

Limnología para pascólogos

RAMÓN MARGALEF

Departamento de Ecología. Universidad de Barcelona. Barcelona

RESUMEN

Se trata de poner de manifiesto paralelismos en diversas áreas de la ecología, empezando por las limitaciones que son comunes a todos los sistemas y por las diferencias entre los ecosistemas acuáticos y los terrestres. Las formaciones pratenses destacan entre las comunidades terrestres por su carácter extremo y tienen algunas características que las asemejan a los ecosistemas acuáticos. Se describen las características de los lagos eutróficos, oligotróficos y distróficos, y de los ecosistemas herbáceos correspondientes: prados abonados o artificiales (eutróficos), prados naturales de pastoreo poco intensivo (oligotróficos) y vegetación herbácea de suelos ácidos y turbosos (distróficos).

Confieso que el encabezamiento de esta conferencia es un plagio intencionado del de un inspirador artículo de Hutchinson, titulado *Copepodology for the ornithologist*. Desearía imitarle en la tarea de poner de manifiesto paralelismos que ocurren en áreas diversas de la ecología, lo cual es construir teoría ecológica, a riesgo de incurrir en anatema entre los cultivadores de la ciencia de los prados, por dedicarse a los "ejercicios increíblemente teóricos" a los que se refiere WHYTE (1974, pág. 162).

En los libros de divulgación sobre oceanografía y limnología es un lugar común decir que el plancton vegetal representa los pastos de las aguas y más concretamente se compara al plancton vegetal con una pradera pulverizada y suspendida en el agua. Aceptando esta analogía como punto de partida, un examen más ceñido y más crítico de las semejanzas y las diferencias nos permitirá, de una parte, identificar las distintas formas de funcionar que distinguen a los ecosistemas terrestres de los acuáticos y, en segundo lugar, descubrir notables paralelismos entre los diferentes tipos de prados o pastos y los diversos tipos de lagos. Creo que algunas de estas analogías y correspondencias pueden ayudar a entender mejor la biología de los pastos y esta es la única y pobre excusa de ocupar este tiempo.

ALGUNAS LIMITACIONES COMUNES A TODOS LOS ECOSISTEMAS

La ecología contempla los sistemas naturales en su unidad, lo que lleva a reconocer los límites de lo posible. El desarrollo de la termodinámica acabó con los intentos de conseguir el movimiento continuo. El desarrollo de la teoría de la información ha eliminado toda esperanza de gratuidad en la adquisición y comunicación de información. La ecología puede tener la misión útil de hacer ver la imposibilidad de ciertos supuestos.

Existen limitaciones fundamentales comunes a los ecosistemas acuáticos y a los terrestres. Unos 400 mg. de clorofila por m² absorben el 99 % de la luz incidente: es inefectivo acumular más clorofila. Oceanógrafos y limnólogos se dieron cuenta, hace algunos años, de la existencia de este límite, por estar habituados a evaluar el plancton vegetal en términos de clorofila. Ahora que se poseen más determinaciones de la cantidad de clorofila contenida en las hojas se ve que las cifras convergen hacia el mismo valor de 350 a 400 mg. por m² de extensión de hoja. En las comunidades planctónicas sólo en contados casos con mucha clorofila inactiva sedimentándose en profundidad se rebasa el límite de los 350 mg. por m². Las comunidades bentónicas en forma de lámina delgada sobre piedras o en el sedimento pocas veces exceden de aquel mismo límite. Pero las algas costeras de gran tamaño pueden contener más clorofila, hasta llegar a 3.000 mg. por m² de superficie ocupada. En esto se asemejan a la vegetación terrestre; en ella la relación entre la extensión de las hojas y la extensión del suelo, lo que se llama índice foliar, casi nunca es igual a la unidad. En la vegetación baja el índice foliar tiende a cuatro o a poco más; en los bosques este valor se supera frecuentemente y se encuentran índices de 6 a 8 y hasta 11. Hay, pues, un exceso de clorofila, lo cual se relaciona con la utilización de la luz, que se recibe sobre superficies oblicuas y frecuentemente después de haber experimentado una o varias reflexiones.

