

APROXIMACION TEORICA AL PROCESO DE CARGA Y DESCARGA ECOSISTEMICA¹

THEORETICAL APROXIMATION TO THE PROCESS OF ECOSYSTEMATIC CHARGE AND DISCHARGE

Claudio González B.², Juan Gastó C.³ y Alfredo Olivares E.⁴

Universidad de Chile, Facultad de Agronomía, Departamento de Ganadería y Producción Pratense. Casilla 1004, Santiago, Chile.

RESUMEN

Se desarrolla el problema de carga y descarga del ecosistema, con especial énfasis en la descarga de ecosistemas pratenses. Se plantea la cosecha de la pradera por el ganado como ecuación de flujo, llamada flujo de forraje. Se propone una ecuación de descarga ecosistémica de la forma $Q = P e^{-kv} + C$, en la cual la carga presente (Q) es función de la intensidad de cosecha (v) y los parámetros que la definen son la disponibilidad P, la cantidad de carga no cosechable C y una tasa intrínseca de descarga k.

SUMMARY

The problem of ecosystematic charge and discharge is analyzed with special emphasis on the discharge of grassland ecosystems. The harvest of grassland by livestock is presented as a flow equation ("forage flow").

An equation of ecosystematic discharge of the form $Q = P e^{-kv} + C$ is proposed in which Q, the present charge, is a function of v, the crop intensity; P represents the charge availability whereas C and k stand for the amount of ungrazable and intrinsic rate of discharge respectively.

INTRODUCCION

En las ciencias silviagropecuarias el profesional se enfrenta a la tarea de manejar ecosistemas.

Dentro de su manejo existen dos instancias fundamentales: la producción o carga y la cosecha o descarga. El objetivo de este trabajo es formalizar el problema de la descarga ecosistémica.

El ecosistema constituye un todo dinámico que funciona de acuerdo con el principio holocénico. Su condición de dinamismo hace que el sistema o sus elementos mantengan flujos de materia, energía e información. El cambio de estos flujos genera los cambios de estado del sistema.

El ecosistema consta de dos atributos que definen su estado, uno es la arquitectura Λ y otro el comportamiento β (Nava, Armijo y Gastó, 1978). Estos autores consideran a la arquitectura del ecosistema como una unidad capaz de almacenar

¹ Trabajo en colaboración de los proyectos: Sistemas de Producción de Carne Ovina en ecosistemas mediterráneos. OEA-Universidad de Chile y Proyecto 51/78. Dirección de Investigación, Universidad Católica de Chile.

² Ing. Agr. Estudiante Graduado. Universidad de Chile, Producción Animal.

³ Ing. Agr. Ph.D. Universidad Católica, Departamento de Zootecnia.

⁴ Ing. Agr. M.S. Universidad de Chile, Departamento de Ganadería y Producción Pratense.
Recepción de originales: 24/4/80.

materia, energía e información. Por lo anterior, consideran característico del ecosistema manifestar capacidad de almacenamiento, costo de almacenamiento, tasa de carga, eficiencia de conservación de la carga y tasa de descarga. El cambio de estado de un ecosistema es un proceso que puede ser continuo y cíclico, y como se mencionó, consta de dos procesos que normalmente ocurren en forma simultánea, carga y descarga.

Carga

Los conceptos de carga y descarga aparecen en el vocabulario ecológico a comienzos de la década pasada. Odum (1971) emplea el concepto de carga Q y lo define como masa almacenada con energía asociada. Otros autores definen carga como la cantidad de materia, energía e información de un ecosistema en un momento dado. La generalización está dada por:

$$Q(t) = c_i U_i(t)$$

donde:

U_i = energía del tipo i contenida en el ecosistema

c_i = coeficiente del valor ecológico de la calidad de energía, que depende del contenido de información.

Armijo, Nava y Gastó (1976) y Olivares y Gastó (1979) suponen, también, que existe una densidad de carga Q de la arquitectura, que tiene la función siguiente:

$$\frac{dQ}{dt} = f(Q, C_q, t)$$

donde:

C_q es la capacidad potencial de carga y t es el tiempo.

La función f puede tener diferente forma, según el proceso que se trate. La carga, en función del tiempo, en un ambiente ilimitado, es descrita por una ecuación exponencial; es decir el crecimiento es ilimitado.

