

Biología y ecología de tres especies de moluscos gasterópodos intermareales : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bittium reticulatum*. III : Producción.

Angel Borja

Servicio de Investigación Oceanográfica del Gobierno Vasco,
Departamento de Agricultura y Pesca, Avda. Satrústegui 8, 20008 San Sebastián, España.

Résumé : Des estimations de production chez les Gastéropodes *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* et *Bittium reticulatum* ont été réalisées pour six populations de ces espèces vivant sur la côte Basque (Nord de l'Espagne).

Halopteris scoparia, algue sur laquelle habitent ces espèces, a une production de 361 g (poids sec sans cendres).m⁻².année⁻¹, et un taux de renouvellement de la biomasse de 2.39 à 2.57. Les valeurs de production secondaire (en g poids sec sans cendres.m⁻².année⁻¹) ont été estimées à : 12.8 à 18.3 pour *R. parva*, 9.3 à 13.3 pour *B. unifasciata*, 3.4 à 7.6 pour *B. reticulatum*. Le rapport P/B est compris entre 2.06 et 3.51.

Le taux mensuel moyen de renouvellement de la biomasse décroît depuis les cohortes fixées les premières jusqu'aux dernières cohortes.

Abstract : The production of the gastropods *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* and *Bittium reticulatum* was calculated in six populations inhabiting at the Basque Coast (N Spain).

Halopteris scoparia, an algae upon these species live, has a production of 361 gr (ash free dry weight).m⁻².yr⁻¹, being the turnover from 2.39 to 2.57. The secondary production (gr ash free dry weight.m⁻².yr⁻¹) is : 12.8 to 18.3 for *R. parva*, 9.3 to 13.3 for *B. unifasciata* and 3.4 to 7.6 for *B. reticulatum*. The turnover ratio is between 2.06 and 3.51.

The mean monthly turnover decreases from the first cohorts to the latest ones fixed.

INTRODUCCION

Los estudios realizados sobre producción en moluscos suelen circunscribirse, generalmente, a algunas especies cuyo carácter comercial las hace especialmente atractivas (Pérez Camacho, 1979 ; Aguirre, 1979 ; Bayne & Worrall, 1980...).

En el estudio de un ecosistema, o de una comunidad, cuyos miembros pueden o no tener valor comercial, una estima de la producción de cada elemento de la cadena trófica es esencial para formular cualquier concepto dinámico (Burke & Mann, 1974). Las relaciones entre producción y biomasa (Allen, 1971) pueden hacer la luz sobre determinados factores que gobiernan las relaciones entre los diferentes miembros de la comunidad.

En este sentido la carencia de datos sobre las especies objeto del presente trabajo es notoria, siendo única la referencia de Vallina y Anadon (1984) sobre producción en *Rissoa parva*, lo que hace especialmente interesante su determinación como ayuda a una formulación de las relaciones ecológicas que se establecen en una comunidad intermareal bien asentada, como es esta, sobre el alga *Halopteris scoparia* en la Costa Vasca (Borja, 1984).

MATERIAL Y METODOS

La metodología utilizada en cuanto a zonas escogidas, método de recogida, muestreos etc, fue tratada en un trabajo anterior (Borja, 1986 a).

La producción es definida por Allen (1971) como la cantidad de tejido elaborado por una población en un período.

Para el estudio de la producción del alga *Halopteris scoparia* se ha utilizado el método de la siega periódica (Westlake, 1969), en que la producción es la diferencia entre las biomassas encontradas en dos tiempos diferentes separadas por períodos cortos :

$$P = \Delta B/t$$

A pesar de sus errores (Anadón, 1980) su utilización es común (Fernández, 1980).

Para la producción secundaria se han utilizado dos métodos. El de Crisp (1971) para "stocks" con reclutamiento y cohortes distinguibles a lo largo del año, en que se calcula la producción por cohortes, siendo la producción total de la especie la suma de todas ellas :

$$P = \sum_1^C \sum_{t=1}^{t=n} \left[\frac{1}{2} (N_t + N_{t+\Delta t}) \cdot \Delta \bar{B} \right]$$

siendo P la producción total en un año, C el número de cohortes (su establecimiento se llevó a cabo en un trabajo anterior : Borja, 1986 a), N_t es el número de individuos en el tiempo t , $\Delta \bar{B}$ es el incremento del peso medio de un individuo en el período t .

Este método es utilizado frecuentemente (Wolff & Wolf, 1977 ; Warwick *et al.*, 1978 ; Pihl & Rosenberg, 1982 ; Siegmund, 1982 ; Berry & Othman, 1983...), y se ha designado como método I.

