



BIBLIOTECA
**BIOMASA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DE MACROFITOS
NO EMERGENTES DE UNA LAGUNA Y SU AFLUENTE
(PROVINCIA DE BUENOS AIRES, ARGENTINA)***

PATRICIA M. PASTORE**, NUNCIA M. TUR*** y MARIA T. MARRONE
Depto. Científico de Plantas Vasculares, Museo de la Plata, Paseo del Bosque s/n - 1900 La Plata, Argentina

(Con 8 figuras)

RESUMO

**Biomassa e Produtividade Primária de Macrófitas Aquáticas não Emergentes
numa Lagoa e seu Afluente (Província de Buenos Aires, Argentina)**

O presente trabalho trata das variações estacionais da biomassa e da produtividade primária de várias espécies de macrófitas aquáticas flutuantes e submersas na lagoa San Miguel del Monte e seu afluente. A variação estacional indica que a maioria das espécies tem seu valor máximo de biomassa no fim da primavera ou verão, com exceção de duas espécies que têm seus máximos no inverno. Os valores de produtividade primária variaram de 91 a 271g de peso (PS) $m^{-2} ano^{-1}$ entre diferentes stands de plantas flutuantes livres, entre 356 e 566g PS $m^{-2} ano^{-1}$ para as flutuantes fixas e entre 240 e 382 para as submersas. Com respeito à unidade de superfície, os valores de produtividade na lagoa foram duas, quase três vezes superiores aos do arroio, sendo as flutuantes fixas o grupo mais produtivo. Considerando-se a superfície coberta por plantas, a produção da lagoa foi de 255 toneladas PS, enquanto que o arroio produziu menos de 1% do total, sendo as macrófitas flutuantes livres o grupo mais produtivo de plantas.

Palavras-chave: biomassa, produtividade primária, macrófitas flutuantes, macrófitas submersas, lagoas pampásicas.

ABSTRACT

**Biomass and Primary Productivity of Non-emergent Macrophytes in a Pond
and its Affluent (Buenos Aires Province, Argentine Republic)**

This paper deals with the seasonal variations in biomass and the primary productivity of several floating and submerged macrophytes in San Miguel del Monte pond and its affluent. Seasonal variation indicates that most species have their peak of biomass during late spring or summer, except for two species having their peaks in winter. Primary productivity values varied from 91 to 271g dry weight (DW) $m^{-2} year^{-1}$ among different stands of free-floating

Recebido en 3 de mayo de 1993

Aceptado en 6 de enero de 1994

Distribuido en 24 de junio de 1995

*Contribución Científica n° 532 del Instituto de Limnología
"Dr. Raúl A. Ringuelet"

**Becario del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas
y Técnicas de la República Argentina (CONICET).

***Miembro de la Carrera del Investigador del Consejo Na-
cional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la
República Argentina (CONICET).

plants, between 356 and 566g DW m⁻² year⁻¹ for floating-leaved stands and from 240 to 382g DW m⁻² year⁻¹ for submerged ones. On a square meter basis productivity values in the pond were 2 – almost 3 – times greater than those of the stream, being floating-leaved plants the most productive group. Considering the surface covered by plants, production of the pond was 255 ton DW, while the stream accounted for less than 1% of the total, now being free-floating macrophytes the most productive group of plants.

Key words: biomass, primary productivity, floating macrophytes, submerged macrophytes, pampasic ponds.

INTRODUCCION

El interés en el estudio de las plantas acuáticas superiores se ha acrecentado por el reconocimiento del rol ecológico que desempeñan en los ecosistemas de aguas someras y los problemas asociados a su crecimiento excesivo. Como productores primarios, las macrófitas afectan la química del agua a través de la fotosíntesis y la secreción extracelular, proveen sustrato para consumidores y descomponedores y son importantes en el reciclado de nutrientes, la circulación del agua y la sedimentación (Sculthorpe, 1967). Mientras la literatura internacional sobre plantas acuáticas superiores es muy abundante y cubre aspectos tanto cuali como cuantitativos, en Argentina son escasos (Tur *et al.*, 1988).

Wetzel (1981) menciona que la productividad primaria neta anual de los macrófitos sumergidos oscila entre 1 y 7 ton ha⁻¹ año⁻¹ (100-700g PS m⁻² año⁻¹), correspondiendo los valores más bajos a aguas oligotróficas y de fertilidad media y variando de 4 a 7 ton ha⁻¹ año⁻¹ en aguas fértiles templadas. Otros estudios en zonas templadas fértiles describen la biomasa de macrófitos sumergidos alrededor de 500g de materia orgánica por m² (Forsberg, 1960; Edwards and Owens, 1960; Wetzel, 1964).

Los datos sobre productividad de macrófitos flotantes o de hojas flotantes son escasos (Wetzel, 1981) aunque es sabido que *Eichhornia crassipes* alcanza niveles de 11 a 33 ton ha⁻¹ año⁻¹ en climas cálidos (Westlake, 1963; Neiff, 1990). Para otras especies de macrófitos flotantes, Neiff (1990) reporta valores entre 0.8 y 6.7 ton ha⁻¹ año⁻¹ en zonas subtropicales de Argentina.

La provincia de Buenos Aires está poblada de cuerpos de agua someros denominados lagunas (Ringuelet, 1962) donde el gran desarrollo de la zona litoral poblada de macrófitos hace que los mismos constituyan el principal productor prima-

rio de estos ambientes. Sin embargo, aunque existen algunos datos sobre biomasa (Ringuelet *et al.*, 1969; Ronderos y Bulla, 1971; Ronderos *et al.*, 1966, 1968) los aspectos concernientes a su dinámica temporal y a la producción aún no han sido estudiados en las lagunas bonaerenses.

Como parte del estudio de la hidrofítia de la laguna San Miguel del Monte y el arroyo El Totoral, este trabajo trata sobre la vegetación flotante y sumergida durante el período agosto 1990 – septiembre 1991, siendo el primer trabajo sobre producción en las lagunas pampásicas. Los objetivos fueron conocer la dinámica de la biomasa de distintas asociaciones de hidrófitos, el reemplazo de especies a lo largo del año y la productividad neta anual.

AREA DE ESTUDIO

La laguna San Miguel del Monte está situada al NE de la provincia de Buenos Aires (35°27'30"S, 58°48'W) en la llamada "Pampa Deprimida", caracterizada por su relieve llano del orden de los 35cm/km (Frenguelli, 1950).

El clima de la región es templado úmedo (Köppen, 1948). Las precipitaciones son del orden de los 900mm al año. La temperatura media anual es de 15,7°C siendo junio el mes más frío y enero el más cálido. La humedad relativa ambiente promedio es del 74%, en relación con los vientos predominantes cargados de humedad, provenientes de los sectores N, NE y SE.

Algunos parámetros morfométricos de la laguna se indican para el nivel hidrométrico normal y para condiciones de inundación (Tabla I). La costa es alta y barrancosa, especialmente al E de la laguna, mientras al O se halla oculta por la urbanización de la ciudad homónima. El arroyo El Totoral, principal afluente de la laguna, posee 21,5km de longitud, rumbo NE-SO y pendiente de 0,035% (Dangavs, 1973).

TABLA I
Parámetros morfométricos de la laguna San Miguel del Monte; (#) valores normales y (*) valores con inundación (datos tomados de Dangavs, 1973).

Parámetros morfométricos	
Largo máximo	3948 m (SO-NE)
Ancho medio	1690 m
Superficie	655.4 Ha
Volumen	8.52 Hm ³ (#)
	13.8 Hm ³ (*)
Profundidad media	1.30 m (#)
	2.19 m (*)
Profundidad máxima	1.70 m (#)
	2.50 m (*)
Longitud línea de costa	12800 m

La vegetación emergente es dominante, representada por *Schoenoplectus californicus* (Meyer) Sójak. Las costas más vegetadas se observan en las zonas playas y con mayor sedimentación. En el área central de la laguna no se observaron crecimientos de plantas sumergidas, si bien densas poblaciones de *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton striatus* y *Myriophyllum quitense* han sido reportados entre los años 1982-84 en toda la laguna (Tur, com. pers.). Las plantas flotantes libres se observan cubriendo grandes extensiones en los sectores reparados de la laguna y en pequeños manchones en el arroyo.