Otro tipo de función utilizada para expresar el crecimiento corresponde a la forma:

$$Q = Q_{\max} (1 - e^{-kt})$$

donde:

$Q_{\max}$ es la asíntota superior que corresponde a saturación y k es la tasa intrínseca de crecimiento, que se considera constante. Esta curva se utiliza para describir el crecimiento de partes de la planta o plantas completas escindidas (Erickson, 1976). También se ha utilizado para describir la acumulación de mantillo de un bosque (Olson, 1963) y la carga de un acumulador (Kalashnikov, 1959).

Debido a que el recurso es finito, la población no puede crecer exponencialmente por tiempo indefinido (Pianka, 1978). Una de las formas típicas que tiene el crecimiento corresponde a la llamada función sigmoidea, de la cual existen muchas versiones. Para describir el crecimiento en ecología de poblaciones se usa la ecuación de Verhulst - Pearl. En esta se parte del supuesto que existe una relación lineal entre la tasa instantánea real de aumento, que corresponde al aumento poblacional en relación a la población total por unidad de tiempo y la densidad poblacional. Así, cuando la densidad es mínima, la tasa instantánea real de aumento es máxima.

La capacidad sustentadora K se alcanza cuando r_a tiene valor cero.

La ecuación diferencial que la describe es:

$$dQ/dt = rQ - rQ(Q/K)$$

$$\text{si } z = r/K, \text{ entonces}$$

$$dQ/dt = rQ - zQ^2$$

En esta ecuación r es la tasa intrínseca de crecimiento de la población; el segundo término de la ecuación representa la reducción en la tasa de aumento de la población, la cual depende de la densidad (Pianka, 1978).

La ecuación sigmoidea describe el crecimiento poblacional en un ambiente limitado, ecuación que posee dos etapas separadas por el punto de inflexión. La primera etapa γ_1 abarca desde el tiempo cero hasta el tiempo en que se produce la inflexión. La forma de esta etapa puede ser descrita por la curva de crecimiento exponencial (Sussman, 1961; Erickson, 1976). Esta etapa puede ser designada como la de construcción del arreglo topológico (Brougham, 1955; Armijo, Nava y Gastó, 1976; Olivares y Gastó 1979). La segunda etapa del proceso T_2 corresponde al crecimiento del sistema y ocurre entre el tiempo al punto de inflexión y el tiempo en que la curva alcanza su valor de carga máxima.

Se afirma que el comportamiento del ecosistema es análogo al de un acumulador, entonces ¿por qué la curva de carga de un acumulador y la curva de carga de un ecosistema, generalmente sigmoídea, no tienen la misma forma? La respuesta se debe buscar en los atributos que poseen ambos sistemas. El acumulador posee un atributo intrínseco, la tensión del condensador. El ecosistema, en cambio, debe desarrollar esta carga potencial: por eso la fase de construcción de arreglo topológico tiene forma exponencial; en esta etapa se considera a la acumulación subordinada a la función de colonización del espacio, luego de desarrollada la carga potencial viene el período de acumulación propiamente tal (Figura 1).

Algunos autores han tratado de ajustar funciones de crecimiento a exponenciales sucesivas, a líneas rectas sucesivas o a polinomios. A pesar que alguna de éstas pueden presentar un buen ajuste, parece biológicamente inadecuado aceptarlas como representativas del crecimiento (Williams, 1964).

Estabilización de la carga

El ecosistema debe almacenar energía, materia e información. Existen unidades especializadas en almacenar cierto tipo de estímulos, conforme a su naturaleza. El diseñar acumuladores ecosistémicos significa organizar arreglos topológicos para tales procesos, lo que involucra un costo de transformación. Necesita, además, de un sistema conductor de los productos transformados a las unidades de acumulación. La carga constituye una acumulación de estímulos, los que pueden ser fácilmente cosechados o descargados, por lo que es necesario incurrir en gastos para producir mecanismos que eviten la descarga, aunque su efectividad no sea total. Es posible suponer que mientras mayor sea el almacenamiento, mayor será su costo (Nava, Armijo y Gastó, 1978).

