la población. Dados la forma y el escaso volumen de la Ría, esta pulsación que se deduce del examen de las muestras corresponde ciertamente a una sucesión biótica y sólo en manera muy limitada a una secuencia de poblaciones debida al transporte de masas de agua. Por otro lado, la composición de cada una de las proliferaciones sucesivas y, como carácter fácil de apreciar, la participación relativa en ellas de diatomeas y dinoflageladas, permiten reconocer sistemas o complejos más amplios, cada uno de los cuales abarca de dos a cinco oscilaciones de las anteriormente mencionadas. La complejidad inherente a todas las comunidades naturales y las imperfecciones

TABLA III

Ciclo del fitoplancton en la ría de Vigo, esquematizado con el uso de medias para los distintos periodos en que se ha subdividido la sucesión, tomando como límites los momentos de discontinuidad mayor en la composición florística de las comunidades, momentos indicados por medio de líneas de trazos en las figuras 1 a 4. Los valores ponderales se dan solamente a título orientador y con referencia a las aguas superficiales, por ser numerosos los errores que se acumulan en su cómputo; se ha considerado 1 UPH = 0,013 mg de peso seco para las diatomeas y 1 UPH = 0,037 mg de peso seco para las dinoflageladas. Se da el tanto por mil de células de las especies más importantes, imprimiendo en negritas los valores que exceden del 10 % y que corresponden a las especies de mayor importancia en la producción de cada período. Las cifras menos exactas se han encerrado entre paréntesis. Las distintas sucesiones parciales se han separado por espacios verticales más anchos. Las especies se han distribuido en tres grupos, atendiendo a su importancia relativa en las consecutivas etapas de cada sucesión parcial. x, presencia inferior al uno por mil.

Fecha	25-IV a 3-VII			4-VII a 29-IX			17-X a 29-XII			30-XII a 31-III-1954											
	31	17	9	13	26	10	13	11	9	19	17	13	39	8	12	17	33	14	9	21	
Número de días																					
Temperatura	15,6	14,8	15,8	17,3	16,9	17,0	17,7	17,7	17,6	15,8	14,7	14,7	14,9	15,4	13,8	12,1	11,9	12,3	12,3	12,3	
UPH/litro	11,5	32,2	13,2	6,2	26,5	25,6	52,6	99,1	61,5	52,7	35,7	13,6	7,4	5,6	8,8	18,6	8,9	29,9	23,8		
Relación entre núm. células diatomeas/dinoflageladas ...	8,4	7	9,9	0,07	1,6	0,5	1,6	1	0,15	0,9	7,3	0,8	0,1	0,7	50	202	(3,4)	21	14		
Diatomeas, mg/m ³	133	366	167	5	212	107	420	642	105	320	408	85	8	29	112	241	90	370	289		
Dinoflageladas, mg/m ³	46	150	48	214	377	620	750	1830	2030	1001	159	274	250	118	1	1	74	51	59		
Total. diats. más dinoflag.	179	516	215	219	589	727	1170	2472	2135	1321	567	369	258	147	113	241	164	421	348		
<i>Skeletonema costatum</i>	97	550	18	17	65	61	x	.	.	193	37	13	.	(21)	234	116	.	1	.		
<i>Chaetoceros sociale</i> + <i>radians</i>	114	60	172	2	339	187	90	x	2	89	255	43	.	.	43	187	(20)	551	520		
<i>Nitzschia longissima</i> + <i>closterium</i>	9	12	2	3	13	13	19	.	.	34	13	11	3	(21)	69	12	.	12	2		

	912	9	110	2	83	73	374	459	23	16	166	135	5	(10)	32	11	(61)	45	3	
<i>Leptocylindrus danicus</i>																				
<i>Thalassiosira rotula</i>	1		6						1	1	142	62				123	137	(20)	34	2
<i>Latuderia borealis</i>	8	1	187	2	x		x		2	29	62	3		(10)		121	13	(20)	5	29
<i>Schroederella delicatula</i>	x	1	x			18	19	28	36		x	1				8	3	(20)	97	106
<i>Bacteriastrium hyalinum</i>			4							31	7			(5)		107	55			
<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>pseudocurvisetus</i> , <i>decepiens</i> , <i>didymus</i>	12	8	11	1	1	12	x		1	x	106	30	8	(12)		174	386	(123)	155	240
<i>Eucampia zodiacus</i>	46	10	37			3	1	x	x	3	9	2								
<i>Nitzschia seriata</i> + <i>delicatissima</i>	25	10	85	1	34	1	8	2	1	10	33	41				2	1			2
<i>Coscinodiscus Granii</i>										2	9	8		(15)			1	(61)	3	
<i>Rhizosolenia alata</i>	51	12	86	36	x	1	11	13	205	1	x						1			
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	26	23	64	2	2	1				1	x									
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	25	76	75		6			2	23	1	17	33	10	(15)		28	2	(31)	3	4
Otras diatomeas	29	26	21	30	23	14	28	5	2	6	11	66	6	(200)		37	63	(510)	40	17
<i>Prorocentrum micans</i>	11	13	28	164	35	35	26	38	64	72	168	31	34	160	(325)	3	1	(20)	15	31
<i>Pertidium</i> pl. sp.	35	49	18	115	93	87	50	72	102	178	121	27	59	82	(36)	5	2	(51)	6	11
<i>Dinophysis</i> pl. sp.	24	26	11	114	24	62	41	35	47	155	135	42	208	168		1	x	(51)		3
<i>Goniatar</i> pl. sp.	2	5	7	17	2	1	5	5	153	10	x	x							x	1
<i>Noctiluca scintillans</i>	x	1	5	278	17		5	3	1		x									
<i>Ceratium fusus</i>	18	20	16	280	117	238	30	93	16	121	26	11	70	5	(9)					2
<i>Ceratium furca</i>	4	6	5	233	95	238	227	240	318	420	82	6	11	59		10	1	(71)	24	20
<i>Ceratium tripos</i> , <i>buceros</i> , <i>can-</i> <i>delabrum</i> , etc.	1	1		4	x			x		22	5	2	176	18						x
Otras dinoflageladas	8	5	1	9	1	13	2	2	5	5	2	206	427	(216)	x	x	(20)		1	1

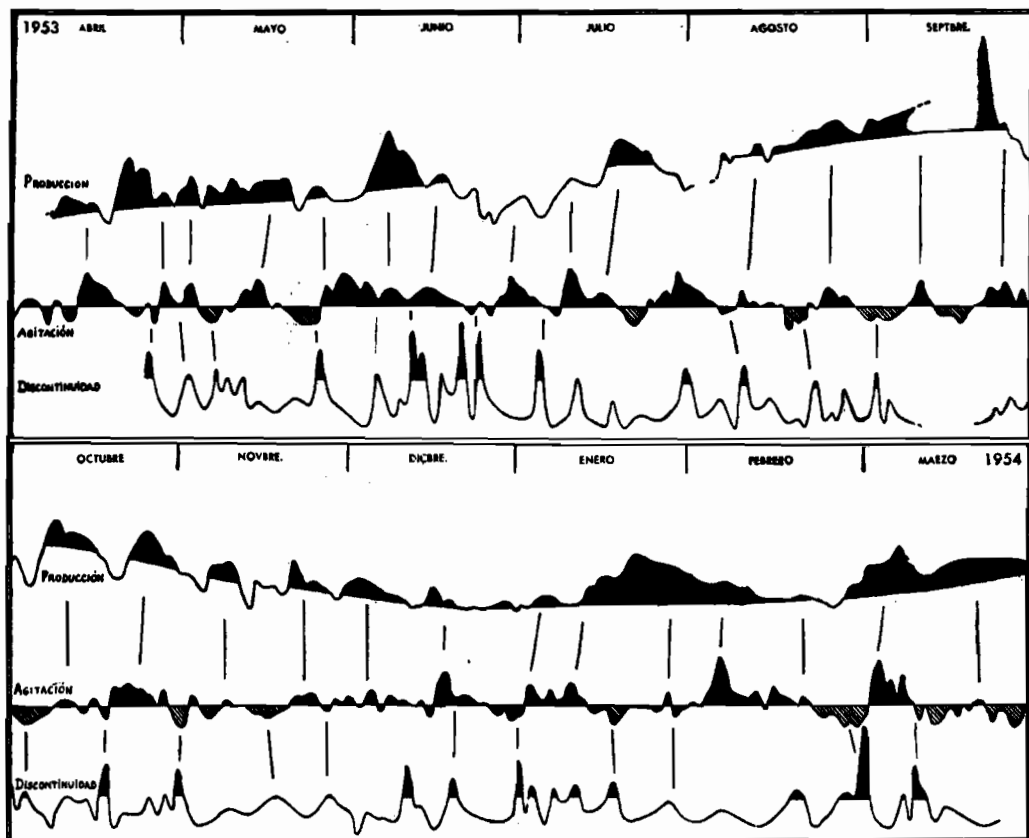


FIG. 8.—Esquema simplificado para el estudio de las posibles relaciones entre la agitación del agua (curva central), la producción actual de fitoplancton (curva superior, escala logarítmica) y los índices de discontinuidad florística entre muestras sucesivas (curva inferior). Las posibles relaciones de causa a efecto se indican por medio de rectas. La curva de agitación se ha computado sumando para cada día la oscilación máxima de la marea en decímetros y el doble de la velocidad media del viento en kilómetros por hora.

de los datos originarios excluye de antemano la posibilidad o la esperanza de hallar claramente manifiestos todos estos ciclos y, con ello, el poder aplicar a su análisis alguna expresión matemática simple. En realidad, las oscilaciones del fitoplancton reflejan la interferencia de numerosos factores, buena parte de los cuales permanecen ignorados o cuya intensidad no se ha podido apreciar. Tras estas advertencias, examinaremos varios aspectos de los ciclos que mejor se reconocen.

b) *El ciclo anual.* — El examen de las figuras 1-4 permite encontrar cierta relación entre temperatura superficial y cantidad de fitoplancton.

