

DINÁMICA DE LA BIOMASA AÉREA EN PAJONALES DE *SCIRPUS GIGANTEUS* Y JUNCALES DE *SCHOENOPLECTUS CALIFORNICUS* EN LA ZONA FRONTAL DEL BAJO DELTA DEL RÍO PARANÁ (ARGENTINA)

ABOVEGROUND BIOMASS DYNAMICS IN MARSHES OF *SCIRPUS GIGANTEUS* AND *SCHOENOPLECTUS CALIFORNICUS* IN THE FRONTAL ZONE OF THE LOWER DELTA OF THE PARANÁ RIVER (ARGENTINA).

Paula Pratolongo y Patricia Kandus

*Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Departamento de Ecología Genética y Evolución, Ciudad Universitaria,
pabellón 2, piso 4 (1428), Buenos Aires, Argentina.
E-mail: paulapra@ege.fcen.uba.ar*

RESUMEN

Estudiamos la evolución, a lo largo de un ciclo anual, de distintos parámetros que describen la dinámica de la biomasa aérea en un pajonal de *S. giganteus* en el interior de una isla madura y en un juncal de *S. californicus* en un banco de reciente formación. Comparamos ambos sistemas en función de la productividad primaria neta aérea de la especie dominante, la cantidad de biomasa verde y seca en pie a lo largo del año y la tasa anual de descomposición. Los resultados obtenidos indican que, si bien los valores medios de productividad primaria en los juncales de *S. californicus* son más altos que en los pajonales de *S. giganteus* ($1999,41 \pm 211,97$ y $1866,09 \pm 258,55$ g m⁻² año⁻¹, respectivamente) esta diferencia no es significativa ($t=1,26$, $P>0,05$). Sin embargo, los pajonales de *S. giganteus* mostraron una mayor capacidad para retener la biomasa producida, ya sea como biomasa seca en pie o como biomasa seca depositada sobre la superficie del suelo. Además, en los juncales de *S. californicus* el periodo de floración se extiende prácticamente a lo largo de todo el año y en el momento de máxima floración todos los tallos presentaron estructuras florales. En los pajonales de *S. giganteus*, en cambio, sólo aparecieron matas con flor entre septiembre y febrero y sólo florecieron el 10,8% de las matas presentes.

Palabras clave: humedales de agua dulce, *Scirpus giganteus*, *Schoenoplectus californicus*, productividad primaria neta, biomasa

ABSTRACT

We studied through an annual cycle, the evolution of several parameters describing the aboveground biomass in a *S. giganteus* marsh, that grows in the interior of a mature island, and in a *S. californicus* marsh, that grows in a recently formed bank. We compared both systems on the basis of the net aboveground primary production of the dominant species, the amounts of green and standing dead biomass through the year, and the decomposition rate. Results indicate that mean primary production values on *S. californicus* marshes are higher than those on *S. giganteus* ones (1999.41 ± 211.97 and 1866.09 ± 258.55 g m⁻² year⁻¹, respectively), but there are no significant differences between sites ($t=1,26$, $P>0,05$). However, *S. giganteus* marshes showed a greater ability in retaining the produced biomass, either as standing dead or as dead biomass set down on the ground surface. Furthermore, in the *S. californicus* marsh the flowering period extended roughly through the whole year, with every stem showing flowering structures at the bloom peak. In the *S. giganteus* marsh, on the other hand, flowering tussocks only appeared from September to February, and just 10.8% of the mats flourished.

Key words: freshwater wetlands, *Scirpus giganteus*, *Shoenoplectus californicus*, net primary production, biomass

INTRODUCCIÓN

Desde un punto de vista ecológico, las islas del Bajo Delta del río Paraná pueden ser consideradas como humedales costeros sometidos a mareas de agua dulce. Aunque estos tipos de humedales no han sido tan estudiados como otros ambientes costeros, resultan particularmente interesantes porque reciben el subsidio energético de las mareas pero, al mismo tiempo, no están sometidos al estrés de una alta salinidad y por lo tanto se espera que sean aún más productivos que los humedales costeros de agua salada (Mitsch y Gosselink 2000).

En los humedales, la interdependencia entre el régimen hidrológico y el patrón geomorfológico es reconocida como un factor determinante de la presencia de los ecosistemas y del funcionamiento del paisaje. Cambios en el régimen hidrológico, tales como la variación en la frecuencia de los pulsos de inundación, los niveles de anegamiento y la velocidad del flujo del agua, determinan cambios notorios y aún drásticos en la biota y los procesos que ocurren en los ecosistemas (Brinson 1993).

