

CAPÍTULO IV

LAS COMUNIDADES Y SU DISTRIBUCION

Biogeografía. — La vida ha evolucionado estrechamente adaptada al medio ambiente. Los organismos son sistemas adaptados a cumplir determinadas funciones. Quizá todos los primitivos organismos más sencillos mostraban un tipo de variabilidad parecido al de los actuales bacterios y cianofíceas; pero sobre este hipotético punto de partida se han ido desarrollando mecanismos cada vez más complejos para garantizar la estabilidad genotípica. Cambios en el genótipo y su selección en diversos sentidos han conducido a la multiplicidad de las especies, que han aparecido geográficamente aisladas, de tal forma que ambientes distantes y equivalentes han dado lugar a especies que pueden tener las mismas exigencias ecológicas, pero no son idénticas. Si los organismos fueran entidades cosmopolitas e intercambiables del tipo de los compuestos químicos, su presencia sería simple consecuencia de las propiedades del ambiente. En tal caso serían indicadores “puros” de las características físicoquímicas y para ellos la historia carecería de importancia. Entonces se podrían utilizar los organismos, es decir, la presencia de ciertas especies, para distinguir tipos ecológicos de ríos, lagos, etc., sin temor a complicaciones. Pero en realidad la organización de una especie y su misma presencia refleja un acontecer a lo largo de un tiempo en el que los incidentes momentáneos, el azar, se han acumulado para dar cierta personalidad a cada stirpe, independiente de su adaptación a cierto régimen de vida.

Podemos decir que el objeto de estudio de la biogeografía está formado por todos los hechos que afectan a la distribución de los organismos en los que interviene el elemento histórico, cuando las cosas hubieran podido ser de diversas maneras, pero ocurrieron de determinada forma por una acumulación sucesiva y única de causas imprevisibles. A este capítulo pertenece, por tanto, la heterogeneidad de las poblaciones iniciales debida a los azares de la dispersión, disparidad que va desapareciendo o reduciéndose a medida que avanza la sucesión y se hacen más estables; pequeñas distribuciones locales, posiblemente temporales,

y debidas a falta de dispersión de los gérmenes de ciertas especies o a una dispersión excepcional: falta de *Diatoma* en Menorca, en 1951; abundancia de *Gloeotaenium* en Ibiza, en 1950, etc. Pero aquí prescindiremos de estos hechos y sólo nos ocuparemos de las distribuciones geográficas más persistentes.

Algunos organismos se encuentran con las mismas características sobre toda la faz de la tierra; otros ocupan áreas muy limitadas (endémicos). La amplitud de la distribución geográfica ha de fijarse comparando los biotas de biótupos equivalentes, aunque no se puede llevar esta exigencia hasta las últimas consecuencias, porque los biótupos de países muy alejados jamás son idénticos. Sin embargo, sería un despropósito no ver una consecuencia del desarrollo histórico de los biotas en la existencia de especies vicarias que ocupan biótupos muy parecidos — aunque no idénticos — de países alejados.

El área de dispersión de una especie muestra relación con la eficacia de sus medios de dispersión; éstos se pueden sistematizar de la siguiente manera:

Transporte	A través del medio	Mediante	Ejemplos	
Activo (auto-coria).	Acuático. Atmosférico. Terrestre.	Movimientos propios.	<i>Planaria</i> , peces.	
		Movimientos propios.	Insectos.	
		Movimientos propios.	Harpacticoides, anguila.	
Pasivo.	Acuático.	Corrientes de agua. (hidrocoria).	Esponjas (gémulas y fragmentos).	
		Embarcaciones (antropocoria).	<i>Dreissensia</i> , <i>Eriocheir</i> , <i>Pectinatella</i> .	
		Animales acuáticos (epizoocoria).	Vorticélicos epibiontes.	
	Atmosférico.	Orgánico (endozoo-coria).	Animales acuáticos.	<i>Unio</i> .
			Animales atmosféricos.	<i>Gordius</i> .
		Viento. (anemocoria).	<i>Hidrácaros</i> por <i>Gerris</i> * <i>Daphnia</i> por aves y coleópteros. * <i>Vorticella microstoma</i>	

Los organismos adaptados a biótupos que intermitentemente se desecan (cladóceros policíclicos, *Eucyclops*, *Canthocamptus*, *Heterocypris*, ciliados, volvocales, etc.) entran en los grupos marcados con un asterisco. El transporte por el viento está sujeto a ciertas limitaciones. Las

diásporas (elementos transportables) de menos de una décima de milímetro ascienden en virtud de corrientes de aire locales y son precipitadas por la lluvia; los días de atmósfera muy clara pueden ser muertas por la radiación ultravioletada. Como que suele tratarse de seres asexuados o partenogenéticos, basta un sólo germen para originar una nueva población. Los gérmenes son producidos en grandes cantidades; en un metro cúbico de agua se pueden alcanzar las siguientes cifras: *Sphaero-plea*, miles de millones de esporas; *Daphnia magna*, tres millones de efipios; *Mixodiaptomus laciniatus*, medio millón de huevos. El viento es capaz de transportar organismos mayores, hasta insectos de unos milímetros; pero los más grandes (hasta de más de un decímetro en las "lluvias de peces") no son elevados más que excepcionalmente por huracanes y tifones.

El transporte por aves e insectos es importante. Se han publicado listas de desmidiáceas obtenidas sobre libélulas, coleópteros y aves (IRENÉE MARIE) y de diatomeas transportadas por cuervos marinos (FOGED). Según el primero de estos autores, junto con el polvo atmosférico se depositan algas variadas. En portaobjetos expuestos para obtener polen atmosférico hemos observado harpacticoides, y sobre un hidrofílido de 6 mm., capturado en vuelo, encontramos un efipio de *Daphnia magna* adherido a una pata.

Pero estas grandes facilidades de dispersión no conducen siempre a un cosmopolitismo. En primer lugar, se tropieza con las limitaciones ecológicas, pues, como es evidente, una especie amante del calor no se desarrollará en las regiones hiperbóreas aunque puede llegar hasta allí. Las mismas aves migratorias, cuya capacidad de diseminación es insuperada, forman especies y hasta subespecies geográficas, aunque a ello pueden contribuir su organización social y su reproducción. La siguiente consideración nos hará comprender la existencia de una distribución geográfica en especies dotadas de grandes facilidades para la dispersión. Imaginemos grupos de eufilópodos (*Branchinecta*, fig. 10, es un ejemplo adecuado) que viven en charcos de regiones esteparias y que, como adaptación a la periódica desecación, forman huevos durables con facilidad, transportables por el viento y las aves. En la ocupación de países vírgenes (Asia Central, Norte de Africa, España, regiones áridas de Norteamérica) unas mismas formas ancestrales han dado origen a una serie de poblaciones que han seguido una evolución divergente, en virtud de la cual cada grupo de poblaciones ha adquirido particularidades ecológicas y morfológicas que permiten definirla como una especie o subespecie. En teoría cada especie puede vivir en los mismos bió-

topos donde viven sus “hermanas”, pero en realidad se encuentran estrictamente segregadas (en América, *Branchinecta coloradensis* y otras; en España, *B. ferox cervantesi*; en Africa, Oriente de Europa y Asia, *B. ferox* y *B. ferox orientalis*). Imaginemos que un biótopo americano recibe gérmenes de los dos sexos de una forma europea, y que la coloni-

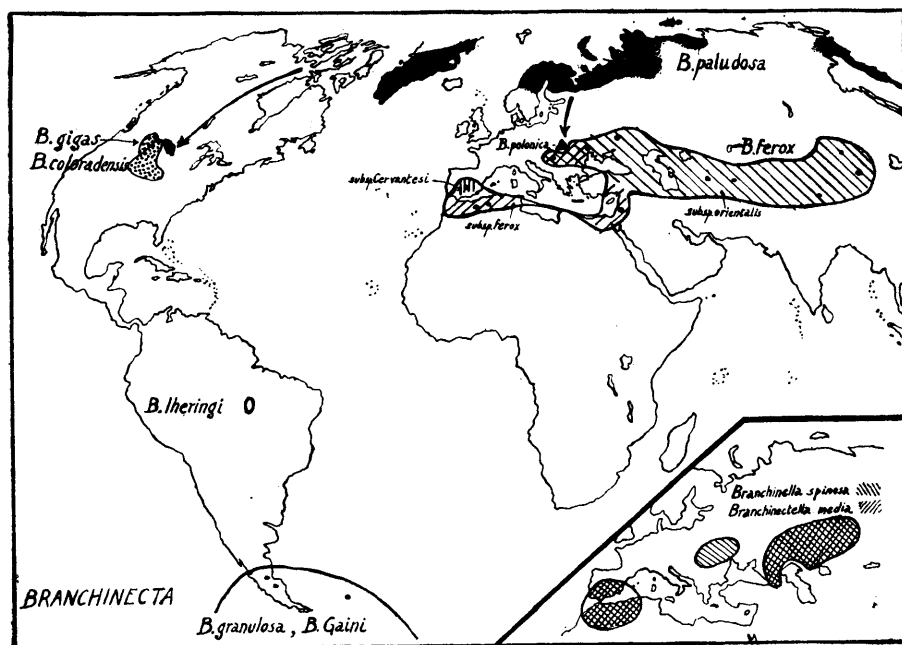


Fig. 10. — Distribución de diversas especies de eufilópodos anostráceos. En el mapa grande, especies del género *Branchinecta*. Las flechas indican las reliquias glaciales, en Europa y en América. En el mapa pequeño, otros ejemplos de la disyunción ibero-cáspica.

zación tiene éxito; pero dadas las condiciones de proximidad geográfica, el número de gérmenes aportados procedentes de poblaciones americanas será mayor y éstos darán origen a una población que resultará mucho mejor adaptada a las peculiaridades del clima americano por una selección de siglos o de milenios. Lo más verosímil es que la especie americana elimine y sustituya por completo a la extraña, y que ello debe ser así nos lo prueba el que, en especies con gérmenes muy dispersables, se encuentran formas perfectamente localizadas geográficamente, y los cambios debidos a colonizaciones recientes no son lo numerosos que haría esperar las facilidades en la diseminación de los gérmenes.

La colonización de las aguas subterráneas ofrece un ejemplo magnífico de la importancia que tiene el ser "primer ocupante". Al establecerse en el país los biótopos adecuados, por carstificación, fueron poblados por estirpes derivadas de los que entonces ocupaban las aguas superficiales. De aquí resulta un carácter arcaico de la fauna de las aguas subterráneas, porque raramente ha sido posible su repetida colonización por los biotas que más recientemente han poblado las aguas superficiales, no por falta de adaptación a la vida subterránea (donde, por ejemplo, el tener ojos no estorba), sino porque aquéllas estaban ocupadas por otras especies que contaban tras sí una larga historia de adaptación.

Finalmente, en conexión con el mismo tema, recordaremos que las áreas de algunas especies europeas tienen el límite norte determinado ecológicamente, es decir, llegan hasta donde un frío excesivo impide su vida; en cambio, en su límite meridional dejan de encontrarse mucho antes de lo que permitiría suponer una consideración análoga en relación con el clima, sencillamente porque aquí se encuentran con otras especies adaptadas de mucho tiempo a tales condiciones de vida, con las que deben competir, y en competencia con otros seres, las condiciones de vida de una especie se estrechan más y más. Ejemplos: *Gammarus pulex*, tubelarios, etc.

Es una exageración atribuir la formación de formas de resistencia a la mayoría de los animales acuáticos. Muchos ciliados carecen de ellas. *Paramecium* pasa por un típico cosmopolita y viajero del aire, pero tanto sus cistes como su resistencia a la desecación son de realidad dudosa; por otra parte, aparece subdividido en un gran número de formas locales, definibles por una gran cantidad de caracteres fisiológicos (norma de reacción en relación con la temperatura, diferencias hereditarias del plasma, etc.) y aun morfológicos (dimensiones), a las que quizá daríamos valor de especies de estudiarlas en un mamífero. Las *Daphnia* y *Bosmina* de los grandes lagos, acíclicas, sin huevos sexuales, han visto grandemente disminuidas sus posibilidades de diseminación y hoy en día forman poblaciones estrictamente locales. Entre los calanoides, al lado de especies con huevos desecables (*Mixodiaptomus laciniatus*, etc.), las hay que no los producen (*Calanipeda aquaedulcis*). De manera que no basta con situar a un organismo en su grupo taxonómico para saber sus peculiaridades con respecto a la diseminación. Y las particularidades de ésta, a veces, no explican los rasgos de su distribución actual. Unos calanoides forman huevos desecables, y otros, no; pues bien: la distribución geográfica de todos es parecida, con áreas más bien

limitadas. *Calanipeda*, de huevos no resistentes, es una forma antigua, y esto puede explicar que sea su área relativamente amplia. Los diatómidos con huevos durables ensanchan sus áreas con gran rapidez, pero son especies recientes y con gran tendencia a escindirse en formas diversas, hasta el punto de que cada una de ellas no dispone del tiempo suficiente para ocupar grandes áreas. La edad de las especies tiene, por tanto, gran importancia; muchas especies de organismos primitivos que son prácticamente cosmopolitas, probablemente lo deben más a su gran antigüedad que a la eficacia real de sus medios de dispersión.

Aún quedarían muchos otros factores para examinar relacionados con el origen y propiedades del tipo de distribución de las especies, pero debemos limitarnos a unas pocas de las consideraciones que pueden ser de mayor interés en la práctica. La sucesión temporal de poblaciones bajo un medio que muestra fuertes variaciones anuales constituye un filtro seleccionador que da como resultado la adquisición por los organismos de una gran adaptabilidad a variedad de condiciones; una vez conseguida, puede servir para colonizar otros biótotos distintos. Estas especies plásticas invaden luego variados biótotos y en ellos forman poblaciones muy numerosas. Los ciclópodos de los estanques, de unos tres meses de vida, sometidos alternativamente al frío del invierno y a los calores del verano, adquieren una norma de reacción tal que su constitución genética reacciona con la temperatura y siempre da formas bien adaptadas, algo mayores en invierno que en verano. Estas estirpes son aptas para colonizar gran variedad de aguas en gran número de individuos, y son casi cosmopolitas. Evidentemente, la dispersión es más fácil cuando el número de individuos, y, por tanto, el de gérmenes, es grande y la especie se adapta bien a condiciones varias (es eurioica). Cuando especies de este tipo van a parar a ambientes cuyas condiciones permanecen más constantes, o bien la duración de una generación se alarga al punto de sobrepasar la duración de los ciclos ambientales (anuales generalmente), desaparece el estímulo que mantenía a la especie variable, se pierde su modificabilidad y se fijan mutaciones que conducen a una constancia mayor de los caracteres, asistiéndose entonces a un proceso muy frecuente en la evolución: la sustitución de la variabilidad fenotípica adaptativa por una mayor rigidez y determinismo en el fenotipo. Tal fenómeno es manifiesto en *Cyclops strenuus* y en los diatómidos cuya vida se aproxima al año de duración. Esta estabilización del fenotipo va unida a una pérdida de adaptabilidad a otros biótotos y equivale al aislamiento genético y, por consiguiente, lleva a una escisión en formas y subespecies genéticamente distintas, como ocurre en los copépodos últimamente

mencionados y en contraste con los ciclópodos más comunes. Cuando se alteran las características regionales en el correr de los tiempos, las especies estabilizadas o rígidas se extinguen, porque son incapaces de conseguir, con la necesaria rapidez, la plasticidad de que gozan las otras. Este hecho produce la impresión de una superioridad de aquellas especies plásticas y representadas por numerosos individuos sobre las localizadas ecológicamente y representadas por individuos menos numerosos, y que son las que se van "pulverizando", esto es, subdividiendo en nuevas formas taxonómicas.