Esta correspondencia solamente es apreciable en líneas generales y un análisis más detallado, como el que se ofrece en la tabla III, referente, como siempre, al plancton superficial, no permite establecer una correlación clara. No debe sorprendernos, ya que los datos que se poseen sobre el desarrollo del fitoplancton hacen desconfiar de cualquier relación simple entre plancton y temperatura; los valores invernales de ésta son ampliamente suficientes para el desarrollo de la mayor parte de especies de algas. Más segura es la relación entre temperatura y cantidad de dinoflageladas, o entre temperatura y masa relativa de las mismas en el plancton total (fig. 9), lo que se echa de ver bien, en comparación con la conducta de las diatomeas.

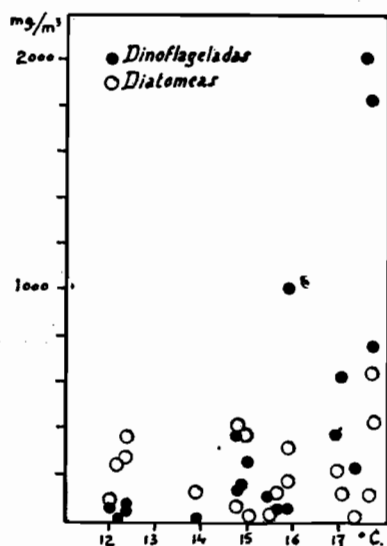


FIG. 9. — Relación entre la temperatura media de cada uno de los períodos en que se ha dividido la sucesión para su estudio y la producción o masa actual media de diatomeas (círculos blancos) y de dinoflageladas (círculos negros).
Datos de la tabla III.

Carecemos de datos sobre la intensidad de la irradiación en Vigo y su penetración en el agua de la Ría. El disco de Secchi desaparece pronto; en varias series de observaciones hechas durante el mes de marzo de 1954 se obtuvieron valores comprendidos de ordinario entre 4 y 7 metros (máximo 9) para un disco blanco de 30 cm de diámetro, lo cual corresponde a valores del coeficiente de extinción (κ) del orden de 0,2 a 0,3. En la figura 11 puede verse la disminución de la transparencia

del agua a medida que se avanza hacia el fondo de la Ría ; falta conocer las variaciones anuales.

Son poco numerosas las especies que en la Ría de Vigo manifiestan en su desarrollo una periodicidad que se deje sentir por encima de los ciclos más breves que comentaremos. Utilizando también los datos publicados en trabajos anteriores, podemos distribuir en tres grupos las que se hallan en aquel caso. Tipo I, de septiembre a enero : *Thalassiosira rotula*, *Coscinodiscus Grani*, *Rhizosolenia robusta*, *Ceratium tripos*. Tipo II, de abril a octubre : *Rhizosolenia alata*, *Eucampia zoodiacus*, *Goniaulax polyedra*. Tipo III, de agosto a diciembre ; este grupo encierra especies «oceánicas», es decir, habitualmente escasas en la Ría, aunque comunes en las aguas del exterior, por lo que su presencia regular podría indicar una mayor intensidad de mezcla con el exterior o mayor influencia de aguas atlánticas ; pero sería aventurado querer decirlo desde ahora, pues las observaciones de los años 1951 y 1952 son, en realidad, insuficientes para distribuir las especies en características de la Ría y del exterior. En el futuro deberán precisarse las relaciones de las poblaciones de la Ría con las del exterior, delimitando las épocas en que se dan condiciones óptimas al intercambio de organismos, así como las variaciones interanuales de tales épocas, que pueden tener gran interés en el estudio de las poblaciones de ciertas especies de peces. En el grupo III pueden contarse, provisionalmente : *Pyrophacus horologium*, *Coscinodiscus radiatus*, *Peridinium crassipes*, *Ceratium candelabrum*, *Asteromphalus heptactis*, *Ceratium massiliense*, *Ceratium macroceros* y especies de *Hemiaulus*, *Oxytoxum*, *Goniodoma* y *Eutintinnus* (ciliado).

c) *Ciclos relacionados con la circulación vertical.* — Es conveniente tratar del período más breve a continuación del anual. En la figura 8 se han reunido : 1) una curva (central) que representa una suma arbitraria de la amplitud de oscilación de la marea y de la velocidad del viento, destinada a dar una idea aproximada de la intensidad de agitación y mezcla a que están sometidas las aguas de la Ría ; 2) otra curva (superior) representativa del fitoplancton en superficie, en la que los máximos se ponen de manifiesto en relación con una línea arbitraria que intenta seguir la componente anual que podría atribuirse a las variaciones en la intensidad de radiación solar ; y 3) una tercera curva (inferior) indicadora de los valores del índice de heterogeneidad florística entre cada dos muestras consecutivas. El conjunto del gráfico resulta algo confuso, como no puede dejar de esperarse dada la complejidad de los ciclos naturales ; pero es innegable cierta correspondencia entre los momentos de mezcla máxima y los de mayor producción, y entre los momentos de mayor tranquilidad en el agua y la presencia de cambios en la composición de las poblaciones. Para interpretar correctamente la relación entre agitación y cantidad de plancton, debe tenerse en cuenta

que en los momentos de gran turbulencia el plancton se distribuye con mayor homogeneidad vertical (fig. 11), de manera que los datos referentes al plancton superficial pecan entonces por defecto, cuando se desean comparar con los momentos en que el plancton aparece acumulado en superficie —días de agitación mínima—. La mayor abundancia de detritos y mayor proporción de diatomeas en las aguas agitadas son otros elementos de imprecisión que actúan en sentido contrario al que acabamos de indicar. El estudio estadístico de la correspondencia entre unas y otras series de valores no nos ha sido practicable, por tratarse de series históricas cuya dependencia de los valores de la serie independiente (mezcla vertical) se daría con cierto retraso imprecisado y variable, y que presenta además, indudablemente, autorregresión, o sea dependencia con respecto a los valores precedentes de la propia serie (la masa actual de plancton depende, evidentemente, no sólo de la agitación en momentos pasados, sino también de la cantidad de plancton que existía antes). La manera más sencilla de explicar las relaciones observadas es la siguiente :

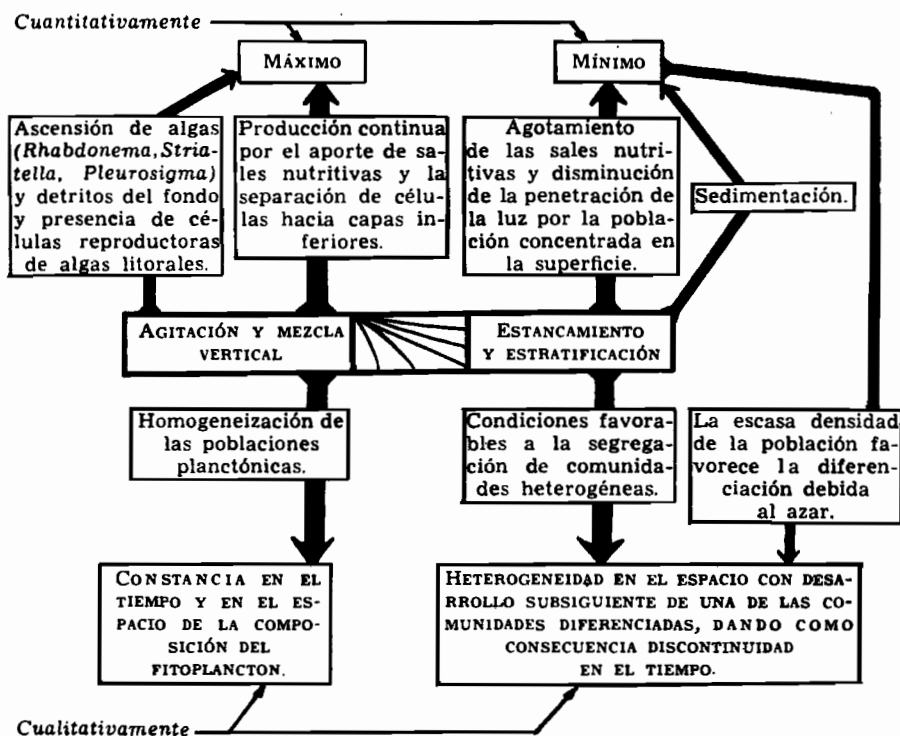


FIG. 10. — Esquema para explicar la relación entre las características de las poblaciones fitoplanctónicas y la intensidad de la turbulencia del agua.