Muchos investigadores han encontrado relaciones estrechas entre distintos parámetros hidrológicos y la respuesta de los ecosistemas de humedal (Mitsch y Ewel 1979, Gosselink *et al.* 1981). Un concepto teórico general dentro de la ecología de humedales es que la dirección y energía cinética del flujo de agua son factores reguladores del funcionamiento de los humedales y que existe una relación directa entre la circulación del agua y la productividad primaria neta (Brinson *et al.* 1981). El movimiento del agua es considerado como un subsidio para la mayoría de los humedales debido a que es capaz por ejemplo, de movilizar nutrientes, dispersar propágulos y proveer de oxígeno a los sistemas radiculares (Cronk y Fennessy 2001).

El área en que se desarrolla este trabajo se encuentra ubicada en la desembocadura del río Paraná y forma parte uno de los sistemas de humedales más importantes de Sudamérica. La cuenca del río Paraná drena un área de aproximadamente 2.600.000 km² y aporta una descarga anual de sedimentos de aproximadamente 150 millones de toneladas en el estuario del Plata (Orfeo y Stevaux 2002). En la porción terminal de este extenso mosaico de humedales se encuentran las islas del Bajo Delta del río Paraná, que cubren un área de aproximadamente 2.700 km² (Parker y Marcolini 1992) y constituyen un delta en activa

acreción. El régimen hidrológico de la zona frontal del Bajo Delta está directamente influenciado por las mareas del estuario del Plata, cuyo rango normal es de aproximadamente 1 m. Sin embargo, cuando soplan vientos fuertes del cuadrante sudeste, denominados localmente “sudestadas” se registran amplitudes de hasta 4 m (Piccolo y Perillo 1999).

Dentro de esta zona frontal puede diferenciarse una porción interior, formada por islas maduras relativamente pequeñas, definidas por el curso de grandes ríos y arroyos que se abren en forma de abanico a medida que los ríos principales se acercan al estuario. Estas islas tienen forma de cubeta, con una depresión central y un albardón perimetral bien desarrollado. Los bajos del interior de las islas están ocupados por praderas de herbáceas graminiformes, denominadas localmente pajonales y dominadas por *Scirpus giganteus*. Esta ciperácea crece formando extensas asociaciones casi monoespecíficas, en las que puede haber diferentes arbustos y algunos árboles (*Erithrina crista-galli*) aislados, pero con muy bajas coberturas (Kandus *et al.* 2003). Excepto durante mareas extraordinarias, el elevado albardón perimetral impide la entrada del agua al interior de las islas por lo que, en condiciones normales, el agua permanece estancada en las zonas bajas y sólo se registran flujos superficiales bidireccionales durante las pleamares de gran magnitud que ocurren durante las sudestadas.

A diferencia del interior de las islas maduras, los bancos de sedimentos recientemente depositados que ocupan el área de activa acreción en el frente de avance, se encuentran sujetos a la acción permanente de las mareas y son sometidos constantemente a flujos de agua superficiales bidireccionales de alta energía. La especie que coloniza estos bancos es otra ciperácea, *Schoenoplectus californicus*, que crece formando extensas praderas donde frecuentemente se encuentran especies acuáticas errantes como *Pontederia cordata* y *Eichornia* spp (Kandus *et al.* 2003).

En este trabajo proponemos comparar la evolución, a lo largo de un ciclo anual, de distintos parámetros que describen la dinámica de la biomasa aérea en los ambientes dominados por *S. giganteus* en el interior de las islas maduras y en bancos de reciente formación, dominados por *S. californicus*. Bajo la hipótesis general de que la interdependencia entre el régimen hidrológico y el patrón geomorfológico determinan la estructura y

DINÁMICA DE PAJONALES Y JUNCALES EN EL DELTA DEL PARANÁ

funcionamiento de los ecosistemas de humedal, se propone comparar a los juncales de *S. californicus* con los pajonales de *S. giganteus* en función de la PPN aérea anual de la especie dominante, la cantidad de biomasa verde, biomasa de estructuras reproductivas y biomasa seca en pie presente en distintas fechas a lo largo del año, así como la tasa anual de descomposición.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre agosto de 2002 y agosto de 2003 se llevó a cabo el trabajo de campo en un pajonal de *S. giganteus* en el interior de una isla ubicada aproximadamente 7 km río arriba de la desembocadura del río Paraná. Debido a que se

trata de una especie perenne, sin una estación marcada de crecimiento, con yemas ubicadas en rizomas debajo de la superficie y con hojas de más de un metro de altura que crecen envolviendo apretadamente a la yema, los métodos comúnmente usados para determinar la PPN en macrófitas no resultan apropiados. En este caso, utilizamos un método que combina el marcado y cosecha de matas enteras, que ha demostrado ser muy eficiente para la determinación de la PPN aérea de esta especie (Pratolongo *et al.* 2005).

