VARIACIONES ESTACIONALES DE BIOMASA FOLIAR, INDICE FOLIAR Y BIOMASA SUBTERRANEA EN LA FANEROGAMA ACUATICA *Zostera noltii* Hornem. EN EL ESTUARIO DEL RIO PALMONES (CADIZ).

J. L. Pérez-Lloréns¹ y F. X. Niell²

¹Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad de Cádiz, 11510 Puerto Real, Cádiz, España; ²Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, Campus de Teatinos, 29071 Málaga, España.

Palabras clave: *Zostera noltii*, fanerógamas acuáticas, biomasa, índice foliar, variación estacional, producción, coeficiente de extinción foliar.

ABSTRACT

Seasonal changes in below and overground biomass of the intertidal seagrass *Zostera noltii* have been recorded over the years 1988 and 1989 in Palmones estuary (Cádiz, SPAIN). The biomass showed a unimodal seasonal pattern with peaks in August and minima in winter. The biomass variations were more damped in the belowground than in the overground parts. Calculations of foliar index (LAI) and foliar light attenuation constant (i.e. selfshading) has been measured to calculate the maximum theoretical biomass supported photosynthetically.

INTRODUCCION

Las fanerógamas acuáticas están entre los ecosistemas acuáticos más productivos (McRoy y McMillan, 1977). La producción depende, entre otras variables, de la superficie vegetal que intercepta la radiación, por lo que el índice foliar (LAI) es un parámetro útil en la estimación de la producción potencial de una determinada pradera. En teoría, un LAI óptimo se alcanza cuando las hojas o porciones de éstas situadas en los estratos inferiores son capaces de mantener un balance positivo de carbono, por lo que el LAI y la biomasa foliar teórica sostenible estarán relacionadas por las constricciones debidas al efecto de autosombreado.

En este trabajo se han estimado las variaciones estacionales de biomasa foliar, LAI y biomasa subterránea de la fanerógama *Zostera noltii* Hornem. durante dos años consecutivos (1988-89) en el estuario del río Palmones. También se han realizado cálculos del coeficiente de extinción foliar, parámetro muy relacionado con el LAI, a la vez que se han considerado algunas de las variables ambientales que, presumiblemente, van a influir en el patrón de variación estacional de biomasa. La importancia del estudio de la dinámica estacional de la biomasa radica en que solo una pequeña parte de la producción es consumida por animales (Den Hartog, 1980; Nienhuis y Groenendijk, 1986) por lo que la mayor parte del material producido entra en el compartimento detrítico, contribuyendo a sustentar las cadenas tróficas estuáricas (Mann, 1988).

AREA DE ESTUDIO

El estuario se ubica en la bahía de Algeciras. Las dimensiones son reducidas: 2,5 Km de largo x 1,5 Km de ancho. La profundidad es de 0,9-1,2 m en el área de muestreo y 3 m en las partes centrales y la amplitud de marea de 1 m. Los valores de salinidad oscilan entre 29-35‰, pudiendo ser menores debido a grandes avenidas de agua dulce provocadas por intensas lluvias. El agua es turbia, correspondiendo al tipo 9 de la clasificación de Jerlov (1976). El coeficiente de atenuación (K) del agua presenta variaciones diarias (y estacionales) asociadas a fenómenos puntuales tales como movimientos mareales y a fenómenos meteorológicos (López-Figueroa *et al.*, inédito).

La mayor parte de las poblaciones de *Zostera noltii* son intermareales, aunque algunas se encuentran en niveles submareales (Pérez-Lloréns, 1991).

MATERIAL Y METODOS

- Estimaciones de índice foliar (LAI).

Se eligieron cinco superficies de 16 x 16 cm que presentaban distinto grado de cobertura vegetal. Después de la recolección se procedió a la medida de la superficie foliar total, secándose, a continuación, en la estufa hasta peso constante. Con esto se obtiene una relación entre el LAI (una sola cara) y el peso seco de hoja. El LAI expresa la superficie foliar total con respecto a una superficie determinada de suelo (m^2/m^2).