MATERIAL Y METODOS

En las zonas costeras más vegetadas de la laguna, se seleccionaron tres estaciones de muestreo, correspondiendo L1 al sector SO, L2 a la desembocadura del arroyo y L3 al sector NE. Las estaciones de muestreo A1 y A2 fueron seleccionadas en dos sectores del arroyo de curso permanente y con vegetación sumergida (Fig. 1).

El muestreo para la estimación de biomasa se realizó mediante el método de cosecha (Westlake, 1974). El muestreador para la vegetación flotante libre consistió en un aro flotante de PVC de 66,5cm² del cual se colectaban las plantas manualmente. Para las plantas flotantes arraigadas y las sumergidas se utilizó un cuadrado de 625cm² cosechando la vegetación hasta el nivel del sedimento. En cada ocasión se tomaron 10-12 muestras excepto para las sumergidas cuando el nivel del agua era muy alto, en especial en los meses in-

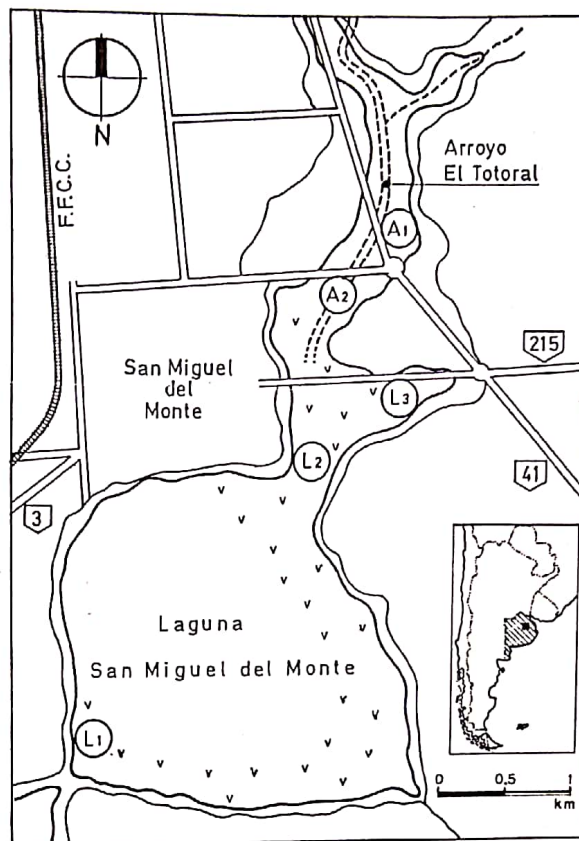


Fig. 1 — Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo.

vernales. En cada caso la vegetación cosechada fue separada por especie, lavada y secada en estufa a 105°C hasta peso constante.

Cuando se considera toda la materia viva presente en un lugar y momento dados, es apropiado hablar de biomasa (Westlake, 1965a). Tal es el caso de las plantas aquí consideradas a excepción de *Myriophyllum quitense* y *Potamogeton striatus* donde resulta más apropiado hablar de standing crop ya que sus raíces no fueron muestreadas.

Los datos de biomasa por especie se dan en gramos de peso seco (PS) por unidad de superficie para cada stand estudiado y en toneladas de PS para el sistema completo, luego de multiplicar la biomasa por metro cuadrado por la superficie cubierta por vegetación, estimada visualmente.

De cada especie se tomaran submuestras para calcular el contenido de cenizas. La acenización se realizó en mufla a 550°C durante 4 horas.

Para la estimación de la productividad primaria, cuando la biomasa inicial es despreciable, la biomasa máxima resulta una estimación aproxi-

mada de la producción neta anual (Westlake, 1965b; Wetzel, 1965). Para cada especie se indica el nivel de significancia del aumento de biomasa entre el momento de máximo standing crop y el muestreo anterior, o entre los extremos de un número de intervalos consecutivos de tendencia creciente (Frangi *et al.*, 1980), por medio de un test de t (Sokal and Rohlf, 1979).

La productividad anual de los stands pluriespecíficos se calculó como la suma de los máximos standing crops de las especies que componen cada asociación (Odum, 1960). Los datos quedan expresados en gramos PS por unidad de superficie y año. La productividad diaria por especie se calculó como el valor de la diferencia entre los datos de biomasa de dos muestreos consecutivos, dividido por el número de días del intervalo en cuestión. Los datos quedan expresados en gramos PS por unidad de superficie y día.

Para evaluar los cambios de dominancia de las especies de los stands pluriespecíficos, se calculó la contribución porcentual de biomasa de cada especie a la biomasa total del stand, en cada ocasión de muestreo.

RESULTADOS

Composición florística

Las especies de hidrófitas estudiadas fueron:

SUMERGIDAS

Ceratophyllum demersum L. (Ceratophyllaceae)
Myriophyllum quitense H.B.K. (Haloragaceae)
Potamogeton striatus Ruiz et Pavón (Potamogetonaceae)

FLOTANTES ARRAIGADAS

Ludwigia hexapetala (Hooker et Arn.) Zardini, Gu et Raven (Onagraceae)
Hydrocotyle ranunculoides L. (Umbeliferae)

FLOTANTES LIBRES

Azolla filiculoides Lam. (Azollaceae)
Ricciocarpus natans (L.) Corda (Ricciaceae)
Lemna minuscula Herter (Lemnaceae)
Lemna gibba L. (Lemnaceae)
Wolffia brasiliensis Weddell (Lemnaceae)
Wolffia columbiana Karsten (Lemnaceae)
Wolffiella oblonga (Phil.) Hegelm. (Lemnaceae)
Spirodela intermedia W. Koch (Lemnaceae)

En la laguna, L1 presentaba un stand de *L. hexapetala* acompañada de *C. demersum* e *H. ranunculoides* ocupando unos 300m². En L2, *H. ranunculoides* conformaba un stand de 30m² junto con *C. demersum* y *L. hexapetala* y cercano al mismo, un stand puro de *C. demersum*. En L3 se estudió un stand monoespecífico de *H. ranunculoides*.

En el arroyo, A1 y A2 presentaron stands de vegetación sumergida de unos 100 y 20m² respectivamente, alargados en el sentido de la corriente y conformados por *P. striatus*, *M. quitense* y *C. demersum*.

Biomasa

Se estudiaron las variaciones estacionales de la biomasa en dos stands monoespecíficos y en siete stands con diferentes asociaciones de plantas acuáticas, denominados de acuerdo al tipo biológico dominante: sumergidas, flotantes arraigadas y flotantes libres.

Los stands monoespecíficos estudiados a lo largo del año fueron de *C. demersum* en L2 y de *H. ranunculoides* en L3. *C. demersum* no fue observado con anterioridad al mes de diciembre, estimándose los valores superiores de biomasa en invierno (Fig. 2a). Para *H. ranunculoides* los cambios de biomasa indican un período favorable en verano desapareciendo en invierno (Fig. 2b).

Los stands pluriespecíficos de plantas sumergidas formados por *P. striatus*, *M. quitense* y *C. demersum* solo fueron observados en el arroyo. En ambas estaciones el máximo standing crop fue estimado en octubre, disminuyendo en los meses siguientes a excepción de abril. Para la primavera, en A1 se registró el valor más bajo mientras en A2 el stand llegó a desaparecer (Fig. 3).

Los stands pluriespecíficos de vegetación flotante arraigada conformados por *L. hexapetala*, *H. ranunculoides* y *C. demersum* se hallaron en dos estaciones de la laguna, pero con distintas especies dominantes. En L1, con dominancia de *L. hexapetala*, los valores superiores se observaron durante el verano, con disminución hacia el otoño e invierno. En L2, la asociación dominada por *H. ranunculoides*, los valores más altos fueron estimados a fines de primavera, disminuyendo durante el verano y llegando a cero en julio (Fig. 4).