La teoría de catástrofes (Tohm, 1975) establece la existencia de atractores, los cuales actuarían como campos de atracción sobre el sistema. Estos atractores poseen barreras, las cuales hacen que el sistema, en ciertos estados,

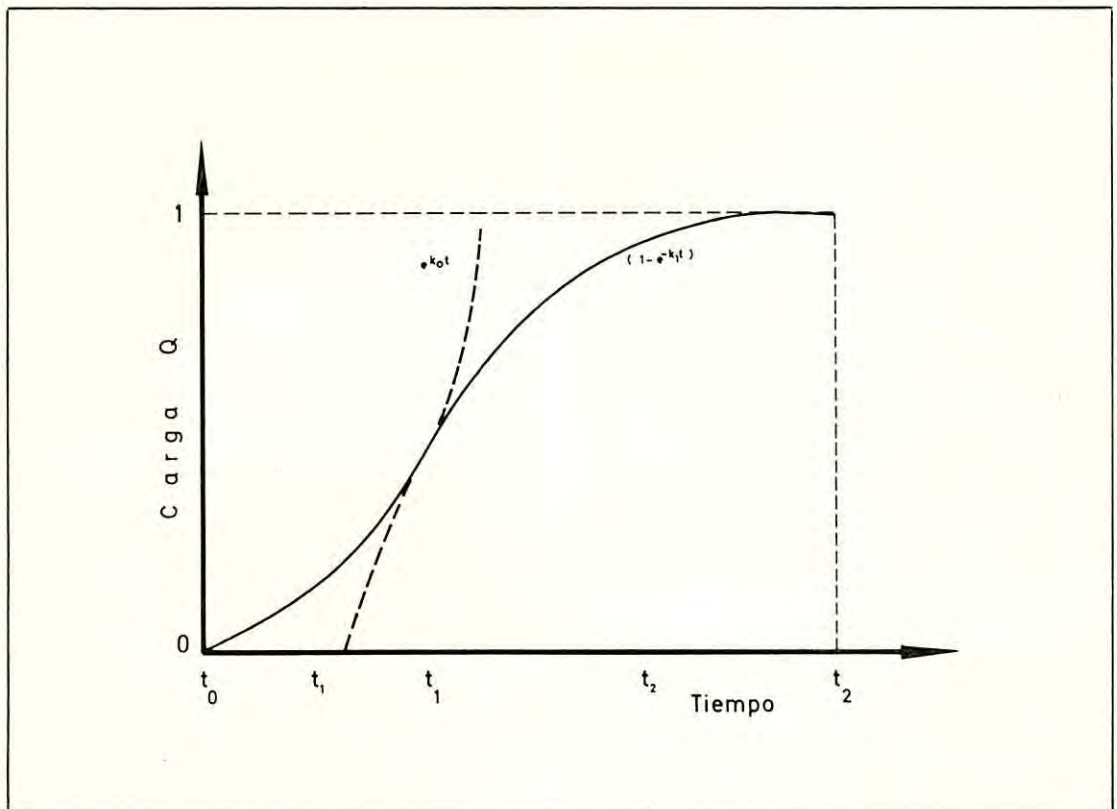


Figura 1. Descomposición de la curva de crecimiento sigmoídea t_1 corresponde al período de desarrollo de la carga potencial, t_2 corresponde al período de acumulación propiamente tal.

tenga un equilibrio más estable o menos estable. Los estados de equilibrio son atractores para los estados de no equilibrio (Prigogine, 1978).

Para enfrentar el problema de la estabilidad de la carga no se debe olvidar que los sistemas inestables, organización incoherente, son rápidamente destruidos o modificados, y que sólo perduran aquellos sistemas coherentemente organizados y estables (Wilson, 1968).

Los medios que poseen los vegetales para protegerse de la predación son diferentes a los de los animales. La distribución espacio-temporal de una especie puede ser una táctica valiosa de estabilización de la carga. Con una distribución desordenada en el tiempo o en el espacio puede escapar a la predación sólo porque su disponibilidad es impredecible. Algunas especies han desarrollado estrategias de estabilización de la carga mediante adaptaciones morfológicas, tales como pelos, cutículas, espinas, etc. Un ejemplo notable de utilización de la epidermis y la cutícula como estabilizadores de la carga lo constituye el caso de *Passiflora adenopoda*, que ha desarrollado tricomas con forma de ganchos para protegerse del ataque de larvas hervíboras (Gilbert, 1971). Otra estrategia adoptada por los vegetales para la estabilización de la carga es la producción de sustancias dañinas o la excreción de sustancias que hagan poco atractiva la presa para el predador (Jones, 1962; Raymond, 1968; Spedding, 1971). La coevolución de los organismos ha jugado un papel importante dentro de las estrategias de estabilización de la carga (Pianka, 1978).

Para cosechar es necesario superar la barrera impuesta por los mecanismos de estabilización de la carga, lo cual requiere adicionar energía. Este concepto, llamado energía de activación, es análogo al formulado por Arrhenius. Se puede afirmar, entonces, que la energía de activación es proporcional a la estabilidad de la carga, es decir, a mayor estabilidad es necesario adicionar mayor cantidad de energía para producir la descarga.