Tanto la concentración de clorofila como los índices foliares son datos fundamentales en la caracterización de las comunidades terrestres. Es increíble ver el descuido con que se les trata en los estudios de ecología vegetal.

Reconocer un límite superior a la cantidad de clorofila útil conduce a admitir un límite semejante a la producción primaria. En buenas condiciones de luz y de concentración de nutrientes, 1 g. de clorofila contribuye a fijar alrededor de 3,5 g. de carbono por hora. Aunque la concentración de clorofila, referida a unidad de superficie horizontal, rebase los 350 mg. por m², sólo esta cantidad está en condiciones de asimilar, por razón de la luz, de manera que la producción primaria máxima ha de acercarse a 1 g. de carbono por m² y hora ($0,300 \times 3,5 \simeq 1$). Esta producción sólo se puede superar bajo condiciones experimentales que permitan una utilización muy buena de la luz y en condiciones naturales es considerablemente más baja. La biosfera es relativamente poco eficiente en la utilización de la energía que nos llega del sol. La energía que la Tierra intercepta es de 177.000 millones de megavatios; la producción primaria total de la biosfera puede estimarse en unos 122 millones de megavatios. Aun si imaginamos condiciones óptimas de producción sobre toda la superficie de la Tierra la organización del sistema fotosintetizador de los vegetales es tal que la producción primaria no podría exceder de unos 3.000 millones de megavatios.

DIFERENCIA ENTRE LOS ECOSISTEMAS ACUÁTICOS Y LOS TERRESTRES

Sobre los continentes el espesor de la biosfera no suele rebasar los 30 m.; como es natural no se incluyen en este cómputo los organismos suspendidos o que vuelan a través de la atmósfera, que están sólo de paso. En las aguas el espesor de la capa iluminada suficientemente para la vida de los productores primarios puede rebasar los 50 metros, pero no mucho más o pocas veces. Además, y hacia abajo, existe un gran espesor de agua en el cual es posible la vida, aunque en dependencia de la que se desarrolla en las capas inmediatas a la superficie.

En los ecosistemas terrestres tanto la biomasa media como la producción primaria son más elevadas que en los acuáticos. La unidad de superficie de los continentes produce, por término medio, tres veces más que la unidad de superficie de las aguas. En lo que se refiere a biomasa, la diferencia es aún mayor, porque los ecosistemas terrestres se caracterizan por una tasa de giro o renovación (*turnover*) relativamente lenta. El significado e importancia relativa de plantas y animales difieren también en los dos tipos de ecosistemas. La relación entre la biomasa de los animales y la de las plantas oscila, en general, entre 0,1 y 2 en los ecosistemas acuáticos, mientras que en los terrestres es mucho más baja, del orden de 0,1 a 0,0002. El mecanismo de transporte vertical en los ecosistemas está organizado o muy influido por los vegetales en tierra; en las aguas aquella función está gobernada importante-mente por los animales. Es oportuno señalar que los peces tanto por una tasa de renovación elevada como por la importancia relativamente mayor de los animales, se hallan en un extremo de los ecosistemas terrestres, un poco en posición intermedia con respecto a los acuáticos.

La razón de estas diferencias se encuentra en la historia de las respectivas organizaciones, en la evolución. El fitoplancton es una comunidad seleccionada por el continuo riesgo de sedimentación, una comunidad, por tanto, adaptada a experimentar una explotación pasiva o activa. Los productores primarios consisten en células pequeñas, de alta tasa de multiplicación, ricas en clorofila y en proteína. En el agua, además, los elementos químicos tienen una mayor probabilidad de moverse hacia abajo cuando están en partículas —en forma de organismos del plancton o de detritos— que cuando están en solución. De esta forma se frena gradualmente el ciclo material condicionado por la ascensión o retorno a las capas iluminadas de los elementos que se van acumulando en las capas profundas. Los animales del plancton al comer en superficie y excretar en profundidad refuerzan el mecanismo descrito y contribuyen a retardar el ciclo material, a la vez que aumentan su control sobre el mismo. El límite hasta el que desciende el cociente producción/biomasa en el agua está regulado por el efecto de la mezcla vertical y movimientos ascendentes del agua, función a su vez de una energía auxiliar.