- Estimaciones de biomasa

Se eligió un área de muestreo permanente (70 m^2) situada en una zona intermareal donde las plantas se distribuyan homogéneamente. El área mínima de muestreo fue 256 cm^2 (Pérez-Lloréns, 1987). Un marco de 16 x 16 cm era lanzado al azar (tres veces), recolectándose las plantas de su interior (hojas y raíces-rizomas). *In situ* se procedía a una primera limpieza del material para eliminar la mayor cantidad de sedimento posible. Posteriormente se guardaba en bolsas y se transportaba al laboratorio, donde se limpiaba con agua de mar y agua destilada, se separaban las hojas y partes subterráneas y se secaban en la estufa a 60°C hasta peso constante. La biomasa se expresa en gramos de peso seco de planta por superficie de sedimento ($g\ PS\ m^{-2}$).

- Estimación del coeficiente de extinción foliar.

El coeficiente de extinción foliar (K_1) está íntimamente relacionado con el LAI, ya que la radiación solar en su camino a través de la cobertura vegetal tiene que atravesar varias capas sucesivas de hojas. En este camino y según la ley de Lambert-Beer la intensidad de la radiación disminuye exponencialmente cuanto mayor es el grado de superposición. Para un follaje más o menos homogéneo puede calcularse la debilitación de la radiación según la ecuación clásica de Monsi y Saeki (1953) usada frecuentemente en comunidades terrestres:

$$I = I_0 e^{-K_1 LAI}$$

donde: I es la irradiancia a una distancia determinada del límite superior de la cobertura vegetal ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$); I_0 es la irradiancia en el exterior ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$); K_1 es el coeficiente de extinción válido para una comunidad vegetal dada; LAI es la suma total de las superficies foliares por unidad de superficie de suelo tomadas a distinta altura de la planta.

Para la estimación de K_1 en el laboratorio se utilizó un radiómetro con sensor plano (LiCor modelo LI-1000). Previo a la medición, la célula de medida del sensor se recubrió con una lámina de papel de aluminio a la cual se le practicó una perforación de 1 cm de longitud x 1,5 mm de anchura. Los fragmentos de hoja se colocaban uno a uno sobre el sensor y se anotaba la disminución de irradiancia que pasaba a través de las hojas. Para su cálculo se linealizó el modelo exponencial de Monsi y Saeki (1953). Tomando como variable independiente en índice foliar acumulativo y como variable dependiente el cociente entre la irradiancia medida tras superponer un determinado número de hojas y la irradiancia en el exterior ($\ln I/I_0$), se obtiene una recta cuya pendiente es K_1 .

En el caso de comunidades vegetales acuáticas sometidas al influjo de la marea, habría que modificar la ecuación anterior por un término que contemplara la extinción de la luz producida por la columna de agua en función de la profundidad (z) y del coeficiente de extinción (K_2) propio de ese tipo de agua, además del causado por el efecto de autosombreado. La ecuación podría expresarse así:

$$I = I_0 e^{-[K_1 LAI + K_2 z]}$$

siendo z a su vez función del coseno de la onda de marea (Kremer y Nixon, 1978). En marea baja, cuando las poblaciones de *Zostera noltii* quedan expuestas, z será igual a cero, transformándose esta última ecuación en la anterior. Los valores de K_2 para posteriores cálculos teóricos se tomaron de López-Figueroa *et al.* (inédito) y de Pérez-Lloréns (1991).

RESULTADOS

- Índice foliar.

En la figura 1 se muestra la relación lineal entre la biomasa foliar ("standing stock") y el índice foliar (LAI) en el intervalo de biomasa considerado. Esta relación permite obtener valores de LAI a partir de los valores de biomasa epígea (g Ps m^{-2}) sin necesidad de recurrir a medidas directas de superficie foliar.

- Variaciones estacionales de biomasa e índice foliar.

La biomasa foliar mostró fluctuaciones estacionales unimodales durante el periodo estudiado (fig. 2 a), presentando máximos estivales significativos (en Agosto), con medias de 180 en 1988 y 202 g m^{-2} en 1989 ($p < 0,01$). Estos valores corresponden, según la relación mostrada en la figura 1 a índices foliares de 5,1 y 5,8 respectivamente. Los máximos fueron seguidos por una disminución de la biomasa en otoño, alcanzándose los valores mínimos en invierno (30-50 g m^{-2}).