Descarga

Odum (1971) definió descarga como la liberación de energía acumulada. Otros autores la definen como la fracción de la respuesta f del sistema que se retira, lo cual depende del comportamiento βc (Nava, Armijo y Gastó, 1978). Los animales herbívoros obtienen la materia y energía del forraje capturado: materia y energía que le son indispensables para cumplir sus funciones de crecimiento, mantención y reproducción.

Costo ecológico de cosecha

La cosecha de forraje por un herbívoro trae unida un costo de captura (Pianka, 1978), el que ha sido llamado costo ecológico de cosecha (Cañas y Gastó, 1974). La magnitud del costo de cosecha depende de la densidad calórica tanto del predador como de la presa. Los factores que intervienen pueden expresarse por la ecuación:

$$\text{Costo de cosecha} = f(\text{cia, ca, cf, cma, iaf, c, vn})$$

donde el costo de cosecha es función de las características intrínsecas del animal (cia), el comportamiento animal (ca), las características de la fitocenosis (cf), las características del medio abiótico (cma), la interacción animal-fitocenosis (iaf), la cosecha (c), y el valor nutritivo (vn) (Cañas y Gastó, 1974).

El costo ecológico de cosecha puede ser expresado como el gasto, en términos energéticos, realizado por el animal al obtener una presa, el cual incluye la probabilidad de captura de esa presa. Esta relación parece correcta en la medida que, al disminuir las probabilidades de éxito en la obtención de una presa el costo de cosecha tiende a maximizarse.

El costo ecológico de cosecha por unidad atrapada es alto en bajas densidades de población-presa. Por eso no resulta conveniente cosechar los últimos individuos de un población-presa (May, 1976).

La relación entre la energía que entrega una presa determinada y la energía gastada en obtener esa presa corresponde a la eficiencia de cosecha. De acuerdo con ello, a medida que la densidad de la presa disminuye la eficiencia de cosecha es menor.

El costo ecológico de cosecha no tiene relación directa con la energía de activación, la cual representa la energía necesaria para superar la barrera puesta por el atractor. El costo de cosecha incluye toda la energía gastada en conseguir la presa y la relaciona con la probabilidad de obtener esa presa.

Las estrategias óptimas de pacimiento implican una minimización del costo de cosecha (Pianka, 1978). Al respecto, la acción antrópica del manejo de ganado tiende a minimizar el costo de cosecha del forraje, pues, por un lado disminuye los gastos que el animal debe hacer para obtener su presa y, por otro, asegura una alta probabilidad de éxito en esta tarea, lo cual redundará en una mayor productividad neta.

Intensidad de pastoreo

Para dar una solución general al problema de la cosecha Olivares y Gastó (1979) proponen una unidad de intensidad de pastoreo que incluye el tiempo de permanencia del cosechador. Introducen el concepto de zoomasa cosechadora-tiempo de cosecha por unidad de superficie expresado en toneladas-hora/ha. Una tonelada-hora/ha corresponde a la permanencia de una tonelada de organismos cosechadores, durante una hora, en una superficie de una hectárea.

$$\text{Ton-hora/ha} = (t w_i) A^{-1}$$

donde:

t es el tiempo, en horas:

w_i es el peso individual de los organismos cosechadores

A es la superficie sometida a pastoreo.

Tonelada-hora/ha es una unidad que expresa intensidad de pastoreo. Según la terminología propuesta por el Range Term Glossary Committee (1974) la expresión "zoomasa/superficie" corresponde a densidad animal, luego, si se considera la permanencia en pastoreo se logra una expresión de intensidad.

Más estrictamente correcto es relacionar el peso metabólico del animal con el producto cosechado (Spedding, 1971; Córdova, Wallace y Pieper, 1978). En este caso se tiene como unidad la tonelada metabólica-hora/ha, definida como la permanencia de una cantidad de organismos cuyo peso metabólico $W_i^{0.75}$ suma una tonelada, durante una hora, en una superficie de una hectárea.

$$\text{Ton-metabólica/hora/ha} = (t w_i^{0.75}) A^{-1}$$

Interacción entre el nivel productor y el nivel consumidor

El nicho ocupado por el cosechador está determinado tanto por las características del cosechador como por las características del nivel trófico inmediatamente inferior. Por ello la curva de descarga de una presa por un cosechador determinado tiene una forma típica, debido a que los parámetros de la función de descarga toman valores característicos para esa relación predator-presa. Los valores de estos parámetros están determina-

dos por las limitaciones del cosechador y las características de la presa.