Los stands de plantas flotantes libres se observaron en todas las estaciones. En el arroyo solo fueron registradas en el mes de diciembre, esti-

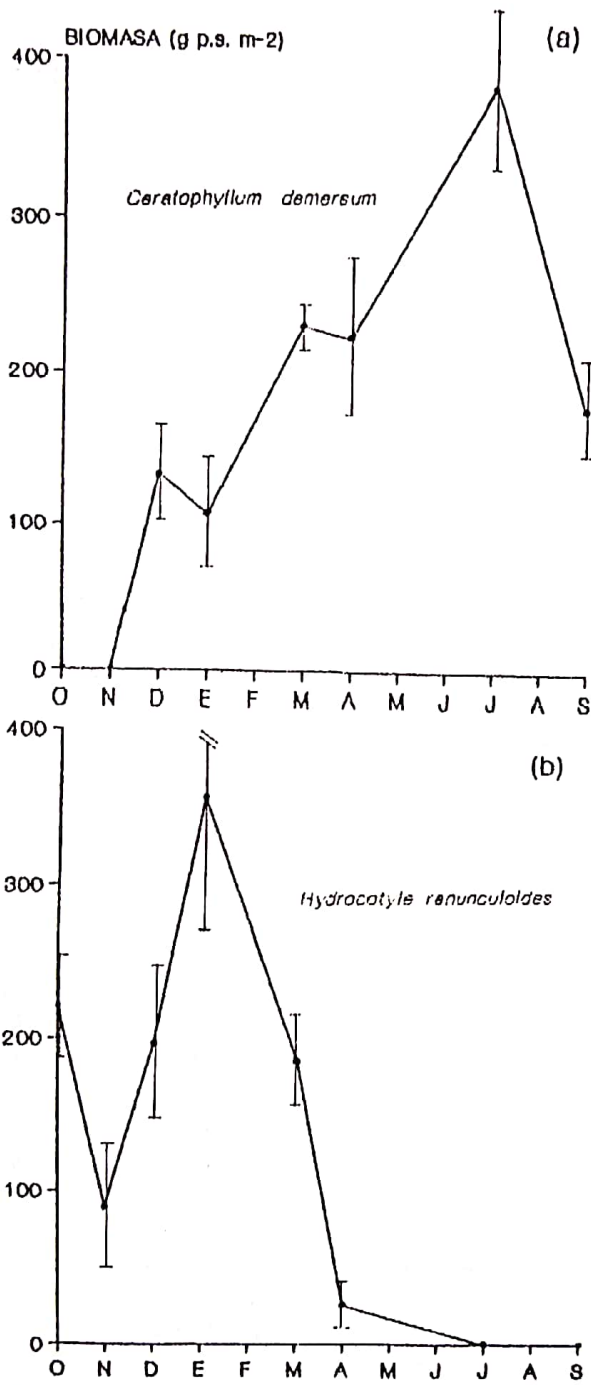


Fig. 2 — Variaciones estacionales de biomasa en stands monoespecíficos de (a) *C. demersum* en L2 y (b) *H. ranunculoides* en L3. Las barras verticales representan el error standard de la media (p 0.05).

mándose la biomasa, en 91g PS m⁻² en A1 y en 127 en A2, siendo en ambos casos *A. filiculoides* la especie dominante.

En la laguna, en L1 los valores de biomasa variaron de 78 a 150g PS m⁻² durante el período

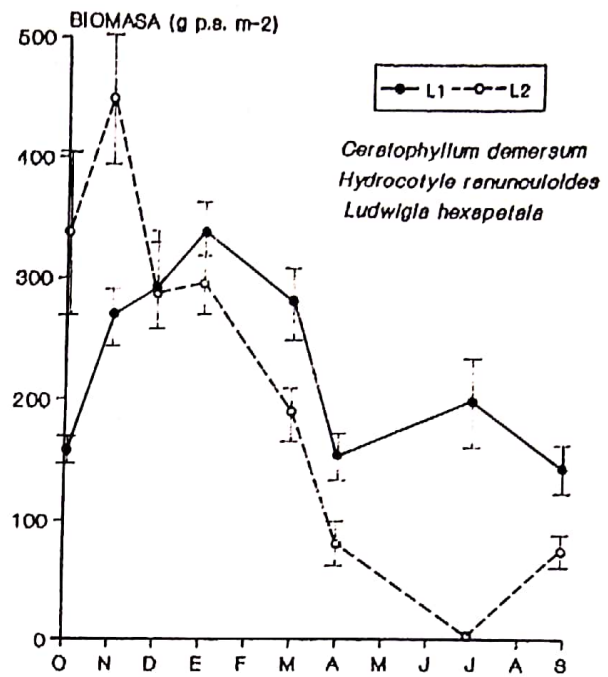


Fig. 3 — Variaciones estacionales de biomasa de dos stands de plantas sumergidas del arroyo El Totoral. Las barras verticales representan el error standard de la media (p 0.05).

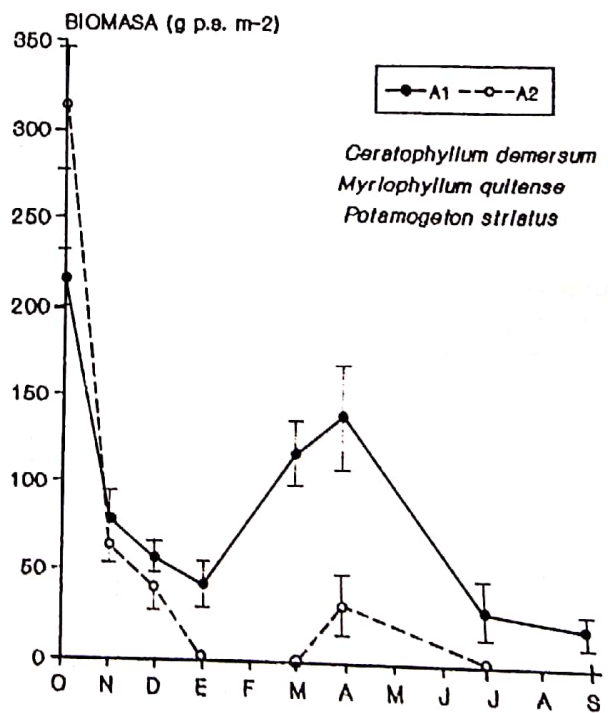


Fig. 4 — Variaciones estacionales de biomasa de dos stands de plantas flotantes arraigadas de la laguna San Miguel del Monte. Las barras verticales representan el error standard de la media (p 0.05).

octubre-febrero, desapareciendo en otoño e invierno. En L2 los valores más alto de biomasa fueron registrados en octubre y enero, luego disminuyó hasta desaparecer a partir de abril. Para la primavera las flotantes libres volvieron a estar presentes en ambas estaciones. En L3 estuvieron presentes todo el año, observándose variaciones de biomasa menos bruscas que en L1 y L2. Se estimaron un pico máximo de 174g PS m^{-2} en septiembre y dos picos menores en diciembre y abril, respectivamente. El valor más bajo se registró en julio (Fig. 5).

El porcentaje de cenizas de las especies no se utilizó para corregir los datos de biomasa. Los valores hallados variaron entre 18 y 28% para las sumergidas y entre 10 y 17% para las flotantes en general (Tabla II). No se hallaron diferencias significativas entre los porcentajes de una misma especie en diferentes estaciones de muestreo ni a lo largo del año. Los resultados se encuentran dentro de los rangos citados por Westlake (1965b) excepto para *M. quitense* que es algo superior. Con respecto a las asociaciones de Lemnáceas, nuestros resultados también se encuadran entre los valores citados por Landolt y Kandeler (1987).