Cuando los organismos acuáticos hubieron enriquecido la atmósfera en oxígeno, hace unos quinientos millones de años, se formó la capa protectora de ozono, que, al absorber la radiación de onda corta permitió a la vida el ocupar la superficie de los continentes. La adopción de moléculas relativamente resistentes como la celulosa y la lignina, en la estructura de los vegetales, les permite elevarse sobre el suelo, organizar el espacio, competir por la luz y quedar a salvo de las depredaciones de ciertas formas animales. Los animales no han superado totalmente esta falta de adaptación inicial a utilizar

la celulosa. La vegetación terrestre compite por la luz y tal competencia promueve su desarrollo vertical, que conduce a una organización vertical, columnar, del transporte, a través de raíces y tallos. La biomasa vegetal se renueva con relativa lentitud especialmente la madera y las partes subterráneas. En comparación con los organismos acuáticos que suelen disponer de una concentración considerable de carbono inorgánico en el agua ambiente, el paso a la vida atmosférica representó un verdadero relevo fisiológico al utilizar el CO₂ gaseoso, y al disminuir la concentración de este gas en la atmósfera se pudo convertir en factor limitante. No es de extrañar que sólo plantas terrestres, y en particular las adaptadas a seguir una alta tasa de renovación requerida en ciertas situaciones, hayan desarrollado nuevos mecanismos fisiológicos que significan un aumento efectivo de la concentración de carbono inorgánico a disposición de las células (plantas C₄).

Por la naturaleza de muchos tejidos vegetales una gran parte del flujo en las cadenas alimentarias terrestres va por vía detrítica. Las mismas plantas controlan en gran parte la cesión de materia y energía a los otros niveles tróficos (caída de la hoja, formación de mantillo, madera muerta) y en el proceso juegan un papel principalísimo bacterias y hongos. Siempre que hay estos organismos por medio se observa una gran caída de eficiencia. La panza de los rumiantes, el ciego de los équidos corresponden a grandes bloques del ecosistema total, con su vida detrítica. Muchos insectos, y también animales del suelo (por ejemplo, lombrices, y en los países tropicales también termites, además de la fauna menos notoria), forman parte asimismo de la cadena detrítica. En consecuencia, la biomasa animal en equilibrio con los productores primarios ha de ser relativamente pequeña.

La energía auxiliar, degradada en el viento, la lluvia y la evapotranspiración acelera el transporte vertical en las comunidades terrestres y acelera su producción. El transporte horizontal es más limitado, promovido por la misma energía auxiliar (circulación de agua superficial, erosión) y en cierto grado por organismos (hongos, animales). A pequeña escala el transporte por los animales (excrementos, etc.) puede tener importancia en la organización del espacio (hormigueros, termiteros, etc.).

Las formaciones prateras siguen destacando entre las comunidades terrestres por su carácter extremo, con algunas características que las asemejan a los ecosistemas acuáticos. La concentración de clorofila, en gramos de clorofila por 100 gramos de carbono de biomasa epigea, es de 0,1 a 0,3 en prados, y ordinariamente vale entre 0,03 y 0,006 en los bosques. La tasa de renovación expresada por el cociente producción/biomasa, es próxima a la unidad en los prados, lo que indica que, en promedio, su biomasa se renueva anualmente, mientras que en los bosques dicha tasa de renovación se halla entre 0,05 y 0,15. En estas importantes características los prados ocupan una posición intermedia entre los bosques y el plancton.

La misma situación se observa al comparar las biomásas de los animales. Las lombrices pueden representar hasta 10 a 20 g. de carbono por m², y en los países tropicales los termites llegan a 1-5 gramos C/m². A ello se suman otros artrópodos que viven sobre la vegetación y en el suelo poco más de un gramo de carbono por metro cuadrado. Los mamíferos superiores, montañeses o domésticos, pueden sumar de 2 a 15 gramos más, de modo que una formación herbosa puede mantener en equilibrio una biomasa animal que excede no raramente de 50 g. de carbono por m². No existen datos suficien-

temente completos para comparar con los bosques, pero es indudable que, en relación con la biomasa vegetal, la biomasa de los animales es muy superior en las formaciones pratenses.