El segundo es el de Allen (1951), basado en Ricker (1946) y Allen (1949), en que se ajusta el número de supervivientes de una cohorte en ordenadas respecto al peso medio de un individuo en abscisas. El área bajo la curva es la producción :

$$P = \int_t^{t_i} N_t \cdot \frac{d\bar{B}_t}{dt} \cdot dt$$

siendo N_t el número de individuos en el tiempo t y \bar{B}_t el peso medio de un individuo en el tiempo t .

Como el cálculo es complicado, Waters (1969) recomienda medir el área con un planímetro.

Este se ha designado como método II y ha sido utilizado por Niell (1979), Fernández (1980), Lapchin y Neveu (1980), Ceccherelli y Rossi (1984), etc.

La producción se ha calculado en gramos de peso seco libre de cenizas por 225 cm² (superficie muestrada) por año y se ha extrapolado a un metro cuadrado.

Se ha calculado la relación Producción/Biomasa (P/B), que expresa la tasa de renovación, ya que es una medida útil de la tasa de funcionamiento de una población (Heal & Maclean, 1980).

La relación se suele calcular, en algas, a partir de la biomasa mínima (Fernández, 1980; Anadón, 1980). En animales se utiliza la biomasa media anual (B̄) (Waters, 1969).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. Producción primaria.

En la figura 1 se observan los incrementos y pérdidas de biomasa de *Halopteris*. Los incrementos se dan desde finales de invierno (débiles) hasta principios de verano, siendo en primavera los más fuertes. En otoño se da una nueva recuperación tras la pérdidas del verano debidas fundamentalmente a un exceso de insolación.

Los valores de producción correspondientes a las submuestras de *Halopteris* de las dos rasas las podemos ver en la tabla 1. La producción es ligeramente superior en Arminza. Comparando con los datos aportados por Anadón (1980) la producción resulta superior en la Costa Vasca, ya que da valores de 216.5 gr. peso seco.m⁻². año⁻¹ en Bañugues, y también respecto a los datos de Fernández *et al.* (1983), en peso seco, para horizontes con abundancia de *Bifurcaria bifurcata* para la costa asturiana.

En principio un mayor grado de exposición al oleaje deriva en una menor producción, pero Arminza, más expuesta, tiene una producción igual a Gaztelugatxe. En cambio presenta tanto una menor biomasa mínima como total (Borja, 1986 b) debido a que no es posible mantener en esa rasa una biomasa alta ante los temporales. En Arminza el alga deja de producir antes (Fig. 1), hacia Mayo, mientras que en Gaztelugatxe es hasta Junio; en Arminza al llegar el final del otoño hay poca producción mientras que en Gaztelugatxe es más apreciable.

La tasa de renovación es superior en Arminza (Tabla 1), no difiere mucho de los valores dados por Anadón (1980) y Fernández *et al.* (1983) para el horizonte de *Bifurcaria*. En general los horizontes caracterizados por la fuerte dominancia de una especie poseen los valores más bajos de P/B como sucede aquí.

El mayor P/B de Arminza, a pesar de estar en una zona más expuesta, se debería quizás a la existencia de un aporte mayor de nutrientes ocasionado por la escurriente de dos arroyos que desembocan en la ensenada, dando una mayor renovación de la biomasa y un crecimiento más rápido, lo que permite, partiendo de una biomasa menor, alcanzar altas tasas de producción.

TABLA 1 - Valores de producción (gr peso seco libre de cenizas. $m^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$), biomasa mínima (gr) y tasa de renovación de *Halopteris scoparia*.