La cosecha de los organismos presa puede ser total o parcial. A' cada relación predator-presa corresponde una función de carga presente no cosechable (C), la cual expresa la fracción no cosechable por el predator. La Figura 2 muestra la función de fitomasa en pie no disponible para el nicho ocupado por el cosechador, en este caso animales herbívoros. En ella se expresan las variaciones de la materia seca no disponible para el consumo, en función del tiempo (época). La primera fase de esta curva, desde t_0 hasta t_1 , corresponde al tramo pradera-dependiente. Las características anatómicas del animal restringen su capacidad física para preda las plantas en los primeros estados de desarrollo, por lo cual la cantidad de forraje remanente corresponde al crecimiento de la pradera. En esta fase existe un consumo potencial que no se satisface debido a las limitantes ya señaladas.

La fase que continúa es la de interacción-pradera-animal, en la que existe un aumento considerable del remanente, coincidiendo con el período de construcción del arreglo topológico. El fin de esta etapa coincide con la zona donde ocurre el punto de inflexión de la curva de crecimiento de la pradera.

En la última etapa de la curva de fitomasa no cosechable se produce una tendencia al equilibrio del remanente. Esta tendencia es producto del término de la colonización del espacio por los organismos presa y el aumento de tamaño de los componentes topológicos. En esta fase la fracción no cosechable por el ganado tiende a ser constante. La fitomasa cosechable tiende a aumentar a medida que el crecimiento se incrementa, alcanzando el equilibrio cerca de la madurez.

La fracción no cosechable de la carga es función tanto de las características del animal como de la planta y el medio.

$$C = f(T, ca, cp, cma)$$

Esta relación señala que el forraje no cosechable es función de la época (T), de las características del animal (ca), de la presa (cp) y del medio abiótico (cma).

Al señalar que una fracción del forraje presente no es cosechable por el animal, se está indicando que la fracción disponible corresponde a lo presente al tiempo t menos lo no cosechable a igual tiempo.

El predator cosecha su presa a una tasa ca-

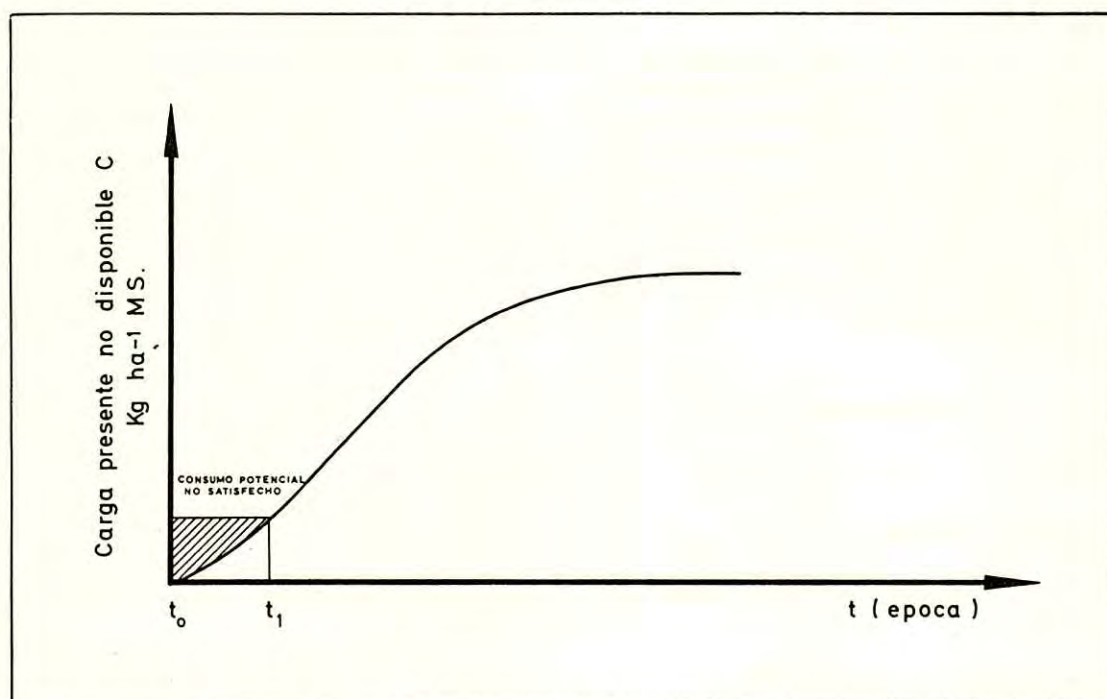


Figura 3. Variaciones en la tasa intrínseca de descarga en función de la época de cosecha, para el nicho ocupado por el cosechador herbívoro.