De acuerdo con el esquema de la figura 10, la población es muy densa y se halla uniformemente distribuida en profundidad en los momentos de máxima agitación; luego decrece, se concentra más en superficie, y es de suponer que precisamente entonces aparezcan o logren mayor desarrollo los núcleos de heterogeneidad en los diversos puntos de la Ría, formándose poblaciones independientes y localmente segregadas. La siguiente etapa de la sucesión se introduce de tal manera, que una de aquellas poblaciones, precisamente aquella para la cual son más favorables las condiciones que van generalizándose en el medio constituido por la Ría, suplanta a las otras y da origen al máximo siguiente. Unas cuantas observaciones realizadas a última hora (fig. 11) demostraron cumplidamente una mayor homogeneidad vertical en la distribución del plancton en los momentos de mayor amplitud de la marea; pero todavía no se obtuvieron datos cualitativos para comprobar en qué forma la discontinuidad florística en los momentos de tranquilidad se puede originar de una presumible heterogeneidad horizontal en la distribución de las especies del plancton. Más adelante comentaremos varios aspectos secundarios de esta continua oscilación entre dos condiciones opuestas. La marea impone su cadencia sobre la acción del viento, como se muestra en la periodicidad, aproximadamente bisemanal, de este ritmo.

d) *Ciclos relacionados con la determinación biótica de la sucesión.* — Descubrimos otro tipo de regularidad al considerar la sucesión de las comunidades representadas en las pulsaciones descritas, cuyos momentos de mayor discontinuidad florística coinciden, en líneas generales, con los mínimos de producción actual. Cada una de las poblaciones sucesivas muestra una evidente «personalidad», que ya se deduce del simple examen de la tabla II. En la tabla III, la sucesión ha sido subdividida en etapas, tomando como límites los momentos de máxima discontinuidad; los datos así resumidos y simplificados permiten reconocer mejor y describir más brevemente la marcha de la sucesión. Su regularidad se manifiesta en la repetición de segmentos de la misma —o sucesiones parciales—, que abarcan alrededor de tres meses, y, por tanto, comprenden cada una tres o más pulsaciones sencillas de las estudiadas en el apartado anterior. Las etapas sucesivas —ordinariamente representadas cada una por una o dos pulsaciones seguidas bisemanales— que caracterizan cada una de las sucesiones parciales típicas, son las siguientes:

1. Predominio neto de las diatomeas sobre las dinoflageladas, representadas aquéllas por especies de pequeño tamaño (del orden de 10μ de diámetro), rápida proliferación y escasas exigencias, manifiestas por su aptitud para vivir en acuarios. *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis* y *Leptocylindrus danicus* son las especies más características de este grupo, todas ellas capaces de multiplicarse con tal rapidez, que la población puede duplicarse y aun triplicarse en 24 horas.

2. Aumenta gradualmente la proporción de dinoflageladas. Las diatomeas, que continúan ostentando un ligero o moderado predominio, incluyen, como especies más típicas, a *Lauderia borealis*, *Rhizosolenia alata*, *Thalassiosira rotula*, *Thalassionema nitzschioides* y *Chaetoceros* diversos, todas ellas de dimensiones superiores a las de las especies del grupo precedente. Cuando las aguas no permiten incrementos diarios enormes, las especies de este grupo van eliminando a las de la etapa anterior. Algunas de aquéllas, como *Rhizosolenia alata*, pueden ponerse al lado de las del primer grupo por su gran potencial de multiplicación. Es frecuente que las diatomeas formen endocistes al final de esta segunda etapa.

3. La etapa terminal puede prolongarse hasta un empobrecimiento extremo del plancton, y, en toda su duración, la masa de las dinoflageladas excede a la de las diatomeas. El predominio de las dinoflageladas es, además, función de la temperatura, pues se manifiesta mejor en verano (fig. 9). Especies de *Ceratium*, *Dinophysis* y *Peridinium* dominan la población planctónica. Se trata de especies con menor proporción de pigmentos que las diatomeas y algunas de ellas parcialmente heterótrofas. En estas condiciones se presenta también *Noctiluca*.

La explicación más verosímil de la regular repetición de estas sucesiones parciales consiste en suponer que el desarrollo de cada una de las comunidades consecutivas comunica determinadas propiedades al agua, o sea la ambiente o pone en condiciones (en Ecología se usa hoy día ampliamente este concepto, expresado con voces derivadas del latín *condio*, *sazonar*, *templar*; p. ej., «Environmental conditioning», en ALLEE, etc., 1950, p. 352) que favorecerán el establecimiento de ciertas comunidades con preferencia a otras. Los tres períodos indicados se suceden, en general, con bastante regularidad, aunque no absoluta, pues puede ocurrir que alguno de ellos se abrevie o se presente esporádicamente —quizá desarrollado localmente y aparece entonces en una secuencia de poblaciones en una agua que se traslada—. Dejamos al lector la tarea de interpretar la tabla III con arreglo a los principios enunciados. En la tabla IV se detallan los diversos tipos de sucesiones parciales que han sido observadas.

Las notables oscilaciones en la proporción de dinoflageladas tienen en Vigo un sentido diferente de las que manifiestan en el Levante español. En el Mediterráneo se pudo suponer prácticamente constante la densidad de dinoflageladas a lo largo de todo el año, porque las épocas en que ellas predominan coinciden con las de poca producción total. Esta regla empírica se ajusta de tal forma a la realidad, que el número total de células de algas, referido a un número constante de dinoflageladas (100 o 1 000) es un útil índice de la densidad de la población fitoplanctónica total, pues guarda una correspondencia buena con la can-

TABLA IV

Sucesiones bióticas en el fitoplancton de la ría de Vigo

Sus etapas van indicadas por los mismos números que encabezan los párrafos del texto (capítulo IV, apartado d) en que han sido descritas. En las tablas II y III del presente trabajo y en las I y II de uno anterior (MARGALEF & DURÁN, 1953) puede verse la composición de las comunidades que aquí se han reducido a unos pocos tipos

1951-1952	1952	1953-1954
	13-IV-52	25-IV-53
	1	1
	2	2
	20-VI-52	3
	1	3-VII-53
	2	1
	3	3
		1
		2
	5-IX-52	3 hematotalasia
	2	30-IX-53
3		transición
15-XI-51		15-X-53
1		1-2
2		3
28-I-52		29-XII-53
1-2		1
3		2
3		2-3
13-IV-52		31-III-54

tividad de pigmento contenido en el plancton. Tal proceder no es aplicable a Vigo, por cuya razón pierde valor una tabla incluida en un trabajo precedente (MARGALEF & DURÁN, 1953, tabla II), y, por la misma razón, en la tabla III los tantos por mil se dan en relación con el número total de células. Las variaciones en la representación de los dos grupos más importantes de algas planctónicas, obligan a tener en cuenta su proporción cuando se desea dar una expresión ponderal a la cantidad de pigmento, como se ha hecho en la citada tabla III para las medias de las diversas etapas de la sucesión y se discute en el capítulo II, apartado a). Estas consideraciones no son necesarias cuando se considera a la masa de pigmento como simple índice de productividad. Los otros grupos de algas planctónicas están siempre pobremente representados y resulta particularmente notable la escasez de cocolitoforales que, por haberse hecho las filtraciones sobre papel, no pudieron pasar inadvertidas.

e) *La hematotalasia*. — Con frecuencia, la masa de dinoflageladas sobrepasa a la de diatomeas, incluso en momentos de máxima producción, como ocurre durante la llamada «purga de mar» (equivalente a

«red water»; pero preferimos la denominación *hematotalasia* introducida por SOBRINO (1918), el primer autor español que escribió sensatamente sobre ella), de aparición frecuente, aunque no rigurosamente anual, en la Ría, así como en otras rías gallegas. En 1952 no se presentó en la de Vigo, aunque sí en 1953 (septiembre), formando el remate de una de las sucesiones parciales que condujo a la acumulación de un enorme número de dinoflageladas. Posiblemente estos organismos se concentran en las capas superiores, lo cual explicaría los descensos bruscos en su densidad que se observan, tanto después de una marea fuerte como por la acción del viento. SOBRINO observó el fenómeno en la Ría de Pontevedra los meses de junio-julio (1916) o julio-agosto (1917). La purga de mar es, pues, un fenómeno estival, variando, según los años, el grado y la fecha en que se manifiesta con toda su amplitud.

La purga de mar de la Ría de Vigo —por lo menos la de 1953— no constituyó un acontecimiento de tipo extraordinario o caótico, sino la culminación de un desarrollo completamente normal de la población. Aunque en diversas ocasiones, aquí y en otras aguas, la especie dominante en el agua roja era *Goniaulax polyedra*, en la de 1953 la mayor producción fue a cargo de *Ceratium furca*.

En la tabla V se comparan varios casos de hematotalasia de aguas peninsulares y —por el elevado interés que presenta su semejanza de composición— otro del fiordo de Oslo. En agosto y septiembre de 1952, se iba desarrollando una población similar, pero por causas imprecisadas no alcanzó el nivel requerido para que el agua se coloreara a la vista; a pesar de esto, hemos incluido los correspondientes datos en la tabla V. Carecemos de los datos precisos para hacer un análisis comparativo de los años 1952 y 1953; quizá la lluvia influyó algo en la diferencia.

TABLA V

Composición del fitoplancton, en tanto por ciento de individuos, en varios ejemplos de hematotalasia. +, presencia escasa o indeterminada.