	PRODUCCION	BIOMASA MINIMA	P/B mínima
ARMINZA	361.78	140.89	2.57
GAZTELUGATXE	361.33	151.11	2.39

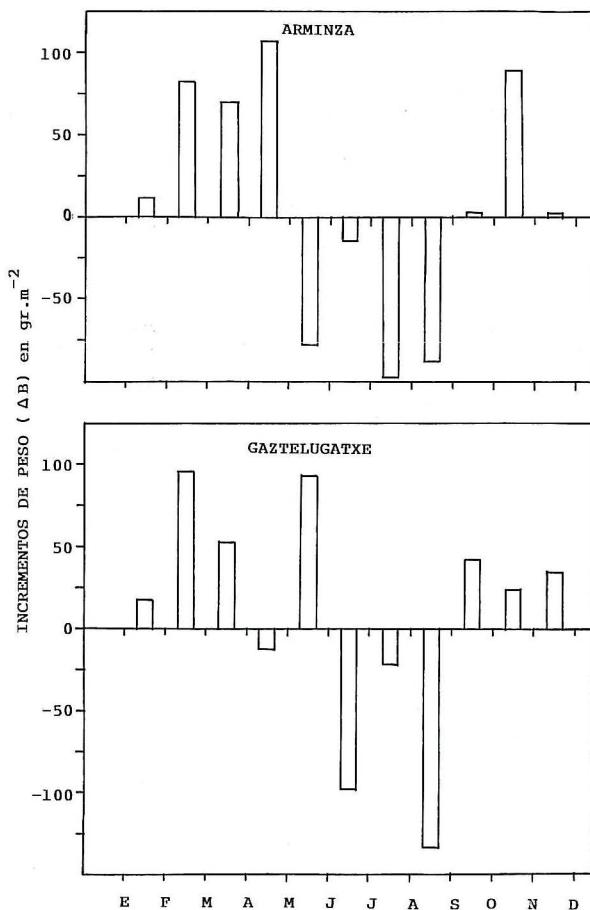


Fig. 1 - Variación de la biomasa (ΔB) (en gr peso seco sin cenizas por m^2) de *Halopteris* a lo largo de un ciclo anual.

2. Producción secundaria

En la tabla 2 se observan los resultados de producción por cohortes y totales de cada especie en 225 cm².

La diferencia entre los dos métodos utilizados es escasa, como sugieren también Waters y Crawford (1973) y Lapchin y Neveu (1980). El método II (Allen calculado a partir de las figuras 2, 3 y 4) tiende a dar resultados ligeramente superiores; las diferencias entre ambos derivan de las pérdidas del primer método (es el caso de la cohorte 7 de *Rissoa* en Gaztelugatxe).

La producción, tanto por cohortes como por especies, es más alta entre Julio y Septiembre y, en ciertos casos, Noviembre y Diciembre. Abril y Octubre son meses críticos con los valores más bajos de producción, además del invierno, en relación con la temperatura, por cuanto el agua comienza a calentarse en Abril y enfriarse en Octubre. Los valores de máxima producción coinciden con los de máximo crecimiento (Borja, 1987), es decir, durante el verano.

En *Rissoa* la producción aumenta de la cohorte 4 a la 6, decreciendo de nuevo en la 7, concurriendo en ello diversos factores. La cohorte 6, fijada en Mayo, representa entre el 40 y el 50 % del total anual (Borja, 1986 a), esto se une a una vida más larga y con baja mortalidad, alcanzando con la cohorte 5 los mayores pesos individuales, dando lugar a que la producción de la cohorte 6 sea alrededor del 45 % del total anual.

La cohorte 7 tiene una producción baja al sufrir más las consecuencias del invierno cercano.

En *Barleeia* es la primera cohorte (5) la que presenta alrededor del 50 % de la producción total, al tener gran cantidad de individuos con baja mortalidad y altos pesos individuales. En el resto la producción es baja, recuperándose a nivel de la cohorte 9 que, aunque no crece casi durante el invierno, experimenta gran producción en la primavera-verano siguiente.

En *Bittium* hay un reparto casi al 50 % en Arminza entre las dos cohortes, mientras en Gaztelugatxe es la 6 la que produce más del 65 %.

Las tasas de renovación (Tabla 2) siguen las mismas tendencias que la producción. Las tasas por cohorte no son comparables puesto que cada una tiene un tiempo de vida diferente. Por tanto se ha dividido la tasa de renovación de cada cohorte por los meses de vida para obtener la tasa de renovación media mensual, es decir, las veces que una cohorte renueva su biomasa en un mes (Fig. 5).

Las tasas decrecen constantemente, desde las primeras cohortes del año hacia las últimas (Waters, 1977; Mc Lachlan & Lombard, 1981), esto es porque el crecimiento es alto en relación a la mortalidad, especialmente en las primeras cohortes. Esto es más acusado en *Rissoa* que en las demás especies.

Barleeia mantiene unas tasas de renovación medias superiores a las otras dos especies en ambas rasas, debido a los rápidos crecimientos de ésta. La única cohorte que supera los valores de esta especie es la 4 de *Rissoa*, que como se vio (Borja, 1986 a) tiene un desarrollo rapidísimo, viviendo unos tres meses.