En consideraciones que enlazan con las anteriores se halla, en parte, la explicación del por qué no todas las especies son igualmente frecuentes. En cualquier comunidad hallamos siempre pocas especies representadas por muchos individuos y un número creciente de especies representadas cada vez más pobremente. Estas últimas son las estabilizadas y adaptadas a condiciones precisas, que además se multiplican lentamente y que siempre que se analizan muestran considerables diferencias genéticas entre diversas poblaciones. A las especies plásticas y numerosas (*Chlorella*, *Scenedesmus obliquus*, *Heterocypris incongruens*, *Artemia*, *Daphnia*) pertenecen las "malas hierbas" de los acuarios y los organismos de experimentación más usados; pero en la realidad se hallan todas las formas intermedias entre los tipos extremos. La distribución de las especies en cualquier comunidad, según el número de sus individuos, sigue cierta regularidad, que puede expresarse de manera aproximada por alguna fórmula matemática, de la que se deriva un índice expresivo de la riqueza biótica de la comunidad. El más sencillo de estos "índices de diversidad" es igual al número de especies, menos una, partido por el logaritmo neperiano del número de individuos. Este índice tiende a bajar por el juego de la competencia. Es, además, más bajo en condiciones variables o extremadas cuando en ellas predominan especies de las plásticas (aguas salobres, por ejemplo). En todo caso, la distribución de los individuos por especies se caracteriza por una larga cola de especies escasamente representadas, algunas de las cuales son residuos de poblaciones anteriores o miembros extraviados procedentes de otras comunidades, además de las especies que por su manera de ser suelen ser menos abundantes cuando se enfrentan con las plásticas, y a las que nos referíamos especialmente en los párrafos anteriores.

La biogeografía clásica estudia descriptivamente la distribución actual de los organismos y comprueba la existencia de una serie de semejanzas que se traducen en la fijación de límites a lo largo de los cuales se acumulan las diferencias entre los biotas adyacentes. Así, por ejem-

plo, en lo que más nos interesa, los Pirineos vienen a ser el límite entre un gran conjunto de especies dispersas sobre Europa durante el cuaternario y los sobrevivientes de biotas más antiguas, que perduran en la Península Ibérica. Las formas del Norte son menos numerosas, más homogéneas y se extienden sobre áreas muy amplias. Los crustáceos *Gammarus* y *Asellus* ofrecen un buen ejemplo de tal aserto. Pero nunca se pueden trazar límites rígidos, y, aparte del fondo de las algas, realmente eurícoras (de amplia dispersión) y aun cosmopolitas, se encuentran numerosas formas nórdicas y recientes que llegan hasta aquí. Sin embargo, la flora que abarca los tipos más comunes en lagos europeos, con *Tabellaria*, *Asterionella*, *Anabaema*, *Ceratium*, etc., en España apenas se encuentra más que en los Pirineos, en el Noroeste y en algunas montañas. En el resto resisten a su invasión las formas antiguas. Apenas se hallan en nuestro solar formas de las propiamente llamadas boreoalpinas (**Hypsibius annulatus*, *Macrobiotus dubius*, *Mixodiptomus laciniatus*, *Bryocamptus zschokkei*, *Agabus solieri*, **Euastrum crassicollis*, **Euastrum montanum*, **Staurastrum meriani*, **S. capitulum*), aunque varias de ellas, habitantes de turberas (*), son quizá más propias de medios ácidos que no exclusivas de un área definible geográficamente. Faltan en España: *Bythotrephes*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cucullata*, *Sida crystallina* y *Leptodora hyalina*, comunes en el norte y centro de Europa, y, por lo menos hasta los Pirineos, alcanzan las siguientes especies: *Daphnia longispina*, *Polyphemus pediculus*, *Holopedium gibberum*, *Cyclops strenuus*, *Kellicottia longispina*, *Gammarus pulex*, *G. lacustris*, *Bryocamptus cuspidatus*, *B. echinatus*, todas ellas con cierto aire nórdico, aunque no sea correcto calificarlas de boreoalpinas.

Como ejemplos de formas ibéricas antiguas, ausentes o raras al norte de los Pirineos, tenemos: *Asellus coxalis*, *Gammarus pungenis*, *G. simoni*, *Atyaephyra desmaresti*, *Daphnia atkinsoni*, *Chydorus letourneuxi*, *Cypris bispinosa*, *Dugastella maroccana*, *Melanopsis*, *Speocyclops*, *Typhlocirolana*, *Stenasellus*, *Parastenocaris*, *Branchinecta ceriantesi*, *Branchinectella media*, *Branchinella spinosa*, *Cletocamptus retrogressus*, *Arctodiptomus salinus*, *Hemidiptomus roubeau*, *Cyzicus grubei*, *Eucypris aragonica*, etc. En las especies que se han dispersado sobre nuestro solar desde épocas lejanas se manifiesta la formación de razas o subespecies. Tanto los *Gammarus* (*pungenis*, *berilloni*, *simoni*, *pulex* incluso) y *Asellus* (*coxalis*) como los diaptómidos y quizá los ostrácodos, muestran diferencias, principalmente en caracteres cuantitativos, entre unas y otras localidades alejadas (distintos valles y distintas cadenas montañosas) o aisladas (Baleares). La interpretación de las diferencias

morfológicas no siempre es fácil, porque a veces contribuyen a ellas diferentes condiciones de desarrollo, de manera que la forma ideal de llevar a cabo su estudio sería comparar ejemplares de distintas procedencias, pero criados todos bajo condiciones uniformes.

Los hechos que entran en el campo de la biogeografía nos conducen a aceptar la existencia de especies vicarias, que desempeñan el mismo papel ecológico y, por tanto, tienen el mismo valor "indicador" a los fines de este librito, pero que pertenecen a especies o, más comúnmente, a subespecies distintas. Un ejemplo: el *Gammarus* común en todas las aguas dulces de Mallorca es *G. pungenis cisentrauti*, forma derivada por aislamiento de una especie común o, por lo menos, presente en todos los países circunmediterráneos; en Menorca se halla otra raza afín, *G. pungenis minoricensis*, y en Cataluña otra tercera, *G. pungenis catalaunicus*. Pero aquí, en Cataluña, esta especie relativamente antigua, ha sido desposeída de sus biótopos por otra especie muy distinta, *G. berilloni*, dispersa cuando las Baleares ya se habían separado, y que, por tanto, no ha podido llegar a las islas. Todas estas especies nombradas son equivalentes como organismos indicadores, pues todas ellas habitan aguas bastante ricas en calcio, preferentemente circulantes y todas se nutren principalmente de materias vegetales; en cambio, su sentido es muy diverso cuando las interrogamos sobre la historia de los biotas de las regiones respectivas. Entre las algas, de mayor amplitud geográfica, no suelen presentarse estos problemas, por lo que las listas limitadas al reino vegetal suelen tener un valor escuetamente indicador de las características del medio, independientemente del desarrollo histórico de los biotas de las respectivas regiones.

Las comunidades. — Todo lo expuesto anteriormente nos servirá de introducción para formular ahora el concepto de comunidad de organismos, de comunidad biótica. En la naturaleza existen ambientes de características diversas (capítulo II); en ellos pueden vivir las especies que cumplen con la condición de presentar las adaptaciones mínimas para subsistir (capítulo III) y que han podido llegar hasta tal localidad (apartado precedente). Esto nos da una idea primera y vaga de la comunidad. Para su estudio eficaz interesa limitarla. Porque, a decir verdad, las relaciones entre unos y otros organismos de toda la biosfera forman un retículo sin solución de continuidad; basta reflexionar unos momentos para comprender cuán ligados entre sí están todos los seres que viven en el planeta. La luz solar y las sales del agua marina se convierten en plancton vegetal, esta materia pasa al cuerpo de los crustáceos, de aquí va a los peces, luego podemos comerla nosotros y más tarde ir a

parar a un río, donde será transformada por microorganismos y, en parte, se quedará en los sedimentos de un lago, etc. Pero interesa sobremanera fijar una comunidad unidad o tipo que se pueda estudiar como sistema equilibrado, y para limitarla procuraremos cortar las mallas de aquella red de relaciones recíprocas por donde sean menos intensas. A una comunidad tipo así definida la llamaremos una *biocenosis*, definiéndola como un sistema de plantas y animales que se condicionan mutuamente y que se mantiene, a través del tiempo, en posesión de un territorio definido (biótopo) y en un estado de equilibrio dinámico, gracias a la reproducción de los propios organismos que la integran, dependiendo solamente del ambiente exterior inanimado, pero no dependiendo, o de manera no esencial, de organismos exteriores a la biocenosis (advértase que esta última es la condición requerida de mínima importancia de los lazos con el exterior).

La biocenosis así entendida tiene una organización, como puede deducirse inmediatamente de lo dicho en el capítulo II (adaptación de sus diversos elementos a condiciones ecológicas localizadas dentro del biótopo), y lo que se desarrollará en el V (necesidad de una cadena de especies que se complementen para cerrar el ciclo natural; en el caso más simple: productores, animales y bacterios). La estructura de la biocenosis se puede entender, por tanto, de dos maneras: 1), repartiendo a sus componentes por sus tipos de localización en diversas residencias ecológicas, lo cual nos conduce a aceptar una estructura espacial, con comunidades menores, a las que llamaremos, desde ahora, *asociaciones* (plankton, herpon, pecton, plocon, etc.); 2), distribuyéndolos de acuerdo con su significado en la "fisiología" de la biocenosis. Es una lástima que ambas estructuras no coincidan; la primera es la más fácil de estudiar, porque corresponde a nuestros diversos métodos de recolección (redes de plankton, artificios para obtener el herpon, etc.) y se usa comúnmente en la investigación; pero cada una de las asociaciones que se distinguen dentro de una biocenosis carece de homogeneidad en relación con la fisiología de la biocenosis; en el plankton, aunque predomina la producción hay también heterótrofos y animales; en el herpon no faltan algas verdes, etcétera.

Ciclos y sucesión. — La comunidad no se mantiene constantemente idéntica a sí misma, el medio se halla sometido a agentes que alteran sus propiedades cíclicamente (anualmente) o de manera irregular. La acción humana es, a este respecto, de gran importancia. En el curso del tiempo se introducen nuevas especies, con la posibilidad de que se establezca una competencia con otras preexistentes, de las que algunas pue-

den resultar eliminadas; en virtud de la competencia y de la selección, la comunidad siempre tiende a aparecer integrada, en especies y en representación numérica de las mismas, por aquella combinación más favorecida bajo las condiciones presentes y momentáneas. Con el tiempo, salvo los cambios cíclicos, los reajustes de este tipo se hacen cada vez más raros, porque se va limitando el número de especies cuya introducción puede ensayar la naturaleza, de manera que se tiende a una estabilidad relativa.

Por otra parte, los organismos reaccionan sobre el medio, formando sedimentos, removiéndolos, disolviendo en el agua los productos que resultan del metabolismo, rellenando cubetas, tanto por la sedimentación como formando suelo en la zona litoral, modificando la reacción y el poder amortiguador del medio. Las nuevas condiciones vuelven a actuar sobre la comunidad, y en esta cadena de acciones y reacciones se tiende también a un estado de equilibrio.

Menor importancia tienen las variaciones — por lo general rítmicas — que sólo afectan a la manera de distribuirse los organismos en el seno de la comunidad (migraciones verticales diarias del zooplancton, por ejemplo).

Las comunidades en la práctica limnológica. — En los párrafos anteriores quedan reflejadas las características de toda comunidad y, al propio tiempo, fijado el programa de su estudio: delimitación de la biocenosis, estudio de las condiciones generales del biótomo, determinación de la estructura, a base de asociaciones subordinadas, estudio de la producción del conjunto y del ciclo de la materia, reacción de la comunidad sobre el biótomo, sucesión y ritmos. Pero en la práctica se tropieza constantemente con limitaciones y dificultades.

Examinemos la aplicabilidad del anterior concepto de biocenosis a la práctica de la biología de las aguas dulces. Un lago extenso puede considerarse como una unidad, un biótomo que alberga una biocenosis, puesto que las relaciones entre sus elementos y los de exterior son mucho menos intensas que las que ligan entre sí a los organismos que forman su biocenosis. Tienen dimensiones mucho más modestas, pero merecen la misma categoría, una laguna temporal, un charquito y aun una masa de musgos sobre una roca.

Los lugares pantanosos, con masas de agua unidas más o menos efectivamente entre sí, presentan el problema de la limitación de la biocenosis, problema que aparece similarmente en el estudio de la vegetación superior y al que escapan los lagos en su calidad de "islas". En tal caso las relaciones con el exterior son intensas y el sistema biótico se extien-

de, sin discontinuidades, aunque con gran heterogeneidad, sobre una superficie de extensión indeterminable, con las consiguientes dificultades para el estudio práctico.

Aún mayores son las que se presentan en el estudio de las aguas corrientes. Hay en ellas una superposición de dos sistemas: 1), una masa de agua que va "envejeciendo" y dando lugar a una sucesión en su seno (el potamoplancton, mas los arrastres accidentales que se suceden en uno y otro tramo), se traslada por encima de: 2), un sistema de comunidades bénticas, que reaccionan sobre el agua en todos los momentos de su recorrido, y cada una de las cuales depende no menos de las condiciones del agua en aquel punto.