Figura 1. Relación entre la biomasa foliar (gramos de peso seco por m^2 de sedimento) y el índice foliar (m^2/m^2).

Figura 2. Variación estacional en la biomasa de *Zostera noltii*. a- biomasa foliar e índice foliar. b- biomasa subterránea (raíces y rizomas). c- cociente entre biomasa foliar y subterránea. Los valores son medias de tres réplicas. La desviación típica se representa con barras verticales.

La biomasa de los rizomas y raíces presentó variaciones menores que la biomasa foliar, con máximos estivales (Junio/ Septiembre) (75 g m^{-2}) y mínimos en invierno (25-30 g m^{-2}) (fig. 2 b). La biomasa total (foliar y subterránea) aumentó de 164,5 en Abril de 1988 a 254,3 g m^{-2} en Agosto del mismo año y de 65 en Enero de 1989 hasta 268 g m^{-2} en Agosto.

El cociente BA/BS (biomasa foliar/biomasa subterránea) mostró una variación estacional bimodal con mínimos en primavera tardía y máximos invernales y estivales (fig. 2 c), debido a mayores variaciones de biomasa en hojas que en las partes subterráneas. Los valores de biomasa foliar fueron mayores que los de las partes hipógeas, resultando en cocientes superiores a 1.

- Coeficiente de extinción foliar.

La figura 3 a muestra una relación exponencial negativa entre la transmitancia y el grado de superposición foliar. La atenuación sufrida por la luz es considerable ya que con cuatro hojas se reduce la irradiancia al 1,8% de su valor superficial (I_0), como refleja el alto valor del coeficiente de extinción foliar (K_1) representado por la pendiente de la figura 3b.

DISCUSION

La pauta de variación estacional en la biomasa foliar de *Zostera noltii* mostró la misma curva unimodal que la registrada en *Z. marina* (Sand-Jensen, 1975; Jacobs, 1979; Sand-Jensen y Borum, 1983; Nienhuis y DeBree, 1980) y en *Z. noltii* (Vermaat *et al.*, 1987; Pérez, 1989). Los niveles más bajos se registraron en los meses de invierno, aumentando en primavera y alcanzándose un máximo estival, coincidiendo con elevados valores de temperatura e irradiancia.

La biomasa foliar estimada es un balance entre el incremento de peso debido a la formación de nueva materia orgánica (producción bruta) y la pérdida de ésta. Al no poseer estimaciones de producción podrían aplicarse distintos métodos basados en los cambios de biomasa foliar (Petersen, 1913; Grøntved, 1958; Westlake, 1965; Wetzel, 1965; Nienhuis y DeBree, 1977; Niell, 1979; Nienhuis y DeBree, 1980; Fernández y Niell, 1981), pero la renovación de las hojas durante todo el año y su exportación son problemas que limitan el uso de estas técnicas. Habría que añadir otro inconveniente para las especies intermareales y es la pérdida por consumo de las aves. Estos problemas provocarán que la producción que se estime por estos métodos quede subestimada (Westlake, 1965). Como un método meramente aproximativo, la producción anual de *Zostera noltii* podría estimarse como producto entre la máxima biomasa foliar y su tasa de renovación calculada a partir de los valores obtenidos para esta especie (Vermaat *et al.*, 1987). Tomando como valor medio de la máxima biomasa foliar 119 g m^{-2} y como tasa de renovación de esta biomasa $3,4 \text{ año}^{-1}$, la producción máxima estimada es de $406 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Valores similares a este han sido estimados en *Cymodocea nodosa* (Pérez, 1989), *Posidonia oceanica* (Romero, 1985), *Zostera marina* (Sand-Jensen, 1975; Nienhuis y DeBree, 1980), *Z. noltii* (Vermaat *et al.*, 1987; Pérez, 1989).