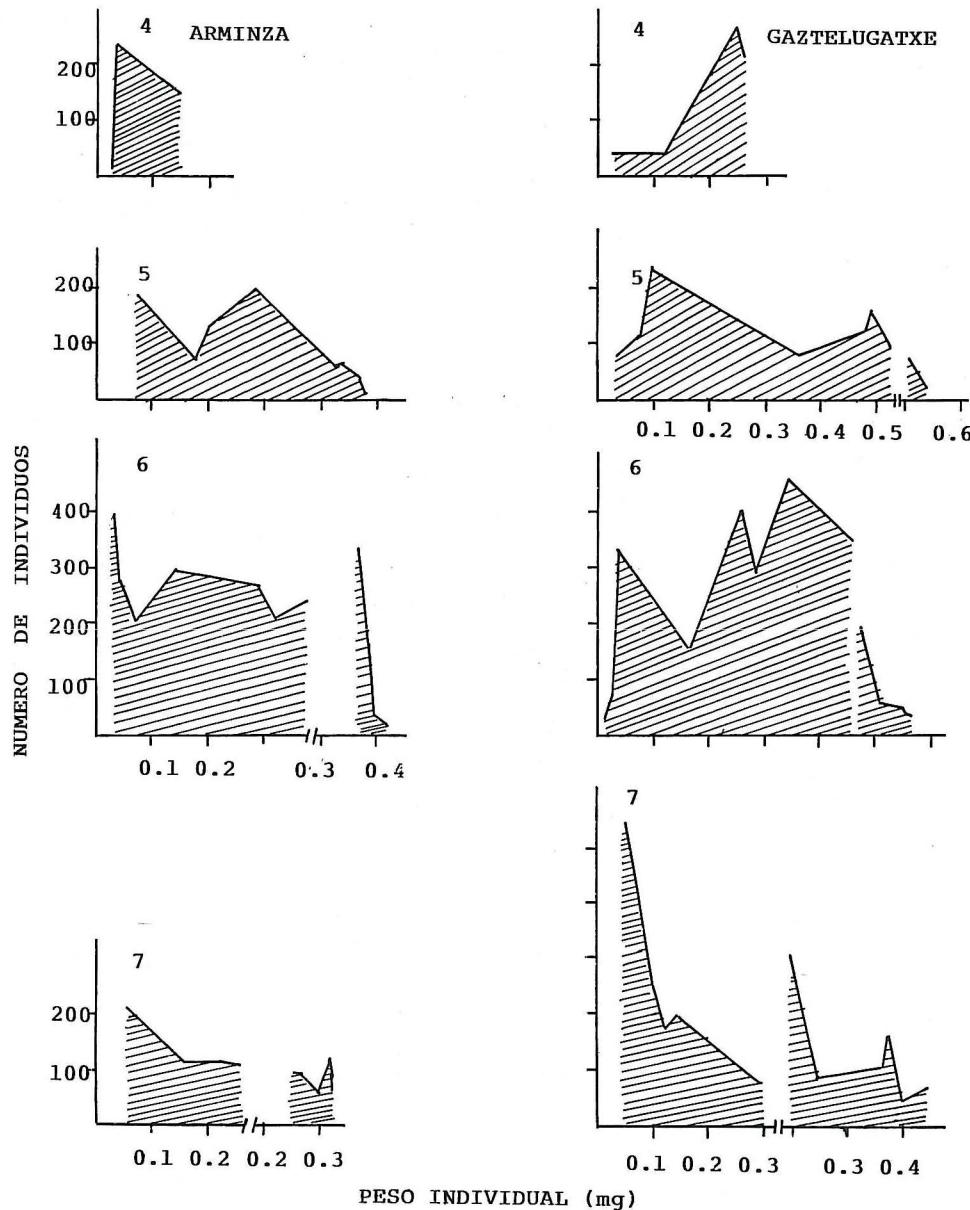


Fig. 2 - Gráfico de Allen para el cálculo de la producción de *Rissoa parva*, por cohortes y rasas.