En un manantial, cuando, por ejemplo, disminuye bruscamente la tensión de CO_2 en el agua y se precipitan Ca y Fe, pueden presentarse cambios bruscos en la seriación de comunidades, ofreciendo un límite útil en el estudio; pero generalmente la modificación es gradual a lo largo del curso de agua. Esta situación es única en la biocenología. Suspendido en el agua tenemos un sistema de comunidades con rápida sucesión acompañada de traslación. En el fondo, las comunidades permanecen fijas y el agua se traslada; su composición, en un mismo tramo, se mantiene aproximadamente constante y, con ella, la comunidad; pero cuando comparamos a unas comunidades con las que aparecen aguas abajo, puesto que estas últimas se desarrollan en agua más vieja, podemos considerar a unas y otras como etapas de una *sucesión* ideal. Otro aspecto particular de la biocenología de las aguas corrientes es que en ellas la reacción de los organismos sobre el medio sólo se deja sentir aguas abajo, las comunidades del tramo inferior no pueden influir sobre las que están más arriba, lo cual constituye una anomalía en el concepto habitual de biocenosis, que presupone una interacción perfecta entre sus elementos.

En la práctica, un río con sus afluentes puede considerarse como un sistema biocénótico y estudiar, como si fuera de por sí una biocenosis, cada tramo bien caracterizado y con suficiente uniformidad para que pueda estudiarse como se estudia un lago, es decir, reconociendo las distintas asociaciones que en él se encuentran. Pero esta solución, con ser cómoda, resulta poco lógica.

En los ríos, cada etapa de la sucesión ha de relacionarse mejor con la edad del agua que con los kilómetros del recorrido, características que no coinciden, por la mayor velocidad del agua en el curso superior. Pero como la sucesión se va haciendo más lenta, las diferencias entre

las diversas secciones vienen a ser groseramente proporcionales de la dimensión horizontal.

El estudio de la vida en los ríos puede dar como resultado que los diversos tramos de un mismo río presenten comunidades que obliguen a incluirlos en regiones limnológicas distintas (véase más adelante). Tal heterogeneidad tiene importancia y se refleja también en la población de peces. Las asociaciones *Ceratoneieto-Hydruretum rivulare* y *Diatometo-Meridionctum rivulare* definen la zona de salmónidos, la última y los *Melosireta*, la de ciprinidos, y la correspondencia es tan buena, o mejor, que la relación entre la pendiente y las zonas piscícolas, enunciada por HUET. El estudio de las comunidades de las aguas corrientes tiene, por otra parte, notable interés en relación con la polución y la auto-depuración de las aguas naturales.

Es lamentable que existan tantas dificultades en encasillar de manera lógica y eficaz los sistemas de comunidades propios de las aguas corrientes, porque éstas son quizá las que mayores problemas prácticos presentan, por lo menos en nuestro país.

Técnicas de estudio de asociaciones y biocenosis. — Aunque el concepto de biocenosis desarrollado anteriormente presenta serias limitaciones, puede aplicarse al estudio de la mayor parte de aguas, en espera de una solución mejor, que aúne el ser fácil de llevar a la práctica con la posesión de una base lógica respaldada por la experimentación.

La biocenosis puede considerarse como un complejo de asociaciones, siendo, por tanto, la asociación una comunidad de categoría subordinada a la biocenosis. Sin embargo, hay biocenosis en las que no se puede distinguir más que una sola asociación. Hablamos siempre de comunidades bióticas, que incluyen plantas y animales: es absurdo hablar de fitocenosis, zoocenosis, para indicar que la biocenosis se estudia fragmentariamente; por otra parte, hay que considerar indisolublemente ligada al biótomo a la comunidad viva. Las asociaciones son más homogéneas y de más fácil estudio que la biocenosis entera; si fundamentamos su distinción en el sistema propuesto en el segundo apartado del capítulo III, cada una de ellas estará formada por organismos que viven juntos, presentando cierta similitud de adaptación y, por tanto, una fisonomía propia, que manifiestan entre sí relaciones más inmediatas que con las otras asociaciones de la biocenosis y que pueden recolectarse por medio de técnicas usuales. Estas asociaciones se combinan unas con otras en la estructura total de la biocenosis, de la misma manera que los diferentes tejidos en los órganos de un animal. Muchos animales, especialmente los de gran tamaño, no pertenecen a determinada asociación, sino



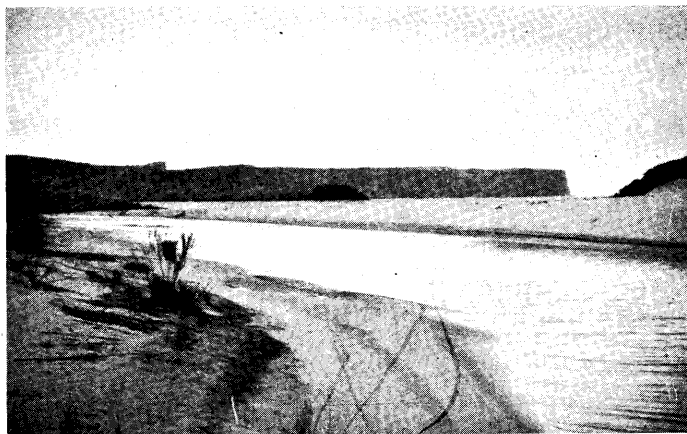
1. Lago Llebrete, en el Pirineo leridano, 1.610 m. alt. Su producción es moderada o baja (oligotrófico) y por sus características regionales entra dentro del grupo E (*Euastrétalia*).



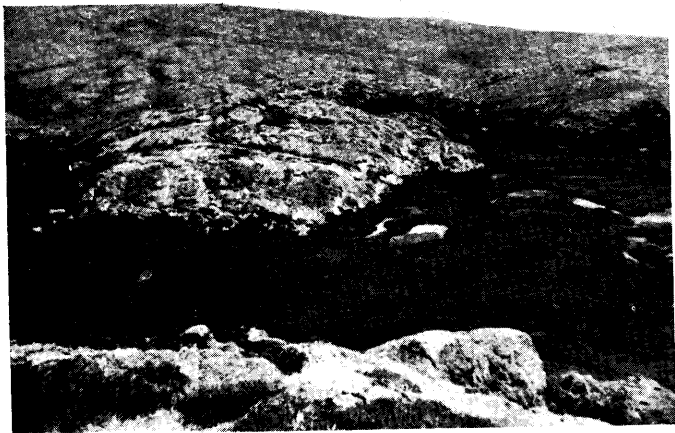
2. Lago de Sanabria o de San Martín de Castañeda, en Zamora; 1.030 m. alt., en un valle glaciar. Ejemplo de lago oligotrófico de notable profundidad (50 m.).



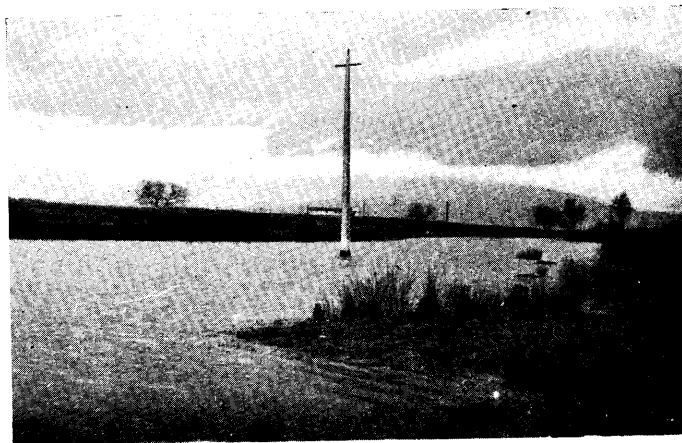
3. Estanque del Vilar, junto al lago de Bañolas (Gerona); 175 m. de altura. Aunque de poca producción real, abundan los organismos supuestos indicadores de "eutrofia". Regionalmente pertenece al grupo C (*Cladophoretalia*).



4. Albufera de Cala Algayarens, en Menorca, con 10-12 gr. de Cl por litro; la vegetación de algas corresponde al *Synedrion tabulatae*, lo cual indica que los valores de clorinidad encontrados (marzo 1951) estaban muy por encima de los habituales.



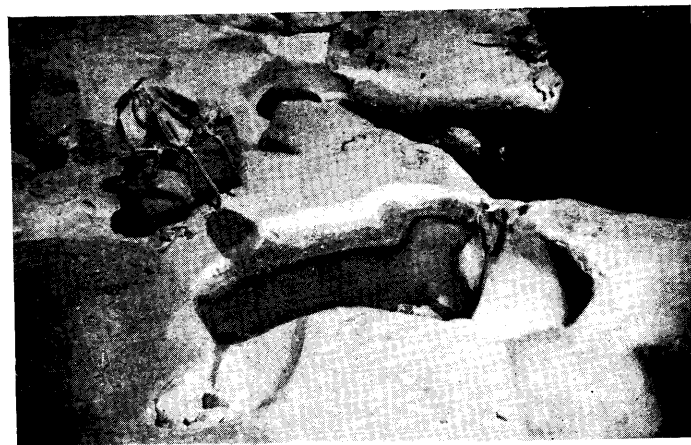
1. Laguna casi rellena y convertida en turbera en Sierra Segundera (Zamora), aproximadamente a 1.800 m. alt. Comunidades de la alianza *Euastrion*.



2. "Clot d'Espolla", laguna cárstica intermitente, provincia de Gerona. La fotografía fué tomada en mayo de 1951, estando la depresión llena de agua y con abundantes *Triops (Apus) cancriformis*.



3. Tierras inundadas cerca de la cala de Binillautí (Menorca), entre tamarindos. Se ven flotar masas de *Cladophora* y el agua es de aspecto rojizo por el enorme desarrollo de *Daphnia magna*.



4. Pequeña marmita en el cauce del arroyo de Jaturabe, cerca de Aránzazu (Guipúzcoa); en épocas de estiaje se desarrolla un auto-plancton de clorofíceas,

que se trasladan de una a otra o influyen sobre varias, de forma que constituyen un elemento más de ligazón entre ellas.

Dentro de un lago, de un río, cada una de las asociaciones suele quedar bastante bien definida, algunas veces muy claramente y sin transiciones (por ejemplo, entre un pecton de *Schizothrix*, un plocon de *Cladophora* y un herpon de euglenales y cianofíceas), pero lo regular es que elementos típicos de una de ellas se dispersen y vayan a parar a otras, como ocurre en los ejemplos siguientes. En el plancton de las aguas de pequeño volumen se encuentran, en proporción considerable, elementos *ticoplanctónicos* o planctónicos accidentales, procedentes del fondo o de las masas de algas, y sobre las fanerógamas reunidas en asociación bien caracterizada, se desarrollan agrupaciones de algas que se repiten independientemente de las plantas superiores en otro lugar, yuxtaponiéndose en aquel caso dos o más de las asociaciones propias de la biocenosis. Por otra parte, dentro de una misma masa de agua, un mismo tipo de asociación puede estar representado por asociaciones concretas distintas. Pueden existir separadamente masas de *Cladophora* y de zignemales, con sus respectivas algas menores acompañantes, que son diversas, o pecton que en unas manchas ofrece todas las características del *Schizothricetum* y en otras las del *Calothricetum*. Pero semejantes diferencias dentro de la biocenosis, aunque siempre presentes, por lo general no afectan a toda la combinación de especies característica de la asociación, sino al predominio de éstas o aquéllas, y como que definimos a la asociación por una combinación de especies características y no por las dominantes, aquellas diferencias son de categoría inferior a la de asociación y se consideran como simples *facies* de una misma asociación. Es frecuente observarlas y, a veces, muy manifiestas, por ejemplo en un río, donde dominan independientemente matitas de *Draparnaldia*, de *Stigeoclonium*, de *Tolythrix* y masas de *Melosira varians*; pero, de tal forma, que la composición cualitativa de las comunidades es siempre la misma.

Estas diferencias locales en la composición de una asociación tienen muchas veces su origen en el tiempo; se trata de vegetaciones que se van desarrollando sucesivamente, que han alcanzado diversa edad; por ejemplo, un pecton sobre piedras, más avanzado que el pecton sobre tallos. La mayoría de las asociaciones, tal como las limitamos, generalmente no llegan a perder su carácter en el curso del año, por lo menos en las regiones no muy elevadas de nuestro solar; en unas épocas dominan unas especies; en otras, las de más allá; pero no desaparece la combinación característica, que muestra simplemente *facies* temporales

o aspectos, comparables a las facies locales indicadas. Sin embargo, unas asociaciones experimentan cambios de más consideración que otras. En especial, el plancton varía con tal intensidad que las muestras vernaes, estivales, autumnales, etc., de una misma masa de agua no pueden considerarse como facies diversas de una misma asociación, sino como asociaciones distintas, pues la mayor parte de sus elementos constituyentes están cambiados. De ello resulta que para caracterizar un tipo de agua, lo mejor es recurrir a las asociaciones no planctónicas y que, cuando se desea incluir al plancton en la comparación, precisa utilizar el estudio del ciclo completo anual y no simplemente muestras colectadas una sola vez.

Esta manera de presentar el estudio conduce a considerar en cada biocenosis un sistema o complejo de asociaciones, mas grupos de animales independientes de las asociaciones particulares. Diferentes biocenosis pueden estar compuestas por asociaciones parecidas o diferentes, combinadas de diversa forma. La clasificación de los fenómenos, esencial en todo estudio, requiere fijar tipos de asociaciones y tipos de biocenosis, o sea asociaciones abstractas y biocenosis abstractas, lo cual se consigue mediante la comparación de asociaciones y, respectivamente, de biocenosis concretas, a fin de deducir ciertos caracteres comunes que permiten su agrupación.

Para establecer las asociaciones abstractas nos basamos en una semejanza florística — y faunística — razonable, sobre la que no pueden darse reglas fijas, por ser cuestión de tacto y de práctica, pero procurando regirse por el proceder usado por los fitosociólogos en sus estudios sobre la vegetación superior. Es costumbre de los fitosociólogos designar cada tipo de asociación, es decir, cada combinación de especies que se repite con frecuencia, por medio de un nombre latino, basado en alguna o algunas especies características, cuyo nombre genérico se hace terminar en *etum* — desinencia que da idea de colectividad — y poniendo en genitivo el nombre específico, o añadiendo, en su lugar, algún epíteto ecológico, o bien la asociación se expresa simplemente con los nombres de algunas especies. Ejemplos:

Cladophoretum glomeratae (de *Cladophora glomerata*).

Melosiretum rivulare (de *Melosira varians*, vive en arroyos).

Eunotieto-Fragilarietum rivulare (de *Eunotia pectinalis* y *Fragilaria capucina*).

As. (por asociación) de *Ranunculus confusus* y *Callitriche polymorpha*.