LA SUCESIÓN

Los principios fundamentales de la ecología son como las verdades de Perogrullo. Es estable lo que perdura y tiene más probabilidad de persistir lo que se mantiene con menos gasto. Quizá la mejor medida del progreso de una sucesión es la energía cambiada por unidad de biomasa mantenida, y el sentido de la sucesión corresponde a la disminución de dicho cociente.

Prados y pastos se pueden considerar como etapas poco avanzadas de una sucesión, puesto que en ellos, como hemos visto, la relación producción/biomasa es muy alta relativamente a otras comunidades terrestres. Toda sucesión implica invertir el exceso de producción: en el caso de las formaciones herbosas ello se impide por eliminación debida a causas diversas, al clima (heladas o sequía periódica), al fuego, a la acción de los animales, a la siega por el hombre e incluso a la erosión en terrenos de fuerte pendiente. Se puede considerar que la sucesión puede conducir a una opción entre invertir o capitalizar lo sobrante en gran cantidad de materiales muy poco activos, de bajo metabolismo (madera), o en aumentar algo menos materiales de alto metabolismo (los animales, en la pradera). Se comprende que pueda existir competencia entre los árboles y los herbívoros, y que los animales puedan desviar la evolución hacia el prado en vez de hacia el bosque. Aunque las formaciones herbosas, en general, están determinadas por el clima, en áreas próximas al bosque o en regiones de sabanas los animales impiden efectivamente el paso de la pradera al bosque, como pudo ocurrir en el margen oriental de la pradera de Norteamérica por acción del bisonte, o en algunas áreas del continente africano. Los animales se hallan en gran densidad y también con variedad notable (incluyendo mamíferos excavadores, etc.) y controlan realmente la sucesión pratense.

El clima impone una periodicidad muy marcada a la formación pratense y esto explica la persistencia de una biomasa subterránea poco activa y muy importante. La relación entre biomasa subterránea/biomasa aérea varía entre 0,5 y 6, siendo especialmente alta en suelos pobres y en regiones áridas. La periodicidad se refleja también en las adaptaciones para asegurar la germinación en fecha apropiada de los terófitos de temporada y en los ritmos anuales de productividad de las gramíneas, con una característica depresión estival, estudiados por RAPPE (1965-66) y CABALLERO.

Como consecuencia del desarrollo de parásitos (hongos) y de la actividad de insectos sobre una vegetación no muy diversificada, así como por el transporte de elementos por los animales mayores (con los excrementos) y el pisoteo, se pueden reconocer procesos cíclicos de sucesión, que se relacionan con una estructura o heterogeneidad horizontal del ecosistema pratense. En estas pequeñas sucesiones son de esperar sustituciones entre especies afines que practican distinta estrategia, primero se desarrollarían especies de crecimiento rápido preadaptadas al clareo (estrategias de la *r*), siendo reemplazadas por formas de mayor persistencia y crecimiento más lento (ejemplos

en *Avena* y *Bromus*; JAIN, 1972). Existe una analogía total con la heterogeneidad dinámica del plancton.

Pero el fuego no tiene análogo en el plancton. El fuego ha podido ser y es un factor importante en el mantenimiento de formaciones herbáceas. La selección operada por el fuego no coincide con la que se debe al diente de los animales. La presencia de animales guía la sucesión hacia la incorporación de plantas defendidas de alguna manera, o con defensas múltiples y complejas, como *Prosopis* que son espinosas y alojan hormigas. Las plantas resistentes al fuego o que se desarrollan después del fuego, como las especies pioneras en general, no tienen defensas, y esto ocurre en todas las latitudes, incluso en los trópicos, donde las plantas que se suponen con defensas abundan más. El fuego es un factor ecológico extraordinario, aunque hay plantas que parecen adaptadas al mismo, cuya frecuencia ha sido intensificada por el hombre. El fuego ha dado al hombre un dominio sobre la vegetación que los animales no habían conseguido anteriormente, habiendo contribuido a aumentar el cociente biomasa animal/biomasa vegetal. El fuego, en consecuencia, desvía las características de los ecosistemas terrestres, haciéndolos más semejantes a los acuáticos.