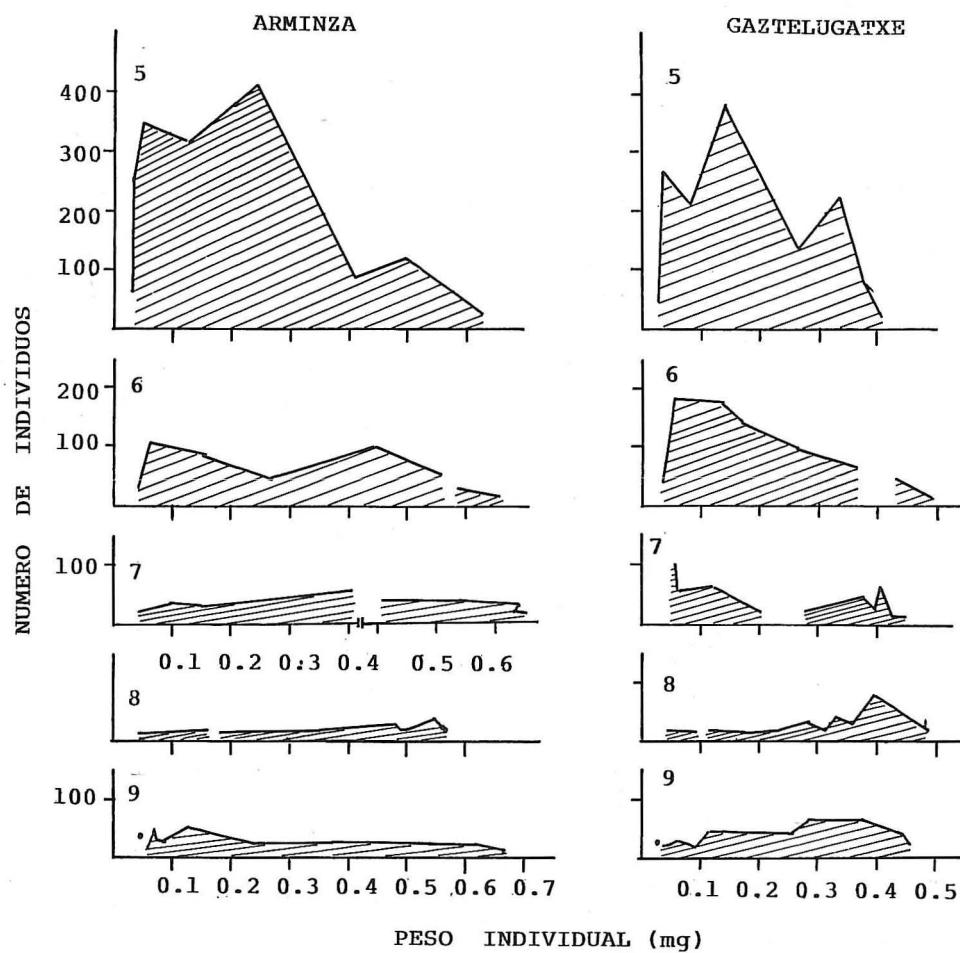


Fig. 3 - Gráfico de Allen para el cálculo de la producción de *Barnea unifasciata*, por cohortes y rasas.

Bittium al ser un animal de crecimiento lento (Borja, 1987), tiene tasas de renovación pequeñas.

En la tabla 3 se dan los valores de producción y tasas de renovación, extrapolados a un metro cuadrado, de toda la muestra.

En *Rissoa* los valores de Arminza se encuentran alrededor de 13 gr.m⁻². año⁻¹ y en Gaztelugatxe entre 16 y 18 según el método. La diferencia entre rasas puede venir dada tanto por la altura del horizonte (superior en Gaztelugatxe) como por la exposición al oleaje, pudiendo influir también la disponibilidad de alimento en Gaztelugatxe, por cuanto el número de individuos era similar an ambas rasas.

Los resultados son inferiores a los 25 gr encontrados por Vallina y Anadon (1984), debido a la alta densidad de *Rissoa* en Asturias.

En *Barlecia* los resultados obtenidos por ambos métodos son prácticamente iguales. En Arminza la producción es de 13 gr y en Gaztelugatxe de 9, la diferencia viene motivada por el crecimiento más rápido que se da en Arminza.

Bittium produce 7 gr en Arminza y 3.4-3.8 en Gaztelugatxe. La diferencia se debe a que la población en aquella rasa es más del doble que en esta (Borja, 1986 b). Los bajos resultados se deben a que las mayores abundancias se dan entre individuos jóvenes y de poco peso, encontrándose, tras lentos crecimientos, poblaciones adultas poco numerosas.

En general los datos son similares a los que se obtienen para géneros de tamaño parecido como *Hydrobia* (Wolff & Wolf, 1977; Siegismund, 1982) o *Littorina* (Burke & Mann, 1974 ; Robertson, 1979).

Según Waters (1969), Waters y Crawford (1973) y Lapchin y Neveu (1980), los macroinvertebrados bentónicos presentan tasas de renovación entre 2.5 y 5, que las especies aquí estudiadas cumplen (Tablas 2 y 3).

Según Waters (1977) y Robertson (1979) a mayor número de cohortes el P/B es más alto, pero esto no sucede con estas especies, puesto que *Rissoa* y *Barlecia*, que tienen gran número de cohortes, presentan tasas de renovación similares a las de *Bittium*.

Según Waters (1977) y Robertson (1979) a mayor número de cohortes el P/B es más alto, pero esto no sucede con estas especies, puesto que *Rissoa* y *Barlecia*, que tienen gran número de cohortes, presentan tasas de renovación similares a las de *Bittium*.