	Pontevedra VIII-17 SOBRINO (1918)	Vigo 9-IX-52	Vigo 21-IX-53	Areia Branca IX-1944 DOS SANTOS (1949)	Fiordo de Oslo 6-IX-50 NORDLI (1951)
<i>Ceratium furca</i>	+	20 %	81 %	*3 %	45 %
<i>Goniaulax polyedra</i> . en masa		40 %	+	85 %	43 %
<i>Prorocentrum micans</i>	+	+	2 ½ %	4 %	8 %
<i>Peridinium</i> sp. pl. ...	+	+	3 %	6 %	2 %
<i>Ceratium fusus</i>	+	+	5 %	.	1 %
<i>Dinophysis</i> sp. pl.	+	5 %	1 %	½ %
<i>Ceratium tripos</i>	+	1 %	.	+

(*) *Ceratium lineatum*.

En 1952, las mareas más fuertes del equinoccio correspondieron al plenilunio de 4 de septiembre; la lluvia caída durante la última decena de agosto fue de 23,7 l/m²; la de la primera decena de septiembre, nula; la de la segunda decena del mismo mes, 6 l/m². En 1953, el plenilunio correspondió al 23 de septiembre, recogiéndose respectivamente 37, 0 y 113 l/m² de lluvia durante la última decena de agosto y las dos primeras de septiembre. La intensidad de los vientos fue del mismo orden en los correspondientes períodos de los dos años que comparamos.

Como es obvio, la gran producción de plancton necesaria para que su concentración sea perceptible a simple vista, solamente puede darse en áreas restringidas en las que concurren circunstancias favorables. La escasa profundidad y el carácter de penillago son las más esenciales. Para SLOBODKIN (1953), la condición inicial de la hematotalasia en la costa de la Florida sería la existencia de una masa de agua discreta, con una salinidad algo más baja de la normal en el Golfo de Méjico. En todo caso, importa cierta discontinuidad con las aguas limítrofes. La hematotalasia va asociada con frecuencia, en otras localidades, a la muerte en masa de peces y otros animales marinos, incluso mamíferos, y a veces también a la irritación de las vías respiratorias en seres humanos. Los daños se hacen sentir particularmente cuando en la composición del plancton intervienen especies reconocidamente tóxicas (*Goniaulax catenella*, *Gymnodinium brevis*). Véase GUNTER & al. (1948), WOODCOCK (1948) y HAYES & AUSTIN (1951).

V. EXAMEN SUMARIO DE OTROS ASPECTOS DEL DINAMISMO

a) *Razón de incremento de las especies.* — Se han obtenido estimaciones mínimas del aumento neto —descontados la sedimentación y el consumo por parte de los animales— comparando la densidad de la población de determinada especie en días sucesivos de aumento *regular* del fitoplancton, apreciada en la parte que representa de la población total medida en unidades de pigmento. Las cifras obtenidas están afectadas por el error que representa el desigual contenido de pigmentos de las células de las diversas especies. Solamente tienen la indispensable regularidad los datos que se refieren a especies que se multiplican rápidamente, pues sólo en ellas pueden ofrecer datos utilizables períodos de pocos días, que son los únicos que aseguran una homogeneidad suficiente en la imagen cambiante del plancton de la Ría.

En la tabla VI se presentan los valores hallados, expresados en distintas unidades, como razón de incremento (r), número de divisiones en 24 horas (n), y tanto por ciento de aumento diario (a). La relación

TABLA VI

Incrementos netos de varias especies del fitoplancton, deducido del aumento observado en poblaciones naturales de la ría de Vigo. r, razón de incremento; n, número de divisiones en 24 horas; a, tanto por ciento de aumento diario.

ESPECIE, FECHAS Y TEMPERATURAS	r ($N_t = N_0 e^{rt}$)	n ($n = 1.44r$)	a [$a = 100(e^r - 1)$ $= 100(2^n - 1)$]	RELACIÓN SUPERF./VOL. μ^2/μ^3
<i>Chaetoceros socialis</i> 4 a 7-XI-53, 13 a 17° C.	0,6 - 1,3	1 - 2	80 - 270 %	1,2 - 1,8
<i>Skeletonema costatum</i> 26-V a 6-VI-53, 14 a 14,5° C. 1 a 8-X-53, 16° C.	0,6 - 1,2	1 - 2	80 - 230 %	0,7 - 1,6
<i>Rhizosolenia alata</i> 1 a 10-X-53, 16° C.	0,45 - 0,7	0,6 - 1	55 - 95 %	0,4 - 1
<i>Leptocylindrus danicus</i> 5 a 15-V-53, 15,5 a 16,4° C. 4 a 26-VIII-53, 16,8 a 17,8° C.	0,4 - 0,5	0,5 - 0,7	50 - 65 %	0,5 - 1
<i>Ceratium furca</i> 4 a 21-IX-53, 16 a 18,3° C. ...	0,12 - 0,25	0,2 - 0,4	12 - 30 %	0,2 - 0,3

superficie : volumen ha sido calculada de manera aproximada sobre modelos geométricos.

Los valores de dicha tabla son comparables con las cifras dadas a conocer por otros autores (GRAN, 1933 : *Rhizosolenia alata*, 1,2 divisiones por día; BRAARUD, 1937 : *Skeletonema costatum*, 0,9-1,2 divisiones por día a 10-12° C., etc.). Nótese que todas las especies que muestran rápidos incrementos son de células pequeñas y con una superficie relativa muy elevada. Son especies de «acuario», que suelen formar pronto la mayor masa en los cultivos de plancton bruto. Pueden compararse con las plantas ruderales y, como ellas, se establecen rápidamente en condiciones alteradas; pero a la larga resultan suplantadas en la sucesión natural por otras especies de mayor tamaño y de menor superficie relativa. Así resulta manifiesto en la comparación de las etapas 1 y 2 de la sucesión descrita en el capítulo IV, apartado d).

Las especies capaces de fuertes incrementos dan máximos bruscos (diatomeas); ellas son también causa de distribuciones heterogéneas. Por ejemplo, el «banco» de 42 000 UPH/m³ de la figura 11, inferior derecha (estación II, 10 m profundidad), estaba formado por *Chaetoceros socialis* principalmente, cuyas colonias se veían perfectamente a simple vista en forma de tenues copos suspendidos en la muestra de agua.

Las líneas de guía dibujadas en la parte superior derecha de los gráficos 1 a 4 permiten darse cuenta del orden de los incrementos que se presentan habitualmente en las poblaciones mixtas de plancton. Al ser

la representación semilogarítmica (logaritmos de UPH), a cada valor de r le corresponde una pendiente determinada. Los máximos suelen exceder poco de $r=0,5$ para las poblaciones con dominancia de diatomeas, y de $r=0,1$ para las con predominio de dinoflageladas. Los valores en el plancton de Castellón quedan mucho más bajos, posiblemente no pasan de $r=0,25$. Conviene recordar que el «óptimo» para determinada especie o población mixta no es la cúspide o máximo de la curva que indica su producción actual o masa presente, sino el máximo valor de r , o sea el momento en que su población aumenta con mayor intensidad.

b) *Importancia de las pérdidas por intercambio con el exterior, por sedimentación y por la acción de los animales.* — Si consideramos a la Ría como un sistema productor de plancton en comunicación con un mar desprovisto de él, de tal manera que el plancton que sale con las corrientes de marea se difunde en seguida y no vuelve a entrar con la circulación en sentido inverso, podemos calcular un límite máximo a la pérdida de plancton que representa la circulación alternativa que es consecuencia de las mareas.

En este supuesto, el valor a que queda reducida una población unidad por acción de la marea puede estimarse en

$$\left(1 - \frac{h}{Z}\right)^{2t}$$

h = amplitud de oscilación de la marea.
 Z = profundidad media de la Ría.
 t = tiempo en días.

Esta expresión vale aproximadamente, para un día, 0,72 en el caso de mareas vivas, y 0,9 en las de menor amplitud. De manera más manejable puede escribirse:

$$N_t = N_0 e^{mt}$$

en que m (siempre negativo) es una razón de «emigración» tal, que

$$m = \log_e \left(1 - \frac{h}{Z}\right)^2$$

m vale $-0,33$ para las mareas de máxima amplitud y $-0,1$ para las menores. Esta imagen es, en realidad, sumamente tosca, pues no conocemos en detalle las corrientes de marea y hemos prescindido del retorno de plancton del mar a la Ría. También prescindimos de la circulación entre el mar y la Ría debida a diferencias de densidad, cuya importancia todavía desconocemos (*). La disminución del plancton superficial en momentos de mayor amplitud de las mareas (fig. 11; estaciones I y II de 3 abril 1954 y 6 y 5 de 30 marzo 1954) puede deberse en parte a la mayor velocidad de las corrientes en superficie. De todas formas,

(*) KETCHUM (1954), en un reciente trabajo, desarrolla ideas parecidas.

estas estimaciones límite nos dan una base de discusión. Cualquier valor de r superior a m asegura el mantenimiento de una población endémica en la Ría; en realidad basta con menos, ya que nuestra estimación de m es exagerada. Los máximos de fitoplancton suelen coincidir con las mareas vivas, de manera que en tales momentos el incremento ha compensado con creces la pérdida de la población de la Ría, que también se hace mayor en las mismas fechas. El estudio de los efectos de las corrientes de marea sobre la distribución del plancton en el interior de la Ría deberá abordarse como premisa para la exacta comparación de muestras tomadas en distintos momentos del ciclo de marea.