Queda entendido que estas denominaciones son apelativas y no descriptivas y pueden aplicarse sin temor, aun cuando en un caso concreto

falte la especie de la que toma nombre la asociación, con tal que se halle una combinación más o menos característica o su cortejo típico. La base para definir o reconocer una asociación consiste en una colección de *inventarios*, con indicación — que puede darse en símbolos convencionales — de la abundancia de cada especie en las distintas listas, como en la adjunta tabla referente al *Melosiretum fluviatile*, en la que se reúnen ocho inventarios de diversas localidades de las provincias de Barcelona y Gerona, entre 5 y 450 metros de altura sobre el nivel del mar, según muestras obtenidas en el segmento inferior de ríos, en aguas lentas del cauce, o bien en brazos lentos y hoyas de las orillas si la corriente es demasiado intensa en el curso principal. La mayoría de estos biótopos se hallan limitados por lehm granítico. La abundancia de las especies se indica con los símbolos 5, 4, 3, 2, 1, +, de más a menos abundantes. En el grupo encabezado “algas con valor diagnóstico”, se agrupan las que constituyen el conjunto característico de la comunidad y, como puede verse, las dominantes o más abundantes muchas veces no pertenecen a éstas, sino a otras algas acompañantes. El símbolo que precede al nombre de cada especie denota su tipo biológico según la siguiente clave: F = filamentos con vaina; *f* = filamentos desnudos; G = agregados gelatinosos (pecton); C = células unidas en cadena; E = epífitos pedunculados; *e* = epífitos sentados; D = con movimiento de deslizamiento; T = tetoplancton, algas pequeñas y libres, por lo regular sedimentables; P = plancton, ticoplancton; R = algas mayores fijas con rizoides. Las dos últimas columnas indican el número de inventarios en que está presente la especie y el valor de ocupación.

El valor de ocupación total se ha calculado dando a cada uno de los símbolos de abundancia los valores a los que son aproximadamente proporcionales: 5 = 100, 4 = 60, 3 = 30, 2 = 10, 1 = 1, + = 1/2, y sumando los que corresponden a cada especie. Los datos esenciales en toda tabla de asociación son los nombres de las especies y una indicación de su presencia en las distintas listas y, a ser posible, de su abundancia. Se pueden calcular valores relativos de presencia y ocupación, para cada especie, mediante las fórmulas siguientes:

$$\text{presencia} = \frac{100 \times \text{número de inventarios presente}}{\text{número total de inventarios}}$$

$$\text{valor de ocupación} = \frac{100 \times \text{valor de ocupación total}}{\text{número de inventarios}}$$

Melosiretum fluviatile.

	1. — 2-IV-45. Manlleu (Barcelona), 450 m.	2. — 23-V-43. Blanes (Gerona), 5 m. alt.	3. — 23-V-43. Blanes (Gerona), 10 m. alt.	4. — 5-V-43. Castelló d'Empúries (Gerona), 5 m.	5. — 18-XI-45. Fogós (Barcelona), 15 m.	6. — 18-XI-45. Hostalrich (Gerona), 30 m.	7. — 18-XI-45. Hostalrich (Gerona), 35 m.	8. — 18-XI-45. Fogós (Barcelona), 15 m.	Número de inventarios en que figura la especie.	Valor de ocupación total de las especies.
ALGAS CON VALOR DIAGNÓSTICO.										
C <i>Melosira varians</i>	1	+	2	5	2	2	1	1	8	133
D <i>Nitzschia acicularis</i>	+		2	3	3	3	2	1	7	111
C <i>Fragilaria capucina</i>		1	3	4	2	4	4	1	7	240
T <i>Ankistrodesmus Chodati</i>		1	3		1	1	+		5	33
C <i>Diatoma vulgare</i>	+	+	1		1			+	5	3
D <i>Navicula anglica minuta</i>			1	2	2	2		+	5	31
T <i>Rhopalodia gibba</i>					+	+		2	4	12
D <i>Navicula cuspidata media</i> ...			+	+			+	+	4	2
f <i>Cladophora glomerata</i>	5	2	5						3	210
D <i>Navicula rhynchocephala</i> ...			1	3	+				3	31
F <i>Cymbella ventricosa</i>	2				+	+			3	11
T <i>Merismopedia punctata</i>			+	+	+				3	1
T <i>Staurastrum punctulatum</i> ...			+	+					2	1
f <i>Cladophora fracia</i>					2				1	10
E <i>Gomphonema parvulum</i>	2								2	10
D <i>Navicula gracilis</i>	2		+						1	10
D <i>Nitzschia gracilis</i>			1						1	1
e <i>Aphanochaete repens</i>	+								1	1
T <i>Cymatopleura solea</i>				+					1	1
T <i>Cymbella prostrata</i>	+								1	1
E <i>Gomphonema intricatum</i> ...	+								1	1
D <i>Neidium dubium</i>						+			1	1
T <i>Cymbella amphicephala</i>	1			+					2	1
OTRAS ALGAS.										
eT <i>Synedra ulna</i>	+	+	+	2	1	3	1		7	43
e <i>Cocconeis pediculus</i>	5		1	2	3	+		+	6	142
T <i>Amphora ovalis</i>	+		+	+	+	1		2	6	13
D <i>Navicula</i> sp.	+	2	1		+	+	+		6	12
D <i>Nitzschia (Lancolatae)</i> sp.	1		2	3	2	3	3		5	101
T <i>Cymbella affinis</i>	2		2	2	+	+	+		5	31
P <i>Ankistrodesmus falcatus</i> ...	+			+	+	+	1		5	3
D <i>Nitzschia linearis</i>			1	1	1	1	1	+	5	2
T <i>Scenedesmus obliquus</i>		1	4	2	1	1	2		6	83
F <i>Spirogyra</i> sp.				2	2	1	1	2	4	22
D <i>Navicula cryptocephala</i>	2		+		3			+	4	41
D <i>Navicula radiosa</i>	1		+	1	1			+	4	3
D <i>Anomoeoneis</i> sp.				+	+	+			4	2
T <i>Cyclotella Maneghiniana</i> ...				1	1	3		3	3	61
E <i>Gomphonema constrictum</i> ...				1	1	+			3	2
D <i>Navicula Kotschii</i>					+	1	1		3	2

	1. -2-IV-45. Manlleu (Barcelona), 450 m.	2. -23 V-43. Blanes (Gerona), 5 m. alt.	3. -23-V-43. Blanes (Gerona), 10 m. alt.	4. -5-V-43. Castelló d'Empúries (Gerona), 5 m.	5. -18-XI-45. Fogós (Barcelona), 15 m.	6. -18 XI-45. Hostalrich (Gerona), 30 m.	7. -18-XI-45. Hostalrich (Gerona), 35 m.	8. -18-XI-45. Fogós (Barcelona), 15 m.	Número de inventarios en que figura la especie.	Valor de ocupación total de las especies.
D <i>Oscillatoria</i> sp.					1	1	+		3	2
D <i>Navicula vulpina</i>					1	+		+	3	2
T <i>Pediastrum Boryanum</i>				+	+	+	1		3	2
P <i>Ankistrodesmus convolutus minutum</i>	+	+			+				3	1
e <i>Cocconeis placentula</i>		3				+			2	30
E <i>Achmanthes minutissima</i> ...	2		+						2	10
D <i>Oscillatoria sancta</i>				1					2	11
F <i>Zygnema</i> sp.	+						+	3	3	30
F <i>Anabaena</i> sp.					+			1	2	1
T <i>Cymbella microcephala</i>	1		+						2	1
C <i>Fragilaria</i> sp.						+		1	2	1
T <i>Surirella angustata</i>			1	+					2	1
f <i>Ulothrix</i> sp. (grup. <i>variabilis</i>)					1		+		2	
D <i>Caloneis silicula</i>				+				+	2	1
D <i>Closterium acerosum</i>			+	+					2	1
P <i>Gonium pectorale</i>						+			2	1
P <i>Euglena</i> sp.					+		+		2	1
f <i>Chaetomorpha</i> cf. <i>herbipolensis</i>		5							1	100
F <i>Lynxbya maior</i>				2					1	10

ALGAS PRESENTES EN UN SOLO INVENTARIO Y RARAS O AISLADAS.

P *Anisonema* sp. (8:1), T *Chlorosphaera* sp. (7:+), T *Cosmarium botrytis* (4:+), T *Cosmarium laeve* (6:+), T *Cosmarium pseudobotrytis* (4:1), T *Coelastrium microporum* (3:+), P *Cryptomonadaceae* (4:+), T *Cymbella lanceolata* (4:+), C *Diatoma elongatum minus* (1:+), C *Fragilaria construens* (1:1), C *Fragilaria leptostauron* (1:+), D *Hantzschia amphioxys* (7:+), F *Lynxbya* sp. (7:+), F *Mougeotia* sp. (5:+), D *Navicula cuspidata ambigua* (4:+), D *Nitzschia vermicularis* (1:+), F *Nodularia spumigena* (8:1), G *Nostoc* sp. (7:1), f *Oedogonium* sp. (4:1), D *Oscillatoria amphibia Kuetzingiana* (3:+), T *Pediastrum muticum* (7:1), D *Penium curtum?* (3:+), P *Peridinium* sp. (7:+), T *Scenedesmus arcuatus* (7:+), T *Scenedesmus* sp. (4:+), T *Surirella ovata* (3:+), T *Synedra acus* (3:+), e *Synedra acus radians* (4:1).

ANIMALES.

Protozoa: *Actinophrys* sp. (7:+), *Euglypha brachiata* (6:+), *Trinema lineare* (5:+), *Diffugia* sp. (6:1).

Vermes: *Nematodes* (5:1, 8:+), *Lepadella ovalis* (4:+), *Trichotria pocillum* (4:+).

Crustácea: *Ostracoda* (8:+).

Insecta: *Simulium* sp., *larv.* (1:1).

Estos procedimientos prácticos presentan un cúmulo de problemas; muchos de ellos han sido discutidos con amplitud por fitosociólogos "terrestres". Lo mejor es no perder nunca de vista que deseamos aproximarnos a dar una descripción exacta de la distribución de los organismos y no a postular conclusiones indemostradas y a veces indemostrables; en especial conviene no exagerar el carácter de unidad real de nuestras unidades convencionales. El prejuicio de dar a las asociaciones el carácter de unidades comparables a las especies conduce, consciente o inconscientemente, a suprimir de las tablas inventarios "poco típicos", calificándolos de "fragmentos de asociación" porque no corresponden a una tipificación subjetiva o hecha a base de materiales de procedencia local. Si en algún caso debiera atribuirse a una asociación abstracta mayor valor que el de una simple combinación de especies que se repite con frecuencia porque las condiciones propicias a su desarrollo se dan asimismo con más frecuencia que otras, dicha razón debería buscarse en el desarrollo histórico de las comunidades. En este terreno cabe suponer que las especies se han formado en adaptación a ambientes que han sido siempre frecuentes, de tal forma que los límites entre especies parecidas y que se sustituyen, para muchos pares de ellas, corresponden a tipos de ambientes que, por diversas circunstancias, fueron siempre raros. Otra exageración notoria en la que a veces se incurre es dar a la biocenosis entera el carácter de un superorganismo; sin ignorar ciertas semejanzas que se prestan a símiles didácticos, recordemos que en una biocenosis el equilibrio es cerrado y carece de centralización, mientras que los sistemas de un organismo son de equilibrio abierto y están centralizados.

Una biocenosis puede denominarse alineando unos tras otros los nombres de las asociaciones que la componen, siguiendo siempre un orden convenido (por ejemplo: plancton, neuston, herpon, pecton, plocon, rizomenon), y, si conviene, añadiendo los nombres de los animales más importantes de la biocenosis. Cuando un mismo tipo de comunidad subordinada (plancton, pecton) está representado por varias asociaciones en el tiempo o en el espacio, pueden escribirse todas ellas separadas por el signo más. El número de asociaciones que se distinguen es menor que el de sus posibles combinaciones, o biocenosis, por lo cual el sistema propuesto simplifica el problema y es un eficaz auxiliar de la memoria.

Sin embargo, con esto no quedan satisfactoriamente resueltos todos los problemas; para las asociaciones sometidas a un ciclo anual intenso es obligado indicar las facies (o las asociaciones) estacionales. No es preciso volver a insistir sobre los problemas que plantean los cursos

de agua. Otro inconveniente es que esta expresión de la biocenosis apenas da idea de la producción y ni siquiera permite darse cuenta de la participación de las diversas comunidades en la producción total del biótomo.

Desde el punto de vista que más nos interesa, que es recoger todas las indicaciones respecto al medio que nos pueden proporcionar los organismos, es de suma importancia esforzarse en obtener listas lo más completas posible y procurar asimilarlas a agrupaciones ya descritas; un conjunto de organismos permite juzgar mucho mejor que unos pocos o que una sola especie. También en Paleontología se ha operado un cambio notable en la interpretación de los hallazgos de fósiles. Antaño, cada especie aislada se consideraba como un indicador estratigráfico, y tal proceder condujo con frecuencia a interpretaciones poco correctas. Hoy se atiende más bien al conjunto de fósiles que caracterizan un estrato, a la biocenosis completa. Aunque caracterizamos y denominamos a las asociaciones principalmente por las algas, incluimos también, en lo posible, datos sobre la presencia de animales. El ideal estaría en presentar listas completas, pero esto requiere el trabajo, en colaboración estrecha, de un equipo de especialistas.

La sucesión. — Si consideramos una serie numerosa de inventarios de determinada asociación, podremos darnos cuenta de los resultados de la sucesión. Todos los inventarios que proceden de biótopos de duración considerable y relativamente estables presentan una homogeneidad notoria. Cuando se comparan con ellos comunidades más recientes, aunque vivan en los biótopos equivalentes, se notará en estas últimas una mayor heterogeneidad; con frecuencia la combinación característica de especies aparece muy incompleta, hasta el punto que se hace más difícil atribuirles un lugar en un sistema de las asociaciones. No podría ser de otra manera; la colonización inicial se hace al azar; primero aparecen las especies que forman los gérmenes dispersables con más facilidad, pero es raro que puedan aguantarse más tarde, ante las sucesivas oleadas de nuevos ocupantes. En el curso de la sucesión, las especies plásticas y eurioicas, poco características, van siendo sustituidas por especies más estenoicas, mejores indicadores ecológicos; sin embargo, aquéllas suelen permanecer en forma de gérmenes o en escaso número de individuos, dispuestas a aprovechar cualquier *regresión* — retorno a una etapa anterior por acción de factores externos, como la insolación, la polución y aun parásitos — para volver a proliferar. Aunque rechacemos la asimilación de la comunidad a un organismo, es fructífero comparar la sucesión con la evolución genética de una estirpe; en ésta se van modi-

ficando, por selección, ciertas frecuencias génicas, hasta dar con la que representa la mejor adaptación al ambiente; en una comunidad, en virtud también de una selección manifestada en forma de competencia, van siendo favorecidos ciertos sistemas genéticos (léase especies) que representan la productividad más favorable en aquellas condiciones. Como resultado de este proceso, al cabo de cierto tiempo los biótupos equivalentes situados en una misma comarca presentan un considerable fondo de especies comunes que sirve para caracterizar las asociaciones y biocenosis que en ellos viven. Mientras que las biocenosis más viejas y ya estabilizadas muestran un mosaico claro de asociaciones bien definidas, en sus etapas iniciales el conjunto es más caótico; las especies que al principio se desarrollan suelen hacerlo en masa; a veces entre los primeros colonos se cuentan muchos animales (insectos). La sustitución de especies a lo largo de la sucesión se hace de manera que aumenta la especialización ecológica y se definen mejor las asociaciones determinables.