AGRADECIMIENTOS

Esta serie de tres artículos sobre la biología y ecología de tres gasterópodos intermareales es parte de una Tesis Doctoral realizada en la Universidad del País Vasco bajo la dirección del Dr. F.X. Niell, a él quiero agradecer la oportunidad de poder llevarla a cabo y los conocimientos de él aprendidos.

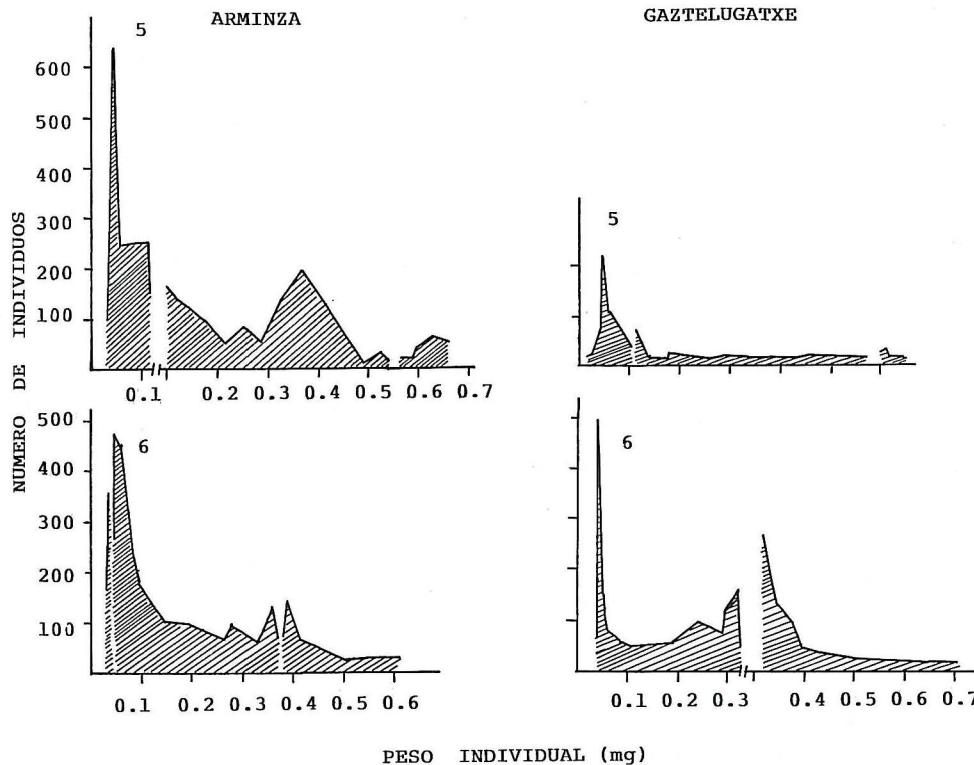


Fig. 4 - Gráfico de Allen para el cálculo de la producción de *Bittium reticulatum*, por cohortes y rasas.

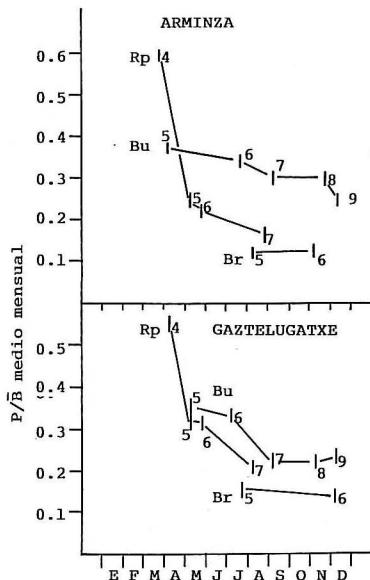


Fig. 5 - Tasa de renovación (P/B) mensual (se representa la media y desviación típica) de *Rissoa parva* (Rp), *Barleeia unifasciata* (Bu) y *Bittium reticulatum* (Br), para cada cohorte segun su época de fijación.

TABLA 2 - Producción (gr. 225 cm⁻². año⁻¹), según los métodos I y II, biomasa media (\bar{B}) y tasa de renovación (P/\bar{B}), para cada cohorte y para el total de la especie.