Una parte de las células producidas en el fitoplancton se sedimentan. Su proporción es difícil de evaluar. Es posible que un futuro estudio de los sucesivos aspectos de las «nubes» de plancton nos dé una primera estimación de su importancia. Los datos de GILLBRICHT (1952), aparte de ser criticables, son poco aplicables a nuestra Ría. Haciendo una estimación a base de lo publicado sobre aguas dulces o marinas, deberíamos aceptar una razón de sedimentación s del orden de $s = -0,3$ a $-0,45$.

Conviene pensar en una razón —también negativa— de consumo por parte de los animales («grazing»), que llamaremos f . Todavía carecemos de datos sobre el desarrollo del zooplancton en la Ría, aunque nuestra primera impresión es que debe ser bastante irregular. Ciertamente, deben darse valores muy elevados de f en algunos períodos; por ejemplo, cuando aparecen repentinamente grandes cantidades de larvas de braquiuros, etcétera. Podría pensarse en atribuir algunos de los descensos de la población fitoplanctónica a una acción preponderante de los animales, pero la precipitación e irregularidad del desarrollo de toda la comunidad planctónica impiden en nuestro caso la aplicación de las ecuaciones de FLEMING (1939) y otras similares deducidas para una población vegetal en aumento, cuyo incremento determina un progresivo enriquecimiento de la población animal que vive a sus expensas, hasta que ésta frena la multiplicación de las algas.

Por todo lo dicho, el incremento neto de la población fitoplanctónica habrá de hacerse igual a

$$N_t = N_0 e^{(r-m-s-f)t}$$

y considerar una razón neta

$$r' = r - m - s - f$$

que puede ser positiva o negativa, según las circunstancias del momento. Ciertamente la suma de los valores absolutos de $m + s + f$ puede ser del orden de 0,8 y aun hasta de 1. Si esta suma llega a sobrepasar el potencial de multiplicación de las poblaciones fitoplanctónicas, la masa actual de fitoplancton va disminuyendo. Se comprende, por tanto, que

los descensos en la masa de plancton pueden ser debidos, según las circunstancias, a una disminución del ritmo de multiplicación de las algas, que ya no basta para aguantar unas pérdidas «normales», o bien a un excepcional aumento de las razones de emigración, sedimentación o consumo, a pesar de mantenerse una multiplicación activísima de las algas. La diferencia es muy considerable, incluso desde el punto de vista práctico, porque en el segundo caso la productividad del agua se conserva más alta.

TABLA VII

Ejemplo de competencia en la sucesión de las comunidades planctónicas de la ría de Vigo. Representación, en tantos por ciento, de diversas especies de algas en el número total de células del plancton. Mayo de 1953.

Días	6	7	8	9	11	12	15	16	RAZÓN DE INCREMENTO NETO, SUPONIENDO CONSTANTE EL PLANCTON TOTAL (r')
UPH/litro	11,8	9,3	12,4	18	12,3	9,4	15,7	6	
<i>Leptocylindrus danicus</i>	48,5	57,4	63,5	74,6	62,1	86,1	78,8	79,8	+ 0,057
<i>Rhizosolenia Stolterfothi</i>	14,8	14,3	19,7	9,4	9,3	6,1	4,1	2,2	— 0,19
<i>Rhizosolenia alata</i>	1,2	3,2	1,5	6,3	6,3	1,5	10,3	8,2	+ 0,23
<i>Eucampia zoodiacus</i>	3,5	5,6	5,4	1	0,4	0,7	0,2	0,6	— 0,39
<i>Sceletonema costatum</i>	5	1,7	0,9	0	1,9	0,5	1	0,3	— 0,281
<i>Thalassionema nitzschioides</i> .	0,4	0	1,1	1,1	3,1	1,1	0,6	1,1	indeterminable
<i>Chaetoceros pl. sp.</i>	17,6	10,4	5,4	4,3	11,7	1,1	0	3,5	indeterminable
Total especies citadas ...	96,0	92,6	97,5	96,7	94,8	97,2	95,0	95,7	0

c) *Competencia y sus relaciones con el índice de diversidad.*— El ejemplo detallado en la tabla VII abarca un breve período (del 6 al 16 de mayo de 1953) durante el que la masa de la población permaneció poco variable, mostrándose, sin embargo, una gradual alteración de las relaciones cuantitativas entre las diversas especies. Seguramente se podrían encontrar muchos otros ejemplos equivalentes, pero escogemos éste porque corresponde a un período de plancton poco variado y para el que se hicieron recuentos exactos del número de células.

En el curso de los diez días que abarca este detalle se observa la regresión de *Rhizosolenia Stolterfothii*, *Eucampia zoodiacus* y *Sceletonema costatum* —con ser ésta una especie de células pequeñas— ante una creciente presión de *Leptocylindrus danicus* y *Rhizosolenia alata*.

Imaginando constante e igual a K la masa total de fitoplancton —las cantidades de pigmento se conservan parecidas— y siendo p una razón que incluye las pérdidas por sedimentación, emigración, consumo por los animales y mortalidad natural ($p = m + s + f \dots$; la inmigración debe ser despreciable), podemos escribir:

$$N_{10}e^{(r_1-p)t} + N_{20}e^{(r_2-p)t} + N_{30}e^{(r_3-p)t} + N_{m0}e^{(r_m-p)t} = K$$

donde $r_1, r_2, r_3, \dots, r_m$ son las razones de incremento para las distintas especies y p una razón de pérdida que, en primera aproximación, se supone igual para todas las algas de la comunidad, aunque en la realidad no debe ser exactamente así, puesto que, si bien todas ellas corren el mismo riesgo de ser arrastradas al exterior por las corrientes de marea, no es la misma para todas las especies la probabilidad de sedimentarse o de ser comidas por los animales más abundantes en aquel momento. El análisis de estos extremos debe reservarse al futuro; pero no es estéril seguir la discusión, porque nos conduce a obtener una primera idea de la magnitud de los parámetros que intervienen, lo cual es importante para planear nuevas investigaciones. p no puede ser en valor absoluto menor que los mayores valores negativos de $r'_m = r_m - p$, pues r jamás podrá ser negativo. Para *Eucampia* tenemos en la tabla $r' = -0,4$; por lo que se ha dicho en el apartado anterior, p debe hallarse comprendido entre este valor y $-0,8$. Un valor de $p = -0,45$ nos daría valores de r de $0,7$ y $0,5$ respectivamente para *Rhizosolenia alata* y *Leptocylindrus danicus*, semejantes a los que figuran en la tabla VI, pero los de ésta se aproximan más a r' que a r , dadas las circunstancias de su obtención, de manera que es razonable hacer a p del orden de $-0,6$ por lo menos.

Si p fuera igual para todas las especies, los valores de r en las condiciones precisas en que se desenvuelve la competencia deciden sobre la marcha que toma (*). Si la población total no varía, las diferencias $r - p$ han de ir disminuyendo constantemente, hasta que p se haya igualado al valor de r de la especie que, al final, es la única sobreviviente, eliminando sucesivamente a todas las restantes. Puede que p aumente realmente, pero igualmente cabe admitir un efecto de sobrepoblación (agotamiento de sales nutritivas, intoxicación por sustancias ectocrinas) que reduzca los valores de r . El caso es que las diferencias $r_m - p$ tienden sucesivamente a cero. En nuestro caso, la última sobreviviente sería en teoría *Rhizosolenia alata*. En realidad, las sucesiones nunca se deslizan con tal claridad, porque las condiciones del medio se alteran continuamente. Tal es la razón de que los análisis de este tipo carecen todavía de utilidad en el estudio de las comunidades naturales, sirviendo solamente para ilustrar algunos aspectos de su dinamismo. El problema tratado por VOLTERRA (1926) de la «asociación entre dos especies que compiten por el mismo alimento» es similar y conduce a los mismos resultados: eliminación de una especie por la otra, salvo casos improbables de valores muy especiales de las constantes.

Dispongamos, en dos fechas sucesivas y en orden decreciente, la abundancia de las diversas especies de la comunidad analizada, inclu-

(*) Experiencias en curso han probado que en las poblaciones mixtas de algas se manifiesta una interacción que obliga a modificar esta primera hipótesis, excesivamente sencilla.

yendo las poco frecuentes y no reseñadas en la tabla VII (tabla VIII). La regularidad que se advierte en ambas progresiones permite comprobar inmediatamente que la razón media entre dos términos consecutivos es mayor en la segunda que en la primera. De las relaciones estudiadas en otro lugar (MARGALEF, 1954 b) resulta que el índice de diversidad de la comunidad muestra una correlación negativa con el cociente medio entre los números de individuos de especies que ocupan lugares inmediatos, cuando se disponen por su orden decreciente de abundancia.

TABLA VIII

Sucesiones formadas por los números de individuos de las distintas especies presentes en cada muestra, ordenadas de más a menos abundantes, en dos momentos del desarrollo de una comunidad de fitoplancton en la ría de Vigo. Se dan también los índices de diversidad. $d = (S-1)/\log_e N$ y $d' = S/\log_{10} UPH$ (d' calculado por duplicado, según las especies de este recuento y según todas las vistas en la muestra).