El estudio de las sucesiones tiene un gran interés práctico en relación con la autodepuración del agua (capítulo VI) y con el desarrollo de las larvas de los mosquitos. Estas son, en efecto, propias de determinadas condiciones que están próximas al inicio de una sucesión en el agua que contiene cierta cantidad de materia orgánica, y llega un momento, al avanzar la sucesión, en que las larvas de culicidos quedan forzosamente excluidas. Por esto, dichas larvas crían en aguas inestables, como son pequeñas charcas litorales, pero no en las aguas estabilizadas de gran volumen. Todo el comportamiento de los mosquitos se adapta a este régimen de vida. Las hembras prefieren para la ovoposición las aguas conteniendo materia orgánica, y esta predilección es estadísticamente significativa (MANEFIELD, 1951: atracción de agua con estiércol sobre *Culex fatigans* y *Aedes aegypti*). Quizá la disminución de la tensión superficial, que determina la suciedad, actúa como un estímulo sobre las hembras (MUIRHEAD-THOMPSON, 1951). Según SHARMA & SEN (1921), soluciones débiles de NaCl, citrato sódico, tartrato sódico, estimulan la ovoposición; pero los ácidos son repelentes. La presencia en el agua de metano, SH₂ u orina atraen a *Culex pipiens* y favorecen su puesta (mismos autores). Sin embargo, según BEATTIE (1930), la presencia de amoníaco y amonio orgánico perjudica el desarrollo de las larvas. De todas maneras, los mosquitos aparecen al cabo de cierto tiempo, veinte días después de la polución (MUIRHEAD-THOMPSON, 1951), catorce días después de la adición de estiércol (*A. aegypti*, según MANEFIELD, 1951), de cincuenta a ciento cincuenta días después de añadir peptona (MARGALEF, 1947; *A. aegypti*). Los factores que determinan la eclosión de los hue-

vos han sido investigados con frecuencia (ABDEL-MALEK, 1948; ATKIN & BACOT, 1917; GANDER, 1951; GJULLIN & al., 1939, 1941; ROZEBOOM, 1934; ROUBAUD & al., 1927, 1944). En general la favorecen la presencia de reductores (materia orgánica, hidroquinona, pirogalol, SH_2). Cualquier descenso considerable de la tensión de oxígeno por debajo de la normal para aquellas condiciones, es suficiente para hacer abrir los huevos de *A. aegypti* y quizá de otros *Aedes*, aunque puede no ser necesario tal descenso cuando los huevos han sido puestos en el agua y no han experimentado desecación. Bacterios, levaduras y fermentos (pepsina, tripsina, papaína), así como una serie de aminoácidos, favorecen igualmente la eclosión. Esta adaptación de la puesta y eclosión a las primeras fases de la sucesión que se desarrolla normalmente en un agua enriquecida con materia orgánica asegura a las larvas un abundante alimento en forma de los microorganismos (nanoplancton) que aparecen en dichas aguas unas semanas después de iniciarse la polución. Pero a medida que pasa el tiempo las condiciones se hacen desfavorables para los mosquitos. Cladóceros y rotíferos, que se desarrollan con cierto retraso en relación con los mosquitos, compiten luego victoriosamente con ellos, por alimentarse igualmente de nanoplancton, detritos y aun materia orgánica disuelta. En el curso de la sucesión el nanoplancton va siendo sustituido por microplancton — demasiado grande para los culícidos — y la vegetación de fondo compite con el plancton y reduce su producción. Entonces el medio ya no es favorable al desarrollo de las larvas y al propio tiempo cesa su atracción sobre las hembras grávidas (MARGALEF, 1947). Por otra parte, el desarrollo de mosquitos robustos requiere la presencia de ciertos compuestos especiales (ácido fólico y quizás otras substancias activas; GOLDBERG & al., 1945; DE MEILLON & al., 1945) que podría ser estuvieran presentes sólo en determinadas etapas de la sucesión. En la fig. 11 se representa la marcha de la sucesión en un depósito experimental. La adición de materia orgánica (P) es seguida de un cambio completo en la biocenosis; características de estas primeras etapas de la sucesión saprobia son las larvas de psicódidos y ceratopogónidos y el ostrácodo *Heterocypris*; luego vienen mosquitos (*Aedes aegypti*); los quironómidos y *Cypridopsis newtoni* son propios de condiciones más estabilizadas. Todas las especies características de comunidades estabilizadas, son a la vez indicadoras de la falta de aptitud del biótomo en cuestión para el desarrollo de larvas de mosquito. En este sentido, la presencia de *Chara* corresponde a la falta de mosquitos, como pusiera de manifiesto CABALLERO; pero esta relación no siempre se mantiene; pues hemos observado varias veces charcos-abrevaderos

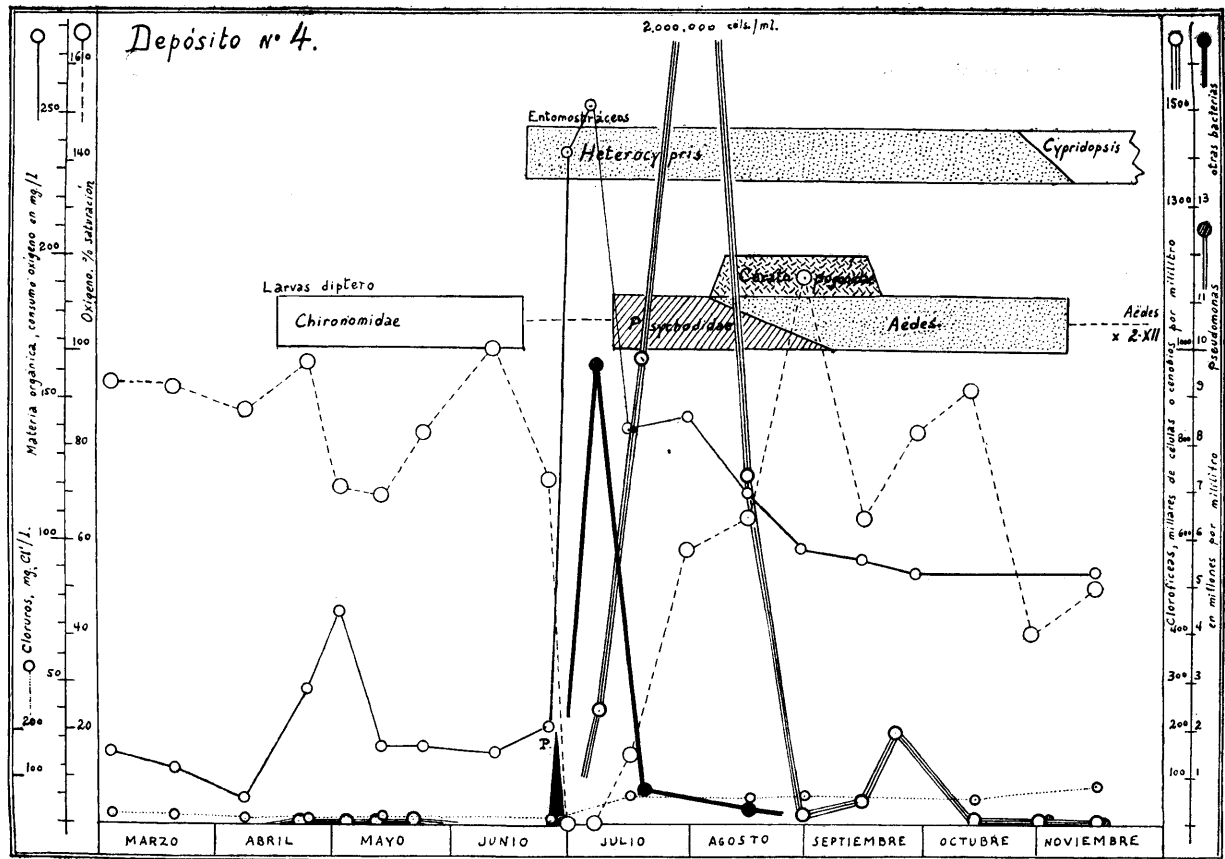


Fig. 11.— Sucesión experimental consecutiva al enriquecimiento del agua con materia orgánica (peptona, P). Además de la disminución de oxígeno, aumento de bacterias y más tarde, de clorófitas, se ponen de manifiesto cambios notables en la fauna. En lo que se refiere a las larvas de díptero, en el agua sucia se desarrollan: primero, psicódidos, y luego ceratopogónidos y *Aedes aegypti*; los quironómidos, en este caso, eran más propios de condiciones estables, con agua menos impurificada.

lentos de *Chara viva*, cuyas aguas, con los calores del verano y la influencia del estiércol dejado en las orillas por el ganado, habían experimentado un intenso enriquecimiento en materia orgánica, con el consiguiente desarrollo de nanoplancton y la población de larvas de mosquitos.

Respecto a los culícidos halófilos, vale también lo dicho: ausencia en aguas en comunicación con el mar, aunque puedan resistir su salinidad, y desarrollo inmediato tan pronto las charcas se enriquecen en materia orgánica y se llega a la etapa apropiada de la sucesión (MARGALEF, 1949).

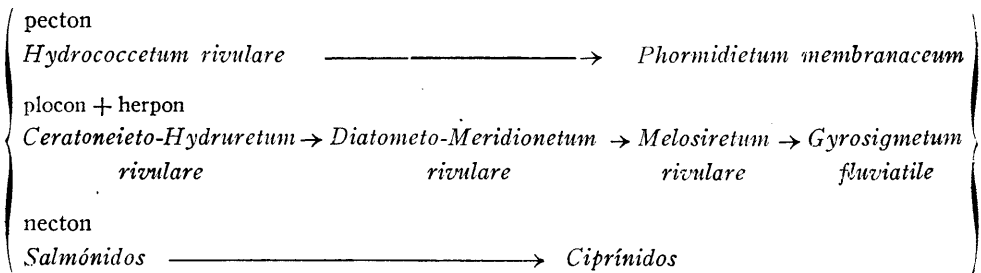
La clímax. — En los estudios sobre comunidades terrestres ha sido de gran utilidad el concepto de clímax. La *clímax*, o culminación, es aquel tipo o sistema de comunidades que representan el óptimo en la explotación biótica de las posibilidades naturales, y hacia el que se tiende continuamente, porque en el curso de la sucesión predominan siempre las especies de mayor productividad sobre las de menor rendimiento. En las comunidades terrestres, como consecuencia de la reacción, muy intensa, sobre el suelo, la clímax depende mucho más del clima que de la naturaleza de los materiales que forman el substrato geológico. Por esto se habla entonces de clímax climáticas. Pero regularmente la clímax no es homogénea, sino que la cubierta estable de una región muestra siempre enclaves distintos de la etapa que, en teoría y atendiendo al clima, sería la definitiva. Los fitosociólogos "terrestres" han discutido hasta la saciedad estas cuestiones y llegan a aceptar la existencia de *agrupaciones permanentes* y aun un complejo general de diversas comunidades dentro de la noción teórica y general de clímax.

Un biocenólogo "terrestre" raramente se dignará conceder el título de clímax a cualquier biocenosis acuática. Las aguas dulces, en especial las estancadas, están condenadas a rellenarse de sedimentos y a sostener la vegetación climática "terrestre" con comunidades anteclimáticas, etapas de una sucesión que conduce a la clímax de verdad. Otro argumento aumenta la lógica de tal razonamiento. Decíamos que las etapas clímax se caracterizan por una dependencia principal respecto al clima y por una dependencia mucho menor o nula en relación con el carácter del substrato. En la vegetación terrestre la influencia predominante del substrato se manifiesta solamente en etapas anteriores a la clímax; pues bien: el que las biocenosis acuáticas reflejen con mayor intensidad las características químicas del agua y de la cubeta que las propiedades del clima, es un argumento a favor de considerarlas preclimáticas. Tan sólo los lagos muy grandes en países de suelo bien desarro-

llado escapan un tanto a esta predominante influencia de los materiales de la cubeta o de la cuenca (véase capítulo II, apartado "Substancias disueltas").

Dentro de las aguas dulces hay una íntima oposición en los conceptos de desarrollo o sucesión, cuando se aplican a las biocenosis y cuando se refieren a los biótopos, y esta profunda inconsistencia puede estar en la raíz de algunas dificultades de interpretación. La sucesión ecológica determinada por la erosión y relleno de cauces y cubetas naturales lleva al medio de ser permanente a ser de menor volumen e inestable. En cambio, para que los biotas acuáticos lleguen a formar comunidades estables y con la máxima complejidad estructural (característica de las climax), hace falta que el medio sea permanente y que su volumen y diferenciación fisiográfica no se reduzcan. La vegetación de algas tiende a la máxima segregación y a formar biocenosis de estructura complicada; pero esto no puede ocurrir cuando el biótopo evoluciona hacia su desecación.

Las poblaciones que viven en los diversos tramos de un curso de agua, por ejemplo:



constituyen un excelente ejemplo de sucesión, si bien con características especiales, discutidas anteriormente. Diversos autores americanos (EDDY, 1934; CLEMENTS & SHELFORD, 1939) consideran como climax a comunidades "terminales" de las aguas corrientes; así, un esquema de EDDY (loc. cit., fig. 9) representa una sucesión que va de un lago somero a un estanque efímero y acaba en la climax terrestre, y otra que, partiendo del manantial, sigue por un río "inestable" y acaba en un río estable, considerado como climax y caracterizado por la presencia en sus aguas de diversas especies de rotíferos (*Brachionus*, *Filinia*, *Synchaeta*, *Polyarthra* y *Keratella*) y crustáceos (*Moina micrura*, *Cyclops vicinus* y *Diaphanosoma brachyurum*).