		ARMINZA					GASTELUGATXE						
		PRODUCCION		\bar{B}	P/\bar{B}		% INDIVIDUOS		PRODUCCION		\bar{B}	P/\bar{B}	
		I	II		I	II	POR COHORTE	I	II		I	II	
<i>Rissoa</i>	4	8.57	0.023	0.024	0.013	1.77	1.85	8.43	0.026	0.027	0.012	2.17	2.25
	5	17.34	0.051	0.048	0.026	1.96	1.85	14.48	0.061	0.068	0.021	2.9	3.24
	6	50.24	0.085	0.092	0.035	2.43	2.63	39.04	0.145	0.142	0.038	3.81	3.74
	7	23.86	0.033	0.035	0.019	1.74	1.84	38.05	0.045	0.079	0.019	2.37	4.16
	TOTAL		0.192	0.199				0.277	0.316				
<i>Barnea</i>	5	56.03	0.132	0.131	0.044	3	2.98	43.53	0.082	0.086	0.029	2.83	2.96
	6	15.66	0.044	0.041	0.016	2.75	2.56	23.74	0.046	0.045	0.017	2.7	2.65
	7	10.04	0.022	0.023	0.008	2.75	2.87	12.47	0.016	0.014	0.007	2.28	2
	8	6	0.009	0.009	0.003	3	3	8.71	0.011	0.013	0.004	2.75	3.25
	9	12.26	0.019	0.019	0.007	2.71	2.71	11.55	0.019	0.02	0.007	2.71	2.86
<i>Bitium</i>	TOTAL		0.226	0.223				0.174	0.178				
	5	43.7	0.064	0.076	0.022	2.91	3.45	27.3	0.021	0.019	0.006	3.5	3.17
	6	56.3	0.056	0.063	0.019	2.95	3.31	72.7	0.04	0.049	0.014	2.86	3.5
	TOTAL		0.12	0.139				0.061	0.068				

TABLA 3 - Producción (gr.m⁻².año⁻¹) y tasa de renovación, según los métodos I y II, para el total de la población de las tres especies en cada rasa.

	PRODUCCION		TASA RENOVACION	
	I	II	I	II
<i>Rissoa parva</i>				
Arminza	12.807	13.295	2.06	2.14
Gaztelugatxe	16.078	18.286	3.09	3.51
<i>Barleeia unifasciata</i>				
Arminza	13.275	13.091	2.9	2.86
Gaztelugatxe	9.381	9.53	2.75	2.78
<i>Bittium reticulatum</i>				
Arminza	6.555	7.576	2.93	3.39
Gaztelugatxe	3.406	3.836	3.03	3.4

Resumen : Se han realizado estimas sobre la producción de los gasterópodos *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bittium reticulatum*, en seis poblaciones de estas especies que viven en la Costa Vasca (N de España).

Halopteris scoparia, alga sobre la que habitan dichas especies, tiene una producción de 361 gr (peso seco sin cenizas).m⁻². año⁻¹ y una tasa de renovación de 2.39 a 2.57. Los valores de producción secundaria (en gr peso seco sin cenizas.m⁻². año⁻¹) han sido: 12.8 a 18.3 para *R. parva*, 9.3 a 13.3 para *B. unifasciata* y 3.4 a 7.6 para *B. reticulatum*. La relación P/B se encuentra entre 2.06 y 3.51.

La tasa mensual media de renovación decrece de las cohortes primeras a las últimas en fijarse.

BIBLIOGRAPHIA

- AGUIRRE, M.P., 1979. Biología del mejillón (*Mytilus edulis*) de cultivo de la Ría de Vigo. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5 (276) : 107-159.
- ALLEN, K.R., 1949. Some aspects of the production and cropping of the freshwaters. *Trans. Roy. Soc. N.Z.* 77 : 222-228.
- ALLEN, K.R., 1951. The Horokiwi stream, a study of a trout population. *N.Z. Mar. Dep. Fish. Bull.* 10 : 1-238.
- ALLEN, K.R., 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 23 (2) : 163-179.
- ANADÓN, R., 1980. *Estructura y dinámica del sistema litoral rocoso de las costas de Asturias*. Mem. Fin. Beca Fund. Juan March. 251 pp.
- BAYNE, B.L. & C.M. WORRALL, 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3 : 317-328.
- BERRY, A.J. & Z. OTHMAN, 1983. An annual cycle of recruitment, growth and production in a Malaysian population of the trochacean gastropod *Umbonium vestiarium* (L.). *Est. Coast. Shelf Sci.* 17 : 357-363.
- BORJA, A., 1984. *Rissoa parva* (da Costa), *Barleeia unifasciata* (Montagu) y *Bittium reticulatum* (da Costa) (Mollusca : Gastropoda) : Estudio de la segregación de tres estrategias de crecimiento, dinámica y producción sobre *Halopteris scoparia* (L.). Mem. Tesis Doctoral, Univ. País Vasco. 250 pp.