Bajo la acción del hombre los mamíferos salvajes han sido sustituidos por los domésticos. Paralelamente se han truncado las cadenas alimentarias al eliminar los grandes carnívoros. Los animales salvajes son probablemente más eficientes en la conversión inicial de energía, pero invierten más energía en su actividad (movimiento) que en su crecimiento y su efecto en el retorno de los materiales (excrementos, depredadores) es más uniforme. Las especies domésticas invierten más energía en el crecimiento y menos en moverse y tienden a mantener más heterogéneo el resultado del reciclado de los elementos. Las diferencias son considerables. La relación crecimiento/consumo de alimento es, por ejemplo, cinco veces mayor en el ganado vacuno que en el venado (*Odocoileus*). Aunque la biomasa de mamíferos salvajes en equilibrio con una pradera o sabana sea muy alta su productividad no garantiza la misma rentabilidad.

EVOLUCIÓN Y BIOGEOGRAFÍA

Las comunidades pratenses han podido desarrollarse en regiones de clima adecuadamente fluctuantes, sobre suelos sometidos a cambios periódicos de estructura (por ejemplo, ricos en montmorillonita) y con enriquecimiento temporal de elementos nutritivos. Su flora procede de situaciones más bien marginales, cambiantes, tras pasar un filtro selectivo favorecedor de la tasa de multiplicación. En general se trata de formaciones más propias de la zona templada. Es especialmente instructiva la comparación entre África y Sudamérica. África tiene una flora mucho más pobre que América del Sur o Indonesia, pero cuenta con un desarrollo mucho mayor de praderas y sabanas, con un mayor número de grandes animales herbívoros. Estas biotas entraron con invasiones procedentes del Norte, a favor de que el clima africano se mostró más fluctuante. Hoy día ha existido una fuerte invasión de Sudamérica por flora pastoral africana (*Hyperbania*, *Imperata*, etc.), que no tiene recíproca. Por otra parte, los llanos sudamericanos son sabanas que resultan de la destrucción del bosque, y las verdaderas llanuras herbosas pudieron ser más res-

tringidas que en Africa. Se tiene la impresión que Sudamérica ha sido más conservadora que Africa y que la evolución conjunta de la pampa y de sus desdentados es más antigua y alcanzó un estado no estrictamente comparable al del Africa actual.

Algo parecido se puede escribir en relación con los pobladores de los lagos. En los lagos africanos se manifiesta una mayor inversión de formas procedentes del Norte. Los lagos andinos son particularmente pobres, por representar ambientes relativamente jóvenes a los que no están adaptadas las biotas de agua dulce sudamericanas, maravillosamente diversificadas, pero que evolucionaron más bien en relación con los grandes ríos y sus lagunas asociadas. En los lagos andinos prácticamente no hay peces planctófagos, a diferencia de los lagos de la fosa africana, y los copépodos que viven en ellos son de tasa de renovación particularmente baja (*Boeckella*).

CORRESPONDENCIA ENTRE TIPOS DE LAGOS Y TIPOS DE COMUNIDADES PRATENSES

La clasificación de los lagos se hace tradicionalmente sobre un eje cuyos extremos se califican de eutróficos y oligotróficos, respectivamente. El lago oligotrófico es un lago equilibrado en sí mismo, con una concentración baja de elementos nutritivos, de aguas transparentes y con la reserva de oxígeno en el hipolimnion o estrato profundo que persiste hasta fines de verano. El lago eutrófico acusa la tensión de un ingreso forzado de nutrientes o de materia orgánica procedente del exterior, trabaja con eliminación de compuestos de carbono no completamente oxidados y de fósforo al sedimento y con cesión de oxígeno y nitrógeno a la atmósfera. El oxígeno del hipolimnion se agota en verano y puede producirse desnitrificación, compensada a veces, más tarde, por la fijación de nitrógeno por cianofíceas. Su ciclo acelerado conduce a un desplazamiento de los índices zooplancton/fitoplancton y bacterias/autótrofos. Los lagos denominados distróficos se asemejan a los oligotróficos por la baja concentración de nutrientes y se caracterizan además por la acidez del medio y la acumulación de materia orgánica, disuelta o detrítica, procedente en parte de la periferia del lago (turberas).