De todas formas, llegamos a la conclusión de que ciertos tipos de

biocenosis acuáticas ocupan una posición terminal, es decir, son estables y sólo varían para ceder su lugar a comunidades terrestres; este último paso sigue un camino especial en cada caso: los estanques eutróficos dan lugar a una sucesión que empieza con carrizos, juncos y eneas y acaba en el *Populion albae* o en el *Alneto-Ulmion*; las aguas ácidas inician su aterramiento con mogotes de musgos y de cárices y acaban en asociaciones montanas de escasa altura. En uno y otro caso las primeras comunidades "terrestres" han de atravesar las etapas de una sucesión más o menos larga hasta llegar a las respectivas "clímax" regionales, y suelen quedar como enclaves diferentes. Es corriente que varios tipos de biocenosis "terminales" acuáticas correspondan a una sola clímax terrestre, y éste es un buen criterio para relacionar aquéllas. Otros tipos de comunidades acuáticas, menos estables, pueden relacionarse con las terminales por afinidades bióticas o por la presencia de asociaciones comunes. Asimismo, por lo general, se descubren afinidades entre las de aguas corrientes y las de aguas estancadas (por ejemplo, el *Cladophoretum glomeratae* de las aguas corrientes presenta numerosas semejanzas con asociaciones de aguas estancadas, también denominadas por el género *Cladophora*: *Cladophoretum fractae* y *C. crispatae*). Cuando un río se detiene, en sus charcas se inicia una sucesión que en parte aprovecha especies preexistentes y en parte recibe una nueva colonización; de todas formas, su estudio siempre proporciona datos para descubrir afinidades entre biocenosis lólicas (de aguas corrientes) y leníticas (de aguas estancadas). Así, lo normal es que cuando un río alberga la asociación *Eunotioto-Fragilarietum rivulare* y se estanca, en las charcas del cauce se desarrolle el *Tribonemeto-Ulothricetum ephemerum* y luego el *Tribonemetum siderophilum*. Utilizando sensatamente todos estos indicios no es difícil descubrir las relaciones que ligan a todos los tipos de biocenosis de una región, bajo el común denominador de su tendencia a una clímax común.

Limnología regional. — En el capítulo V se expondrán algunas nociones sobre la distinción de diversos tipos de lagos, según la capacidad nutritiva de sus aguas, en la que NAUMANN basaba una "limnología regional", entendiendo por tal el estudio causal de la distribución sobre la superficie de la tierra de las especies y asociaciones de organismos y de los tipos de lagos.

La más sensible limitación de la limnología regional de NAUMANN y de sus desarrollos posteriores, es que se basa en el estudio de los grandes lagos, de manera que no resulta aplicable en los países que carecen de ellos o donde su densidad es demasiado baja. Pero la limnología regional puede basarse perfectamente en el estudio de las biocenosis, hecho

siguiendo las directrices que se dejan apuntadas. Para ello no hay más que establecer las relaciones de sucesión entre las distintas comunidades, descubrir las afinidades entre las biocenosis que pueden considerarse como terminales en las aguas corrientes y en las estancadas, subordinar a ellas las etapas iniciales o alejadas de la estabilidad y, de manera principal, trazar las homologías en la estructura de las comunidades en los diversos

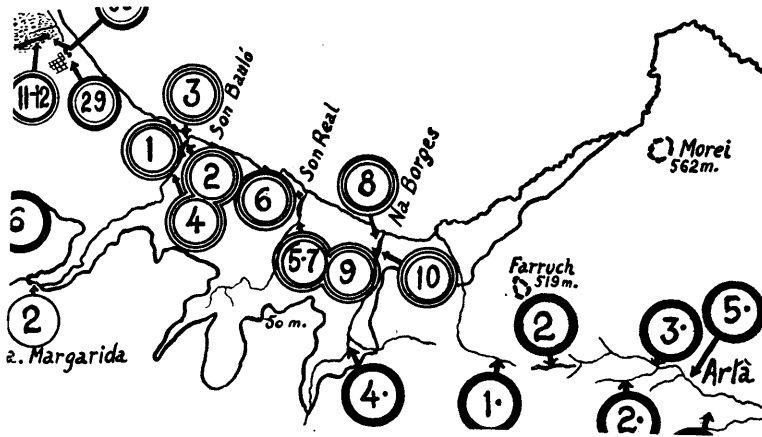


Fig. 12.—Una parte de un mapa limnológico del NE. de Mallorca. Los biocenosis pertenecientes a diversos grupos se han señalado con distintos símbolos; se advierte la tendencia a la agrupación regional de las que tienen características similares.

territorios. Es decir, plantearse, con el mayor detalle posible, el estudio comparativo simultáneo de las biocenosis de rocas mojadas, cursos de agua, aguas estancadas efímeras, aguas estancadas permanentes y cuantos tipos de biótupos se puedan distinguir. Entonces, comparando los inventarios de las asociaciones se echará de ver que existen límites geográficos, a uno y otro lado de los cuales se observan sensibles cambios en la composición de las comunidades, cambios que afectan a numerosas asociaciones vicarias y, de tal grado, que las correspondientes comunidades ya no pueden considerarse como pertenecientes a un mismo tipo de asociación, sino a tipos distintos, con sendos complejos de especies características. Cuanto mayor sea el número de inventarios de que se dispone, más fácil será llegar a estas conclusiones.

La representación cartográfica de estos estudios puede hacerse señalando con un signo convencional la presencia de una biocenosis perteneciente a determinado "grupo" o sistema que, dentro de las aguas, tiene valor de clímax, es decir, que de seguir la sucesión, sería para dar

origen a comunidades terrestres (fig. 12). De esta manera se obtienen nubes de signos distintos y, en general, su distribución permite definir regiones amplias, del mismo tipo de las reconocidas en los países escandinavos mediante la aplicación de la limnología regional de NAUMANN. Como es natural, los límites entre unos y otros territorios no son tajantes, ofrecen siempre sinuosidades y los ríos determinan entrantes o irregularidades notables; pero, en general, los límites de las regiones coinciden bastante bien con los de las grandes formaciones geológicas y reflejan asimismo el clima y la morfología del país. Finalmente, pueden ser puestos en relación con las climas vegetales terrestres. Dentro de un territorio definido se pueden encontrar enclaves con biocenosis que corresponden a otras regiones. Estas inclusiones, en parte, se deben a la acción humana; ejemplos: depósitos de hormigón que ceden bases al agua, en una zona de aguas muy puras; hierros viejos y oxidados en una cubeta accidentalmente poco permeable, en el seno de una región de aguas poco ferruginosas, etc. Ya se puede suponer que, en el trazado de los límites de las regiones, tal como se ha llevado a la práctica en la figura 13, se ha de prescindir del detalle y representar solamente la tendencia general.

El mapa de la figura 13 y el detalle que más abajo se inserta resume una serie de trabajos del autor sobre Cataluña y Baleares. En el presente manual sería desorbitado presentar tablas de asociaciones y tratar con más detalle de este tema; sin embargo, es conveniente dar una breve caracterización de las asociaciones, indicando aquellas algas a las que se atribuye mayor valor diagnóstico, pues no debe perderse de vista lo que se ha dicho ya varias veces, a saber: que los mejores indicadores de las propiedades del agua son los conjuntos de organismos, las biocenosis y no la simple presencia de una o de otra especie aislada.

La distribución de los animales puede ser útil para ayudar a precisar las regiones limnológicas. De hecho, los moluscos, hemípteros y quironómidos tienen gran interés desde este punto de vista; pero apenas han sido estudiados en España o no lo han sido en absoluto. Por otra parte, los animales presentan una pequeña complicación, de origen geográfico-histórico, de la que ya se ha hablado al comienzo de este capítulo. Por esta razón, regiones limnológicas de Cataluña y Baleares, que pueden identificarse totalmente si atendemos al estudio de la vegetación, presentan diferencias entre sí cuando nos fijamos en los animales, pues algunos géneros están representados por especies (*Gammarus*) o subespecies (*Asellus*) vicarias. Aunque no faltan casos de distribución propiamente geográfica entre las algas (*Amphipleura Lindheimeri*, de Cen-

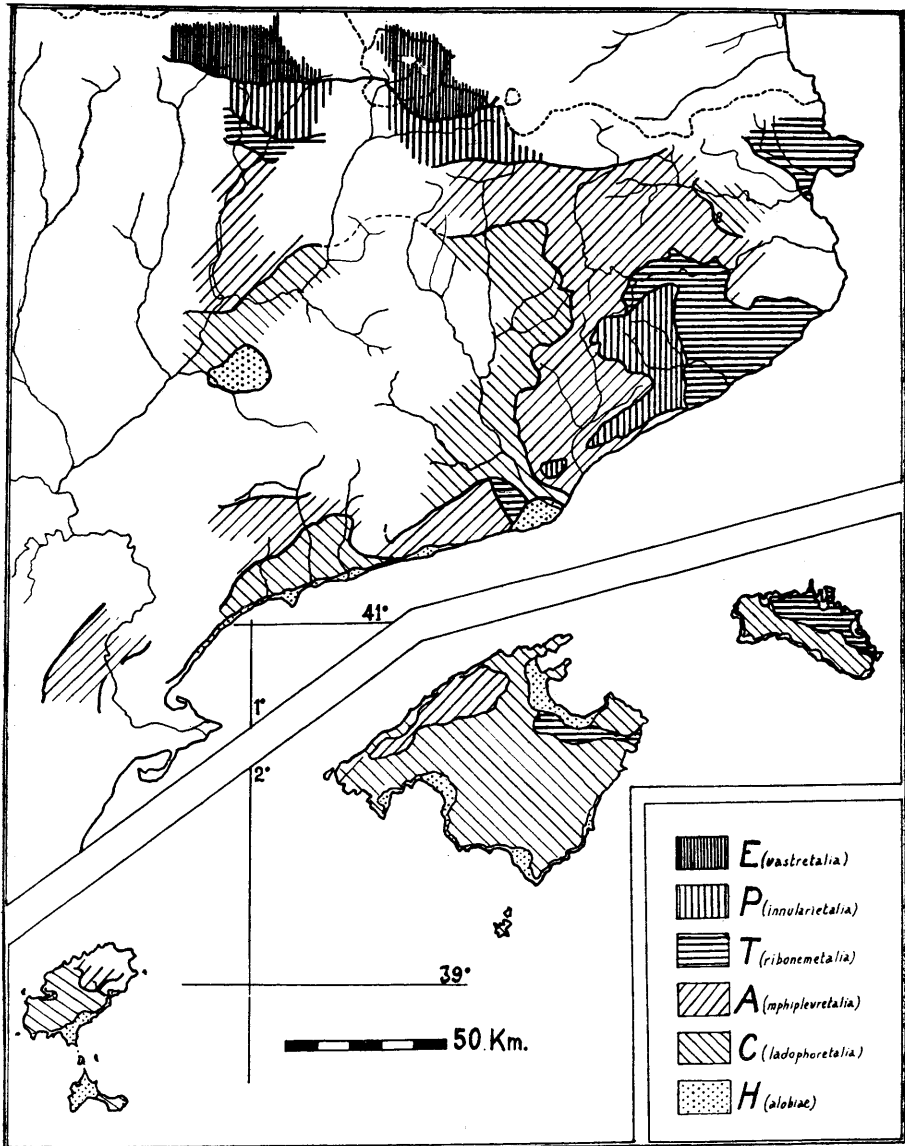
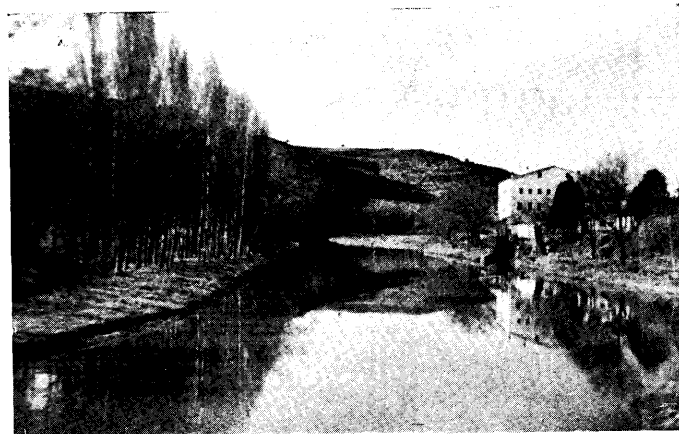


Fig. 13. — Esbozo de un mapa limnológico de parte de Cataluña y Baleares.
 (Explicación, en el texto.)



1. Río Tera, en Ribadelago, provincia de Zamora. Comunidades indicadoras de aguas finas y de notable producción animal.



2. Río Llobregat, cerca de Navarces, provincia de Barcelona. Producción escasa y presencia de algunas especies halófilas.



3. Río Lez, cerca de Montpellier (Francia). Ejemplo de río eutrófico, o sea, de gran productividad.



4. Riera de Santa Coloma, en la provincia de Gerona; no quedan más que unos estrechos filetes de agua que albergan comunidades indicadoras de un notable contenido en hierro.



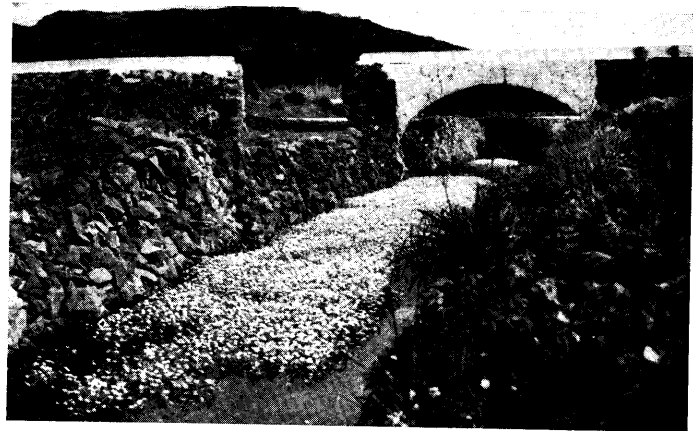
1. Hilillos de agua de nieve en los Pirineos, cerca de Nuria, provincia de Gerona. Escasa vida vegetal y fauna muy característica (turbelarios, larvas de insecto, etc.).



2. Regata en la sierra de Urbía (Guipúzcoa); 1.100 m. alt., con comunidades del grupo A (*Amphipleuretalia*). Dos asociaciones: masas murgosas y herpon.



3. Manantial cerca de Aránzazu (Guipúzcoa). En los manantiales son especialmente numerosas las asociaciones unidas en complejo; en este caso todas pertenecían al grupo A (*Amphipleuretalia*).



4. Riera de Binillautí, en Menorca, ya cerca del mar. Aguas lentas invadidas de *Ranunculus* y *Callitriche*; comunidades oligosaprobias. (Foto P. MONTSERRAT.)

troamérica, Tejas y montañas de todo el Norte de España, mas otros ejemplos que podrían aducirse), la mayoría de ellas se rigen preferentemente por las condiciones del medio. Las regiones separadas por límites a lo largo de los cuales se acumulan las diferencias de origen geográfico-histórico, son testigo de diferencias muy antiguas o debidas a agentes particularmente violentos (primer apartado de este capítulo).