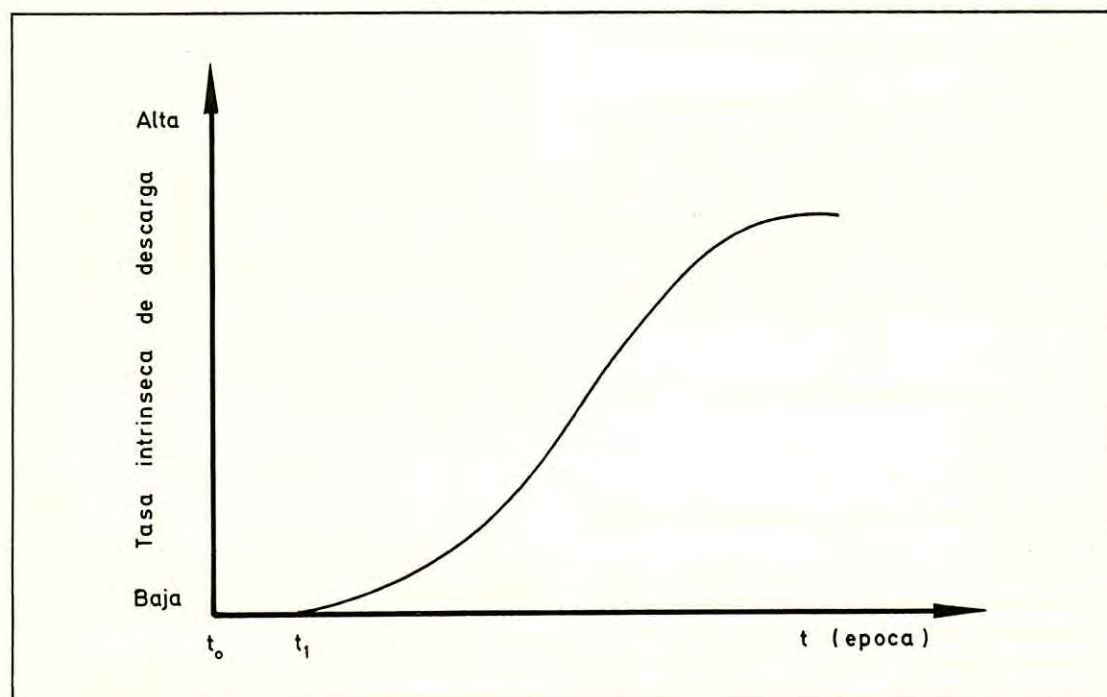


Figura 2. Carga presente no disponible en función a la época de cosecha, para el nicho ocupado por el cosechador herbívoro.

racterística: esta tasa está determinada por el valor de la tasa intrínseca de descarga (k). Para todas las relaciones predator-presa existe una función única que describe las variaciones en la tasa intrínseca de descarga, cuyos parámetros toman valores definidos para cada binomio predator-presa. La Figura 3 muestra las variaciones en la tasa intrínseca de descarga en función del tiempo (época). La primera etapa coincide con la primera fase de la curva de fitomasa en pie no cosechable. Al no producirse descarga toma valor cero. A partir de t_1 la tasa intrínseca de descarga comienza a aumentar; luego disminuye la magnitud de sus incrementos hasta lograr el equilibrio en un k máximo, haciéndose independiente de la época.

La tasa intrínseca de descarga depende de:

$$k = (T, ca, cp, cc, cma)$$

Esta ecuación señala que la tasa intrínseca de descarga es función de la época (T), las características del animal (ca), las características de la presa (cp), el costo ecológico de cosecha (cc) y las características del medio abiótico (cma).

Modelo general de descarga

Existen en la naturaleza diversos sistemas físicos y biológicos, los que al ser descargados poseen un comportamiento similar. Ejemplo de ello son la degradación del mantillo producido por la caída de hojas de un bosque (Olson, 1963; Clarck y Paul, 1970), el perfil de intensidad luminosa en una comunidad herbácea (Saeki, 1963), la expresión integrada para la cinética de una reacción química de primer orden (Pauling, 1967), la reducción de las cohortes en una población de salmón atlántico (Gee, Milner y Hemsworth, 1978), la desaparición de productos desde el rumen (Laredo y Minson, 1975; Berger y Yokohama, 1977), la descarga de un condensador con una resistencia (Kalashnikov, 1959), el pastoreo sobre el fitoplancton con el zooplancton (Phillips, 1978; Colinvaux, 1973). Todos estos fenómenos son descritos por una ecuación exponencial, cuyo exponente tiene valor negativo; deductivamente se puede suponer que la cosecha de la pradera por el ganado tiene la misma ecuación general.