En la primera fecha de muestreo establecimos 10 parcelas de 50 x 50 cm en un stand monoespecífico de *S. giganteus* y marcamos todas las matas vivas presentes en cada parcela, atravesando cada mata en el nivel del suelo con

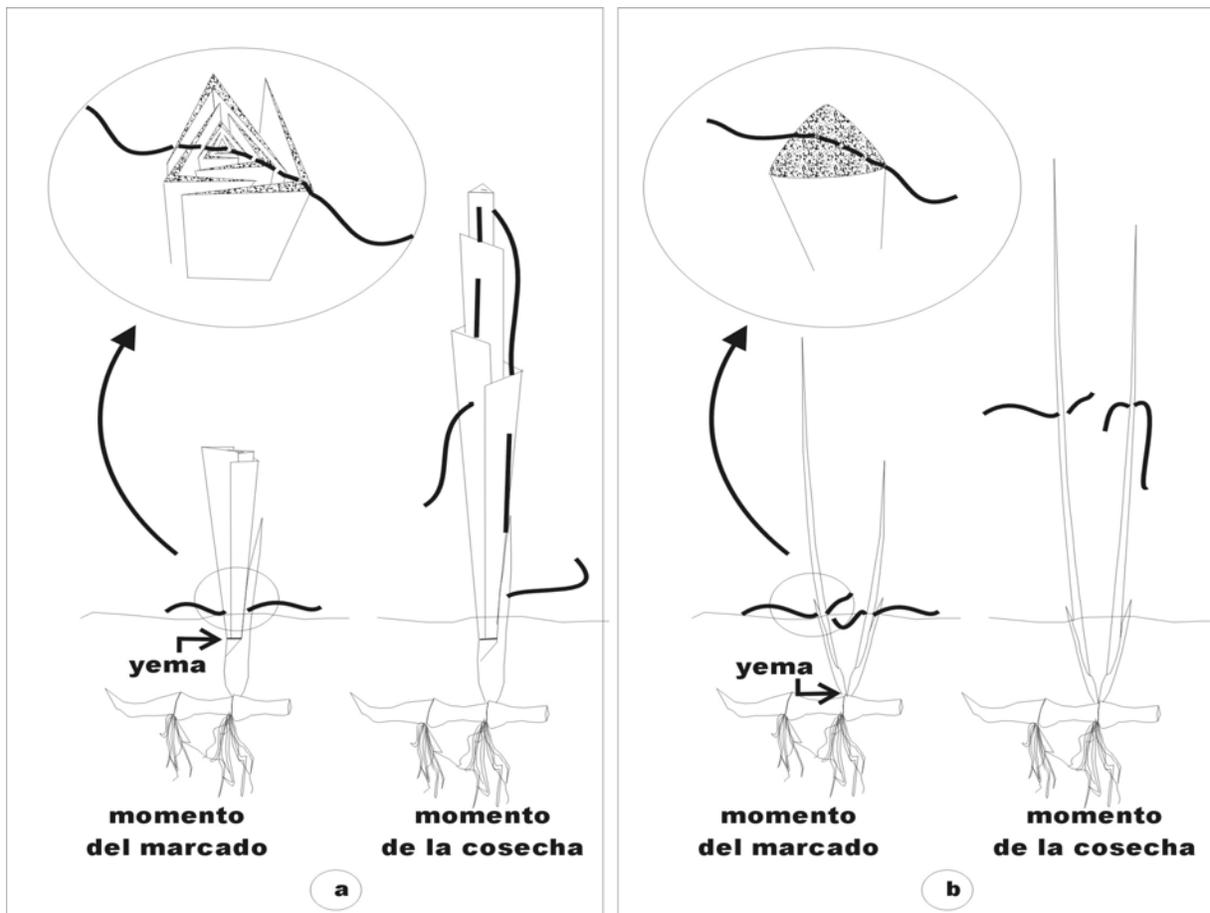


Figura 1. Forma de crecimiento de *S. giganteus* (a) y *S. californicus* (b) indicando, en cada caso, la posición del hilo en el momento de marcado y su posición luego de transcurrido un periodo de tiempo.

una aguja de acero y un hilo de poliéster. Debido a que la yema de crecimiento se encuentra debajo del punto de marcado, a medida que las hojas crecen el punto en el cual el hilo las atraviesa se va alejando del suelo (Figura 1a). En las fechas de muestreo sucesivas, todos los *ramets* presentes en las parcelas marcadas en la ocasión anterior fueron cortados en el nivel del suelo, 10 nuevas parcelas fueron establecidas y las matas presentes en ellas fueron marcadas.