FECHA (1953)	INDIVIDUOS CONTADOS DE LAS DIFERENTES ESPECIES	d	d'
6 mayo	↓ 500:152:109:87:61:51:12:12:9:8:8:4:4:4:2:2:2:2:1:1:1	2,9	5,2 - 6,5
16 mayo	↓ 504:52:15:14:10:7:7:4:4:3:3:2:2:1:1:1:1:1	2,6	4,7 - 6,2

El dinamismo normal de cualquier comunidad, o, mejor dicho, la manifestación de la competencia entre las especies, ha de conducir teóricamente a una disminución del índice de diversidad (MARGALEF, 1954 b) y tal circunstancia aumenta la predisposición a ver en los gráficos 1 a 4, después de cada momento de intenso cambio florístico, cuando la situación se normaliza, una ordenación en valores decrecientes de los mentados índices, tendencia que se ha intentado destacar —a veces un tanto arbitrariamente— trazando unas líneas de guía.

d) *Distribución heterogénea del plancton en la Ría en relación con la intensidad de la mezcla del agua.* — SVERDRUP (1953), basándose en estudios de GRAN & BRAARUD (1935, p. 423), según los cuales el aumento primaveral de fitoplancton sólo puede realizarse si la turbulencia vertical no representa una pérdida excesiva de células de los estratos donde es posible la asimilación, llega a formular como condición necesaria para el incremento del fitoplancton un valor mínimo de la relación entre la capa agitada superficial («top mixing layer») y la profundidad de compensación del fitoplancton. Dicha relación no podría exceder de 5-10 veces. Estas ideas son susceptibles de más amplia generalización, asimilándolas a las de KIERSTEAD & SLOBODKIN (1953), que asignan una dimensión mínima horizontal a una masa de agua rodeada de otras de condiciones diversas o no aptas para la vida de la especie que se consi-

dere, para que en ella pueda conservarse o aumentar su población. Una población finita sólo puede resistir a su dispersión si su ritmo de multiplicación excede a la pérdida, cuyo orden de magnitud es la razón de la «difusividad» al cuadrado de la dimensión de la región en la zona de máxima difusión (K. & S., 1953, p. 146).

Ambos principios significan la imposibilidad de crecer (cuando las aguas limítrofes están «vacías») o de mantener la independencia biótica (cuando en ellas existen poblaciones que pueden ser diferentes) si la difusión o dispersión de los individuos excede a su producción. En un párrafo anterior (capítulo V, apartado b) hemos aplicado este principio al evaluar la pérdida máxima que podían representar las corrientes de marea y establecer la conclusión de que el valor de r la superaba con creces, permitiendo la conservación de una población autóctona en la Ría.

Sentada la independencia de la Ría con respecto a las aguas externas, basada en los valores muy superiores del incremento sobre la pérdida de plancton, precisa explorar si las mismas condiciones pueden llegar a establecer una heterogeneidad dentro de la misma Ría. Siguiendo a KIERSTEAD & SLOBODKIN, pero sin necesidad de aplicar las fórmulas finales por ellos obtenidas, vamos a aceptar que la raíz cuadrada del cociente entre la razón de pérdida o «difusividad» y la de multiplicación es proporcional a la dimensión a lo largo de la cual se mantiene justamente en equilibrio o con independencia una población determinada. Si la multiplicación compensa a la emigración en una ría de 20 km, bastará imaginar aquélla aumentada cuatro veces para que sea posible el mantenimiento de poblaciones distintas separadas por 10 km, o nueve veces para asegurar una heterogeneidad del mismo tipo entre distancias de 6,6 km. De aquí se deduce que en las condiciones de productividad que se repiten frecuentemente, en que el incremento neto es de dos a diez veces mayor que la pérdida o mezcla de individuos por las corrientes de marea, dentro de la Ría pueden producirse y mantenerse poblaciones heterogéneas, con tanta mayor facilidad cuanto más intenso sea el ritmo de crecimiento del plancton y menor la violencia de las mareas.

En la bahía de Kiel y en el Mar del Norte, GILLBRICHT (1952, p. 178) y KREY (1954, p. 12), estudiando muestras obtenidas en tiempos sucesivos a cortas distancias, llegan a poner de manifiesto diferencias notables en la composición del fitoplancton, incluso entre distancias de 2 km. Las consideraciones precedentes nos habían llevado ya antes de conocer estos últimos trabajos al convencimiento de que existía una notable heterogeneidad en la distribución del fitoplancton. Los primeros datos positivos se consiguieron en marzo de 1954, estudiando el contenido en pigmentos de muestras de unos 10 litros obtenidas en diversos puntos de la Ría. Estos primeros estudios han de ser completados por investigaciones sobre la distribución de las diferentes especies. Las muestras se

tomaban sucesivamente a pares; por ejemplo, primero superficie y 20 metros, después 10 metros y 20 metros, luego 10 metros y superficie, de manera que el par de muestras de un mismo punto era recogido con un intervalo de hora a hora y media, de forma que la variancia entre puntos (tabla X) no sólo mide el error experimental, sino también el de posibles derivas de la masa de agua durante aquel tiempo, como se echa de ver por la existencia de alguna desviación notable (tabla IX, 3 abril, estación I, superficie). Las tablas IX y X y la figura 11 exponen los resultados obtenidos.

Entre puntos separados por sólo 3 km se deja reconocer ya una notable heterogeneidad en la distribución del fitoplancton. La heterogeneidad horizontal puede expresarse como un gradiente con referencia a un kilómetro de distancia de la densidad unidad. Así pueden deducirse de los datos publicados valores que oscilan entre 1,15 y 1,3 y alrededor de la estación II en 3 abril 1954, a 10 metros de profundidad, el valor máximo de 1,77, o sea 77 % de aumento en un kilómetro. El análisis de variancia ha sido también aplicado por CUSHING (1952) al estu-

TABLA IX

Heterogeneidad en la distribución cuantitativa del fitoplancton en la ría de Vigo. Unidades Harvey de pigmento contenidas en series de muestras de 10 litros obtenidas el mismo día en distintos puntos de la ría. Localización de las estaciones indicada en la fig. 11; profundidades: 0, 10 y 20 metros. Muestras duplicadas para cada punto. Horas, huso 0.

Día 26 marzo 1954. Pleamar: 6 h. 40 min., 2,6 m; 19 h., 2,7 m.

Bajamar: 12 h. 45 min., 1,2 m.

	ESTACIÓN I 12 h. 30 - 13 h.	ESTACIÓN II 9 h. 45 - 11 h. 20	ESTACIÓN III 18 h. - 19 h. 10	ESTACIÓN IV 15 h. 15 - 16 h. 10
Superficie	76,7	142	119	117,5
		175	123,5	168,5
10 metros	81,1	49	59,2	57,5
		52,8	65,6	66
20 metros	41,5	58,7	54	42,7
		66,7	58,5	49

Día 3 abril 1954. Pleamar: 14 h. 55 min., 3,7 m.

Bajamar: 8 h. 50 min. y 21 h. 10 min., 0,1 m.

	ESTACIÓN I 14 h. 15 - 16 h.	ESTACIÓN II 16 h. 30 - 18 h.	ESTACIÓN III 10 h. - 12 h.	ESTACIÓN IV 12 h. 40 - 14 h.
Superficie	65	76	137	122
	133	93	157	144
10 metros	86	490	154	129
	89	490	157	158
20 metros	256	164	146	164
	270	171	147	187

TABLA X

Heterogeneidad en la distribución cuantitativa del fitoplancton en la ría de Vigo.
Análisis de la variancia de los resultados consignados en la tabla VII.

Día 26 marzo 1954

VARIANCIA	SUMA CUADRADOS	GRADOS LIBERTAD	CUADRADO MEDIO	F	z	p
Entre profundidades ...	26 114	2	13 057	59,35	2,04	< 0,001
Entre estaciones	1 236	3	413	1,87	0,31	0,2
Interacción	4 754	6	792	3,6	0,64	0,05
Total entre puntos	32 104	11	2 918	13,26	1,29	< 0,001
Error entre duplicados	1 980	9	220			
Total	34 084	20				

Día 3 abril

VARIANCIA	SUMA CUADRADOS	GRADOS LIBERTAD	CUADRADO MEDIO	F	z	p
Entre profundidades ...	39 911	2	19 955	67,18	2,10	< 0,001
Entre estaciones	42 587	3	14 196	47,76	1,93	< 0,001
Interacción	184 255	6	30 709	103,39	2,31	< 0,001
Total entre puntos	266 753	11	24 250	81,65	2,20	< 0,001
Error entre duplicados	3 564	12	297			
Total	270 317	23				

dio de la discontinuidad entre manchas de plancton ; en nuestro caso, el valor de z mide bien la heterogeneidad y es especialmente útil para comparar entre sí la heterogeneidad vertical, la horizontal y la interacción (diversificación de los tipos de distribución vertical según las localidades, o viceversa) ; pero adolece del inconveniente de obtenerse independientemente de las distancias. La tendencia del plancton a diferenciarse o segregarse en comunidades heterogéneas debería poder expresarse de una manera sencilla. Es de esperar que estudios futuros nos permitan ponerlo en función del cuadrado de la distancia entre los puntos que se comparen y del ritmo de crecimiento del plancton (relacionado a su vez con la diferencia entre la población presente y la máxima en aquellas condiciones), como factores favorables a la diversificación, y de la intensidad de mezcla del agua —dependiente de vientos y marea— y de la raíz cuadrada de la densidad de población (pues la probabilidad de distribuciones heterogéneas debidas al azar, que puedan servir de base a una ulterior diferenciación, se relaciona con el error relativo $\sqrt{N}/N = 1/\sqrt{N}$) como factores que se oponen a aquella segregación. La heterogeneidad cualitativa espacial se debe manifestar en una secuencia de poblaciones distintas que pueden corresponder a enjambres de plancton en su vagar por la Ría. De hecho, en los momentos de menor amplitud de las mareas es cuando alcanzan mayores valores los índices de discon-