Los lagos oligotróficos pasan a eutróficos bajo la influencia humana (eutrofización), pero este proceso puede ser también natural, por ocupación paulatina del hipolimnion por sedimentos y disminución de la profundidad. Por esta razón se supuso frecuentemente que la sucesión ecológica iba de los lagos oligotróficos a los eutróficos. Pero si se examina más atentamente la situación se descubre que la correspondencia más correcta con el concepto de sucesión, tal como se desarrolló en el estudio de ecosistemas terrestres, va precisamente en sentido inverso, es decir, de la eutrofia a la oligotrofia. Precisamente, los mecanismos de eliminación de C, P, N y O del lago eutrófico, así como los cocientes desviados entre la representación de algunos grupos de organismos en ellos, son la manifestación de un proceso de estabilización, que se confunde con la sucesión y conduce, de realizarse, a una disminución de la producción primaria por unidad de biomasa. El hecho que tal retorno se consiga sólo raras veces estriba en que la eutrofización se hace crónica, es decir, la actividad humana lleva a más y no a menos el aporte de materiales de la periferia al lago. La eutrofización es una consecuencia del transporte hori-

zonal entre ecosistemas, como la polución, en general, y formas de explotación. Conviene recordar que la comparación de sucesiones en ecosistemas acuáticos y terrestres se dificulta porque los cambios del plancton, en el curso del año, son más comparables a sucesiones que al ciclo anual de la vegetación terrestre. Sin embargo, si hay alguna vegetación terrestre en la que dichos cambios se asemejan más a sucesiones, es la pratense. Otra semejanza se halla en la diversidad exagerada que pueden ofrecer ciertas comunidades al iniciarse o en reorganización: la diversidad del plancton puede ser alta, en situaciones de turbulencia y en los prados puede encontrarse también una alta diversidad no atemperada por una competencia prolongada.

Se ha señalado antes que las comunidades pratenses vienen a ocupar una posición intermedia entre comunidades terrestres más organizadas y comunidades más simples, de las que el plancton es ejemplo. Resulta tentador, por tanto, comparar los diversos tipos de lagos con distintas comunidades de la formación pratense. Existen innegables correspondencias. La explotación, con transporte horizontal, acoplamiento a otros ecosistemas y un forzar los mecanismos del ecosistema, que tienden a hacerse menos eficientes, es lo que se llama eutrofización, concepto que puede aplicarse a toda clase de ecosistemas. En realidad, establecer estas comparaciones clarifica conceptos dentro de la limnología, mientras que probablemente no representa aportación alguna de interés a la ciencia de los pastos.

TIPOS DE LAGOS Y SUS PRINCIPALES CARACTERISTICAS

	<i>Eutróficos</i>	<i>Oligotróficos</i>	<i>Distróficos</i>
Caracteres típicos ...	Lagos poco profundos sobre materiales sedimentarios recientes.	Lagos profundos que ocupan cubetas rocosas.	Acumulaciones de aguas ácidas en suelos muy lavados o turbosos.
Ciclo de los elementos	Ciclo forzado desde el exterior, cerrándose fuera (O, N, con atmósfera; C, P, con el sedimento). Desnitrificación y fijación del nitrógeno.	Mineralización total en el ciclo y baja concentración de nutrientes.	Ciclo retardado por baja concentración de nutrientes y por el frío. Alta concentración de materia húmica disuelta.
Mg P/m. ³ en superf.	Más de 15.	Menos de 10.	Menos de 5.
Transparencia, m ...	0,5-4	5-15	0,5-6
Fitoplancton:			
densidad, céls./ml.	100-100.000	10-150	40-200
mg. clorofila/m. ³	2-40	0,1-2	0,1-4
prod., gC/m. ² año	100-600	50-100	10-70
diversidad, bits.	0,1-3	3-5	3-5
algunos grupos más abundantes o característicos ...	Diatomeas. Dinoflageladas. Clorofíceas. Cianofíceas (p. p. tóxicas).	Diatomeas. Crisofíceas. Dinoflageladas.	Desmidiáceas. Euglenales.
Compuestos abundantes	Almidón, celulosa, grasa.	Grasa, sílice.	Almidón, grasa, sílice, celulosa.
Vegetación litoral ...	Area extensa, con <i>Potamogeton</i> , <i>Typha</i> , <i>Phragmites</i> .	Estrecha, con <i>Sparganium</i> , <i>Isoetes</i> , <i>Littorella</i> .	Invadiendo la superficie, <i>Sphagnum</i> , plantas carnívoras.