El material cosechado en cada ocasión fue llevado al laboratorio y cada hoja se cortó a la altura en que fue atravesada por el hilo en el momento de marcado. Para cada hoja, la porción por debajo de la marca fue considerada como tejido producido durante el intervalo entre marcado y cosecha. También pertenecen a esta categoría las hojas enteras de cualquier nueva mata que hubiera aparecido luego de la fecha de marcado. En el caso de matas vegetativas sólo aparecieron hojas en el material cosechado, pero en las matas reproductivas aparecieron el tallo, las espiguillas y las hojas del involucro. Todas estas estructuras fueron clasificadas en conjunto como tallos florales. Una vez separado el material fue secado durante 72 h a 60 °C y pesado.

La productividad media por parcela durante cada periodo de muestreo se estimó como la suma del peso seco de los tejidos producidos por cada mata. Para estimar la productividad primaria neta anual debida a la producción de hojas, se calculó la producción media de tejidos foliares por unidad de área y por periodo de muestreo y se sumaron las medias sobre un periodo anual. Como las medias provienen de parcelas diferentes, evaluadas en fechas diferentes fueron consideradas independientes y la varianza anual se calculó como la suma de las varianzas de cada intervalo de muestreo. Para estimar la productividad debida a tallos florales se calculó su biomasa media por unidad de área, para cada intervalo de muestreo. La productividad primaria neta anual debida a tallos florales se calculó como la máxima biomasa alcanzada por unidad de área a lo largo de todo el año. Finalmente, la productividad primaria neta aérea total se calculó como la suma de la productividad primaria debida a hojas y tallos florales.

El trabajo de campo para determinar la PPN aérea en *S. californicus* se llevó a cabo entre julio de 2002 y julio de 2003 en un banco de reciente formación ubicado en la zona denominada Bajos

del Temor. En esta especie la producción de biomasa no se da por aparición y crecimiento de hojas sino por elongación del tallo fotosintético. Como los tallos se desarrollan a partir de yemas de crecimiento ubicadas en rizomas enterrados, utilizamos un procedimiento similar al anterior con la diferencia de que, en este caso, el hilo atraviesa el tallo a nivel del suelo (Figura 1b). La biomasa cosechada se clasificó entonces en tejidos producidos durante el intervalo de muestreo (las secciones de tallo que se encuentran por debajo del hilo y tallos enteros que aparecieron luego de la fecha de marcado), tejidos verdes remanentes y tejidos secos. Nuevamente, el material cosechado se secó en estufa y se pesó y la productividad primaria neta aérea fue estimada en forma similar al caso anterior. Finalmente, para probar si las estimaciones obtenidas en ambos sitios mostraron diferencias significativas, se utilizó la aproximación de Welch para la prueba de *t*, que permite comparar dos medias aún en casos en que las varianzas no son homogéneas (Zar 1998).

La evaluación de la tasa de descomposición se realizó únicamente en el pajonal de *S. giganteus*. En los bancos de reciente formación del frente de avance, la influencia directa del régimen de mareas del estuario produce flujos superficiales de tal energía que impiden que cualquier material se deposite sobre la superficie. La biomasa senescente, en cambio es removida rápidamente del sistema sin dar lugar a que ocurra el proceso de descomposición.

Para determinar la tasa de descomposición en el pajonal de *S. giganteus* colocamos un total de 25 bolsas de malla de poliéster con un poro de 2 mm que previamente se llenaron con hojas secas de plantas cosechadas en el sitio de muestreo. En cada bolsa numerada se colocaron aproximadamente 10g de material secado durante 72 h en estufa a 60 °C. Se determinó el peso seco exacto del material colocado en cada bolsa y se las ubicó en el campo, asegurando cada una a la base de matas debidamente señalizadas. Cinco de las bolsas fueron retiradas inmediatamente después de colocadas, con el fin de determinar la cantidad de material que se pierde durante el manipuleo. El resto de las bolsas se fueron retirando en cuatro fechas distintas a lo largo del mismo ciclo anual considerado para la evaluación de la PPN.