Los máximos estivales de biomasa epígea son consecuencia de un aumento en las tasas de crecimiento foliar y de aparición de nuevas hojas y haces (Sand-Jensen, 1975; Jacobs, 1979; Nienhuis y DeBree, 1980; Vermaat *et al.*, 1987), influido por los elevados valores de irradiancia y temperatura que se presentan durante estas épocas (Sand-Jensen, 1975). La máxima biomasa foliar teórica sostenible desde un punto de vista fotosintético es menor que la recolectada en verano ($180\text{-}202 \text{ g m}^{-2}$). En la tabla I se muestran los valores máximos de biomasa "fotosintéticamente activa" sostenibles bajo ciertas condiciones ambientales y considerando el P_c (punto de compensación para la luz) y la K_1 calculados para esta especie de $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Pérez-Lloréns, 1991) y $0,97$ respectivamente. El máximo valor teórico de biomasa (174 g m^{-2}), para una irradiancia superficial de $2500 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (típica de una jornada estival) se obtendría en condiciones de emersión. A medida que aumenta la profundidad de la columna de agua con la marea y el coeficiente de extinción del agua (K_2), la biomasa máxima se vería reducida por la limitación producida por la luz. El haber encontrado valores superiores de biomasa (en agosto fundamentalmente) se debe, por una parte a que no se separó la biomasa fotosintéticamente activa (hojas verdes) de la biomasa no activa (hojas en estadio de senescencia) y, por otra, a la posibilidad de transportar fotosintatos entre hojas que realicen una fotosíntesis activa y las que no.

Los mínimos invernales de biomasa son consecuencia de las pérdidas de biomasa foliar debidas al consumo por distintos animales herbívoros (aves, invertebrados, etc) (Nienhuis y van Ierland, 1978; Jacobs *et al.*, 1981) y a la caída de hojas por procesos de senescencia o por rotura mecánica. Hay que añadir que en especies como *Zostera marina*

Figura 3. a- Relación entre la transmitancia y el LAI. b- Linearización de la ecuación de Monsi y Saeki para el cálculo del coeficiente de extinción foliar K_1 (pendiente de la recta).

Tabla I. Máxima biomasa foliar teórica (MBFT) (o índice foliar, LAI) sostenible desde un punto de vista fotosintético considerando distintas profundidades y valores del coeficiente de extinción de luz del agua del estuario del río Palmones (K_2). Valores calculados para una irradiancia exterior de $2500 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ (típica estival), para un punto de compensación para la luz de $20 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y para un coeficiente de extinción foliar (K_1) de 0,97.

0		0,5		1		Profundidad (m)	
0,75		1,75	6,03	0,75	1,75	6,03	K ₂ (m ⁻¹)
174	160	142	64	146	110	0	MBFT (g Ps m ⁻²)
5,0	4,6	4,1	1,9	4,2	3,2	0	LAI

la tasa de formación de nuevas hojas en invierno es muy baja (Sand-Jensen y Borum, 1983) ayudando a mantener valores bajos de biomasa. Un caso particular de la disminución de biomasa por efecto de los temporales, es el que se produjo en las poblaciones en estudio como consecuencia de las inundaciones sufridas entre los meses de Octubre y Diciembre de

1989. La disminución de la biomasa pudo ocurrir en dos escalas temporales. Primero, y debido a la crecida de las aguas del río Palmones, grandes cantidades de plantas fueron arrancadas del sedimento, a la vez que elevadas cantidades de limo fueron transportadas río abajo depositándose sobre los individuos que habían resistido el fuerte hidrodinamismo. Esta disminución de biomasa quedó recogida en la gráfica 2 a. Aunque los efectos a más largo plazo (durante 1990 y parte de 1991) no se cuantificaron, sí fuimos testigos de una disminución muy significativa de la biomasa en esta zona. Al menos dos causas podrían explicar este hecho. Primero es que la zona quedó inundada con agua de lluvia durante varias semanas, provocando una disminución brusca de la salinidad que pudo influir negativamente en la actividad fotosintética (Hammer, 1968; Sand-Jensen y Borum, 1983) y en procesos de toma de nutrientes (Pérez-Lloréns, 1991). En segundo lugar, las grandes cantidades de material particulado de la columna de agua aumentaron la turbidez, elevada de por sí en este ecosistema. Es evidente que el efecto de este material particulado sobre la penetración de la luz es el principal factor limitante del crecimiento en muchas áreas (Strawn, 1961). Aunque algunas fanerógamas acuáticas que viven en aguas turbias realizan fotosíntesis cuando quedan expuestas en marea baja (Burell y Schubell, 1977; Pérez-Lloréns, 1991), la estrategia sería inviable en este caso concreto, pues el área quedó varias semanas inundada.