	<i>Eutróficos</i>	<i>Oligotróficos</i>	<i>Distróficos</i>
Heterótrofos	Abundantes.	Menos abundantes.	Relativamente abundantes, princ. hongos.
Bacterias, mgC/m. ³ .	50-200	10-15	
Zooplancton:			
Relación zoo./fitopl.	0,6-1:1	1-2:1	Alta; el zooplancton depende en parte de material detrítico procedente del exterior.
Tasa de renovación .	Rápida.	Más lenta.	
Cadenas alimentarias.	Cortas.	Largas (carnívoros en el hipolimnion).	
Migración	Frecuencia irregular.	Regular.	
Peces	Litorales. Muchos detritófagos, omnívoros o comedores de fango.	Con especies planctófagas (<i>Coregonus</i> , cíclidos).	Pocos.
Sedimento	Reductor, orgánico (gyttja). Acumula P, C.	Más oxigenado, menos orgánico.	Dy, turba.
Bentos profundo	Oligoquetos, quironómidos (<i>Chironomus</i>)	Quironómidos (<i>Tanytarsus</i>), bivalvos.	
Paso de un tipo a otro	→ Sucesión ecológica, por eliminación del exceso de elementos en el ciclo. perturbación o explotación, o combinación -- con ecosistemas terrestres, implicando un transporte (eutrofización).		

CLASIFICACION DE ECOSISTEMAS HERBOSOS O PRATENSES EN CORRESPONDENCIA CON LOS TIPOS DE LAGOS

	<i>Eutróficos</i>	<i>Oligotróficos</i>	<i>Distróficos</i>
Ejemplos típicos	Prados abonados o artificiales, de siega o sometidos a pastoreo intensivo.	Prados naturales, con su fauna propia o sometidos a pastoreo poco intensivo.	Vegetación herbácea de suelos ácidos y turbosos.
Suelo	Con horizontes perturbados.	Con horizontes A/C.	Estructura pobre.
Agua	Moderada a abundante.	Poca a moderada.	Abundante.
Ciclo de elementos ...	Desnitrificación (en suelo, rumen y excrementos) y fijación de N importantes.	Ciclo más equilibrado.	Retardado; frecuente carencia de N, Mg, Mo, etc.
Vegetación (prod. pr.):			
biomasa epigea, gC/m. ²	200-700	100-500	60-300
relación biomasa subterránea/epigea	0,4-3	1,2-5	3-6
mg clorofila/m. ²	600-1.500	300-700	300-700
prod., gC/m. ² año .	400-800	50-400	40-100
diversidad	Baja o alta.	Alta.	Baja.
algunos grupos más abundantes o característicos	Gramíneas (<i>Arrhenate-rion</i> . etc.), leguminosas.	Gramíneas (<i>Lolium-Cynosurus</i> , <i>Festuca-Bromus</i> , <i>Molinia</i> , etc.).	Ciperáceas (<i>Carex</i>), cáceas (<i>Calluna</i>), <i>Nardus</i> , tojos, musgos.