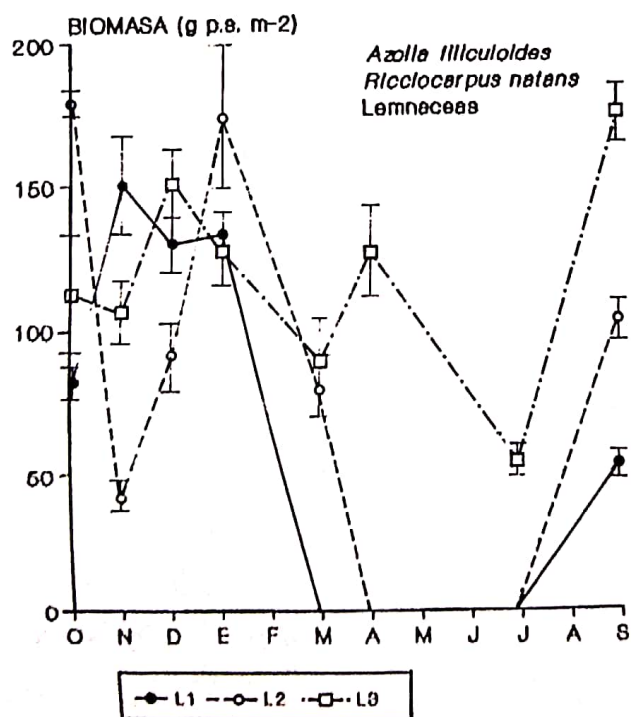


Fig. 5 — Variaciones estacionales de biomasa de tres stands de plantas flotantes libres de la laguna San Miguel del Monte. Las barras verticales representan el error standard de la media ($p < 0.05$).

TABLA II

Porcentaje de cenizas de macrófitas sumergidas y flotantes referido al peso seco de la planta. Valores promedio \pm 1 E.S.

Especie/Familia	% Cenizas	N
<i>P. pectinatus</i>	20.81 ± 1.37	32
<i>M. quitense</i>	28.67 ± 3.41	17
<i>C. demersum</i>	18.57 ± 1.09	34
<i>H. ranunculoides</i>	10.52 ± 0.26	28
<i>L. hexapetala</i>	12.81 ± 0.57	16
<i>A. filiculoides</i>	11.37 ± 0.44	29
<i>R. natans</i>	17.59 ± 1.16	5
Lemnaceae	16.40 ± 0.72	10

Productividad primaria

Los datos sobre productividad primaria anual y productividad primaria diaria máxima de las especies en las distintas estaciones de muestreo se presentan en la Tabla III.

Entre las plantas sumergidas *C. demersum* estuvo presente en todas las estaciones de muestreo excepto L3. En el arroyo se obtuvieron los valores más bajos de productividad, registrándose el mayor incremento diario de biomasa entre los meses de marzo y abril, aunque no fueron de significancia estadística. En L1 la productividad anual fue de 196g PS año^{-1} con una tasa diaria máxima de $1,73\text{g}$ entre abril y junio. En L2 alcanzó una productividad de $382\text{g PS m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ en el stand puro, mientras solo alcanzó $58\text{g PS m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ cuando creció asociada con otras especies. En ambos casos la mayor productividad diaria fue registrada durante el período invernal.

P. striatus y *M. quitense* solo fueron observadas en el arroyo. *P. striatus* alcanzó valores de 123 y $284\text{g PS m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ en A1 y A2 respectivamente. *M. quitense* presentó en cambio mayor producción en A1, $94\text{g PS m}^{-2}\text{ año}^{-1}$, con respecto a los $13\text{g PS m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ estimados en A2. La productividad diaria anual de *P. striatus* fue superior a la de *M. quitense* tanto en A1 como en A2.

Entre las plantas flotantes arraigadas *L. hexapetala* alcanzó una producción de $311\text{g PS m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ en L1, con una tasa diaria máxima de $2,26\text{g PS m}^{-2}\text{ día}^{-1}$ entre octubre y noviembre, creciendo junto a *C. demersum* recién a partir de enero. En L2 *L. hexapetala* se observó asociada a *H. ranunculoides*, produciendo 61 y $448\text{g PS m}^{-2}\text{ año}^{-1}$

TABLA III

Productividad primaria neta anual y productividad primaria neta diaria (del año y del período de máxima) de macrófitos sumergidos y flotantes en el arroyo El Totoral (A1 y A2) y en la laguna San Miguel del Monte (L1, L2 y L3). (#) stands mono-específicos. (*) nivel de significancia del aumento de biomasa entre el máximo valor estacional y el valor del muestreo anterior (n.s.: no significativo).

Especie	Estación de muestreo	Productividad primaria anual (g.m ⁻² .año ⁻¹)	Productividad primaria diaria (g.m ⁻² .día ⁻¹)			
			Año	Máxima	(período)	p(*)
<i>A. filiculoides</i>	A1	91	0.25	4.33	(N-D)	0.001
	A2	127	0.35	6.05	(N-D)	0.005
	L1	148	0.41	1.43	(O-N)	0.001
	L2	179	0.49	2.52	(N-D)	0.001
	L3	101	0.28	0.78	(J-S)	0.001
Lemnáceas	L1	<5			(O-N)	
	L2	87	0.24	3.93	(D-E)	0.01
	L3	112	0.31	3.44	(N-D)	0.01
<i>R. natans</i>	L1	<5			(J-S)	
	L2	<5			(J-S)	
	L3	57	0.16	0.41	(A-J)	0.001
<i>C. demersum</i>	A1	24	0.06	0.33	(M-A)	n.s.
	A2	25	0.07	0.73	(M-A)	n.s.
	L1	196	0.54	1.73	(A-J)	0.01
	L2	58	0.16	0.73	(J-S)	0.01
	L2(#)	382	1.05	2.06	(A-J)	0.005
<i>P. striatus</i>	A1	123	0.34	1.20	(E-M)	0.01
	A2	284	0.78	disminuyó		
<i>M. quitense</i>	A1	94	0.26	0.37	(M-A)	n.s.
	A2	13	0.04	0.17	(M-A)	n.s.
<i>L. hexapetala</i>	L1	311	0.85	2.26	(O-N)	0.001
	L2	61	0.17	1.47	(D-E)	n.s.
<i>H. ranunculoides</i>	L1	<5			(E-M)	
	L2	448	1.23	2.27	(O-N)	0.05
	L3(#)	356	0.98	7.31	(D-E)	0.01

respectivamente. *H. ranunculoides* en el stand mono-específico en L3 produjo 356g PS m⁻² año⁻¹ con una tasa de productividad diaria de 7.31g PS m⁻² día⁻¹ en el período diciembre-enero, siendo la tasa estimada la más alta de todas las especies estudiadas.

Los valores de productividad primaria por unidad de superficie de las plantas flotantes libres fueron inferiores a los de los otros grupos. En el arroyo la producción anual de *A. filiculoides* fue de 91 y 127g PS m⁻² año⁻¹ en A1 y A2 respectivamente. Para la laguna se estimaron valores supe-

TABELA IV
Productividad primaria por estación de muestreo y producción total del sistema con respecto a los tres grupos biológicos considerados.

	Productividad primaria (g PS. m ⁻² . año ⁻¹)					Producción total (ton PS)	
	A1	A2	L1	L2	L3	arroyo	laguna
Flotantes libres	91	127	152	266	271	1.1	219
Flot. arraigadas	—	—	508	566	356	—	36
Sumergidas	240	322	—	382	—	0.2	0.5
Total	331	449	660	1214	627	1.3	255.5

riores, siendo de 148 y 179g PS m⁻² año⁻¹ en L1 y L2 respectivamente, excepto en L3 donde la productividad anual resultó similar al arroyo. La productividad diaria fue mayor en el período noviembre-diciembre para las estaciones A1, A2 y L2 con valores entre 2,52 y 6,05g PS m⁻² día⁻¹.

Las Lemnáceas fueron menos productivas que *A. filiculoides* y prácticamente solo estuvieron presentes en la laguna, pues su escasa abundancia en el arroyo no permitió su cuantificación. En L1 la producción fue < 5g PS m⁻² año⁻¹ mientras alcanzó valores de 87 y 112 en L2 y L3, respectivamente. A fines de primavera y comienzos del verano se registraron las tasas más altas de productividad diaria, siendo de 3,93g PS m⁻² día⁻¹ en L2 y de 3,44 en L3.

La productividad anual estimada para *R. nantans* fue < 5g PS m⁻² tanto en L1 como L2, mientras en L3 alcanzó 57g PS m⁻² año⁻¹. En las tres estaciones la aparición más conspicua de esta especie se produjo a fines del invierno.

Los datos sobre productividad anual por estación de muestreo, tipo biológico y ambiente se presentan en la Tabla IV.