Se debe considerar que el cambio neto producido en el sistema corresponde a la carga menos la descarga (Olson, 1963; Noy-Meir, 1975), planteado de esta forma y de acuerdo con la ley

de conservación de la energía se tiene que:

$$\frac{\partial Q}{\partial t} = \frac{\partial G}{\partial t} - \frac{\partial Q}{\partial v}$$

Esta ecuación señala que los cambios en la carga $\left(\frac{\partial Q}{\partial t}\right)$ son consecuencia de los cambios producidos por el crecimiento en el tiempo, $\left(\frac{\partial G}{\partial t}\right)$ menos los cambios producidos por la cosecha al aumentar la intensidad de pastoreo $\left(\frac{\partial Q}{\partial v}\right)$.

Si se considera un sistema cuya tasa de carga es cercana a cero, el cambio neto producido en él se debe a la descarga. Además, la descarga es dependiente de la carga presente. El sistema considerado presenta los parámetros siguientes:

Carga máxima presente al momento de iniciar el proceso de descarga (Q_0), carga presente no cosechable (C) y la tasa intrínseca de descarga (k); estos parámetros pueden ser considerados constantes en un sistema y tiempo determinados. La variable dependiente corresponde a Q , que es la cantidad de carga presente, la cual se expresa en kg/ha de materia seca y la variable dependiente se expresa en unidades de intensidad de pastoreo (v) como ton-hora/ha.

Se considera que las variaciones en la carga se deben a la cosecha, la que es proporcional a la cantidad de carga presente Q , menos la carga no disponible C ; siendo, además, proporcional a la tasa intrínseca de descarga k , entonces:

$$\frac{dQ}{dv} = -k(Q-C)$$

Resolviendo la ecuación diferencial se tiene que:

$$Q = (Q_0 - C)e^{-kv} + C$$

Algunos autores han ajustado curvas de descarga de la pradera a esta ecuación, haciendo pastorear praderas de secano con altas densidades animales (Olivares y Gastó, 1979; González, 1979).

La descarga como un flujo

Se puede plantear a la descarga de un sistema

de manera análoga a la ecuación de flujo, de tal manera que:

$$J'_p = Q/Av$$

De este modo el flujo de forraje J'_p expresa la cantidad de forraje consumido Q , en un área determinada A sometida a pastoreo, a una intensidad de pastoreo dada v . De acuerdo con lo anterior, el flujo de forraje tiene las siguientes unidades:

$$J'_p = \frac{\text{masa de forraje}}{\text{superficie} \times (\text{zoomasa/superficie}) \times \text{tiempo}}$$

El flujo de forraje J'_p está determinado por la diferencia de potenciales existente entre el estado actual y el estado final, llamados potencial actual Q y potencial mínimo consumible C . El potencial corresponde a una propiedad emergente de la arquitectura de la pradera, la cual es función del arreglo topológico y del tamaño y número de los componentes. En la práctica es posible utilizar como índice de la magnitud del potencial de la pradera al contenido de materia seca por unidad de área. De esta manera el potencial actual corresponde al valor en kilogramos de MS por unidad de área de forraje presente, y el potencial mínimo consumible es el valor en kg de MS por unidad de forraje no disponible para el animal. Los estados considerados se encuentran a una distancia topológica (LA), determinada por la arquitectura de los estados considerados.

La conductividad expresa la restricción puesta por el medio para que la pradera pase del estado con potencial Q al estado con potencial C , y está representada por la ecuación:

$$K' = f(T, ca, cp, cc, cma, Q)$$

En esta ecuación la conductividad K' es función de la época (T), de las características del animal (ca), de las características de la pradera (cp), del costo ecológico de cosecha (cc), de las características del medio abiótico (cma) y la carga de la pradera (Q).

Expresando el flujo de forraje de manera análoga a la ecuación de flujo, éste queda representado por la siguiente ecuación:

$$J'_p = K' \frac{Q-C}{LA}$$

La complejidad de la relación conductividad-distancia lleva a plantear el flujo de forraje como:

$$J'_p = \frac{Q-C}{R_p}$$

Este flujo de forraje J'_p está determinado por la relación existente entre la diferencia de potenciales ($Q-C$) y la resistencia al pastoreo R_p , que representa la relación entre conductividad y distancia.