Esbozo de las regiones limnológicas de España (basado principalmente en estudios en el NE. y en Baleares). — Véase figura 13. Las comunidades designadas por sus nombres se caracterizan brevemente en el apartado siguiente:

E (por *Euastretalia*). Aguas de la alta montaña silíceas; pero, en las zonas muy lluviosas (Galicia), pueden encontrarse ya a partir de poca altura sobre el nivel del mar. Pluviosidad superior a los 1.000 mm. anuales; pH de 5 a 7. Gran número de algas propias (especialmente desmidiáceas, *Tabellaria*, *Asterionella*), falta *Cladophora*. Animales con más o menos valor característico: rizópodos: *Pontigulasia spectabilis*, *Hyalosphenia papilio*, *Paulinella chromatophora*, *Nebela pl. sp.*; rotíferos: *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*; tardígrados: *Hypsibius annulatus*; crustáceos: *Diatomus castaneti*, *Daphnia longispina*, *Alonella nana*, *Chydorus piger*, *Cyclops strenuus*, *Bryocamptus cuspidatus*, *Bryocamptus echinatus*, *B. zschokkei*; salmónidos.

En las aguas corrientes, pecton de *Hydrococetum rivulare* y plecton de *Ceratoneieto-Hydruretum rivulare*, con hepáticas, etc. En las rocas mojadas asociaciones de desmidiáceas, que se encuentran también en las turberas (*Eunotieto-Pinnularietum bryophilum* entre los musgos y *Micrasterieto-Frustulietum saxonicae* en el herpon de las charcas). En los lagos, *Cyclops strenuus* y *Daphnia longispina* en el plancton; pecton: *Nostocetum epilithicum*; herpon: *Surirelletum benthicum* y fanerógamas representadas por *Sparganium* e *Isoetes*, como más típicas.

P (por *Pinnularietalia*). Sobre pizarras y granitos, de 500 a 1.500 metros, lluvias abundantes, pH de 6,5 a 7,2. Parecida a la región anterior, pero sin un desarrollo tan amplio de medios turbosos, con la consiguiente pobreza de la flora de desmidiáceas, y faltando la mayor parte de los elementos característicos de la fauna.

En los manantiales: *Pinnularieto-Surirelletum montanum*, localmente *Diatometo-Meridionetum rivulare*; este último también en los ríos, seguido del *Melosiretum rivulare*. En el plancton de las aguas estancadas: *Botryococcus*, *Chaoborus*, cladóceros; en el fondo, *Nitella*, *Chara* y abundantes *Pinnularia*.

T (por *Tribonometalia*). Sobre materiales que resultan de la des-

composición del granito, sobre areniscas rojas, sobre arcillas, en resumen, sobre un substrato nada o poco calizo que cede hierro con facilidad. Desde el nivel del mar hasta unos 1.200 metros, pH de 7 a 8. Son excelentes características, los bacterios que precipitan hidróxido férrico, las heterocontas (*Tribonema* en particular), *Trachelomonas*, muchos *Oedogonium* y los crustáceos: *Acanthocyclops bicuspidatus lubbocki* y *Eucypris virens*. Suelen faltar los *Gammarus*. Son comunes *Culex* y *Anopheles*.

En las aguas corrientes: *Eunotieto-Fragilarietum rivulare*, *Melosiretum fluviatile*. En las aguas estancadas: *Tribonemetum-Ulothricetum ephemerum* y *Tribonemetum siderophilum*. En el plancton: euglenales, *Anabaena*, etc.

A (por *Amphipleuretalia*). Sobre calizas y margas, del nivel del mar hasta unos 1.500 metros. Las aguas contienen mucho calcio, pero pocos cloruros; pH de 7 a 8,4. Las zignemales y las clorofíceas con mucha secreción de mucílago son características. Crustáceos: *Attheyella crassa*, *Bosmina longirostris*, *Ilyocypris bradyi*, *Cypria ophthalmica*, *Potamocypris wolfi*. Mosquitos, principalmente *Culex*.

En las fuentes: *Diploneictum fontinale* y, quizá más exclusiva de mayor altura, *Melosiretum arenariae*; abundantes musgos y, a veces, un pecton de *Phormidietum cebennensis*. En las aguas corrientes: *Diatometo-Meridionetum rivulare*, *Melosiretum rivulare*, *Gyrosigmatum fluviatile*, en sucesión, con *Phormidietum membranaceum* como pecton. En las aguas estancadas menos estables se halla *Symplocetum muscorum* (pecton), *Chaetophoretum amphipleurosom* (pecton-plocon). Las más estables tienen en el plancton *Peridinium*, *Cyclotella compta*, *Keratella quadrata*, etc.; herpon: *Surirelletto-Diploneictum stagnale*; pecton: *Cymbellato mastogloietum lacustre* o *Schizothricetum papyracei*; plocon: *Zyguemetum mixtum* y, en el fondo, *Chara* y abundantes musgos (*Fissidens*, *Fontinalis*, *Dichodontium*).

C (por *Cladophoretalia*). Sobre materiales terciarios; aguas ricas en calcio y en cloruros, que llegan y sobrepasan de 0,2 gr. de Cl por litro; pH de 7,2 a 8,6. Abunda *Cladophora* y muchas especies halófilas. Animales: *Brachionus*, *Daphnia magna*, *Pleuroxus aduncus*, *Moina recitrostris*, *Heterocypris incongruens*.

En las fuentes: *Diploneictum fontinale*. La asociación más típica de los ríos es el *Cladophoretum glomeratae*. En las aguas estancadas temporales: un plocon de *Cladophoretum fractae*, con rotíferos; *Hetero-*

cypris, *Daphnia*, etc. La biocenosis terminal más típica tiene en el plancton *Cyclotella Meneghiniana* y muchas clorofíceas; el zooplancton es escaso, con *Tropocyclops prasinus*, *Trichocerca pusilla* y elementos tico-planctónicos; herpon: *Oscillatorieto-Euglenetum Ehrenbergi* o *Scenedesmeto-Merismopedietum benthicum*; pecton: *Schizothricetum papyracei* o *Calothricetum parietinae*; plocon: *Cladophoretum crispatae*. La vegetación "superior" carece de musgos, *Chara* no es tan frecuente como en la sección precedente y se encuentran los *Potamogeton* más resistentes (*P. crispus*, *P. pectinatus*). En estas aguas los peces — desde luego, sólo ciprínidos y anguilas — muestran un crecimiento muy lento. Son frecuentes las larvas del mosquito *Theobaldia*.

H. Aguas salinas del litoral o de las cuencas endorreicas del interior; pH de 8 a 9. Las comunidades de la vegetación superior terrestre, próxima o asociada, corresponden al orden *Salicornietalia*; dentro de las aguas, a la alianza *Ruppion* (*Ruppia*, *Zannichellia*, *Chara canescens*, *Lamprothamnion*). Muy pocas desmidiáceas (*Closterium acerosum*, *C. Leibleni*, *Cosmarium biretum*, *C. scopulorum*). Un gran número de especies exclusivas, las señaladas en otros lugares como más o menos halobias. Entre los animales son frecuentes: protozoos: *Arcella atava*; rotíferos: *Brachionus plicatilis*, *Colurella adriatica*, *Distyla inermis*, *Monostyla punctata*; crustáceos: **Arctodiaptomus salinus*, **A. wierzejski*, *Megacyclops viridis*, **Daphnia magna*, *Diacyclops bicuspidatus lubbocki*, **Cletocamptus retrogressus*, *Calanipeda aquae dulcis* (los señalados con *, atalasoalinos). También larvas de *Anopheles*, peligrosas como vectores del paludismo, en las oligohalinas.

En las aguas salobres del litoral, que equivalen aproximadamente a agua de mar más o menos diluída, se presentan especies que no aparecen en las atalasoalinas: *Gyrosigma fasciola*, *Enteromorpha intestinalis*, *Pleurosigma*, *Surirella striatula*, *Bacillaria paradoxa*, *Gammarus locusta aequicauda*, *Sphaeroma hookeri*, *Mercierella enigmatica*, *Nereis diversicolor*, etc. En las aguas corrientes: *Enteromorpheto-Synedretum tabulatae* (de 0,5 a 11 gr. Cl/l.). En las aguas estancadas menos saladas (0,5-5 (-9) gr. Cl/l.); en el plancton: *Arctodiaptomus*, *Cypridopsis aculeata* y cianofíceas; plocon: *Lyngbyeto-Anabaenetum variabilis*. Cuando la salinidad es mayor (3-20 gr. Cl/l.), en las charcas someras se encuentran *Platymonas* y *Prorocentrum scutellum* en el plancton, numerosas rodotio-bacterias (con reducción de sulfatos y establecimiento de posibles condi-

ciones atalasoalinas) en el herpon y masas de algas pertenecientes a las asociaciones *Diatometo-Lyngbyetum aestuarii* y *Diatometo-Cladophoretum crystallinae* en el plocon. Con estas mismas salinidades (2 a 12 gr. Cl/l.), pero en aguas más profundas y de composición más estable (comunicación con el mar y escaso desarrollo de rodotiobacterios), se hallan en el plancton *Prorocentrum scutellum*, *Peridinium balticum*; en el herpon, foraminíferos y ostrácodos, algas filamentosas representadas por el *Chaetomorpheto-Polysiphonietum*, y una vegetación superior representada por *Ruppia maritima* y *Zostera nana*.

Las aguas saladas del interior son muy diversas; la relación SO_4/Cl suele ser mayor que en el mar, pero a veces es más baja. Los biotas muestran especialmente caracteres negativos y sólo se conservan las especies más resistentes. En las aguas "esteparias" de Aragón y de La Mancha viven cierto número de eufilópodos y de otros crustáceos (*Eucypris aragonica*, *Hemidiaptomus*, *Mixodiaptomus incrassatus*) típicos. En las aguas muy concentradas de las salinas, que por cristalización parcial son atalasoalinas, se encuentran *Artemia salina*, *Dunaliella salina*, *Fabrea salina*, *Ephydra*, *Hydraena*; es típico del pecton *Microcoleus chthonoplastes*, que se halla asimismo en otras biocenosis de aguas saladas.

Breve sinopsis de las asociaciones mencionadas en los párrafos anteriores. — Se basa principalmente en un trabajo anterior (MARGALEF, 1951), con algunas modificaciones. Las asociaciones se reúnen en "alianzas" definidas por especies comunes. No se indican más que un corto número de especies características, silenciándose las especies abundantes en muchas asociaciones.

I. Aguas ácidas en turberas. Herpon mas plocon:

A. Alianza **Euastrion:**

Closterium angustatum, *C. striolatum*, *Cosmarium bipunctatum*, *C. pyramidatum*, *Euastrum pl. sp.*, *Frustulia saxonica*, *Gonatozygon*, *Micrasterias denticulata*, *Pediastrum Braunii*, *Staurastrum pl. sp.*, *Stenopterobia intermedia*.

1. **Micrasterieto-Frustulietum saxonicae.** — *Asterococcus superbis*, *Eremosphaera viridis*, *Micrasterias rotata*, *M. truncata*, *Xanthidium antilopaeum*.
2. **Eunotiето - Pinnularietum bryophilum.** — *Achnanthes lanceolata*, *Cosmarium cucumis*, *C. cucurbita*, *C. quadratum*, *Cymbella gracilis*, *Euastrum oblongum*, *Eunotia gracilis*, *E. lunaris*, *E. robusta tetraodon*, *Netrium digitus*, *Nostoc*, *Pinnularia dactylus*, *P. maior*, *Pinnularia pl. sp.*, *Stigonema ocellatum*, *Zygonium cri-cetorum*.

II. Aguas corrientes en general. Plocon o pecton que se desprende fácilmente (+ herpon):

B. Alianza Diatomion:

Diatoma hiemale, *Cymbella ventricosa*, *Meridion circulare*, *Staurastrum punctulatum*.

3. **Ceratoneieto-Hydruretum rivulare.** — *Ceratoneis arcus*, *Gomphocymbella ancyli*, *Hydrurus foetidus*.

4. **Diatometo - Meridionetum rivulare.** — *Achnanthes lanceolata*, *Diatoma hiemale* y la var. *mesodon* (dominantes), *Audouinella chalybea*, *Vaucheria*.

C. Alianza Melosirion:

Achnanthes flexella, *Cymbella ventricosa*, *Cladophora glomerata*, *Diploneis elliptica*, *Eunotia pectinalis*, *Fragilaria capucina*, *Melosira varians*, *Meridion circulare*, *Navicula rhynchocephala*, *Nitzschia acicularis*, *Staurastrum punctulatum*, *Ulothrix zonata*.

5. **Melosiretum rivulare.** — *Cymatopleura solea*, *Cymbella aspera*, *Draparnaldia*, *Lemanea*.

6. **Melosiretum fluviatile.** — *Ankistrodesmus falcatus*, *Navicula dicephala*, *N. anglica*, *N. cuspidata*, *Rhopalodia gibba*, *Merismopedia punctata*, *Scenedesmus obliquus*.

7. **Eunotieto-Fragilarietum rivulare.** — *Cosmarium vexatum*, *Eunotia pectinalis* (generalmente dominante), *Tribonema minus*.

D. Alianza Diploneidion:

Achnanthes flexella, *Cymbella amphicephala*, *Cladophora glomerata*, *Diploneis elliptica*, *Gomphonema intricatum*, *Nitzschia linearis*, *N. sigmoidea*.

8. **Melosiretum arenariae.** — *Achnanthes lanceolata*, *Audouinella chalybea*, *Batrachospermum*, (*Diatoma hiemale*), *Hormidium rivulare*, *Melosira arenaria*, *Meridion circulare*.

9. **Diploneietum fontinale.** — *Cladophora fracta*, *Audouinella chalybea*, *Cymbella affinis*, *Diploneis ovalis*, *Eunotia arcus*, *Scytonema myochrous*, *Vaucheria*.

10. **Cladophoretum glomeratae.** — *Closterium Ehrenbergi*, *Diatoma vulgare*, *Merismopedia punctata*, *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Cocconeis pediculus*, *Rhoicosphenia curvata*.

III. Plocon de aguas estancadas neutras o alcalinas:

E. Alianza Tribonemion:

Fragilaria capucina, *Nitzschia acicularis*, *Tribonema affine*, *T. minus*, *T. viride*, *T. vulgare*, *Microspora*, *Oedogonium pl. sp.*

11. **Tribonemeto-Ulothricetum ephemerum.** — *Ulothrix variabilis*, *Vaucheria geminata*.