	Eutróficos	Oligotróficos	Distróficos
Selección por pastoreo	<i>Bellis, Cirsium, Euphorbia, Juncus, Plantago, Rumex</i> , umbelíferas, etc.		
Heterótrofos	Fijación de N importante.	3-13	Hongos abundantes.
bacterias, gC/m. ² ...	15-35		
Biomasa animal:			
dentro suelo, gC/m. ²	1-8	0,2-15	
encima suelo, gC/m. ²	2-25	0,4-5	
	(incluyendo ganado).		
heterogeneidad ...	Aumentada por los excrementos.		
fructuaciones ...	Incrementadas por la siega (<i>Oseimella</i> y otros dípteros, ortópteros).		
Paso de un tipo a otro	→ Sucesión ecológica, pudiendo llegar a bosque, según el clima. Roturado, desbrozado, abonado, explotación ganadera.		

BIBLIOGRAFIA

- BELL, M.K., 1974: Decomposition of herbaceous litter. *Biology of plant litter decomposition*, edit. C.H. Dickinson y G.J.F. Pugh, págs. 36-67. Academic Press, London & New York.
- CRAWFORD, M.A., edit., 1968: *Comparative nutrition of wild animals*. Symp. Zool. Soc. London, vol. 21. Academic Press, 429 págs.
- DENMEAD, O.T., 1972: The microclimate of grass communities. *The biology and utilization of grasses*, edit. V.B. Younger y C.M. McKell, págs. 155-170. Academic Press, New York & London.
- DIX, R.L., y R.G. BEIDLEMAN, edits., 1969 (+ supl. 1970): *The grassland ecosystem. A preliminary synthesis*. Range Sci. Dept. Science Series, núm. 2. Colorado State University. 437 págs.
- JAIN, S.K., 1972: Population interactions, diversity and community structure. *The biology and utilization of grasses*, edit. V.B. Younger y C.M. McKell, págs. 213-229. Academic Press, New York & London.
- HÉDIN, L.; M. KERGUELEN, y F. DE MONTARD, 1972: *Ecologie de la prairie permanente française*. Masson & Cie., Paris, 229 págs.
- HUTCHINSON, G.E., 1951: Copepodology for the ornithologist. *Ecology*, 32:571-577.
- IWAKI, H., 1974: Comparative productivity of terrestrial ecosystems in Japan, with emphasis on the comparison between natural, and agricultural systems. *Proceed. First Int. Congr. Ecology*, The Hague, págs. 40-45.
- LEE, K.E., y T.G. WOOD, 1971: *Termites and soils*. Academic Press, London and New York, 251 págs.
- MENNAUGHTON, S.J., 1969: Structure and function in California grasslands. *Ecology*, 49: 962-972.
- MARGALEF, R., 1974: *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 págs.
- MONSERRAT, P., 1974: Estructura y estabilidad del ecosistema. Relaciones en la utilización de recursos. *Seminario Ecología Univ. Sevilla, nov. 1974*.
- MORELLO, J.H., y C. SARAVIA, 1959: El bosque chaqueño. II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. *Revista Agron. NO argentino*, 3: 209-258.
- RAPPE, G., 1965, 1966: A yearly rhythm in production capacity of gramineous plants. *Oikos*, 16: 177-204, suppl. 7: 1-60.

RAPPE, G., 1968: Regular yearly variations in effect of irrigation in Southern dry regions. *Plant and Soil*, 29: 362-368.

RIESER, P.G., 1969: Competitive relationship among herbaceous plants and their influences on the ecosystem function in grasslands. *The grassland ecosystem. A preliminary synthesis*, editorial R.L. Dix y R.G. Beidleman, págs. 153-171. Colorado State Univ.

SPEDDING, C.R.W., 1971: *Grassland ecology*. Oxford, Clarendon Press, 221 págs.

WHYTE, R.O., 1974: *Tropical grazing lands: Communities and constituent species*. Dr. W. Junk Publ., The Hague, 222 págs.

LIMNOLOGY FOR THE GRASSLAND SCIENTISTS

SUMMARY

Similarities in different ecological areas are shown. Such limitations are common in all ecosystems, as differences between aquatic and terrestrial ecosystems. Grassland ecosystems are emphasized as limiting terrestrial communities and are similar with aquatic ecosystems. Eutrophic, oligotrophic and dystrophic lake ecosystems are compared with their respective grassland ecosystems: fertilized artificial grassland (eutrophic) natural grassland with very low stocking rate (oligotrophic) and grassland in acid and peaty soils (dystrophic).