El grupo de las flotantes libres produjo un promedio de 109g PS m⁻² año⁻¹ en el arroyo, mientras en la laguna alcanzó valores desde 1,5 hasta 2,6 veces superiores. Las sumergidas, aunque mejor representadas en el arroyo, alcanzaron en L2 el valor superior de 382g PS m⁻² año⁻¹. Las flotantes arraigadas constituyeron el grupo más productivo por unidad de superficie, no representado en el arroyo pero sí en las tres estaciones de la laguna con valores estimados entre 356 y 566g PS m⁻² año⁻¹.

Los totales por estación indican que la productividad anual por metro cuadrado, consideran-

do los tres grupos de plantas, fue 2 a 3 veces superior en la laguna que en el arroyo, con un valor máximo de 1214g PS m⁻² año⁻¹ en L2, donde los tres grupos estuvieron presentes.

La producción total de plantas sumergidas y flotantes en el arroyo El Totoral y la laguna San Miguel del Monte se calculó en 257 ton PS, correspondiendo el 99% a la laguna. Con respecto a los grupos de hidrófitos, el 85% de la producción total correspondió a las flotantes libres, el 14% a las flotantes arraigadas y menos del 1% a las sumergidas.

Dominancia de las especies

En los stands pluriespecíficos se observaron cambios en la dominancia de las especies durante el período de estudio.

En A1 *P. striatus* fue la especie dominante con más del 50% de la biomasa total excepto en noviembre cuando *M. quitense* alcanzó más del 95%, y en julio y septiembre que *C. demersum* representó más del 50% de la biomasa total (Fig. 6a).

En A2 *P. striatus* fue dominante desde octubre a diciembre con valores entre 90-100% de la biomasa total, desapareciendo con posterioridad. En abril *C. demersum* y *M. quitense* contribuyeron con el 81% y el 19% respectivamente a la biomasa total del stand (Fig. 6b).

Con respecto a las flotantes arraigadas, en L1 *L. hexapetala* fue la especie dominante de octubre a diciembre. Luego, hasta el mes de abril su contribución a la biomasa total fue en disminución aunque siempre superó el 50%. *C. demersum* durante el mismo período incrementó sus valores desde 7,6% en enero hasta el 100% en julio, coincidiendo con su máxima productividad diaria. En septiembre reapareció *L. hexapetala* y ambas es-

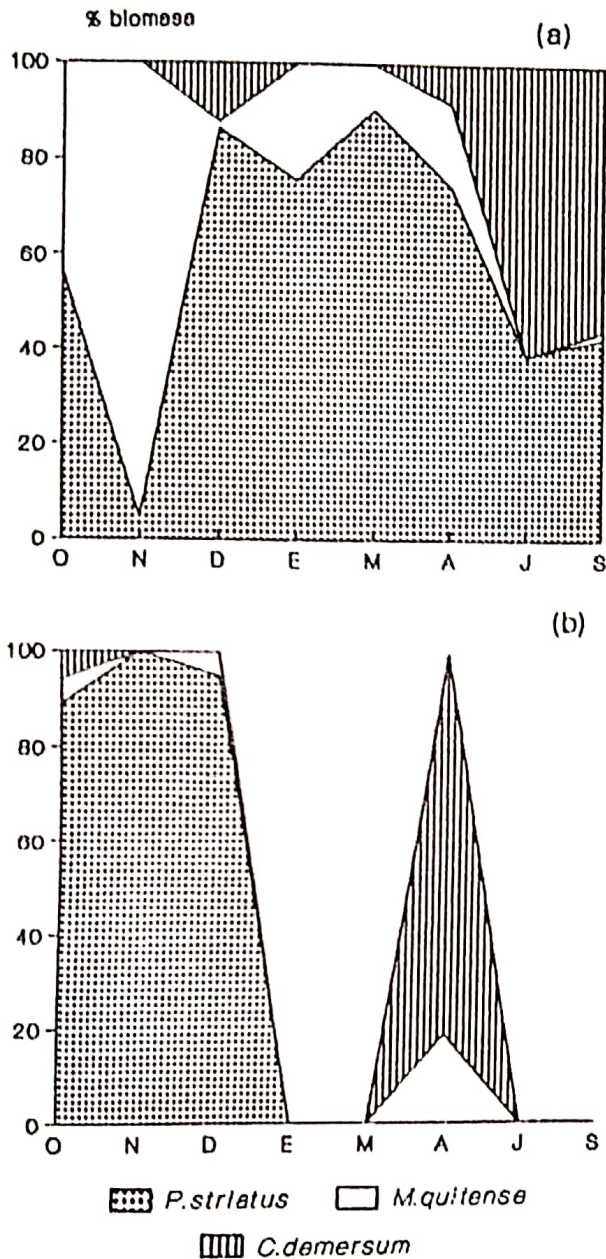


Fig. 6 — Contribución porcentual de cada especie a la biomasa total de dos asociaciones de plantas sumergidas del arroyo El Totoral a lo largo del año; (a) estación A1 y (b) A2.

pecies estuvieron casi igualmente representadas. *H. ranunculoides* solo se halló en el mes de marzo con menos del 5% de la biomasa total del stand (Fig. 7a).

En L2 *H. ranunculoides* fue la especie dominante en octubre y noviembre, período de mayor productividad diaria. Posteriormente decreció hasta un 42% en abril, mientras durante el mismo período *L. hexapetala* contribuyó con porcentajes crecientes a la biomasa total, aunque siempre infe-

riores al 50%. *C. demersum* se halló en marzo y abril llegando al 79% en septiembre. En julio ninguna de las tres especies fue observada (Fig. 7b).

El reemplazo de especies en los stands de plantas flotantes libres fue poco conspicuo en L1 ya que *A. filiculoides* nunca se observó con valores inferiores al 95% de la biomasa total. Las Lemnáceas y *R. natans* solo se observaron en noviembre y septiembre con 3 y 7%, respectivamente. De marzo a julio no se observaron plantas flotantes (Fig. 8a). En L2 *A. filiculoides* fue dominante de octubre a diciembre y también en julio. En enero compartió la biomasa total en partes casi

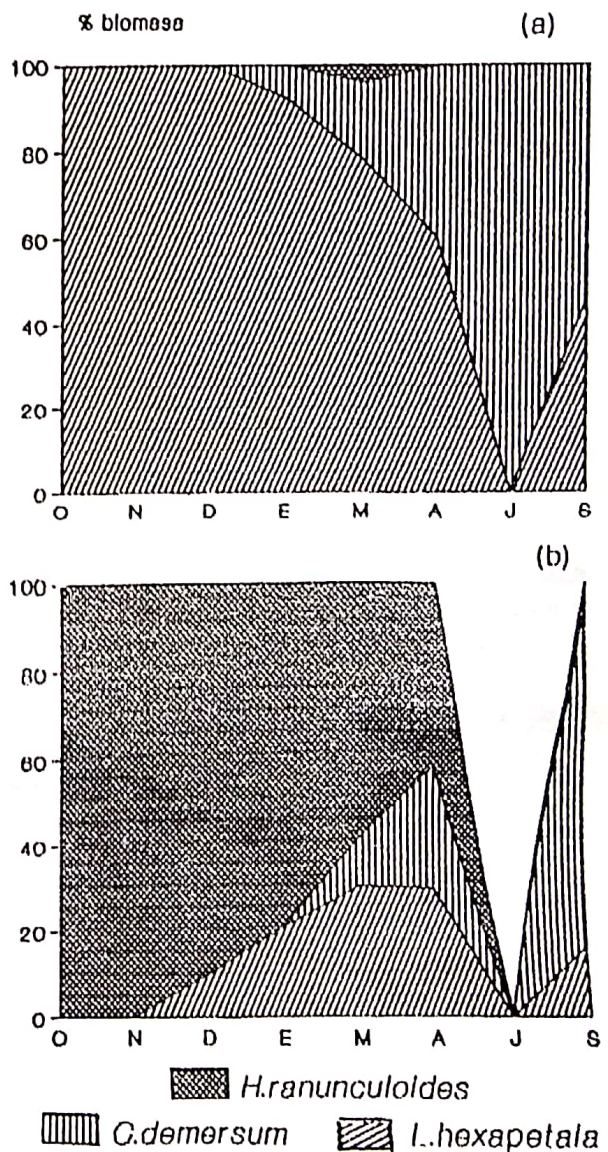


Fig. 7 — Contribución porcentual de cada especie a la biomasa total de dos asociaciones de plantas flotantes arraigadas de la laguna San Miguel del Monte a lo largo del año; (a) estación L1 y (b) L2.

iguales con las Lemnáceas, las que en marzo llegaron al 88% de la biomasa total. *R. natans* aparece con un 5% en julio (Fig. 8b). En L3 las flotantes están representadas todo el año y es donde los cambios de dominancia se observaron más claramente. En octubre y noviembre *A. filiculoides* representó el 90% de la biomasa total y valores inferiores al 40% en los meses siguientes. En diciembre, con la mayor productividad diaria, las Lemnáceas alcanzaron el 55% y continuaron dominando hasta abril con valores superiores al 85%. *R. natans* estuvo presente con valores entre 5 y 10% todo el año, alcanzando en julio el 85% de la biomasa total. En el muestreo de septiembre se estimaron porcentajes similares para los tres grupos (Fig. 8c).