El efecto de las bajas salinidades e irradiancias sobre la disminución de las poblaciones de fanerógamas marinas ha sido recogido en la literatura. Biebl y McRoy (1971) encuentran una reducción de la tasa fotosintética en *Zostera marina* a bajas salinidades. Backman y Barilotti (1976) informan de una disminución en el número de individuos cuando la transmitancia es igual o menor al 20%. Bulthuis (1983) concluye que la densidad de individuos de las poblaciones de *Heterozostera tasmanica* disminuye como resultado de una disminución en la irradiancia. Hillman y McComb (1988) recogen una merma de en poblaciones de *Halophila ovalis* como consecuencia de las bajas salinidades e irradiancias provocadas por constantes riadas.

La variación estacional de biomasa subterránea es similar a la descrita para la biomasa foliar, aunque las fluctuaciones son menores como consecuencia de la menor tasa de renovación de raíces y rizomas. Consecuentemente, los factores que influyan en el modelado de las curvas de biomasa subterránea estarán muy relacionados con aquellos que afectan a los de la biomasa foliar.

Los rizomas perennes producen haces foliares durante todo el año (aunque en mayor cantidad en primavera y verano), existiendo una sincronía entre la formación de nuevos pies y nuevos segmentos en los rizomas (Sand-Jensen, 1975). Por tanto, el aumento rápido de biomasa en primavera y principios de verano es una consecuencia de la expansión vegetativa de los rizomas de crecimiento rápido que se dividen monopódicamente de una forma más o menos continua, y del engrosamiento de los rizomas principales (Jacobs, 1982). Esta intensa actividad radicular y rizomática se registra en los elevados valores de producción que presentan estos órganos durante estas

épocas (Sand-Jensen, 1975; Jacobs, 1979; Nienhuis y DeBree, 1977). Entre los factores que producen una disminución de la biomasa en los meses de otoño e invierno destacan, por una parte, la reducción de la tasa de crecimiento de los rizomas asociada, sin duda, a la disminución de la producción a nivel foliar, llegando incluso a la senescencia y muerte cuando los haces foliares correspondientes han sido arrancados o han perdido su funcionalidad (Short, 1980). Otro factor que influye en la disminución de biomasa es el descepaamiento de los individuos como consecuencia de fuertes temporales o grandes avenidas de agua así como su consumo por parte de las aves.

Los cambios estacionales en el índice BA/BS están más influenciados por las variaciones producidas en la biomasa epígea que por las producidas en la biomasa subterránea, como se ha descrito también en *Zostera marina* (Sand-Jensen, 1975; Nienhuis y DeBree, 1977; Jacobs, 1979). Este índice es, a menudo, menor que la unidad debido a la gran cantidad de biomasa subterránea que suele constituir entre el 50 y el 90% de la biomasa total (Stevenson, 1988). Sin embargo, este valor no es una característica específica sino que varía en función de las condiciones ambientales, de forma que en ciertas ocasiones la biomasa foliar pueda ser varias veces superior a la subterránea, como es el caso de la población en estudio.

La relación BA/BS es menor en plantas que crecen sobre sustratos arenosos que sobre limosos. Esto quedó bien de manifiesto en estudios llevados a cabo en el género *Thalassia* (Burkholder *et al.*, 1959). Estos autores encontraron un aumento de biomasa total (como consecuencia del incremento de la biomasa subterránea) y, por tanto, una disminución de la relación BA/BS a medida que se pasaba desde un sustrato limoso a un sedimento arenoso grosero. Burkholder y Doheny (1968) en estudios sobre *Zostera marina* encontraron una relación BA/BS de 2/3 en arena (donde las hojas eran cortas) y de 10/3 en sustratos limosos donde las plantas alcanzaron el máximo desarrollo. En ambas especies, la relación BA/BS aumentó al cambiar desde sustrato arenoso a sustrato limoso. Esto parece indicar el efecto positivo de los sedimentos orgánicos (limosos) en el desarrollo de las plantas, es decir, una relación BA/BS baja es atribuible, entre otros factores a la necesidad de una toma eficiente de nutrientes del sedimento (Nicholson y Best, 1974). Ello se consigue desarrollando un buen sistema de absorción en sedimentos arenosos, los cuales tienden, generalmente, a poseer menores cantidades de nutrientes y materia orgánica (Zieman y Wetzel, 1980).