El material retirado fue trasladado al laboratorio y las bolsas se enjuagaron cuidadosamente para retirar los sedimentos

inorgánicos adheridos al material en su interior. Los tejidos remanentes se secaron nuevamente y se determinó el peso seco del material remanente en cada bolsa. La tasa anual de descomposición se estimó como la pérdida media de biomasa por bolsa más la pérdida media estimada por manipuleo.

RESULTADOS

La PPN aérea de *S. giganteus* estimada durante el ciclo de crecimiento considerado en este trabajo fue de $1866,09 \pm 258,55 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (media + desviación estandar). Como se describió en la metodología, a esta estimación contribuyen la producción de hojas y la producción de estructuras florales (tallos, espiguillas y hojas del involucre). La PPN atribuible a hojas fue estimada en $1819,29 \pm 244,48 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que la productividad debida a estructuras florales fue

estimada en $46,80 \pm 26,60 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

La producción de tallos florales tuvo lugar a partir del mes de septiembre. Las estructuras florales alcanzaron su máximo desarrollo en el mes de diciembre (Figura 2a) y la parte aérea de todas las matas que desarrollaron estructuras florales se transformó en biomasa seca antes de fines de febrero. En el momento de máxima floración, sólo el 10,8 % de los *ramets* cosechados correspondieron a matas en estado reproductivo. Teniendo en cuenta la densidad media de *ramets* para la fecha de muestreo correspondiente, se estimó una cantidad máxima de $3,2 \pm 0,6$ matas con flor por m^2 para el periodo considerado.

En la curva correspondiente a la PPN acumulada en cada periodo (Figura 2b) se observa una mayor pendiente entre diciembre y febrero lo cual indica que, aún cuando hubo crecimiento a lo largo de todo el ciclo considerado, los incrementos