LITERATURA CITADA

- ARMILLO, R.; NAVA, R. y GASTO, J. 1976. Fundamentos de transformación de ecosistemas. México, Universidad Autónoma Antonio Narro. Monografía Técnico-Científica N° 2. 57 p.
- BERGEN, G.W. y YOKOHAMA, M.T. 1977. Productive limits to rumen fermentation. *Journal of Animal Science* 46(3): 573-584.
- BROUGHAM, R.W. 1955. A study in rate pasture growth. *Australian Journal of Agricultural Research* 6:804-812.
- CAÑAS, R. y GASTO, J. 1974. Costo de cosecha y eficiencia de producción de ecosistemas ganaderos. *Ciencias e Investigación Agraria* 1(4): 177-185.
- CLARCK, F.E. y PAUL, E.A. 1970. The microflora of grassland. *Advances in Agronomy* 22:375-435.
- COLINVAUX, P. 1973. Introduction to ecology. New York, John Wiley. 621 p.
- CORDOVA, F.J., WALLACE, J.D. y PIEPER, R.D. Forage intake by grazing livestock: a review. *Journal of Range Management* 31(6): 430-438.
- ERICKSON, R.O. 1976. Modeling of plant growth. *Annual Review of Plant Physiology* 27:407-434.
- GEE, A.J., MILLNER, A.J. y HEMSWORTH, R.J. 1978. The effect of density on mortality in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Animal Ecology* 47(2): 497-505.

- GILBERT, L.E. 1971. Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with *Meloinae* butterflies? *Science* 172:585-586.
- GONZALEZ, B.C. 1979. Función de descarga ecosistémica. Aplicación al proceso de cosecha de la pradera por el ganado. Tesis Ing. Agr. Santiago, Universidad de Chile, Facultad de Agronomía. 59 p.
- JONES, D.A. 1962. Selective eating of acyanogenic form of the plant *Lotus corniculatus* L. by various animals. *Nature* 193: 1109-1110.
- KALASHNIKOV, S.G. 1959. Electricidad. México, Grijalbo. 725 p.
- LAREDO, M.A. y MINSON, D.J. 1975. The voluntary intake and digestibility by sheep of leaf and stem fractions of *Lolium perenne*. *Journal of British Grassland Society* 30(1): 73-77.
- MAY, R.M. 1976. Harvesting whale and fish populations. *Nature* 263:91-92.
- NAVA, R.; ARMIJO, R. y GASTO, J. 1978. Ecosistema. La unidad de la naturaleza y el hombre. México. En prensa.
- NOY-MEYER, I. 1975. Stability of grazing systems: An application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology* 63:459-481.
- ODUM, H.T. 1971. Environment, power and society. New York, Wiley-Interscience. 331 p.
- OLIVARES, A. y GASTO, J. 1979. Función de cosecha por ovinos de la pradera anual mediterránea de Chile. *Avances en Producción Animal* 4(1):45-54.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44(2):322-331.
- PAULING, L. 1967. Química general. 9a ed. México, Aguilar. 694 p.
- PHILLIPS, M.O. 1978. The equilibrium and stability of simple marine biological systems. III. Fluctuations and survival. *American Naturalist* 112(986):745-757.
- PIANKA, E. 1978. Evolutionary ecology. 2a ed. New York, Parker & Raw. 397 p.
- PRIGOGINE, I. 1978. Time, structure and fluctuations. *Science* 201:777-785.
- RANGE TERM GLOSSARY COMMITTEE. 1974. A glossary of terms used in range management. 2a ed. Estados Unidos. 36 p.
- RAYMOND, W.F. 1969. The nutritive value of forage crops. *Advances in Agronomy* 21: 1-108.
- SAEKI, T. 1963. Light relations in plant communities. In: Evans, I. Environmental control of plant growth. New York, Academic Press. pp. 79-92.
- SPEEDING, C.R.W. 1971. Grassland ecology. London, Oxford University Press. 221 p.
- SUSSMAN, M. 1964. Growth and development. Estados Unidos, McIlroy & Swanson. 116 p.
- TOHM, R. 1975. Structural stability and morphogenesis. New York, Benjamin & Cummings. 348 p.
- WILLIAMS, R.F. 1964. The quantitative description of growth. In: Barnard, C. Grasses and grasslands. New York, MacMillan. pp. 89-101.
- WILSON, J.A. 1968. Increasing entropy of biological systems. *Nature* 219(5153): 534-535.