Los elevados valores del cociente BA/BS (siempre superiores a 1) de las poblaciones de *Zostera noltii* estudiadas, pueden explicarse, al menos en parte, por las ideas apuntadas anteriormente. El sedimento del estuario es limoso con un elevado contenido en nutrientes y en materia orgánica (Pérez-Lloréns, 1987; Clavero, inédito), lo que confiere, junto con descargas esporádicas de vertidos, concentraciones fluctuantes y eventualmente elevadas de nutrientes en la columna de agua. Bajo estas condiciones, las plantas pueden cubrir los requerimientos nutricionales de la columna de agua (Penhale y Thayer, 1980; Brix y Lyngby, 1985; Pérez-Lloréns, 1991), sin desarrollar grandes cantidades de biomasa subterránea.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha realizado con la subvención del proyecto PB 86-0677 de la CICYT y por la beca del Plan Nacional de Formación de Personal Investigador/87.

BIBLIOGRAFIA

- Backman, T. W. y D. C. Barilotti, 1976. Irradiance reduction: effects on standing crops of the eelgrass *Zostera marina* in a coastal lagoon. *Mar. Biol.* 34: 33-40.
- Biebel, R. y C. P. McRoy, 1971. Plasmatic resistance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures. *Mar. Biol.* 8: 48-56.
- Brix, H. y J. E. Lyngby, 1985. Uptake and translocation of phosphorus in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Mar. Biol.* 90: 111-116.

- Bulthuis, D. A., 1983. Effects of *in situ* light reduction on density and growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers) den Hartog in Western Port, Victoria, Australia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 61: 91-103.
- Burkholder, P. R., L. M. Burkholder y J. A. Rivero, 1959. Some chemical constituents of turtle grass, *Thalassia testudinum*. Bull. Torrey Bot. Club 86: 88-93.
- Burkholder, P. R. y T. E. Doheny, 1968. The biology of eelgrass. Unpubl. rept., Dept. Conserv. Waterways, Hempstead, N. Y. 120 pp.
- Burrell, D. C. y J. R. Schubel, 1977. Seagrass Ecosystem Oceanography. En: (C. P. McRoy y C. Helfferich, eds) Seagrass Ecosystems: A Scientific Perspective. Marcel Dekker, Nueva York. pp. 195-232.
- Den-Hartog, C., 1980. Foreword. En: (R. C. Phillips y C. P. McRoy, eds) Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective. Garland STPM Press, New York, pp. 353.
- Fernández, C. y F. X. Niell, 1981. Discusión sobre los métodos usados en la estimación de la producción en macrófitos intermareales. Oecol. Aquat. 5: 43-52.
- Grøntved, J., 1958. Underwater macrovegetation in shallow coastal waters. J. du Conseil Int. Exp. Mer. 24: 32-42.
- Hammer, L., 1968. Salzgehalt und Photosynthese bei marinen Pflanzen. Mar. Biol. 1: 185-190.
- Hillman, K. y A. J. McComb, 1988. The primary production of the seagrass *Halophila ovalis* in the Swan/Canning estuary, Western Australia. III. The effect of salinity, temperature and light on *H. ovalis* in culture, and computer simulation of growth. Aquat. Bot. 25: 230-240.
- Jacobs, R. P. W. M., 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. Aquat. Bot. 7: 151-172.
- Jacobs, R. P. W. M., C. Den-Hartog, B. F. Braster y F. C. Carriere, 1981. Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea). Aquat. Bot. 12: 241-259.
- Jacobs, R. P. W. M., 1982. Reproductive strategies of two seagrass species (*Zostera marina* and *Z. noltii*) along West European coasts. En: (J. J. Symoens, S. S. Hooper y P. Cómper, eds) Studies on Aquatic Vascular Plants. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels. pp. 150-155.
- Jerlov, N. G., 1976. Marine Optics. Elsevier. Amsterdam.
- Kremer, J. N. y S. W. Nixon, 1978. A Coastal Marine Ecosystem. Springer-Verlag. New York. 217pp.
- Mann, K. H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine and coastal marine ecosystems. Limnol. Oceanogr. 33: 910-930.
- McRoy, C. P. y C. McMillan, 1977. Production ecology and physiology of seagrasses. En: (C. P. McRoy y C. Helfferich Eds) Seagrass Ecosystems: A Scientific Perspective. Marcel Dekker, N. Y. pp. 53-88.
- Monsi, M. y T. Saeki, 1953. Über der Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jpn. J. Bot. 14: 22-52.
- Nicholson, S. A. y D. G. Best, 1974. Root : shoot and leaf area relationships of macrophyte communities in Chautauqua Lake, New York. Bull. Torrey Bot. Club. 101: 96-100.
- Niell, F. X., 1979. Sobre la biología de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. en Galicia. III. Biometría, crecimiento y producción. Inv. Pesq. 43: 501-518.
- Nienhuis, P. H. y B. H. H. DeBree, 1977. Production and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Grevelingen estuary, The Netherlands, before and after the closure. Hydrobiol. 52: 55-66.
- Nienhuis, P. H. y E. T. van Ierland, 1978. Consumption of eelgrass, *Zostera marina*, by birds and invertebrates during the growing season in Lake Grevelingen (SW. Netherlands). Neth. J. Sea Res. 12: 180-194.
- Nienhuis, P. H. y B. H. H. DeBree, 1980. Production and growth dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in brakish Lake Grevelingen (The Netherlands). Neth. J. Sea Res. 14: 102-118.
- Nienhuis, P. H. y A. M. Groenendijk, 1986. Consumption of eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates: an annual budget. Mar. Ecol. Prog. Ser. 29: 83-92.
- Penhale, P. A. y G. N. Thayer, 1980. Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 42: 113-123.
- Pérez, M., 1989. Fanerógamas marinas en sistemas estuáricos: Producción, factores limitantes y algunos aspectos del ciclo de nutrientes. Tesis Doctoral. Univrsidad de Barcelona. 244 pp.
- Pérez-Lloréns, J. L., 1987. Estudios sobre el metabolismo del fósforo en *Zostera noltii* Hornem. Tesis de Licenciatura, Universidad de Málaga. 156 pp.