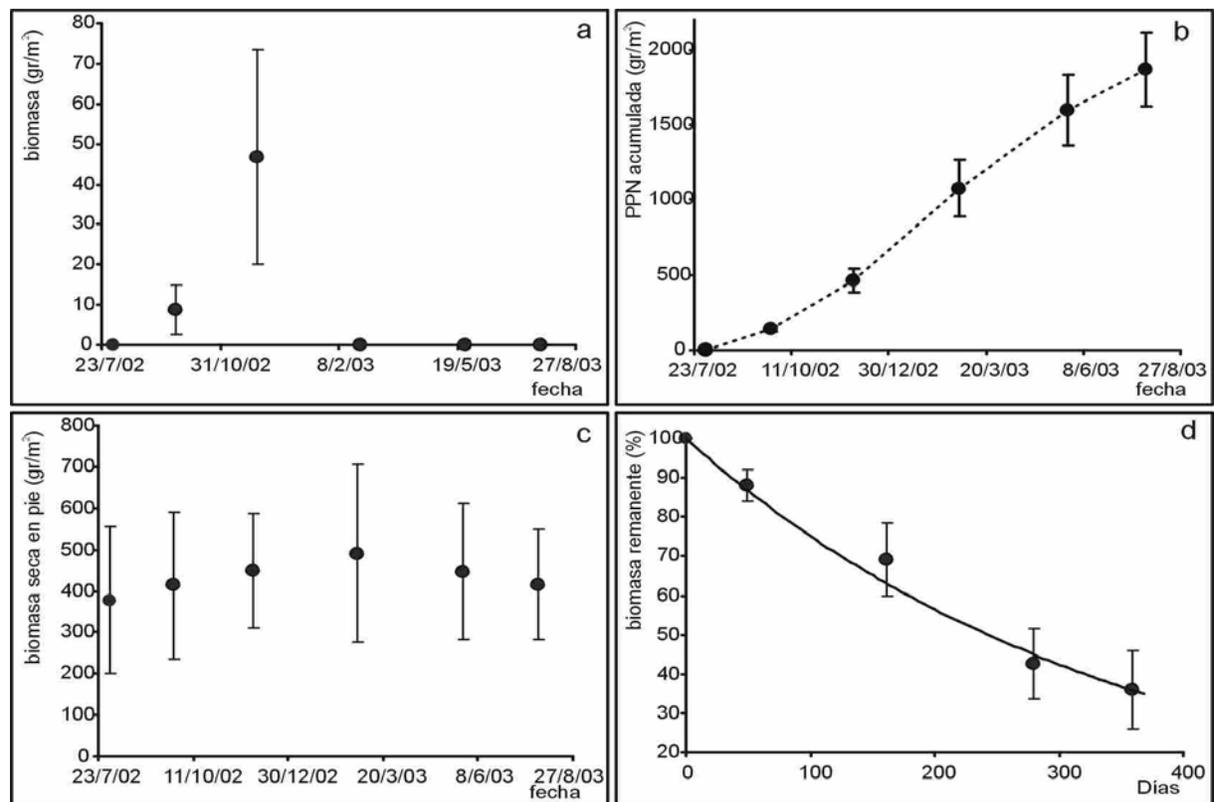


Figura 2. Dinámica de la biomasa aérea en el pajonal de *S. giganteus*. a) biomasa correspondiente a estructuras florales, b) PPN aérea acumulada lo largo del año, c) biomasa seca en pie, d) curva de descomposición. En todos los casos, los valores indicados corresponden a la media \pm desviación estándar.

diarios en la biomasa fueron mayores en esta época del año. Aunque tampoco se observó una estación marcada de senescencia, una mayor cantidad de biomasa seca en pie fue cosechada hacia fines de febrero (Figura 2c), hacia el final del periodo de floración y una vez que muere la parte aérea de las matas que florecieron.

La curva de descomposición obtenida para *S. giganteus* durante el periodo de muestreo fue (Figura 2d):

$$\% \text{ de biomasa remanente} = 101,79 e^{-0,003 * \text{días transcurridos}} \quad (R^2=0,99)$$

Según esta curva, al final del ciclo anual considerado aún permanecía dentro de las bolsas una importante proporción de la biomasa colocada al inicio de los muestreos ($0,35 \pm 0,13$, proporción media \pm desviación estándar). Asumiendo un escenario en el que esta tendencia permanece invariable en el tiempo y extrapolando la curva de descomposición se estimó que para alcanzar la descomposición del 95% del material senescente debe transcurrir un lapso de 1005 días.

Si se efectúa un balance general de la dinámica de la biomasa aérea durante este periodo se puede establecer que a lo largo del ciclo anual considerado se incorporó al sistema un valor medio de $1866,09 \text{ g m}^{-2}$ de biomasa de *S. giganteus*. Tomando los valores medios de biomasa seca en pie al inicio y al final del ciclo ($377,20$ y $415,20 \text{ g m}^{-2}$, respectivamente) se puede estimar que durante este periodo se depositó sobre la superficie del suelo un valor medio de $1831,09 \text{ g m}^{-2}$ de biomasa seca. Considerando la curva de descomposición obtenida durante el mismo periodo y en ausencia de flujos horizontales de agua u otro mecanismo de remoción del material depositado, al final del ciclo anual permanecería aún sobre el suelo una cantidad media de $640,88 \text{ g m}^{-2}$ de biomasa seca que no alcanzó a descomponerse.

A partir del trabajo realizado en el juncal de *S. californicus* se pudo determinar que la PPN aérea de la especie en el mismo periodo fue de $1999,41 \pm 211,97 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. En este caso, las estructuras vegetativas consisten en tallos fotosintéticos carentes de hojas, y la PPN debida a estas estructuras fue estimada en $1931,37 \pm 208,74 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que la productividad debida a estructuras florales fue estimada en $68,04 \pm 36,89 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Aunque en este caso la PPN aérea media es mayor que en el pajonal de *S. giganteus*, los resultados obtenidos en la prueba de *t* indicaron que esta diferencia no es significativa ($t=1,26$,

$P>0,05$).

Sin embargo, aun cuando ambos sitios no difieren estadísticamente en su productividad primaria, los resultados obtenidos mostraron importantes diferencias en otros aspectos de la dinámica de la biomasa. En el juncal de *S. californicus*, a diferencia del caso anterior, la floración se extendió prácticamente a lo largo de todo el año (Figura 3a). Aparte de la extensión del periodo de floración, otra diferencia notable entre ambos sistemas es que al momento de máxima floración absolutamente todas las varas cosechadas