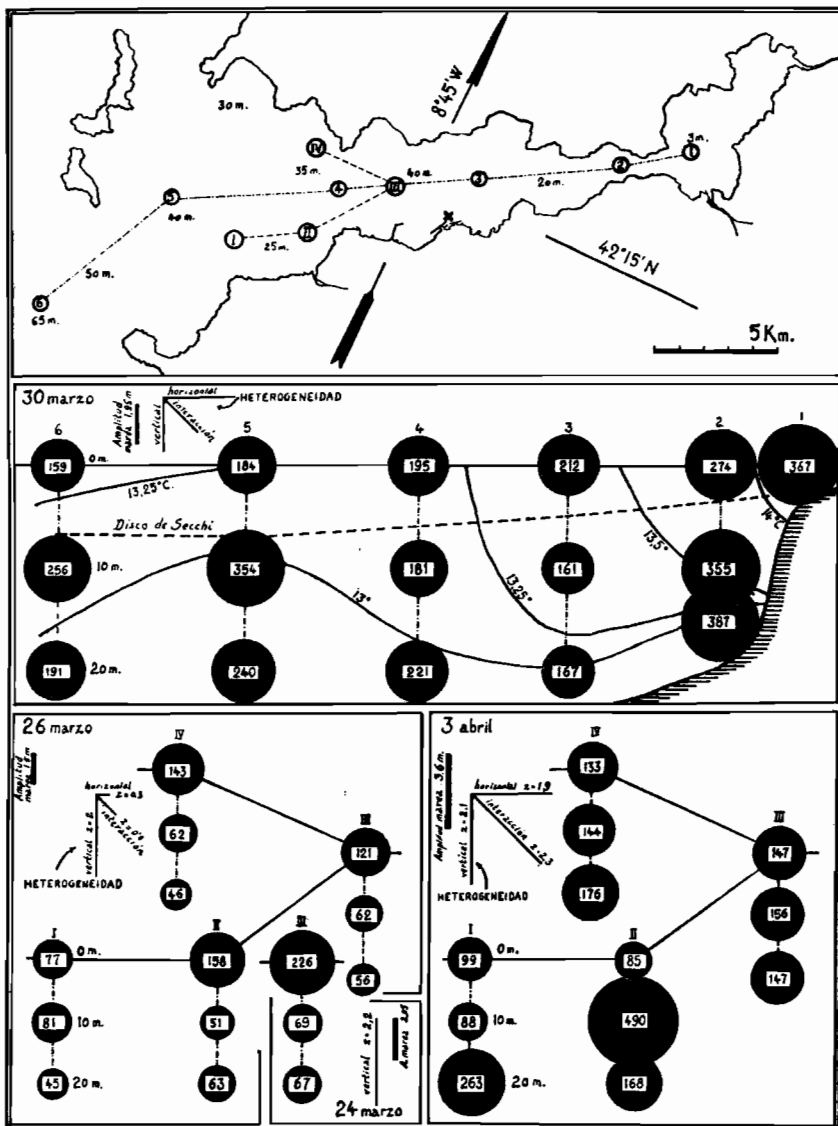


FIG. 11.—Heterogeneidad cuantitativa en la distribución del fitoplancton en la ría de Vigo. En la parte superior, localización de las estaciones; con una aspa se indica el lugar de donde proceden las muestras estudiadas en las tablas I y II. En los otros gráficos, los números indican UPH en 10 litros de agua; las estaciones van indicadas con cifras arábigas (centro) o romanas (inferior). Véanse tablas IX y X.

tinuidad florística entre muestras consecutivas, lo cual pudiera atribuirse a una manifestación en el tiempo —por circulación del agua— de aquella segregación en el espacio.

Otro aspecto de la investigación de la heterogeneidad es tratar de poner en relación las acumulaciones o las rarefacciones de plancton con configuraciones especiales en la distribución de determinadas propiedades del agua. En un par de casos (tabla XI) la concentración de plancton correspondía a anomalías térmicas y estimamos del mayor interés explorar debidamente este tema. A este propósito, conviene llamar la atención sobre los trabajos de ROUBAULT (1946) y SARGENT & WALKER (1948), el primero se refiere a «manchas» lisas que se ven en la superficie del mar, de temperatura algo inferior (en 0,2° C.), y con más plancton en las capas superiores, y los segundos relacionan la presencia de torbellinos con la acumulación de masas de diatomeas.

TABLA XI

Distribución de fitoplancton, en UPH por 10 litros, a 10 metros de profundidad, en relación con las temperaturas del agua al mismo nivel. Entre paréntesis, diferencias con respecto a la media de estaciones inmediatas.

30 marzo 1954				3 abril 1954			
Estaciones	6	5	4	Estaciones	I	II	III
UPH	256	354 (+ 136)	181	UPH	88	490 (+ 246)	156
Temper. (° C.)	13,1	12,9 (- 0,25)	13,2	Temper. (° C.)	13,4	12,7 (- 0,7)	13,5

A pesar de la escasa profundidad de la Ría, la heterogeneidad vertical es notable. El estancamiento que sucede a una agitación que haya mezclado verticalmente el fitoplancton, ha de ir seguido de un crecimiento más intenso de las algas en aguas superficiales. Si r variara en razón directa con la intensidad de la luz, para los valores corrientes de r (alrededor de 1) y de la absorción de la luz en la Ría ($\kappa=0,2$), tendríamos que en una capa superficial que representa la quinta parte del espesor de la Ría, y que, en el supuesto de la distribución vertical uniforme del principio, contendría el 20 % de la población, deberá alojar más del 50 % a los cuatro días, y cerca del 85 % a los ocho. En los gráficos inferiores de la figura 11 puede verse cómo el fitoplancton se acumula en superficie cuando las mareas son de pequeña amplitud. En tales momentos una agitación súbita —viento— puede hacer bajar bruscamente el contenido superficial de plancton, al distribuirlo uniformemente en una columna vertical. A este fenómeno y al inverso de acumulación deben atribuirse, sin duda, algunas de las violentas oscilaciones de pequeño período en la serie de determinaciones de fitoplancton

en las aguas superficiales. Como que la mezcla vertical no representa la eliminación de mucho plancton de la región donde es posible la fotosíntesis, dada la escasa profundidad de la Ría, sino que incluso conduce a un mejor aprovechamiento de la luz por el plancton —como en un cultivo que se agita—, y la misma circulación favorece la distribución de sales nutritivas, existe un grado óptimo de turbulencia —bastante por encima de la mínima— para la máxima productividad total, que será preciso estudiar. Es por esta razón por lo que los momentos de agitación del agua corresponden a máximos absolutos, y en los de mayor estancamiento la ocasional acumulación de plancton en superficie no llega a disimular, por lo general, el mínimo de producción que entonces se presenta. En la figura últimamente citada puede verse que el 3 de abril el plancton superficial no es superior al que existía una semana antes; en cambio, la masa total de fitoplancton es mucho más elevada, como consecuencia de la agitación más violenta a que ha estado sometida el agua. El problema planteado por GRAN & BRAARUD y SVERDRUP de la relación adecuada entre la capa superficial de mezcla y la profundidad de compensación como necesidad para la producción de fitoplancton, aquí no se presenta; pero en su lugar se nos ofrece el problema que ya hemos bosquejado: determinar el grado de turbulencia que en determinadas condiciones de penetración de la luz asegura la máxima productividad a la comunidad planctónica.