- BORJA, A., 1986 a. Biología y ecología de tres especies de moluscos gasterópodos intermareales : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bittium reticulatum*. I. Estructura y dinámica de las poblaciones. *Cah. Biol. Mar.* 27 : 491-507.
- BORJA, A. 1986 b. Variación anual de la abundancia de *Rissoa parva* (da Costa, 1979), *Barleeia unifasciata* (Montagu, 1803) y *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778) (Mollusca : Gastropoda) sobre el alga *Halopteris scaparia* L. *Iberus*. 6 (2) : 215-227.
- BORJA, A. 1987. Biología y ecología de tres especies de moluscos gasterópodos intermareales : *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bittium reticulatum*. II. Crecimiento. *Cah. Biol. Mar.* 28 : 351-360.
- BURKE, M.V. & K.H. MANN. 1974. Productivity and production : biomass ratios of bivalve and gastropod populations in an eastern canadian estuary. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 31 : 167-177.
- CECCHIERELLI, V.U. & R. ROSSI. 1984. Settlement, growth and production of the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 16 : 173-184.
- CRISP, D.J., 1971. Energy flow measurements : 197-279. In : *Methods for the study of marine benthos*. Holme, N.A. & Mc Intyre, A.D. (eds.) IBP Handbook 16, Blackwell, Oxford.
- FERNANDEZ, C., 1980. *Estudios estructurales y dinámica del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la región de Cabo Peñas, con especial atención a la biología de Sacorrhiza polychides (Le Jol.) Batt.* Tesis Doctoral, Univ. Oviedo, 278 pp.
- FERNANDEZ, C., F.X. NIELL & R. ANADÓN, 1983. Comparación de dos comunidades de horizontes intermareales con abundancia de *Bifurcaria bifurcata* Ros. en las costas N y NO de España. *Inv. Pesq.* 47 (3) : 435-455.
- HEAL, O.W. & S.F. MACLEAN. 1980. Productividad comparada de dos ecosistemas : Productividad secundaria. In : *Conceptos unificadores en ecología*. Ed. Omega, Barcelona, 397 pp.
- LAPCHIN, L. & A. NEVEU. 1980. The production of benthic invertebrates : comparison of different methods. I. Theoretical populations. *Acta Oecol./Oecol. Gener.* 1 (3) : 307-322.
- McLACHLAN, A. & H.W. LOMBARD. 1981. Growth and production in exploited and unexploited populations of a rocky shore gastropod, *Turbo sarmaticus*. *The Veliger* 23 (3) : 221-229.
- NIELL, F.X., 1979. Sobre la biología de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. en Galicia. III Biometría, crecimiento y producción. *Inv. Pesq.* 43 (2) : 501-518.
- PEREZ CAMACHO, A., 1979. Biología de *Venerupis pullastra* (Montagu, 1803) y *Venerupis decussata* (Linneo, 1767) (Mollusca, Bivalvia), con especial referencia a los factores determinantes de la producción. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5 : 44-76.
- PIHL, L. & R. ROSENBERG. 1982. Production, abundance and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, Western Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 57 : 273-301.
- RICKER, W.E., 1946. Production and utilization of fish populations. *Ecol. Monogr.* 16 : 373-391.
- ROBERTSON, A.I., 1979. The relationship between annual production : biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia (Berl.)* 38 : 193-202.
- SIEGISMUND, H.R., 1982. Life cycle and production of *Hydrobia ventrosa* and *H. neglecta* (Mollusca : Prosobranchia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7 : 75-82.
- VALLINA, J.A. & R. ANADÓN. 1984. Biología de *Rissoa parva* (da Costa,) en el horizonte de *Bifurcaria* en las costas de Asturias (N. de España). 4º Simp. Ibér. Est. Benthos Mar. Lisboa (Com. oral).
- WARWICK, R.M., C.L. GEORGE & J.R. DAVIES. 1978. Annual macrofauna production in a *Venus* community. *Est. Coast. Mar. Sci.* 7 : 215-241.
- WATERS, T.F., 1969. The turnover ratio in production ecology of freshwaters invertebrates. *Amer. Nat.* 103 (930) : 173-185.
- WATERS, T.F. 1977. Secondary production in inland waters. *Adv. Ecol. Res.* 10 : 91-164.
- WATERS, T.F. & G.W. CRAWFORD. 1973. Annual production of a stream mayfly population : a comparison of methods. *Limnol. Oceanogr.* 18 (2) : 286-296.
- WESTLAKE, D.F., 1969. Macrophytes. In : *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP Handbook, 12, Vollenweider (Ed), Blackwell, Oxford.
- WOLFF, W.J. & L. WOLF. 1977. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, The Netherlands. *Est. Coast. Mar. Sci.* 5 : 1-24.