DISCUSION

En general las macrófitas mostraron un marcado crecimiento estacional típico de plantas anuales (Westlake, 1965) con comienzo del crecimiento en primavera, alcanzando un pico en la primavera tardía - verano y la muerte en invierno. La excepción la constituyeron *C. demersum*, que llegó a reemplazar totalmente a otras especies en algunos de los stands, y *R. natans*, ambas especies con pico de biomasa invernal. Coffey (1974, en Ward *et al.*, 1987) reporta la biomasa máxima de *Elodea camandulensis* en el lago Alexandrina en invierno, probablemente como resultado de la muerte de especies de macrófitas competidoras. *C. demersum*, *M. spicatum* y *Elodea nuttallii* también son citadas con período de crecimiento invernal (Van Wijk, 1988). En los stands de flotantes libres, mientras para *A. filiculoides* el período favorable fue la primavera, para las Lemnáceas lo fue el verano, y para *R. natans* el invierno. Briggs y Maher (1985) citan el reemplazo de *A. filiculoides* por *Lemna* spp. en el mes de octubre en un lago de Australia. Los períodos favorables para cada especie se evidenciaron por la dominancia de biomasa en el stand, coincidente en general con la mayor productividad diaria.

Las macrófitas emergentes y las comunidades de plantas de hojas flotantes están entre las

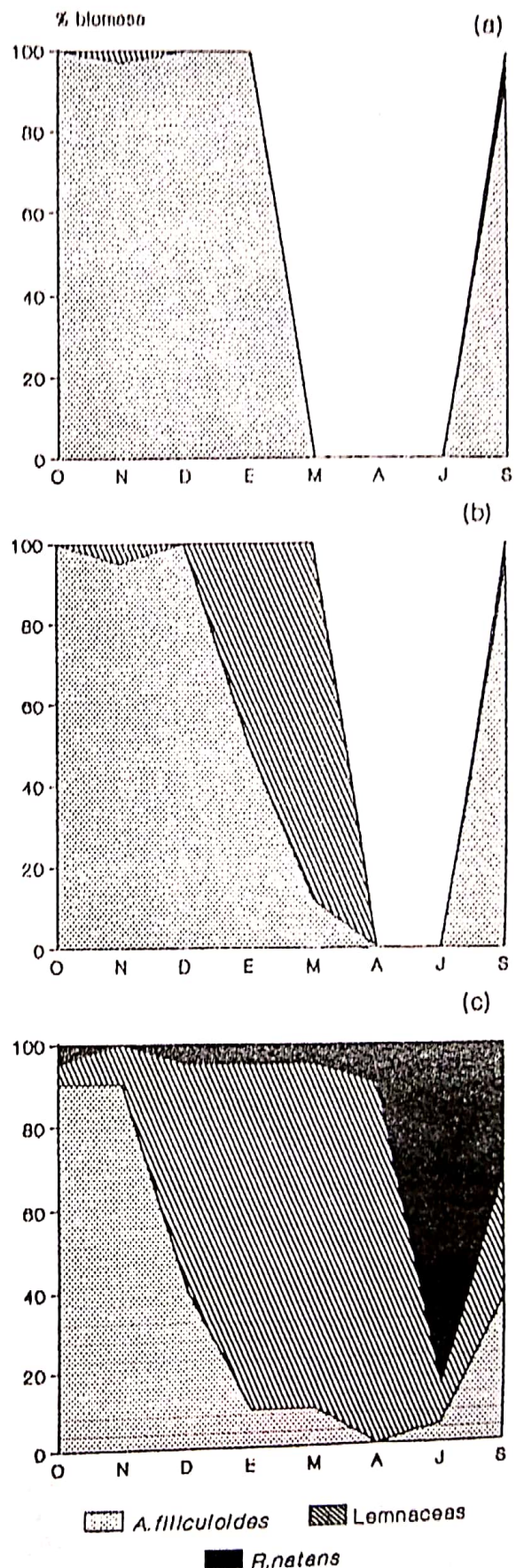


Fig. 8 — Contribución porcentual de cada especie a la biomasa total de dos asociaciones de plantas flotantes libres de la laguna San Miguel del Monte a lo largo del año; (a) estación L1, (b) L2 y (c) L3.

plantas más productivas mientras las sumergidas tienen tasas relativamente bajas de producción (Westlake, 1963; Wetzel, 1981).

Westlake (1982) menciona que la producción anual de varias especies de hidrófitos sumergidos puede ser entre 1,2 y 2,6 veces mayor que la biomasa máxima estacional. Las flotantes libres, aunque de baja biomasa por unidad de superficie y volumen, poseen una tasa de renovación alta (Neiff, 1990). También se citan tasas de renovación superiores a 1 para *P. pectinatus* (Howard-Williams, 1980; Van Wijk, 1988) y comunidades de sumergidas (Rich, Wetzel and van Thuy, 1971). Como los datos calculados no presentan correcciones por herbivoría y mortalidad, deben ser considerados como valores mínimos de productividad.

Los valores hallados para comunidades de sumergidas oscilaron entre 240 y 382g PS m⁻² año⁻¹, los que se ubican en el rango inferior de los valores citados para aguas templadas fértiles (Westlake, 1963; Wetzel, 1981) y por debajo de los de zonas subtropicales y tropicales (Gopal *et al.*, 1978; Saxena, 1986). Estos valores relativamente bajos pueden relacionarse con el hecho que las asociaciones de plantas sumergidas del arroyo, dominadas por *P. striatus*, mostraron una marcada tendencia a la disminución aún durante el verano, tanto en los valores de biomasa por m² como en su cobertura. Van Wijk (1988) reporta valores de biomasa máxima de *P. pectinatus* en ambientes protegidos de diferentes latitudes desde 70 hasta 1312g PS m⁻², mientras en aguas corrientes más expuestas solo los propágulos sobreviven en invierno. Grandes fluctuaciones en el área cubierta por comunidades de sumergidas en períodos de pocos años son conocidas en distintos cuerpos de agua (Rich, Wetzel and van Thuy, 1971; Schiemer and Prosser, 1976; Howard-Williams, 1980; Johnstone and Robinson, 1987; Coffey and Clayton, 1987). Este tipo de variación también fue reportado para la laguna San Miguel del Monte que presentaba densas poblaciones de *C. demersum*, *P. striatus* y *M. quitense* entre los años 1982-84, desapareciendo *a posteriori* de un período de inundación (Tur, c.p.). Se sugiere que la disminución en la penetración de la luz está directamente asociada a los cambios a gran escala de vegetación sumergida (Howard-Williams, 1980; Johnstone and Robinson, 1987). En general, nuestros valores

de producción de macrófitas sumergidas no difieren de los de otras especies del mismo género en latitudes similares (Tabla V), con excepción de ambientes particulares como canales de drenaje donde *P. striatus* llegó a 1068g PS m⁻² (Vicari y Rovetta, 1983).

Para las flotantes libres se estimó un rango de productividad entre 91 y 271g m⁻² año⁻¹, donde puede ubicarse el valor hallado en Australia por Briggs y Maher (1985) para una asociación también compuesta por *A. filiculoides*, Lemnáceas y *R. natans*. Valores similares o algo superiores se reportan para otras especies de macrófitas flotantes libres (Tabla VI).