12. **Tribonemetum siderophilum.** — *Apiocystis Brauniana*, *Chaetosphaeridium Pringsheimi*, *Epithemia sorex*, *E. turgida*, *Eunotia lunaris*, *E. pectinalis*, *Ophiocytium*, *Peridinium cinctum*, *Pinnularia viridis*, *Trachelomonas*.

F. Alianza Amphipleurion:

Achnanthes flexella, *Amphipleura pellucida*, *Chroococcus turgidus*, *Denticula tenuis*, *Eunotia arcus*, *Merismopedia punctata*, *Chara pl. sp.*

13. **Chaetophoretum amphipleuretosum.** — *Chaetophora pl. sp.*, *Cladophora fracta*, *Cymbella lanceolata*, *C. ventricosa*, *Nitzschia sigmoidea*.

14. **Zygnemetum mixtum** (o *Charetum vulgare*). *Bulbochaete sp.*, *Cosmarium reniforme*, *Cymbella amphicephala*, *Epithemia turgida*, *Mastogloia Smithii*, *Oocystis solitaria*, *Phacotus lenticularis*, *Rhopalodia gibba*.

- G. Alianza **Cladophorion**:
Denticula tenuis, *Gomphonema intricatum*, *Lyngbya aerugineo-coerulea*, *Synedra acus radians*.
15. **Cladophoretum fractae**. — *Cladophora fracta*, *Closterium acerosum*, *C. moniliferum*, *Cosmarium botrytis*, *Gomphonema parvulum*, *Navicula lanceolata*, *Nitzschia linearis*, *N. sigmoidea*, *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Rhoicosphenia curvata*, *Stigeoclonium tenue*, *Synedra ulna*.
16. **Cladophoretum crispatae**. — *Aphanochaete repens*, *Cladophora crispata*, *Cosmarium laeve*, *Cyclotella Meneghiniana*, *Fragilaria construens*, *Gomphonema constrictum*, *Ulothrix oscillarina*.

IV. Aguas más o menos salinas. Plocon y herpon, comunidades constituídas fundamentalmente por algas filamentosas, indistintas del herpon en las charcas poco profundas:

- H. Alianza **Synedrion tabulatae**:
 17. **Enteromorpheto-Synedretum tabulatae**. — *Cocconeis placentula*, *Enteromorpha pl. sp.*, *Microspora rufescens*, *Monostroma*, *Rhoicosphenia curvata*, *Achnanthes brevipes intermedia*.
- I. Alianza **Amphorion acutiusculae**:
Amphora coffeaeiformis y su var. *acutiuscula*, *A. arenicola*, *Chroococcus turgidus submarinus*, *Cymbella pusilla*, *Anabaena variabilis*, *Glenodinium foliaceum*, *Lyngbya epiphytica*, *Microcoleus chthonoplastes*, *Navicula salinarum*, *N. halophila*, *Nitzschia apiculata*, *N. Brébissoni*, *N. closterium*, *N. hungarica*, *Oscillatoria chalybea*, *Suriella striatula*, *Nitzschia sigma*, *Achnanthes brevipes intermedia*, *Synedra tabulata fasciculata*.
18. **Lyngbyeto-Anabaenetum variabilis**. — *Anabaena variabilis*, *Nitzschia acicularis*, *Nodularia Harveyana*, *Oedogonium Pringsheimi*, *Spirogyra mirabilis*, *S. Montserratii*, *Rhizoclonium hieroglyphicum*.
19. **Diatometo-Lyngbyetum aestuarii**. — *Amphora lineolata*, *Lyngbya aestuarii* y otras, *Mastogloia*, *Pleurosigma formosum*, *Rhopalodia constricta*.
20. **Diatometo-Cladophoretum crystallinae**. — *Amphiprora paludosa*, *Aphanothece prasina*, *A. salina*, *A. stagnina*, *Exuviaella marina*, *Lamprocystis roscopersicina*, *Lyngbya limnetica*, *Nitzschia lanceolata*, *Cladophora crystallina*, *Prorocentrum scutellum*.
- J. Alianza **Chaetomorphion**:
 21. **Chaetomorpheto-Polysiphonietum**. — *Calothrix confervicola*, *Chaetomorpha*, *Cocconeis placentula*, *C. scutellum*, *Exuviaella marina*, *Melosira moniliformis*, *Monostroma*, *Navicula digitoradiata*, *N. peregrina*, *Polysiphonia*, *Prorocentrum scutellum*, *Synedra tabulata* (tipo).

V. Herpon de aguas dulces, lentas o estancadas:

- K. Alianza Achromatium:** 22. **Surirelletum benthicum.** — *Campylodiscus noricus*, *Neidium iridis amphigomphus*, *Oscillatoria amoena lacustris*, *Pinnularia dactylus*, *P. nobilis*, *Surirella biseriata*, *S. linearis*, *S. robusta* y su var. *splendida*.
- Achromatium oxaliferum*, *Amphora ovalis*, *Beggiatoa alba*, *B. leptomitiformis*, *Caloneis sibilicula*, *Fragilaria construens*, *Navicula lanceolata*, *N. radiosa*, *N. vulpina*, *Pinnularia maior*, *P. viridis*, *Spirulina maior*, *Stauroneis anceps*.
23. **Surirelletto-Diploneietum stagnale.** — *Cymbella amphicephala*, *Diploneis elliptica*, *Eunotia arcus*, *Navicula cuspidata media*, *Nitzschia sigmoidea*, *Surirella biseriata*.
24. **Oscillatorieto-Euglenetum Ehrenbergii.** — *Chroococcus turgidus*, *Euglena acus*, *E. Ehrenbergii*, *Menoidium*, *Oscillatoria nigra*, *O. tenuis*, *Lyngbya limnetica*, *Navicula cuspidata media*, *Nitzschia sigmoidea*, *Phacus torta*.
25. **Scenedesmeto-Merismopedietum benthicum.** — *Ankistrodesmus*, *Cosmarium laeve*, *Cymbella microcephala*, *Merismopedia*, *Pediastrum Boryanum*, *Scenedesmus*, *Tetraëdron*.
- L. Alianza Cymatopleurion:** 26. **Pinnularieto-Surirelletum montanum.** — *Campylodiscus noricus*, *Cymbella aspera*, *Diploneis elliptica*, *Eunotia pectinalis*, *Melosira arenaria*, *Pinnularia viridis*, *P. mesolepta*, *Rhopalodia gibba*, *Surirella robusta splendida*, *S. spiralis*.
- Anomoeoneis sphaerophora*, *Cymatopleura solea*, *C. elliptica*, *Cymbella amphicephala*, *Merismopedia glauca*, *Surirella linearis*, *S. ovata*.
27. **Gyrosigmatum fluviatile.** — *Cymbella microcephala*, *Gomphonema parvulum*, *Gyrosigma attenuatum*, *G. scalproides*, *Merismopedia punctata*, *Neidium dubium*, *Nitzschia acicularis*, *N. vermicularis*, *Oscillatoria tenuis*.
- VI. Pecton de las aguas dulces:**
- M. Alianza Hydrococcion:** 28. **Hydrococcetum rivulare.** — *Cymbella sinuata*, *C. ventricosa*, *Hydrococcus rivularis*.
- Chamaesiphon ferrugineus*, *Cocconeis placentula*, *Hydrococcus Cesatii*, *Eunotia pectinalis minor*, *Gomphonema abbreviatum*, *Verrucaria* (liquen).
29. **Hildenbrandietum rivulare.** — *Hildenbrandia rivularis*.
- N. Alianza Nostocion:** 30. **Nostocetum epilithicum.** — *Nostoc Zetterstedtii*, *Calothrix (Dichothrix) compacta*.
- O. Alianza Phormidion:** 31. **Phormidietum membranaceum.** — *Hydrocoleum homoeotrichus* y otros (= *Phormidium*), *Phormidium subfuscum*, *Ph. tenue*, *Ph. tinctorium*.
- Phormidium*, en aguas corrientes.
32. **Phormidietum cebennensis.** — *Epithemia argus*, *Phormidium cebennense*, *Ph. incrustatum*, *Ph. foveolarum*, *Rivularia haematites*, *Schizothrix*.

- P. Alianza **Cymbello - Mastogloion:**
33. **Cymbelleto-Mastogloietum lacustre.** — *Cymbella aequalis*, *C. helvetica*, *Eunotia arcus*, *Gomphonema intricatum*, *Mastoglia elliptica Dansei*, *M. Smithii*.
- Q. Alianza **Calothricion:**
- Gloeocapsa biformis*, *Calothrix parietina*.
34. **Symplocetum muscorum.** — *Lyngbya aerugi-neo-coerulea*, *Symploca muscorum*.
35. **Schizothricetum papyracei.** — *Microcoleus*, *Phormidium papyraceum*, *Schizothrix*.
36. **Calothricetum parietinae.** — *Calothrix parietina*, *Chroococcus obliterated*, *Gloeocapsa Juliana*, *Homoeothrix balearica*, *Phormidium foveolarum*, *Ph. fragile*, *Ph. tenue*.

Bibliografía.

- ABDEL-MALEK, A.: 1948. "Plant hormones (auxins) as a factor in the hatching of *Aedes trivittatus* egg". *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 41, 51-57.
- ATKIN, E. E., & BACOT, A.: 1917. "The relation between the hatching of the egg and the development of the larve of *Stegomyia fasciata* and the presence of bacteria and yeasts". *Parasitology*, 9, 482-536.
- BEATTIE, N. V. F.: 1930. "Physicochemical factors in relation to mosquito prevalence in ponds". *J. Ecol.*, 18, 67-80.
- BRAUN-BLANQUET, J.: 1951. *Pflanzensoziologie*, 2.^a ed. Springer-Verlag. Wien, 631 págs.
- CLEMENTS, F. E., & SHELFORD, V. E.: 1939. *Bicology*. John Wiley & Sons, New York, 425 págs.
- DEEVEY, E. S.: 1949. "Biogeography of the Pleistocene". *Bull. Geol. Soc. America*, 60, 1.315-1.416.
- EDDY, S.: 1934. "A study of fresh-water plankton communities". *Illinois Biol. Monogr.*, 11, 413-455.
- EGGLETON, F. E.: 1939. "Fresh-Water Communities". *Amer. Midl. Nat.*, 21, 56-74.
- GANDER, R.: 1951. "Experimentelle und oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von *Aedes aegypti*". *Revue Suisse Zool.*, 58, 215-278.
- GERSBACHER, W. M.: 1937. "Development of stream bottom communities in Illinois". *Ecology*, 18, 359-390.
- GJULLIN, C. M.; HEGARTY, C. P., & BOLLEN, W. B.: 1941. "The necessity of a low oxygen concentration for the hatching of *Aedes* mosquito eggs". *J. Cell. Comp. Physiol.*, 17, 193-202.
- GJULLIN, C. M.; YATES, W. W., & STAGE, H. H.: 1939. "The effect of certain chemicals on the hatching of mosquito eggs". *Science*, 89, 539-540.
- GOLDBERG, L.; DE MEILLON, B., & LAVOPIERRE, M.: 1945. "The nutrition of the larva of *Aedes aegypti*". II. "Essential water soluble factors from yeasts". *J. Expt. Biol.*, 21, 90-96.

- ILLIES, J.: 1952. "Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland". *Arch. f. Hydrob.*, 46, 424-612.
- GONZÁLEZ GUERRERO, P.: 1953. "Avance hipsográfico en la ficología luso-española". *Las Ciencias*, 18, 46 págs.
- HUET, M.: 1949. "Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes". *Schweiz. Zeitsch. Hydrol.*, 11, 332-351.
- MANEFIELD, T.: 1951. "Investigations on the preference shown by *Aedes aegypti* and *Culex fatigans* for specific types of breeding water". *Proceed. Linnean Soc. New South Wales*, 76, 149-154.
- MARGALEF, R.: 1947. *Limnosociología*. Monografías de Ciencia moderna, núm. 10, 93 págs.
- 1947. "Observaciones sobre el desarrollo de la vida en pequeños volúmenes de agua dulce y sobre la ecología de las larvas de *Aedes aegypti*". *P. Inst. Biol. Apl.*, 3, 79-112.
- 1949. "Las asociaciones de algas en las aguas dulces de pequeño volumen del Nordeste de España". *Vegetatio*, 1, 258-284.
- 1949. "Sobre la ecología de las larvas del mosquito *Aedes mariae*". *P. Inst. Biol. Apl.*, 6, 83-101.
- 1951. "Ueber die biogeographische Stellung der Binnengewässerlebewelt Spaniens". *Arch. f. Hydrob.*, 45, 304-313.
- 1951. "Regiones limnológicas de Cataluña y ensayo de sistematización de las asociaciones de algas". *Collectanea Botanica*, 3, 43-67.
- 1951. "La base actual de la Biogeografía". *Arbor*, núms. 66-67, 17 págs.
- MUIRHEAD-THOMPSON, R. C.: 1951. *Mosquito behaviour in relation to malaria transmission and control in the tropics*. Arnild, London, 219 págs.
- PALMGREN, P.: 1928. "Zur Synthèse Pflanzen- und Tierökologischen Untersuchungen". *Acta Zool. Fennica*, 6, 51 págs.
- ROUBAUD, E.: 1944. "Études sur les moustiques de la Crau, IV". *Bull. Soc. Path. Exot.*, 37, 153-158.
- ROUBAUD, E., & COLAS BELCOUR, J.: 1927. "Action des diastases dans le déterminisme de l'éclosion de l'oeuf du moustique de la fièvre jaune (*Stegomyia fasciata*)". *C. R. Acad. Sc. Paris*, 184, 248-249.
- ROLL, H.: 1943. "Pflanzensoziologie und Seetypenlehre". *Archiv. f. Hydrob.*, 40, 31-47.
- ROZEBOOM, L. F.: 1934. "The effect of bacteria on the hatching of mosquito eggs". *Amer. J. Hyg.*, 20, 496-501.
- SHARMA, H. N., & SEN, S. K.: 1921. "Ovoposition in Culicidae". *Rep. Proc. 4th. Entom. Meeting Pusa*, 192-198.
- SYMOENS, J. J.: 1951. "Equisse d'un système des associations algales d'eau douce". *Verhand. Inter. Ver. theor. ang. Limnol.*, 11, 395-408.
- TUTIN, T. G.: 1941. "The hydrosere and current concepts of climax". *J. Ecol.*, 29, 268-279.
- VOLLENWEIDER, R. A.: 1948. "Zum Gesellschaftsproblem in der Limnobiocoenologie". *Zeitsch. f. Hydrologie*, 10, 53-64.