- Pérez-Lloréns, J. L., 1991. Estimaciones de biomasa y contenido interno de nutrientes, ecofisiología de incorporación de carbono y fosfato en *Zostera noltii* Hornem. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga. 168 pp.
- Petersen, C. G. J. 1913. Om Baedeltangens (*Zostera marina*) Aarsproduktion i de danske Farvande. En: (H. P. E. Jungersen y E. Warming Eds) Mindekrift Japetus Steenstrups Føds. 9: 1-20. Copenage.
- Romero, J. 1985. Estudio ecológico de las fanerógamas marinas de la costa catalana: producción primaria de *Posidonia oceanica* (L.) Delile en las islas Medes. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 261 pp.
- Sand-Jensen, K. 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. Ophelia **14**: 185-201.
- Sand-Jensen, K. y J. Borum, 1983. Regulation of growth in eelgrass (*Zostera marina* L.) in Danish coastal waters. Mar. Tech. Soc. J. **17**: 15-21.
- Short, F. T. 1980. A simulation model of the seagrass production system. En: (R. C. Phillips y C. P. McRoy, eds) Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective. Garland STPM Press, New York, pp. 277-295.
- Stevenson, J. C. 1988. Comparative ecology of submersed grass beds in freshwater, estuarine, and marine environments. Limnol. Oceanogr. **33**: 867-893.
- Strawn, K. 1961. Factors influencing the zonation of submerged monocotyledons at Cedar Key, Florida. Wildlife Manag. **25**: 178-189.
- Vermaat, J. E., M. J. M. Hootsmans y P. H. Nienhuis, 1987. Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem., a perennial intertidal seagrass. Aquat. Bot. **28**: 287-299.
- Westlake, D. F. 1965. Theoretical aspects of comparability of productivity data. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. **18**: 313-322.
- Wetzel, R. G. 1965. Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. **18**: 249-267.
- Zieman, J. C. y R. G. Wetzel, 1980. Productivity in Seagrasses: Methods and Rates. En: (R. C. Phillips y C. P. McRoy, eds) Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective. Garland STPM Press, New York, pp. 87-116.