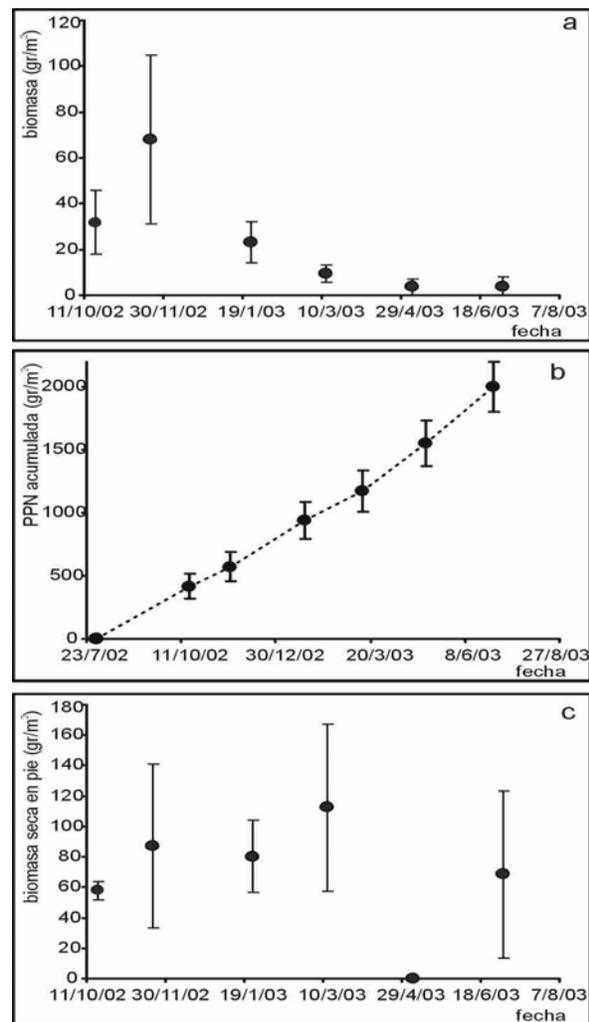


Figura 3. Dinámica de la biomasa aérea en el juncal de *S. californicus*. a) biomasa correspondiente a estructuras florales, b) PPN aérea acumulada lo largo del año, c) biomasa seca en pie. En todos los casos, los valores indicados corresponden a la media \pm desviación estándar.

presentaron estructuras florales con algún grado de desarrollo, a diferencia de la baja proporción de matas que florecieron en *S. giganteus*.

De la misma forma que en el caso anterior, se muestran la PPN acumulada a lo largo del ciclo anual (Figura 3b) y la biomasa seca en pie cosechada en cada fecha de muestreo (Figura 3c). En ninguno de los dos parámetros se observó una tendencia estacional a lo largo del año y esto se evidenció en forma particular en la cantidad de biomasa seca en pie. En el muestreo realizado en el mes de mayo, a pesar de tratarse de un sitio ubicado a latitudes medias y durante el otoño, en la biomasa cosechada no aparecieron varas secas. Como se describió en las características del área de estudio, estos ambientes están sujetos a la influencia directa del régimen de mareas del estuario del Plata. Pocos días antes de la fecha de muestreo se registró una fuerte sudestada, que provocó en la zona importantes repuntes del río y movimientos del agua con alta energía. Es posible, entonces, que la dinámica de la biomasa seca en pie en este ambiente esté regulada principalmente por los movimientos de arrastre del agua, más que por fenómenos estacionales de crecimiento y senescencia.

Comparando ambos ambientes en función de la proporción de biomasa verde y seca presente a lo largo del ciclo anual puede verse que, coherentemente con lo que acaba de señalarse los pajonales de *S. giganteus* son capaces de retener una mayor proporción de la biomasa producida como biomasa seca en pie (Figura 4).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que la dinámica de la biomasa aérea difiere notablemente entre ambos sistemas, aun cuando la productividad primaria neta aérea de la especie dominante no presenta diferencias significativas. Los pajonales de *S. giganteus* del interior de las islas maduras han demostrado una gran capacidad para acumular biomasa sin descomponer, debido a que son sistemas en los que se combinan una alta productividad con una relativamente baja capacidad para descomponer la biomasa depositada sobre el suelo. Dada la dinámica natural de estas islas, esta materia orgánica acumulada sería removida del sistema principalmente a través de los flujos superficiales de agua que se generan durante repuntes excepcionales del estuario del Plata o