VI. CONCLUSIONES GENERALES, POSICIÓN DE LA RÍA Y SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS

La idea que nos hemos formado del ciclo del plancton en la Ría de Vigo puede expresarse convenientemente con referencia a un ejemplo de ciclo dominado por el afloramiento de aguas profundas, como es el de Castellón. En el Levante se superponen, en un ritmo de igual período, por lo menos tres sistemas de causas determinantes del ritmo anual: la intensidad de la irradiación, que puede tener influencia sobre el predominio estival de las dinoflageladas; el afloramiento («upwelling»), que caracteriza los momentos de máxima producción, limitados en este caso a una pequeña parte del año, y la sucesión biótica por ambientación del agua, en virtud de la cual se explica el desarrollo sucesivo de las diatomeas, que se manifiestan al principio de la ascensión del agua profunda, seguidas por otras especies, la formación de endocistes, la aparición y creciente predominio de las dinoflageladas y, al final, la proliferación de las dinoflageladas tan características de las últimas semanas de otoño. En Vigo los tres sistemas se superponen igual, pero cada uno de ellos se caracteriza por un ritmo diferente. El ciclo térmico y de radiación es el único que se conserva igualmente anual y puede dar

razón de la relativa pobreza invernal de plancton y del creciente predominio de dinoflageladas termófilas a medida que sube la temperatura del agua. Los ciclos de agitación ya no son uno por año o varios concentrados en una corta temporada, sino que se suceden constantemente y, por cierto, siguiendo la intensidad de los agentes que remueven el agua: vientos y mareas. La importancia decisiva de estas últimas se manifiesta en que la sucesión de pequeños máximos, las dentelladuras de la curva de fitoplancton, siguen, de manera bastante aproximada a las mareas vivas. La sucesión biótica queda desarticulada de los dos ciclos precedentes. El intenso dinamismo de la comunidad le permite desarrollar la sucesión completa en un tiempo inferior al año; pero para que se realice totalmente resultan insuficientes los períodos de medio mes que corresponden a las mareas. Por esto, la sucesión biótica se dispone a caballo sobre estas oscilaciones de menor monta y acompaña la máxima producción de dinoflageladas a la época de mayores calores. Es fácil comprender que se origina una situación poco regular, con sucesiones de duración total bastante distinta (2 a 4 meses) y que varían de un año para otro, con una labilidad que hace pensar será difícil hacer progresos en su investigación. Adviértase cómo esta descomposición del ciclo de la Ría en la superposición de un sistema triple: ciclo anual, ciclo de agitación del agua —mareas— y ciclo determinado por factores bióticos, nos abre nuevas perspectivas para el análisis del dinamismo de comunidades planctónicas en aquellos lugares donde los tres ciclos se presentan superpuestos y, por tanto, no estimulan su análisis independiente (Castellón).

El estudio de la Ría de Vigo requiere una asiduidad grande por la rapidez de su dinamismo. Hace falta confirmar su riqueza en sales nutritivas y obtener los datos hidrográficos necesarios para situar las observaciones planctónicas. En lo que se refiere al fitoplancton, conviene abordar las determinaciones cuantitativas de carotinoides y de peso seco. La investigación del zooplancton nos ha de dar una medida del mismo como factor en la regulación de las poblaciones fitoplanctónicas. Posiblemente el tema de mayor interés general que sugiere este trabajo es el estudio de la heterogeneidad y diversificación del plancton en el seno de la Ría, así como sus posibles relaciones con el exterior de la misma.

SUMMARY

A survey of the phytoplankton and Tintinninea of the Ria of Vigo, from April 1953 to March 1954. Duplicate 4 l. samples of superficial water were collected near the pier marked by a cross in fig. 11, and filtered through paper. One of the samples served for the extraction of plant pigments (expressed as Harvey units [UPH] per m³ in the table I and figs. 1-4); the other was resuspended in a small volume of water and microscopically examined. The results are reported in table II, rating the abundance of every species from + to 5. The standing crop is always important, around a mean of about 30 000 UPH/m³. Coccolithophorales are scarce. In figs. 1-4 are gathered different data on pigment units, diversity and discontinuity indices and some ambiental factors.

Annual succession may be explained as a result of the interplay of three separate cycles. 1) The annual cycle dependent on radiation, determining a major production (chiefly of dinoflagellatae) in the warmer and brighter months. 2) The approximately biweekly cycle dependent on tides and winds; stronger mixing increases the production, since practically no phytoplankton escapes the photosynthetic layer (the Ria is only 20-50 m deep); in calmer water phytoplankton develops specially near the surface and then occur the major floristic discontinuities (vertical broken lines in figures 1-4) Influence of fresh water is unimportant, since the basin of the Ria is small. 3) Biotic successions lasting in full 2-4 months and embracing a number of minor pulsations. Their typical phases are: a) bloom of small celled diatoms; b) other diatoms and increasing number of dinoflagellatae; c) dominance of dinoflagellatae (table III). Summer successions may lead, almost every year, to a final discolouring of water; in 1953 the dominant species in the red water was *Ceratium furca*, other years was *Goniaulax polyedra*.

Discussion of a number of fragmentary observations allow a better understanding of the dynamics of phytoplankton populations. Minimum values for the rate of increase of some fast growing species have been computed (table VI); the species having a greater surface/volume ratio show the higher values. As a result of concurrence (exemplified in table VII), in undisturbed populations, the trend of the ratios between numbers of cells of different species is to become higher (table VIII), so that diversity indices generally drop along the «normal» segments of succession (figures 1-4, «índice de diversidad»). An estimate for the maximum leakage of plankton through tidal currents may be obtained, but our data give no measure of sedimentation and grazing. Rate of increase of phytoplankton in the Ria is high enough, not only to maintain independence of the interior populations towards the Atlantic ones, but also to create a certain amount of horizontal heterogeneity in the distribution of phytoplankton along the Ria. A small number of data gathered in march-april 1954 afford full evidence of an heterogeneity greater than previously suspected (tables IX, X; fig. 11), with gradients up to 77 % per km. In two instances, patches of diatoms have been found associated with thermal anomalies (colder batches of water, table XII).

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEE, W. C.; PARK, O., EMERSON, A. E., PARK, TH., & SCHMIDT, K. P. — 1950 *Principles of animal ecology*. W. B. Saunders Co., Philadelphia and London. 837 págs.
 BRAARUD, T. — 1937. A quantitative method for the experimental study of plankton Diatoms. *J. Cons. P. Intern. Exp. Mer*, 12 (3): 321-332.
 CUSHING, D. H. — 1953. Studies on plankton populations. *J. Cons. P. Intern. Exp. Mer*, 19 (1): 3-22.

- DURÁN, M.—1953. Contribución al estudio de los tintinnidos del plancton de las costas de Castellón (Mediterráneo occidental). Nota II. *P. Inst. Biol. Apl.*, 12: 79-95
- FLEMING, R. H.—1939. The control of diatom populations by grazing. *J. Cons. P. International Exp. Mer*, 14 (2): 210-227.
- GILLBRICHT, M.—1952. Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons an der Kieler Bucht *Kieler Meeresf.*, 8 (2): 173-191, 9 (1): 51-61.
- GRAN, H. H., & BRAARUD, T.—1935. A quantitative study of the Phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine. *J. Biol. Bd. Canada*, 1 (5): 279-467.
- GUNTER, G., WILLIAMS, R. H., DAVIS, CH. C., & WALTON SMITH, F. G.—1948. Catastrophic mass mortality of marine animals and coincident phytoplankton bloom on the west coast of Florida. *Ecol. Monogr.*, 18: 309-325
- HAYES, H. H., & AUSTIN, T. S.—1951. The distribution of discolored sea water. *Texas Journ. Sci.*, 3 (4): 530-541.
- KETCHUM, B. H.—1954. Relation between circulation and planktonic populations in estuaries. *Ecology*, 35: 191-200.
- KIERSTED, H., & SLOBODKIN, L. B.—1953. The size of water masses containing plankton blooms. *J. Mar. Res.*, 12: 141-147
- KREY, J.—1954. Beziehungen zwischen Phytoplankton, Temperatursprungschicht und Trübungsschirm in der Nordsee im August 1952. *Kieler Meeresforschungen*, 10 (1): 3-18.
- MARGALEF, R.—1954 a. Consideraciones sobre la determinación cuantitativa del fitoplancton por la valoración de pigmentos solubles y los factores que afectan a la relación entre cantidad de pigmento y peso seco. *P. Inst. Biol. Apl.*, 16: 71-84.
- 1954 b. La diversidad de especies en las poblaciones mixtas naturales y en el estudio del dinamismo de las mismas. *Publ. Univ. Barcelona* (en prensa)
- MARGALEF, R., & DURÁN, M.—1953. Microplankton de Vigo, de octubre de 1951 a septiembre de 1952. *P. Inst. Biol. Apl.*, 13: 5-78.
- NEEDLER, A. B.—1949. Paralytic shellfish poisoning and *Goniaulax tamarensis*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 7 (8): 490-504
- NORDLI, E.—1951. Resting spores in *Gonyaulax polyedra* Stein. *Nytt. Magasin f. Naturvidenskapene*, 88: 207-212.
- ROUBAULT, A.—1946. Observations sur la répartition du plancton. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, n.º 902, 4 págs.
- SANTOS PINTO, J. DOS.—1949. Un caso de «red water» motivado por abundancia anormal de *Goniaulax polyedra* Stein. *Bol. Soc. Port. C. Nat.*, 2.ª s., 2: 94-96.
- 1953. Intoxicações alimentares e outros acidentes causados por flagelados marinhos. *A. medicina contemporanea*, 71: 103-119.
- SARGENT, M. C., & WALKER, T. J.—1948. Diatom populations associated with eddies off southern California in 1941. *J. Mar. Res.*, 7 (3): 490-505.
- SLOBODKIN, L. B.—1953. A possible initial condition for red tide on the coast of Florida. *J. Mar. Res.*, 12: 148-155.
- SOBRINO, R.—1918. La purga de mar o hematotalasia. *Mem. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, 10 (9): 408-458.
- SVERDRUP, H. U.—1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. P. Int. Expl. Mer*, 18 (3): 287-295.
- VOLTERRA, V.—1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei*, 2 (6): 31-113.
- WOODCOCK, A. H.—1948. Note concerning human respiratory irritation associated with high concentrations of plankton and mass mortality of marine organisms. *J. Mar. Research*, 7 (1): 56-62