Entre las flotantes arraigadas, para *L. hexapetala* se estimaron valores de 61 y 311g PS m⁻², correspondiendo el valor más alto al stand que se mantuvo monoespecífico durante la mayor parte del período de estudio. Los valores reportados para *L. peploides* en ambientes subtropicales de nuestro país y en California resultan al menos 2 veces superiores a los nuestros (Tabla VI). *H. ranunculoides* fue más productiva que *L. hexapetala* con valores de 356 y 448g PS m⁻² año⁻¹. El primer valor corresponde al stand monoespecífico donde se observó gran consumo por parte de aves acuáticas durante la primavera y verano, por lo que la productividad en esa estación debió ser superior a la estimada. Rejmánková (1992) propone el término "emergentes rastreras" para incluir a este grupo de macrófitas caracterizado por una biomasa máxima entre 400-800g PS m⁻², distinguiéndolas de las "emergentes erectas" con valores superiores de producción y mayor parte de su biomasa distribuida en estructuras subterráneas.

Cuando especies con ciclos distintos crecen juntas, el standing crop máximo estacional del stand a menudo omite mucho de la producción de las especies que alcanzan su máximo más temprano o más tarde (Westlake, 1982). La suma de los máximos standing crops de las especies por estación de muestreo indica que los ambientes lóticos fueron menos productivos que los lénticos como se menciona en otros trabajos (Saha and Pandit, 1988; Van Wijk, 1988). En la laguna de productividad primaria por unidad de superficie varió entre 627 y 1214g PS m⁻² año⁻¹, siendo 2 y casi 3 veces superior al arroyo, lo que representa más del 99% de la producción total de vegetación flotante y sumergida del sistema. Sin embargo debe men-

TABLA V
Productividad primaria anual (g PS m⁻² año⁻¹) y productividad primaria diaria (g PS m⁻² año⁻¹) de plantas sumergidas. (#) valor citado como biomasa máxima (g PS m⁻²). (*) datos tomados de Gopal *et al.* (1978) y de Saxena (1986).

Especie	Localidad	Productividad anual	Productividad diaria	Autor
<i>Potamogeton</i>	canal prov. Bs. As.	1068 (#)	8.2-24.7	Vicari y Rovetta, 1983
<i>striatus</i>	lag. Chacomús	84 (#)	—	Ronderos <i>et al.</i> , 1966
<i>P. pectinatus</i>	Báltico N	17.5 (#)	—	Kautsky, 1987
	lagos Wilderness	415	—	Howard-Williams, 1980
	Gorakhpur	379-445	1.5	Sinha, 1969 (*) Sahai and Sinha, 1976 (*)
<i>P. crispus</i>	Jaipur	213.8	—	Gopal <i>et al.</i> , 1978
	Jaipur	1001.3	2.5-2.8	Saxena, 1986
	Jaipur	265.9-360.6	0.74-1.0	Saxena, 1986
	Gorakhpur	198.2	—	Sahai and Sinha, 1976 (*)
	Jaipur	92.4	—	Gopal <i>et al.</i> , 1978
	Kashmir	220-276	1.05-1.3	Kaul <i>et al.</i> , 1978 (*)
<i>P. nodosus</i>	Sud Africa	43	—	Rogers and Breen, 1980
	Sangchris	336.6 (#)	—	Moran, 1981
<i>P. tricarinatus</i>	Australia	150 (#)	—	Briggs and Maher, 1985
<i>P. natans</i>	Kashmir	70-298	0.34-1.89	Kaul <i>et al.</i> , 1978 (*)
<i>Ceratophyllum demersum</i>	Jaipur	65.0-263.2	0.36-0.73	Saxena, 1986
	Jaipur	111.4-564.5	—	Goyal <i>et al.</i> , 1978 (*)
	Kashmir	23.0-480.0	0.89-2.56	Kaul <i>et al.</i> , 1972, 1978 (*)
	Gorakhpur	161	—	Sahai and Sinha, 1976 (*)
	Holanda	115 (#)	—	Best and Visser, 1987
<i>Myriophyllum triphyllum</i>	lag. Chacomús	201 (#)	—	Ronderos <i>et al.</i> , 1966
	islas Paraná M	120 (#)	—	Perez del Viso <i>et al.</i> , 1968
	N. Zelanda	145	—	Ward <i>et al.</i> , 1987
<i>M. brasiliense</i>	islas Paraná M	260 (#)	—	Perez del Viso <i>et al.</i> , 1968
<i>M. verrucosum</i>	Australia	252.7 (#)	—	Briggs and Maher, 1985
<i>M. propinquum</i>	Australia	225.7 (#)	—	Briggs and Maher, 1985
<i>M. spicatum</i>	Kashmir	288-640	0.8-5.28	Kaul <i>et al.</i> , 1972, 1978 (*)
<i>M. aquaticum</i>	California	~ 550	—	Rejmánková, 1992

cionarse que tanto por la superficie ocupada como por la productividad por unidad de superficie, los macrófitos emergentes son la principal fuente de materia orgánica de las lagunas pampásicas (Ringuelet *et al.*, 1971). Así, la producción total sigue el orden emergente > flotantes libres > flotantes arraigadas > sumergidas.

Agradecimientos — Al Dr. Néstor A. Gabellone por la lectura y sugerencias al manuscrito, al Sr. Víctor H. Calvetti por su colaboración en la realización de los dibujos y al Sr. Carlos A. Roldán por su apoyo en los viajes de campaña.

Este trabajo fue subvencionado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina (CONICET). Proyecto PID-CONICET 3-072100/88.

TABLA VI
Productividad primaria anual (g PS m⁻² año⁻¹) y productividad primaria diaria (g PS m⁻² día⁻¹) de plantas flotantes libres y flotantes arraigadas. (#) valor citado como biomasa máxima (g PS m⁻²). (*) datos tomados de Gopal *et al.* (1978) y de Saxena (1986).

Especie	Localidad	Productividad anual	Productividad diaria	Autor
<i>Azolla pinnata</i>	Varanasi	278-400	—	Gopal, 1967 (*) Ambasht, 1971 (*)
<i>A. caroliniana</i>	rio Paraná	256	—	Neiff, 1990
	islas Paraná M	50 (#)	—	Perez del Viso <i>et al.</i> , 1968
<i>A. filiculoides</i>	lag. Chascomús	217 (#)	—	Ronderos <i>et al.</i> , 1966
	lag. Las Perdices	591 (#)	—	Ronderos <i>et al.</i> , 1971
<i>Lemna</i> sp.	Kashmir	56.6-193.3	0.75-1.19	Kaul and Bakaya, 1976 (*)
<i>L. gibba</i>	Checoslovaquia	150 (#)	—	Rejmánková, 1975
<i>L. minor</i>		50 (#)	—	
<i>Spirodela</i>	Varanasi	10.0-195.0	1-2.4	Das, 1968 (*)
<i>polyrhiza</i>	Gorakhpur	802.0	3.5-4.7	Sinha, 1969 (*)
	Bhagalpur	32.9	—	Nasar and Datta Munshi, 1976 (*)
	Kashmir	43.0-190.5	0.4-1.1	Kaul and Bakaya, 1976 (*)
<i>Spirodela</i> y otras Lemnáceas	Kashmir	350.0	1.8	Kaul, 1970 (*)
	Gorakhpur	402.5	—	Sinha and Sahai, 1978 (*)
<i>A. filiculoides</i> ,	Australia	121.8 (#)	—	Briggs and Maher, 1985
<i>R. natans</i> y Lemnáceas				
<i>Ricciocarpus</i>	lag. Chascomús	281 (#)	—	Ronderos <i>et al.</i> , 1966
<i>natans</i>				
<i>Ludwigia</i> sp.	islas Paraná M	650 (#)	—	Perez del Viso <i>et al.</i> , 1968
<i>L. peploides</i>	rio Paraná	670-6504	1.84	Neiff, 1990
	California	500-652	—	Rejmánková, 1992
<i>Hydrocotyle</i> <i>verticillata</i>	California	~ 500	—	Rejmánková, 1992