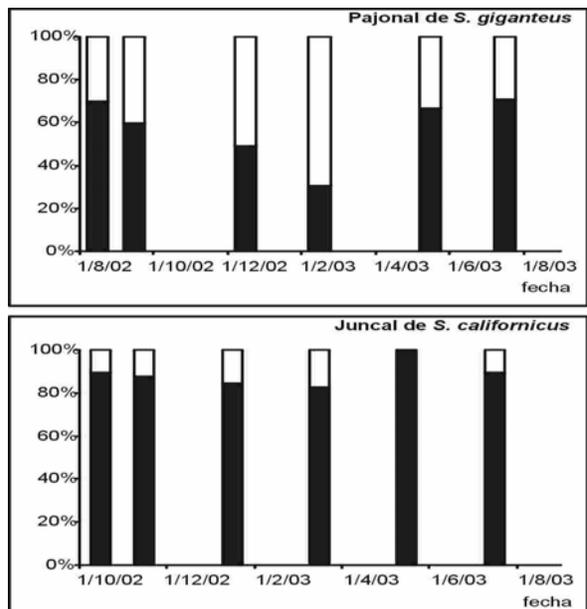


Figura 4. Relación porcentual de biomasa verde (negro) y biomasa seca en pie (blanco) para cada ambiente, en cada fecha de muestreo.

crecientes muy importantes del río Paraná. Como estos fenómenos se producen con baja frecuencia, los pajonales del interior de las islas atravesarían por periodos largos de tiempo en donde predominan los procesos de acumulación de materia orgánica.

En los bancos de reciente formación, por el contrario, los flujos superficiales bidireccionales de alta energía provocados por la influencia directa del estuario impiden la acumulación de biomasa seca. Como indican estos resultados, la alta energía de los flujos de agua a los que están sometidos estos bancos hace que el sistema no sea capaz de retener la biomasa aérea senescente, la cual se exporta en forma casi instantánea.

Evaluar los ciclos de la biomasa resulta muy importante para comprender el funcionamiento un sistema de humedales tan complejo como lo son las islas del Bajo Delta del río Paraná.

Lamentablemente, en este trabajo no se ha contemplado la dinámica completa de la biomasa y quedan aún flujos de materia sin cuantificar, en especial aquellos relacionados con la dinámica de la biomasa subterránea. Dada la forma de crecimiento de ambas especies y su naturaleza clonal, con un extenso desarrollo de sistemas rizomatosos, la dinámica de la biomasa subterránea es un punto que se debe tener en cuenta en futuras

evaluaciones.

Sin embargo, aunque no se han estudiado la totalidad de las interacciones entre los distintos compartimentos de la biomasa, los resultados obtenidos constituyen las primeras estimaciones tendientes a comprender con profundidad el funcionamiento de estos ambientes y su relación con los factores hidrológicos que ejercen su influencia sobre ellos.

LITERATURA CITADA

- BRINSON, M. M., A. M. LUGO y S. BROWN. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:123-161
- BRINSON, M. M. 1993. A hidrogeomorphic classification for wetlands. Final report. Wetlands Research Program. Technical Report WRP-DE-4. U. S. Army Corps of Engineers.
- CRONK, J. K. y M. S. FENNESY. 2001. *Wetland Plants: Biology and Ecology*. CRC Press LLC, Boca Raton.
- GOSELINK, J. G., S. E. BAYLEY, W. H. CONNER, R. E. TURNER. 1981. Ecological factors in the determination of riparian wetland boundaries. Pp 197-222, *in* Clark, J. R. y J. Benforado (ed.): *Wetlands of Bottomland Hardwood Forests*. Elsevier Scientific Publications Co., New York.
- KANDUS, P., A. I. MALVÁREZ y N. MADANES. 2003. Estudio de las comunidades de plantas herbáceas de las islas bonaerenses del Bajo Delta del río Paraná (Argentina). *Darwiniana* 41:1-16
- MITSCH, W. J. y K. C. EWEL. 1979. Comparative biomass and growth of cypress in Florida wetlands. *American Midland Naturalist* 101:417-429
- MITSCH, W. y J. GOSELINK. 2000. *Wetlands* 3rd edition. Van Nostrand, New York.
- ORFEO, O. y J. STEVAUX. 2002. Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of the Paraná River (Argentina and Brazil). *Geomorphology* 44:309-322
- PARKER, G. y S. MARCOLINI. 1992. Geomorfología del Delta del Paraná y su extensión hacia el Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47 (2): 243-249.
- PICCOLO, M. C. y G. M. E. PERILLO. 1999. Estuaries of Argentina: a review. Pp 101-132, *in* Perillo, G. M. E., M. C. Piccolo y M. Pino Quivira (eds.): *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Environmental Science Series, Springer-Verlag, Berlín
- PRATOLONGO, P., R. VICARI, P. KANDUS y I. MALVÁREZ. 2005. A new method for evaluating net aboveground primary production (NAPP) of *Scirpus giganteus* (Kunth). *Wetlands* 25:228-232
- ZAR, J.H. 1998. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc.,

Recibido 16 febrero 2005; revisado 27 abril 2005; aceptado 11 junio 2005