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BEST, E. P. H. and VISSER, H. W. C., 1987, Seasonal growth of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. in mesotrophic Lake Vechten in relation to insolation, temperature and reserve carbohydrates. *Hydrobiologia*, 148: 231-243.
- BRIGGS, S. V. and MAHER, M. T., 1985, Limnological studies of waterfowl habitat in South-western New South Wales. II. Aquatic Macrophyte Productivity. *Aust. J. of Mar. and Fresh. Res.*, 36: 707-715.
- COFFEY, B. T. and CLAYTON, J. S., 1987, Submerged macrophytes of Lake Pupuke, Tapakuna, New Zealand. *N. Zealand J. of Marine and Fresh. Res.*, 21: 193-198.
- DANGAVS, N. V., 1973, Estudios geológicos en la laguna de San Miguel del Monte, provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Rev. Mus. La Plata (N.S.), Sección Geología*, 8: 281-313.
- EDWARDS, R. W. and OWENS, M., 1960, The effect of plants on river conditions. I. Summer crops and estimates of net primary productivity of macrophytes in a chalk stream. *J. Ecol.*, 48: 151-160.
- FORSBERG, C., 1960, Sub-aquatic macrovegetation in Ösbysjön, Djursholm. *Oikos*, 11: 183-199.
- FRANGI, J. L., SANCHEZ, N. E., RONCO, M. G., ROVETTA, G. S. y VICARI, R. L., 1980, Dinámica de la biomasa y productividad primaria aérea neta de un pastizal de "flechillas" en Sierra de la Ventana (Buenos Aires, Argentina). *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 19(1): 203-228.

- FRENGUELLI, J., 1950, *Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires*. Ministerio de Obras Publicas de la Provincia de Buenos Aires. Serie 2. 72p.
- GOPAL, B., SHARMA, K. P. and TRIVEDI, R. K., 1978, Studies on ecology and production in Indian freshwater ecosystems at primary producer level with emphasis on macrophytes. pp. 349-376. In J.S. Singh and B. Gopal (eds.), *Glimpses of Ecology*, Int. Sci. Publisher, Jaipur, India.
- HOWARD-WILLIAMS, C., 1980, Aquatic macrophyte communities of the Wilderness lakes: community structure and associated environmental conditions. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 6(2): 85-92.
- JOHNSTONE, I. M. and ROBINSON, P. W., 1987, Light level variation in Lake Tutira after transient sediment inflow and its effect on submersed macrophytes. *N. Zealand J. of Marine and Freshwater Research*, 21: 47-53.
- KAUTSKY, L., 1987, Life-cycles of three populations of *Potamogeton pectinatus* L. at different degrees of wave exposure in the Askö area, northern Baltic proper. *Aquat. Bot.*, 27: 177-186.
- KÖPPEN, W., 1948, *Climatología, con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México-Buenos Aires. 478p.
- LANDOLT, E. and KANDELER, R., 1987, *The family of Lemnaceae – a monographic study*. Vol. 2. *Phytochemistry, physiology, application, bibliography*. Biosystematic investigations in the family of duckweeds (*Lemnaceae*). Vol. 4. Published by Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübél, Zürich.
- MORAN, R. L., 1981, Aquatic macrophytes in lake Sangchris. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 32(4): 394-412.
- NEIFF, J. J., 1990, Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnol. Brasil.*, 3: 77-113.
- ODUM, E. P., 1960, Organic production and turnover in old field succession. *Ecology*, 41: 34-49.
- PEREZ DEL VISO, R. M., TUR, N. M. y MANTOVANI, V., 1968, Estimación de la biomasa de hidrófitos en cuencas isleñas del Paraná Medio. *Physis*, 28(76): 219-226.
- REJMANKOVA, E., 1975, Comparison of *Lemna gibba* and *Lemna minor* from the production ecological viewpoint. *Aq. Bot.*, 1: 423-427.
- REJMANKOVA, E., 1992, Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven. *Aquat. Bot.*, 43: 283-299.
- RICH, H., WETZEL, R. G. and VAN THUY, N., 1971, Distribution, production and role of aquatic macrophytes in a southern Michigan marl lake. *Freshwater Biology*, 1: 3-21.
- RINGUELET, R. A., 1962, *Ecología acuática continental*. Ed. Eudeba, Buenos Aires. 138p.
- RINGUELET, R. A. et al., 1969, Los macrófitos o plantas acuáticas superiores de las lagunas bonaerenses. En: *Convenio Estudio Riqueza Ictícola. Trab. Tecn.*, Tomo I, Consejo General de Inversiones – Ministerio de Asuntos Agrarios de la República Argentina, Buenos Aires, 10 p.
- RINGUELET, R. A., 1971, *Papel ecológico y biomasa de los hidrófitos en lagunas de la Pampasia Meridional*. Dirección de Recursos Pesqueros de la Provincia de Buenos Aires. Trab. Técn. 3. 27p.
- ROGERS, K. H. and BREEN, C. M., 1980, Growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in a South African lake. *J. Ecol.*, 68(2): 561-571.
- RONDEROS, R. A. y BULLA, L. A., 1971, Variación horizontal de la distribución de la mesofauna del pleuston en la laguna "Las Perdices" (partido San Miguel del Monte, provincia de Buenos Aires). *Acta Zool. Lilloana*, 28: 127-162.
- RONDEROS, R. A., BULLA, L. A. y GROSSO, L. E., 1968, Estudio comparativo del pleuston en cuatro lagunas de la provincia de Buenos Aires. *Rev. Mus. La Plata*, 10: 225-259.
- RONDEROS, R. A., BULLA, L. A., SCHNACK, J. A. y VES LOSADA, J. C., 1966, Estudio del pleuston y bafon de las lagunas de Chascomús y Yalca (provincia de Buenos Aires). *An. Com. Investig. Científ.*, 2: 311-390.
- SAHA, L. C. and PANDIT, B., 1988, Variation in the macrophytic biomass between a lentic and a lotic system in relation to abiotic factors. *Limnologica*, 19(2): 127-130.
- SAXENA NEE KULSHRESHTHA, M. K., 1986, Dry matter production in freshwater and marsh plants around Jaipur. *Limnologica*, 17(1): 127-138.
- SCHIEMER, F. and PROSSER, M., 1976, Distribution and biomass of submerged macrophytes in Neusiedlersee. *Aq. Botany*, 2: 289-397.
- SCULTHORPE, C. D., 1967, *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London.
- SOKAL, R. and ROLF, R., 1979, *Biometría*. Ed. Blume, Madrid.
- TUR, N. M., SKORUPKA, C. N. y PASTORE, P. M., 1988, Bibliografía Limnológica Argentina. 1961-1978. Plantas Acuáticas Vasculares. *Biología Acuática*, 13: 17-29.
- VAN WIJK, R. J., 1988, Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquat. Bot.*, 31: 211-258.
- VICARI, R. L. y ROVETTA, G. S., 1983, Biomasa y productividad de *Potamogeton striatus* R. et P. en canales de desagüe del valle bonaerense del río Colorado. *Ecosur*, 10(19-20): 47-60.
- WARD, J. C., TALBOT, J. M. and STEWART, I. D., 1987, Aboveground biomass and productivity of submerged macrophytes in Lake Alexandrina, New Zealand. *N. Zealand J. of Marine and Freshwater Res.*, 21: 215-221.

- WESTLAKE, D. F., 1963, Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.*, 38(3): 385-425.
- WESTLAKE, D. F., 1965a, Theoretical aspects of comparability of productivity data. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18(Suppl.): 313-322.
- WESTLAKE, D. F., 1965b, Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18(Suppl.): 229-248.
- WESTLAKE, D. F., 1974, Macrophytes, pp. 32-41. In R.A. Vollenweider (ed.), *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP Handbook N° 12. 2nd. edition. Blackwell Sci. Pub., Oxford. 225p.
- WESTLAKE, D. F., 1982, The Primary Productivity of Water Plants. pp. 163-180. In J.J. Symoens, S.S. Hooper y P. Compere (eds.), *Studies on Aquatic Vascular Plants*. Royal Bot. Soc. of Belgium, Brussels.
- WETZEL, R. G., 1964, A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large shallow lake. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 49: 1-161.
- WETZEL, R. G., 1965, Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18(Suppl.): 249-267.
- WETZEL, R. G., 1981, *Limnología*. Omega, Barcelona. 679p.

